

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'**Université de Montpellier**

Préparée au sein de l'école doctorale **GAÏA**
Et de l'unité de recherche **CEFE**

Spécialité : **Ecologie, Evolution, Ressources,
Génétiques, Paléontologie**

Présentée par **Charlotte Francesiaz**

**Sélection d'habitat et dynamique
spatio-temporelle des colonies chez deux
espèces de laridés,
la mouette rieuse et le goéland railleur**

Soutenue le 02/12/2016 devant le jury composé de

Dr. Aurélien Besnard, MC EPHE, CEFE
Dr. Claude MIAUD, DR CNRS, CEFE
Dr. Christophe BARBRAUD, CR CNRS, Chizé
Dr. Anne-Caroline PREVOT, DR-MNHN, CESCO
Dr. Arnaud BECHET, CR, Tour du Valat
Dr. Thierry BOULINIER, DR CNRS, CEFE
Dr. Jean-Dominique LEBRETON, DR CNRS, CEFE

Co-directeur de thèse
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examinateur
Examinateur
Membre invité



Résumé : La dynamique des populations vise à étudier les processus qui déterminent les fluctuations spatio-temporelles des effectifs d'organismes vivants. Ma thèse vise à caractériser les relations entre trois niveaux d'organisation des populations d'oiseaux coloniaux, l'individu, la colonie et la méta-colonie, et à étudier l'influence de l'environnement physique et social sur cette organisation. A cette fin, je me suis concentrée sur deux espèces de laridés coloniaux aux dynamiques de populations contrastées: la mouette rieuse, *Chroicocephalus ridibundus*, et le goéland railleur, *Chroicocephalus genei*. J'ai décrit, dans un premier temps, la dynamique spatio-temporelle des colonies de goélands railleurs en France, dont la répartition tend à s'étendre le long de la côte Méditerranéenne. Malgré cette expansion, les individus nés en France restent fidèles à leur région natale, mais leur âge et leur sexe modulent leur recrutement et leur comportement de dispersion. J'ai affiné ce premier travail en montrant que la condition corporelle des poussins, paramètre majeur du recrutement, est modulée par la taille des colonies, sa date d'installation et la stratégie d'alimentation des parents. Mes travaux ont de plus permis de montrer l'existence de groupes sociaux chez le goéland railleur, dont la stabilité est modulée par le succès de reproduction de la colonie. Ainsi, le degré de relations entre les individus d'une colonie est modulé par les caractéristiques intrinsèques de la colonie et son contexte environnemental. J'ai en particulier montré, chez la mouette rieuse, que la persistance des colonies dépend du succès de reproduction local, mais que la colonisation de nouveaux sites dépend plutôt du succès de reproduction dans les colonies avoisinantes. Mes travaux montrent ainsi que l'ensemble des niveaux d'organisation des populations d'oiseaux coloniaux, de l'individu à la méta-colonie, doivent être étudiés à travers de nouvelles approches intégratives qui représentent des challenges conceptuels, méthodologiques et techniques à l'interface entre dynamique des populations et étude des réseaux sociaux.

Mots clefs : colonialité, dispersion, dynamique des populations, *Chroicocephalus ridibundus*, *Chroicocephalus genei*, ressources alimentaires, sélection multiniveaux

Abstract: Population dynamics addresses the processes that underpin the spatio-temporal fluctuations of organism counts. My PhD dissertation aims at characterizing the connections between three organization levels in colonial bird populations, the individual, the colony, and the meta-colony, and at investigating the influence of the physical and social environments on this organization. To this aim, I focused on two colonial larid species that exhibit contrasted population dynamics: the black headed gull, *Chroicocephalus ridibundus*, and the slender-billed gull, *Chroicocephalus genei*. I first described the population dynamics of french slender-billed gull colonies, which are currently spreading along the Mediterranean coast. In spite of this expansion, individuals born in France return to their natal area to breed, but their age and sex modulate their recruitment and dispersal behaviours. I added-up to this first results by showing that nestling body condition, a major factor for recruitment, is affected by colony size, arrival date and parental foraging strategy. I further showed that slender-billed gulls gather into social groups whose stability is modulated by colony breeding success. The strength of inter-individual relationships within a colony is thus modulated by its intrinsic properties and its environmental context. Furthermore, I showed that, in black-headed gulls, colony persistence varies with local breeding success while colonization of new sites is mainly related to breeding success in neighbouring colonies. I conclude overall that the multiple organization levels of colonial bird populations, from the individual to the meta-colony, should be studied within integrative frameworks that represent novel conceptual, methodological and technical challenges at the crossroad between population dynamics and the study of social networks.

Keywords : coloniality, dispersal, population dynamics, *Chroicocephalus ridibundus*, *Chroicocephalus genei*, food resources, multilevel selection

Remerciements

Les remerciements, c'est l'occasion de montrer que la thèse c'est de la science et de l'humain. Et ces liens humains ont grandement participé au déroulement de cette thèse.

Je tiens à adresser mes premiers remerciements à toi, **Aurélien Besnard**, pour m'avoir fait confiance en acceptant d'encadrer ma thèse pendant ces trois années mais également de m'avoir permise de me former à tes côtés. Tu as une vision de la recherche nouvelle, un rôle clé dans la science de la conservation, tu es un maillon fort entre recherche et conservation. En plus d'être un excellent encadrant, tu as l'énergie de défendre ce en quoi tu crois et de te donner les moyens d'y parvenir. Et pour toutes ces raisons, je suis très fière d'avoir été une de tes étudiantes. Je te remercie d'avoir fait de ma thèse un apprentissage riche et divers. En effet en plus de faire de la recherche, tu m'as encouragée à participer à des comités de pilotage, tu m'as autorisé à faire des missions d'enseignement à l'Université de Montpellier et à encadrer des stagiaires. Sur le terrain tu nous as fait confiance, chaque année. Merci pour tout ça car ça rend la thèse multicolore.

Merci à **Arnaud Béchet**, même si nous n'avons pas eu l'occasion de beaucoup nous côtoyer, ton regard scientifique sur mes travaux m'a aidé à avancer et merci pour tes relectures rapides les derniers jours de rédaction et l'invitation à être dans le comité scientifique de la conférence des jeunes chercheurs pour la conservation en Méditerranée.

Merci **Jean-Dominique Lebreton** pour ton accueil et chacune des discussions, scientifiques ou humaines que nous avons pu partager. Je suis arrivée en tant que simple étudiante de master, impressionnée par ta rencontre, puis à tes côtés j'ai trouvé la confiance nécessaire pour me lancer dans une thèse. Merci pour les grandes discussions lors du terrain, pour les petites histoires du Forez qui ont rendu ce terrain familier et puis pour ton énergie à suivre les mouettes pendant 40 ans !

Merci à **Claude Miaud**, le capitaine du bateau BEV, pour les échanges, les nombreux sourires et ton attitude toujours positive.

Je remercie également les membres de mon jury qui ont accepté de venir assister à ma soutenance. Merci à **Christophe Barbraud** et **Anne-Caroline Prévot-Julliard** d'avoir accepté d'être rapporteur de ma thèse et d'évaluer mon travail. Merci à **Thierry Boulonier** de bien vouloir continuer une discussion sur les mouettes qui a démarré dans une salle de musique pour se terminer dans une salle de soutenance, enfin disons « continuer » car j'espère que la discussion ne s'arrêtera pas là.

Je remercie également les membres de mon comité scientifique qui ont su m'écouter et me conseiller pendant les deux réunions qui ont eu lieu au cours de la thèse. Merci donc également à **Emmanuelle Cam**, **Ilhem Bentaleb** et **Roger Pradel**.

Tout au long de ma thèse, j'ai eu la chance de pouvoir collaborer et discuter avec un grand nombre de personnes et un grand merci doit leur être adressé car j'ai beaucoup appris auprès d'eux.

Grâce à l'énergie d'Aurélien et à son engagement dans le rapprochement du milieu de la recherche et de la gestion, j'ai pu participer à divers comités scientifiques. Merci à **Julie Fargier** du conseil général de la Loire pour ta gentillesse et pour m'avoir permise de faire ma place et de prendre plus facilement la parole lors des comités Natura 2000 de la plaine et des étangs du Forez. Merci à **Nicolas Sadoul** pour la gestion du programme LIFE+ENVOLL et ses invitations à participer également. Parfois les rencontres scientifiques amènent à des discussions culturelles et c'est comme ça qu'on passe d'un baguage de sternes à des concerts/expos donc un grand merci à **Olivier Scher** et à son agenda culturel et ses bons plans ! Puis parfois on a des amis, et on se dit que ce serait bien de pouvoir travailler avec eux et en effet c'était super... Un immense merci à **Julien Papaïx** et **Jean-Yves Barnagaud**. Le *bayésieng* expliqué par tes mots Julien c'est tellement plus simple que le *bayésien* non chantant que j'essayais de comprendre avant. Merci pour ces deux jours à Avignon particulièrement, desquels je suis rentrée avec une bonne dose de motivation et avec le cerveau en ébullition mais ravie du travail effectué. Jean-Yves, je ne vais tout de même pas remercier ton caractère de cochon ni ton humour caniculaire mais... bon en fait si quand même pour le deuxième. Merci Yéti d'avoir participé à mon initiation à l'ornithologie ainsi qu'un grand merci pour les looongues discussions, ton soutien, le trapèze, les thés, les 24h du cefe et aussi... tes beaux dessins (NB : les dessins présents dans cette thèse ont été réalisés par JY).

Certaines collaborations ont eu le bénéfice de me faire voyager un peu. En effet deux collaborations indépendantes près de ce beau lac de Constance (Que voulez-vous, je viens d'Annecy, j'ai un attachement particulier aux lacs). Merci donc à **Elizabeth Yohannes** pour les analyses isotopiques réalisées sur les plumes de goélands railleurs et pour ton accueil lors de mon passage à Constance, une discussion pleine de vie, d'échanges et même de coïncidences ! J'aimerais également adresser un grand merci à **Damien Farine**. Suite à une question par mail, tu as répondu par une invitation à collaborer. J'ai donc eu la chance de suivre ton cours, de découvrir les réseaux sociaux et de travailler avec toi. Tu m'as fait confiance et j'ai pris un immense plaisir à collaborer avec toi. J'espère que d'autres projets viendront pour continuer à échanger et pour pouvoir te faire mes retours sur mon voyage en Equateur.

J'ai eu beau disperser un peu pour ces collaborations, je n'oublie pas d'où je viens : ma colonie à moi pendant trois ans, BEV : Biogéographie et Ecologie des Vertébrés ... enfin il paraît. J'ai ainsi appris que la betterave était un vertébré... j'en doute encore cependant. Merci à toute l'équipe pour son accueil et le choix de me placer dans le bureau qui a la clim (à défaut d'avoir des fenêtres), c'est un luxe que

j'ai réellement apprécié pendant l'été de la rédaction ! Une bien grande équipe mais du coup beaucoup de personnes à remercier et de superbes moments que je garderai bien en mémoire, soyez-en certains ! Merci **Philippe Geniez** pour tes sourires entre ton bureau et la machine café. Je tiens également à remercier **Olivier Duriez** pour la confiance qu'il m'a accordé afin d'assurer les cours de Gestion des Populations et de SIG auprès de ces étudiants ; j'ai pris un plaisir immense à préparer et donner ces enseignements. Merci à ceux qui ont joué le jeu de venir aux journal-clubs, c'était une manière différente de se retrouver et j'ai beaucoup apprécié.

Chez les jeunes (jolie manière de dire « temporaires ») je voudrais dire des mercis un peu spéciaux à ceux avec qui j'ai passé le plus de temps... Mes co-bureaux de plus ou moins longtemps : **Salih** (ma toute première co-bureau de thèse avec un ventre tout rond qui a donné un beau petit bonhomme que je voyais grandir bien plus vite que ma thèse !), **Dragan** (How big how blue how beautiful ... my sweet gossip boy, du cefe à un festival en Espagne... and more to come !), **Marco** (bosser à 1 mètre, jouer à la révolution française ensemble cher roi et enfin participer à ta première mise en scène... « Il y a des spectacles qui rendent l'homme meilleur », celui de t'avoir près de moi avec tes chaussons et ton calme en font partie), **Pierrick** (bouclettes d'or, merci pour tes récits de fin de thèse et ton cynisme pour me faire stresser, suivi de réelles séances de psy pour me rassurer), **Victor** (Merci pour les musiques « fin de thèse », les gourmandises et... le trapèze!). Merci à **Alicia** (meilleur costume de rouget !), **Marie** (Poulain, pour les petits coucou souriants et le karaoké) **Tyf** (bonne chance avec les vautours, tu verras une thèse ce n'est QUE du plaisir), **Paul** (un joli papier mené à bout !), **Coline** (profites bien du grand blanc !), **Will** (vive les bousiers !), **Julie&Leyli** (je vous mets ensemble pour faciliter la communication) et **Jules** (et son magnifique petit Léon !), **Gaëlle** (pour tes sourires et... tout le monde dit que ce sera un garçon, donc moi je dis : fille !). Merci à **Raph** (mon cochon d'inde, olala que c'est ridicule, mais avec qui d'autres que toi j'aurais mieux appris que le ridicule ne tue pas ?!), **Florence** (stp écris un roman avec tes histoires et j'ai jamais autant aimé être une fille qu'à une soirée que tu declares « soirée fille »), **Flavio** (selfie man, un baguage flamant spécial et surtout une énergie de vivre et des rires bien au-dessus des nuages), **Simon** (mon ami depuis qu'on s'est dit « bonjour », « 3 ans on est laaaaaarge », merci pour ta vision de la vie, ton rire que je reconnaitrais parmi mille, merci pour tes petits mots « adorables », merci pour les rares mais importantes conversations sérieuses que nous avons eu, merci pour ton énergie et bravo pour cette belle thèse !), **Guillaume** (la meilleure partenaire de terrain qu'il soit, tellement merci pour tes sourires et rires à gogo ... et les bières !). Olala c'est sûr que je vais en oublier ... mais merci à tous ceux qui m'ont dépanné de 5 centimes pour un café, qui m'ont souri quand on s'est croisé, qui m'ont dit bonjour un matin quand j'avais crevé en vélo ... etc.

Le CEFE c'est grand, c'est surtout fou le nombre de personnes supers qu'il accueille ! Alors encore une fois je ne pourrais nommer tout le monde mais pourtant qu'est-ce que j'aimerais faire un sourire à chacun d'entre vous. Encore une fois quelques mercis plus particuliers tout de même... **Pierre & Flo** (premières victimes des éclats d'énerverement devant R mais c'était un juste retour des choses car j'ai été la première victime de leur humour :p), **Aurélien G** (St Just St Rambert, un kebab et une semaine de terrain pour fonder une amitié qui a commencé par des fou-rires), **Alexis** (Bats... on a toujours une conversation à continuer !), **Julie L** (l'alliance de l'énergie folle et des bleus splendides !), **Charlotte P** (« pfiou ça me fait du bien de te parler, entre Charlotte on se comprend »... que ce soit au niveau pro ou perso !), **Malicia** (une soirée betteraves...entre autres !), **Christophe** (pour une glace qu'on ne prendra jamais mais de la danse digne de ce nom !), **Pauline** et **Coline** (les nouvelles doctorantes de la team Besnard, merci pour le 64 !!!), **Xavier** et ses mecs : **Micka & FX**. Petite ligne spéciale pour toi Xav qui a toujours su m'envoyer la musique qu'il fallait au bon moment avec une justesse qui m'a toujours impressionnée, merci pour les « BD-anti-stress » de fin de thèse et toutes les conneries que vous avez pu dire avec Simon, heureuse de t'avoir découvert et d'avoir ri pour rien, ou pour beaucoup au labo, au théâtre, aux beaux-arts, au naturel quoi.

Laeti et **Guillaume**, mes gourous depuis le master dans l'équipe boulet, mon double angélique et mon tonton. Merci Guillaume pour tous les conseils, pour ton air si rassurant et merci à la bouille d'Armel et aux photos envoyées par **Sev**... ça m'a aidé à relativiser si souvent. Ma Laeti... tu sais déjà tout sûrement. Tu connais tous mes goûts (pas de chèvre, pas de melon... mais le fromage ah ça oui !), tu sais quand il vaut mieux se taire quand je divague, tu sais me dire d'en faire moins car « tu vas te fatiguer », tu sais que je ne t'écoute pas, et tu souris quand même, voir tu en rigoles. MERCI. On partage la même définition d'amitié en respectant les temps et les choix de l'autre, ce qui fait qu'on est toujours fortes et honnêtes ensemble.

Un autre bel avantage en travaillant avec Aurélien c'est la chance de pouvoir travailler avec des étudiants de master. Un bel apprentissage pour moi... Bien sûr j'espère quand même qu'eux aussi ont appris des choses pendant leur stage... ! Mais tout de même je souhaite leur dire à quel point j'ai pris plaisir à faire leur encadrement et combien ça m'a appris, scientifiquement, méthodologiquement et humainement. On n'apprend pas de la même manière un concept à deux personnes différentes. On ne gère pas le stress des différentes personnes de la même manière. On apprend à échanger par mail ou à l'oral selon les besoins. On apprend à se comprendre et on échange beaucoup. Je me suis très souvent remise en question pendant ces stages car l'encadrement engendre, selon moi, de grandes responsabilités. Donc un gros merci à mes pioupious de ces trois années : **Charlie** du TAUST au CEFE ça fait du grand partage, **Emy** ma lucky luke des réponses aux mails et super organisatrice sportive un vrai bonheur de travailler avec toi... ou d'aller voir un match de foot ! (Qui l'eut cru ?!), **Eva** un jour tu

m'apprendras à voler aussi haut que toi s'il te plaît ça a l'air si beau où tu vis, **Nicolas** mon pioupiou arctique, toujours là pour des moments terrain/bureau/soirée tous aussi géniaux les uns que les autres, **Fanny** rush serait un mot assez approprié sûrement mais finalement terminé sur un bel oral, **Amandine** toujours partante pour des heures d'affûts avec le sourire, **Lucie** la plus belle voix des poussins, Matlab aurait peut-être apprécié que tu pousses la chansonnette, **Théo** un pioupiou de cours mais surtout une belle semaine en Forez (et une bonne semaine en plus grâce à tes petits plats !).

Parfois j'ai aussi fait des petits séjours à la tour du Valat... qui se résument souvent par une alternance de labo, sorties ornitho et papotage à l'école le soir dans une ambiance conviviale. J'aimerais remercier quelques personnes grâce à qui je me sentais bien là-bas. Merci à **Claire** pour ton énergie positive débordante, à **Jocelyn** pour ton accueil, à **Tom G.** pour ce délicieux repas dans ton beau jardin et les autres moments partagés à Montpellier. Merci à **Thomas B.** pour les sorties ornitho assurées quand je passais. Merci à **Florence D.** pour ton accueil et pour toujours faciliter tout l'administratif autour d'un café. Et merci à **Patrick G.** pour ton amabilité et les deux sorties sur le domaine de la tour pour que j'en apprenne un minimum sur la botanique Camarguaise. Merci à **Julien V.** pour tes envoies de belles photos de Camargue puis de Terre Adélie. J'ai bien sûr également adoré participer au baguage des goélands railleurs et des flamants roses !

Et puis forcément, une thèse en écologie... il fallait du terrain... et c'est là que je dois un énorme merci et que j'aimerais envoyer beaucoup de tendresse à **Monique** et **Georges Saulnier**. Que c'est bon de connaître les histoires du gîte dans lequel on est hébergé, de s'attendrir devant vos regards mutuels, de déguster vos fromages blancs tout frais, vos fraises sucrées et d'aller dire bonjour aux veaux au retour d'une journée à barboter dans les étangs. Merci également à tous les propriétaires d'étangs nous ayant autorisé l'accès à leurs étangs. Merci à **Manu** qui nous a organisé des soirées ornitho nocturnes dans les chemins du Forez.

Et dans tout ce décors-là de recherche...

...parfois je m'échappais à la fac pour l'enseignement... et qu'est-ce que j'ai aimé ça ! Merci à tous les étudiants qui m'ont donné l'envie de continuer, d'échanger et qui ont accepté ma manière d'enseigner et de jouer le jeu. Je remercie aussi grandement les enseignants avec qui j'ai pu interagir. Je pense en particulier à **Bastien Mérigot**, **Arnaud Grégoire** et **Vincent Girard**. Ils m'ont tous les trois montrés une belle motivation à enseigner. Merci Bastien pour le suivi depuis le master, pour les échanges sur les stats ou le jazz, toujours avec cette facilité de discussion due à ton écoute et tes bons conseils.

... parfois je m'échappais au théâtre : le **TAUST** qui a pris une place plus qu'importante et donc comment ne pas penser à vous tous, tous ceux qui m'ont fait confiance quand j'ai étrangement trouvé la place de présidente de l'asso (vous n'imaginez pas comme j'ai appris auprès de vous par cette

expérience). Merci à chaque personne avec qui j'ai joué sur des planches ou dans des rues. 5 pièces jouées pendant ma période à Montpellier et toujours autant de bonheur. Merci à **Benoit** de m'avoir fait découvrir le conte et pour toutes nos discussions sur la vie, un sujet assez large pour qu'on tienne encore des heures dessus. J'aurai au moins 100 mercis à écrire. Je vais restreindre à trois, mes piliers depuis mon arrivée à Montpellier : **David, Bruno, Sarah**. David pour m'avoir initié au théâtre en ayant toujours depuis cette philosophie du « Et si... » qui permet de voir la vie pleine de possibilités, Bruno pour la complicité qu'on s'est créé comme si on avait grandi ensemble, et ma Sarah pour les confidences, les délires, les danses, les partages de conneries et l'amour des « ooooh », des nounours en guimauve et de tous les petits bonheurs colorés qu'on peut voir si on veut bien ouvrir les yeux. Merci aussi à vous trois pour le monde auquel vous rêvez, et merci de vous battre pour lui.

... parfois je m'échappais aussi voir des piafs. Merci à la bande d'ornitho qui a accompagné nombre de mes midis : **PAC, Fred, Bobo**. Je ne vous comprends pas toujours quand vous vous envoyez des noms d'oiseaux en toute sympathie. J'ai su déceler parfois de la compassion dans vos regards, desquels suivait une phrase comme « on fait juste un point ornitho deux minutes et on parle d'autre chose »... j'ai très vite compris que vous n'aviez pas la notion du temps mais ce n'est pas grave. J'aime entendre les gens parler de passion, ça m'aide à nourrir les miennes d'énergie. Et puis tant de bons moments ensemble, merci aux mouettes qui nous ont permises de nous rencontrer !

J'ai une pensée douce et nostalgique pour les amis du parcours universitaire avec qui je suis si heureuse d'avoir gardé le contact, **Claire** (Grenoble, Berlin, York... à quand la Nouvelle Zélande ensemble ?), **Béné, Dam** et **Isa** (Ambre sera surchouchoutée !), **Marie** (la preuve que tout est possible, et si tu penses que c'est trop tu fais deux fois plus !), **Marjo** (palmiers et tagada bien entendu), **Alban** (merci de me montrer qu'on peut faire exactement ce qu'on veut dans la vie, il suffit de choisir), **Sophie** (tu réponds toujours présente quand je dépose un orteil à Grenoble), **Lulu & Benji** (mes chouchous lointains, merci pour tous les goûters/apéro guadeloupéens, mon ptit Lu c'est bon de savoir que quand on se reverra rien n'aura changé... à très vite !), **Charlène** et **Clément** (Le M2 sans vous et ptit Lu ça aurait été si différent !), **Surya** (la meilleure des colocs !)...

Merci à **Sego** et **Ced** pour leur énergie et leur motivation à se construire une vie qui leur ressemble. Merci aussi de m'avoir demandé d'être la marraine de **Sylvain** un gage de confiance que j'honorerai avec tout l'amour possible (et du chocolat aussi !).

La vie m'a gâtée dès petite en amitié, elle a amené dans une maison pas loin de la mienne, toi ma **Laura**, ma meilleure amie depuis nos 1 ans. Rien à se cacher, on se connaît si bien. Je repense aux heures à t'attendre en vélo devant chez toi, à tourner en rond, à la force avec laquelle je te serrais

quand on se retrouvait pour les vacances. La saga. Et ta présence par sms ou tel tout le temps pour me rassurer... merci...

Un merci plein d'amour à ma famille qui a toujours accepté mes choix de parcours même quand ils se demandaient en silence pourquoi les mouettes étaient soudain devenues une obsession. Merci à chacun d'entre vous car je mesure la chance que j'ai eu de grandir parmi vous. Quelques remerciements particuliers... Merci à ma tante **Marie-Jo** pour une discussion sur la recherche dans les sentiers Corse lors de ma première année, à **Babeth & Vincent** pour votre vision de la vie toujours positive et merci pour votre présence dans certains moments difficiles, à **Papi** et **Mamie** j'ai eu tant de chance de vous avoir pour me présenter à la montagne et à la mer dès mes premiers pas. **Maman & Papa** merci pour vos doux messages réguliers, pour les opportunités que vous m'avez offertes de me construire et de suivre le parcours que je souhaitais.

Théo, mon frère, je suis tellement fière de toi... Tellement heureuse d'avoir eu un frère avec qui j'ai pu partager autant ! Je suis heureuse qu'on ait si souvent fait de la musique ensemble dans toutes les occasions possibles et en se régalant à partager ça ! Et encore une fois tellement fière de l'homme que tu es devenu...

Vous avez tous participé à celle que je suis aujourd'hui.

Enfin, merci à **Julien** et **Nina** pour leur soutien. Nina, tu es une enfant merveilleuse, éveillée... émerveillée te correspond bien, et je te souhaite de continuer à t'épanouir toute ta vie. Reste curieuse, la vie te le rendra bien et comme tu m'as dit un jour « aaah la vie, c'est fou tout ce qu'on peut apprendre tous les jours ». Ju, merci de partager ma passion d'être toujours prêt à découvrir et à bouger. Toujours chargé à bloc, il en faut des choses pour découvrir le monde qui nous entoure ! Merci pour ton soutien pendant les dernières semaines de rédaction !

A présent, place à nombre d'aventures en tous genres...

SOMMAIRE

Remerciements.....	i
Sommaire.....	xi
Introduction.....	1
1. Prédire la réponse des populations aux changements actuels pour mieux les gérer.....	2
2. Vivre en groupe : le cas de la colonialité.....	6
3. L'évolution de la colonialité chez les oiseaux.....	10
3.1. La colonialité : un trait adaptatif.....	10
3.2. La colonialité, un trait soumis à sélection multi-niveaux.....	15
4. Modèles et sites d'étude.....	21
5. La dynamique des populations comme reflet de choix individuels influencés par la colonie.....	28
5.1. Le choix individuel dans un contexte de vie coloniale.....	28
5.2. L'environnement physique à l'interface entre l'individu et la colonie.....	30
5.2.1. Le choix d'un habitat pour la reproduction coloniale.....	31
5.2.2. La dynamique des colonies : une réponse à l'hétérogénéité environnementale.....	34
5.3. L'environnement social : le lien entre les individus.....	40
5.4. De la colonie à la méta-colonie : les relations inter-colonies.....	42
5.4.1. Etudier un ensemble de colonies pour caractériser les interactions entre colonies.....	42
5.4.2. La trajectoire d'une colonie dépend-t-elle de celles des autres ?.....	43

Chapitres.....	63
Chapitre 1 : Présentation des modèles d'études et des programmes de suivis.....	63
Chapitre 2 : Dynamique spatio-temporelle des colonies, dispersion et recrutement chez le goéland railleur.....	79
<i>Article 1: Does range expansion conceal conservation issues in highly nomadic species: Insights from a 50 years of slender-billed gull colony monitoring in France. Francesiaz, Charlotte*, Tankovic, Eva*, Besnard, Aurélien. <i>In prep</i>.....</i>	80
<i>Article 2: Revisiting dispersal and recruitment paradigms: unexpected state-dependent variations in a long-lived, nomadically breeding colonial bird. Acker, Paul* & Francesiaz, Charlotte*, Béchet, Arnaud, Sadoul, Nicolas, Lessels, Kate, Mateman, Christa, Besnard, Aurélien. Soumis à Journal of Animal Ecology – en révision.....</i>	101
Chapitre 3 : La contribution des ressources alimentaires à la dynamique spatio-temporelle des colonies.	139
<i>Article 3: Colony persistence in waterbirds is constrained by pond quality and land use. Francesiaz, Charlotte, Guilbault, Emy, Lebreton, Jean-Dominique, Trouvilliez, Jacques, Besnard Aurélien. <i>Freshwater biology – In press</i>.....</i>	140
<i>Article 4: Range expansion and foraging niche shift: the combined effect of environment and colony characteristics on fledging's body condition of a colonial bird. Francesiaz, Charlotte, Yohannes, Elizabeth, Besnard, Aurélien, Béchet, Arnaud. <i>In prep</i>.....</i>	178
Chapitre 4 : La fidélité au groupe pour pallier à la faible fidélité au site en environnement instable.....	205
<i>Article 5: Familiarity drives philopatry in an obligate colonial breeder with weak inter-annual breeding site fidelity. Francesiaz, Charlotte, Farine, Damien, Laforge, Charlotte, Béchet, Arnaud, Sadoul, Nicolas, Besnard, Aurélien. Accepté avec révisions mineures à Animal Behaviour.....</i>	206

Chapitre 5 : La méta-colonie : un réseau de colonies interdépendantes.....	237
<i>Article 6: Relative contributions of local and neighbourhood breeding success on a black-headed gull metapopulations dynamics. Francesiaz, Charlotte, Papaix, Julien, Barnagaud, Jean-Yves, Lebreton, Jean-Dominique, Besnard, Aurélien. In prep.....</i>	238

Discussion.....263

1. L’environnement physique, un facteur exogène responsable du maintien ou de la chute des populations.....	270
2. Les décisions individuelles influencent la structure de l’environnement social....	272
3. L’environnement social influence les décisions individuelles.....	274
a. Un choix collectif de l’habitat de reproduction et l’importance de la familiarité dans la prise de décisions.....	274
b. L’importance des liens entre individus au début de la saison de reproduction.....	276
4. L’importance d’étudier un réseau de colonies. La méta-colonie : une propriété émergente de la dispersion intercoloniale.....	279
5. Les réseaux sociaux : une approche prometteuse pour l’étude des effets de la colonie sur la valeur sélective des individus.....	282
Conclusion.....	285

Annexes : I

Annexe A - Fiche méthode CMR.....II

Annexe B - Fiche méthode ENFA.....VIII

Annexe C - Fiche méthode Bayésien.....XI

Annexe D – Article 1A

Annexe E – Article 2.....G

Annexe F – Article 3.....	DDD
Annexe G – Article 4.....	KKK
Annexe H – Article 5.....	RRR
Annexe I – Article 6.....	TTT
Annexe J – Participation à des comités scientifiques et présentations des travaux.....	YYY
Annexe K – Encadrement d'étudiants.....	Z

Introduction



Poussin de mouette rieuse, *Chroicocephalus ridibundus*

Grand Bastit, Lansargues (Hérault, France)

Photo © Charlotte Francesiaz

« L'imagination, c'est la base de notre évolution »

Nuccio Ordine, *L'utilité de l'inutile : manifeste*

1. Prédire la réponse des populations aux changements actuels pour mieux les gérer

Face au déclin actuel rapide de la biodiversité, la préservation des espèces et de leur diversité est devenue une problématique sociétale et scientifique majeure de laquelle découlent toutes les politiques de préservation de l'environnement développées progressivement au cours du XXe siècle (Mittermeier et al. 1998, Myers et al. 2000, Brooks et al. 2006, Rands et al. 2010). Les outils principaux pour la conservation de la biodiversité sont les aires protégées, c'est-à-dire des surfaces délimitées au sein desquelles des règles établies, régissant l'utilisation de l'espace, visent à protéger une espèce, un ensemble d'espèces ou des habitats particuliers (Brooks et al. 2004, Bertzky et al. 2012, Saout et al. 2013). Cependant, la plupart des espèces sont structurées en populations plus ou moins éloignées les unes des autres et plus ou moins connectées entre elles. Bien que la pérennité d'une espèce dépende souvent de manière critique des échanges d'individus entre ses populations (Clobert et al. 2001b, Trakhtenbrot et al. 2005, Cowen and Sponaugle 2009, Sanz-Aguilar et al. 2016), les aires protégées n'accueillent en général qu'une fraction de ces populations. La caractérisation des échanges entre populations, de leurs rôles sur la dynamique générale d'une espèce, ainsi que la compréhension de leurs déterminants représentent pour cela deux des enjeux majeurs de la biologie de la conservation. Afin d'y répondre, il est nécessaire d'étudier la manière dont des facteurs environnementaux tels que la présence de prédateurs ou la disponibilité de zones d'alimentation influencent les déplacements des individus au sein et entre populations. L'étude de ces déplacements, de leurs déterminants et de leurs conséquences est un sujet majeur en écologie, qui voit ici des objectifs théoriques recouper ceux des biologistes de la conservation. Une compréhension fine des facteurs qui influencent les déplacements d'individus est en effet un prérequis pour développer des politiques de conservation

pertinentes, par exemple dans le cadre de l'établissement de modes de gestion des habitats qui favorisent la connectivité entre populations ou pour identifier des zones de conservation prioritaires (Trakhtenbrot et al. 2005, Andrello et al. 2015).

En écologie, les déplacements ont essentiellement été étudiés à travers le prisme de l'individu. Chez de nombreuses espèces toutefois, ces individus vivent en groupes et il est possible que les déplacements individuels soient influencés par ce niveau d'organisation. Les connaissances sur les liens entre décisions individuelles et déplacements du groupe dans son environnement sont pourtant encore parcellaires. Dans le cas le plus simple, les déplacements du groupe pourraient être représentés par une fonction linéaire des décisions individuelles. Il serait dans ce cas possible de prédire les déplacements du groupe d'individus en étudiant l'influence des facteurs environnementaux uniquement sur un échantillon d'individus considérés indépendamment. Mais cette vision néglige le fait que des décisions individuelles puissent être influencées par les décisions d'un ou de plusieurs autres individus du groupe. Un tel processus a par exemple été montré chez les babouins olive (*Papio anubis*) (Strandburg-Peshkin et al. 2015), chez qui la trajectoire du groupe suit une décision dominante, c'est-à-dire celle choisie par le plus grand nombre d'individus (Couzin et al. 2011). Les déplacements d'un groupe peuvent aussi être déterminés par le comportement d'un ou de plusieurs individus dominants que les autres individus suivent (Couzin et al. 2005, King et al. 2008). Par ailleurs, on peut supposer que des facteurs liés au groupe lui-même, tels que sa taille, la distribution des âges ou le sex-ratio au sein du groupe, **i**) influencent en retour les décisions individuelles de sorte que les déplacements d'un groupe sont déterminées par l'interaction entre les décisions individuelles et la structure du groupe, et **ii**) sont eux-mêmes influencés

-Introduction-

directement par les facteurs environnementaux tels que la disponibilité en nourriture ou la prédation. Si tel est le cas, il paraît difficile de prédire tout déplacement de groupes à partir de la simple somme de décisions individuelles. Des approches prenant en compte l'interdépendance des décisions individuelles au sein d'un groupe, ainsi que l'effets des facteurs environnementaux sur le groupe dans son ensemble et sa structure sont donc sans doute nécessaires pour prédire les déplacements des individus et ainsi définir des stratégies pertinentes de conservations pour les espèces grégaires (Branch et al. 1993, Reichling 2000).

Dans ma thèse, je me suis intéressée à un mode de vie en groupe particulier : la colonialité. Après avoir décrit les différents modes de vie coloniaux, je présente une courte synthèse de travaux sur l'évolution de la colonialité de reproduction dont les résultats ont apporté un éclairage sur les bénéfices de la vie en groupe, sur les interactions entre la structure de la colonie et les décisions individuelles et sur l'influence de facteurs environnementaux sur la colonie comme une entité fonctionnelle à part entière. Cette section sur l'évolution de la colonialité permettra en outre d'introduire les concepts de coûts et bénéfices liés à la l'évolution de la colonialité, sur lesquels je m'appuie à diverses reprises dans ce document.



Figure 1. Illustration de la diversité des degrés de grégairisme, du mode de vie essentiellement solitaire où la rencontre d'un congénère sert à l'accouplement (couleuvre à collier, *Natrix natrix* et panthère des neiges, *Panthera uncia* ; en bas), aux espèces eusociales (abeilles, *Anthophila* sp. et termites *Isoptera* sp. ; en haut). Autres exemples de vie en groupe : organisation matriarcale chez les éléphants (*Loxodonta africana*) avec un regroupement des femelles et des mâles plus solitaires, banc de thons (Scombridae), otaries à crinière (*Otaria flavescens*) en harem avec leurs jeunes, sternes caugeks (*Thalasseus sandvicensis*) regroupées sur un îlot jusqu'à l'envol des poussins.

(Photo sternes © Charlotte Francesiaz, autres photos © Creative Commons)

2. Vivre en groupe : le cas de la colonialité

Le règne animal présente une remarquable variation dans le degré de grégarisme (Krause and Ruxton 2002). Chez certaines espèces, comme le bison d'Amérique du Nord (*Bison bison*), les individus vivent en groupe de leur naissance jusqu'à leur mort (Merkle et al. 2015). Chez d'autres, à l'inverse, les individus sont solitaires et la rencontre d'un congénère, en général un partenaire pour la reproduction, est un événement unique de la vie d'un individu devant lui permettre d'assurer une descendance. C'est le cas par exemple du saumon du Pacifique (*Oncorhynchus keta*) qui vit de manière solitaire dans l'océan et ne remonte les eaux douces qu'une fois dans sa vie, pour trouver un partenaire, se reproduire et mourir (Keeling and Gonyou 2001, Crespi and Teo 2002). Beaucoup d'espèces adoptent cependant des modes de vie intermédiaires dans lesquels les individus alternent entre des périodes de vie grégaire et solitaire (Krause and Ruxton 2002). C'est par exemple le cas de la plupart des Laridés et des oiseaux pélagiques, ainsi que de nombreux vertébrés migrateurs (Danchin et al. 2005, Newton 2010). Cependant, la taille des groupes durant la période grégaire, la durée relative des différentes périodes grégaires/solitaires et les motivations conduisant à adopter un mode de vie grégaire varient fortement d'une espèce à l'autre (Figure 1)(Danchin et al. 2008b). Il arrive également que le grégarisme soit facultatif au sein d'une même espèce et donc que cette hétérogénéité soit observée entre populations d'une même espèce (Brown 2016). C'est le cas par exemple du faucon crécerellette (*Falco naumanni*) qui peut se reproduire seul ou en groupes de tailles variables (Serrano et al. 2001). La compréhension des facteurs évolutifs à l'origine de cette forte hétérogénéité entre espèces, voire entre populations d'une même espèce, constitue un des sujets majeurs de la recherche en écologie évolutive (Pulliam and Caraco 1984, Jovani and Mavor 2011, Brown 2016).

-Introduction-

La colonialité est une des formes de gréganisme particulièrement étudiée en écologie. Le terme « colonialité » est utilisé pour de nombreuses espèces animales, allant des insectes dont les formes les plus connues sont les fourmilières ou les essaims d'abeilles (Michener 1974, Seeley et al. 1991, Lenoir et al. 1999) jusqu'aux mammifères (e.g., phoques, Härkönen and Harding 2001) et aux oiseaux (Kharitonov and Siegel-Causey 1988). De nombreux auteurs ont proposé des définitions variées du terme même de colonialité (Encadré 1). Danchin et al. (2008a) font le point sur ces définitions dont les nuances sont liées à l'hétérogénéité des modes de vie que ces termes tentent de recouvrir. Ils reconnaissent notamment deux types de stratégies coloniales différentes. L'une est une agrégation d'individus eusociaux, c'est-à-dire ayant un mode de vie social incluant de **l'entraide pendant et en dehors** de la période de reproduction, et où certains individus réduisent ou inhibent leur propre reproduction pour se consacrer à celle d'autres congénères. C'est le cas des hyménoptères et des termites par exemple (Ross and Keller 1995, Nowak et al. 2010). Cette forme de colonialité eusociale est principalement observée chez les insectes et n'est connue que chez deux espèces de mammifères (le rat-taupe nu, *Heterocephalus geber* (O'Riain and Faulkes 2008), et le rat-taupe de Damara, *Cryptomys damarensis* (Scantlebury et al. 2006)). L'autre stratégie est une agrégation des individus en **période de reproduction uniquement**, dans laquelle l'entraide entre individus n'est effective qu'au sein du couple et à travers les soins dispensés à la descendance directe. Cette **colonialité de reproduction** s'observe, par exemple, chez les otaries (Campagna et al. 1992), chez certains poissons (Gross and MacMillan 1981), chez des reptiles (Trillmich and Trillmich 1984) et aussi fréquemment chez les oiseaux marins (Kharitonov and Siegel-Causey 1988) (Figure 1). Les deux principales caractéristiques qui définissent une reproduction coloniale sont de fait **l'agrégation spatiale des individus sur des territoires de reproduction et d'élevage de la descendance** et **la séparation spatiale entre**

ces zones dévouées à la reproduction et dédiées à l'alimentation (Wittenberger and Hunt 1985, Danchin and Wagner 1997, Danchin et al. 2008b).

J'ai concentré mon travail de thèse sur la **reproduction coloniale chez les oiseaux**. A l'image des autres formes de vie grégaire, la taille et la durée de formation des colonies chez les oiseaux varient fortement d'une espèce à l'autre (del Hoyo et al. 1992), de quelques dizaines ou centaines de couples chez les hérons par exemple (Gibbs and Kinkel 1997), à des centaines de milliers chez les manchot royaux (*Aptenodytes patagonicus*) (Weimerskirch et al. 1992). Cette hétérogénéité est perceptible au sein même de familles taxonomiques plus restreintes. Par exemple, dans la famille des **laridés** (*Laridae*), les goélands marins (*Larus marinus*) sont souvent solitaires ou forment des colonies lâches avec de faibles effectifs (Butler and Trivelpiece 1981), alors que les goélands railleurs (*Chroicocephalus genei*) peuvent former des colonies denses regroupant plusieurs milliers d'individus (Chokri 2008). Au sein même d'une espèce la taille des colonies peut aussi varier. Chez la mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*) des colonies peuvent regrouper uniquement quelques couples, ou plusieurs milliers (Lebreton 1984). De même, le temps passé par les individus sur la colonie au cours d'une année, ainsi que la durée de vie des colonies, *i.e.* le nombre d'années successives d'occupation d'un même site par une colonie, varient fortement d'une espèce à l'autre. La mouette rieuse, par exemple, s'installe rapidement sur les sites des colonies à son retour de migration, soit bien avant la ponte (un ou deux mois environ, (Allainé 1988)) alors que le goéland railleur s'installe lui sur les sites de colonie au plus tôt quelques jours avant la ponte (Besnard 2001). Au sein d'une même espèce, certains sites peuvent être occupés une seule année, ou pendant des dizaines d'années (Erwin et al. 1981).

Encadré 1 : De multiple définitions de la colonialité et de la reproduction en colonie

De nombreux auteurs ont donné des définitions du terme de "colonialité", dont voici une liste non-exhaustive. Cette liste fait apparaître un point commun aux différentes définitions : la colonialité de reproduction décrit une agrégation d'individus pour la reproduction et requière une séparation entre un territoire défendu pour la nidification et des zones d'alimentation distinctes, non défendues.

Wittenberger and Hunt (1985):

"A colony is a place where a number of individuals or pairs nest at more or less centralized location from which they regularly depart in search of food"

Danchin and Wagner (1997):

"Colonial breeding (that is, breeding among densely distributed territories that contain no resource other than nest sites) is an unexplained form of social reproduction that occurs in many vertebrates such as reptiles, marine mammals, and especially seabirds, in which more than 95% of species nest colonially"

Rolland et al. (1998):

"[...] colonial breeding, a particular form of group living in which individuals breed within densely distributed nesting territories that contain no resources other than nesting sites (Perrins and Birkhead 1983)."

Danchin et al. (2008a)

"This term has two meanings. It may first be used to describe species that reproduce on territories that contain no other resource but the nest that form aggregations in space. This form of coloniality implies that individuals must leave the territory to gather food. It is thus an aggregate of breeding individuals that only cooperate within pairs. Secondly, the term colony is also used to describe aggregates of cooperative individuals such as in eusocial Hymenoptera, termites or slime moulds "

Péron et al. (2010b):

"Colonial breeding : breeding in high-density sites exempt of feeding resources with territories limited to the nest area"

Evans et al. (2015)

"We interpret coloniality as when animals aggregate to breed well above densities predicted by the ideal free distribution (where animals distribute themselves to match the distribution of resources among patches: (Fretwell and Calver 1969) in territories that contain no defendable resources, leaving many other potential territories unoccupied (Olsthoorn and Nelson 1990, Forbes and Kaiser 1994, Danchin and Wagner 1997, Rolland et al. 1998, Kildaw 1999)."

Dans la suite de cette introduction, je vais résumer les principaux courants de pensées actuels sur l'évolution de cette stratégie et de son hétérogénéité.

3. L'évolution de la colonialité chez les oiseaux

Une étude centrée sur la colonialité de reproduction chez les oiseaux a estimé que 13% des espèces se reproduisent en colonies (Lack 1968). La distribution de cette stratégie au sein de l'arbre phylogénétique des oiseaux est toutefois surdispersée. Par exemple, 98% des Procellariiformes se reproduisent en colonies alors que cette stratégie ne concerne que 16% des passereaux. Quels sont les facteurs favorisant l'évolution de la colonialité dans certaines lignées ?

3.1. La colonialité, un trait adaptatif

Trois processus évolutifs peuvent être énoncés pour expliquer l'évolution de la colonialité : soit la colonialité n'est soumise à aucune pression de sélection et est donc sélectivement neutre, soit elle est une contrainte imposée par l'environnement, soit elle est sélectionnée directement.

Une étude comparative menée par Rolland et al. (1998) sur 55 familles d'oiseaux (320 taxons appartenant à trois super-ordres : Apodimorphae, Strigimorphae et Passerimorphae) a montré que, à partir d'un état ancestral de « reproduction solitaire », la colonialité est apparue 23 fois et a disparu 10 fois durant la phylogénèse des espèces étudiées. La colonialité est donc un trait phylogénétiquement labile qui apparaît plus souvent qu'il ne disparaît,

montrant ainsi qu'il n'est pas neutre, c'est-à-dire qu'il ne peut être prédit par une distribution aléatoire au sein du groupe et par un nombre d'apparitions et de disparitions équivalents (Blomberg et al. 2003).

La deuxième hypothèse soutient que la vie en colonies est une contrainte liée à la disponibilité limitée dans l'espace de sites favorables à la reproduction. Cette hypothèse implique que les individus sélectionnent des sites de nidification ou d'autres ressources (comme l'alimentation pour nourrir les poussins) qui sont spatialement rares, ce qui contraint les individus à se reproduire au même endroit et à donc à se regrouper. Dans ce cas, la colonialité serait une stratégie « par défaut » qui n'apporterait aucun bénéfice particulier aux individus. Belopol'skii (1957) se fondait sur cette hypothèse pour expliquer la forte fréquence de la colonialité chez les oiseaux marins, espèces pour lesquelles peu de sites de nidification semblent disponibles en comparaison à la vaste superficie des océans. Cette **hypothèse de contrainte spatiale** a été longtemps débattue dans la littérature scientifique (voir par exemple Wittenberger and Hunt 1985, Cairns 1992). Cependant, de nombreuses études ont soulevé des arguments qui tendent à la réfuter. Par exemple, la synchronisation des pontes dans des nids voisins au sein des colonies suggère un choix actif des individus plus qu'un regroupement passif et contraint (Hoogland, John and Sherman 1976). De même, les comportements de défense collective contre l'intrusion de prédateurs (Kruuk 1964, Götmark and Andersson 1984) ne sont pas expliqués par cette hypothèse. De plus, il a été démontré que chez de nombreux oiseaux coloniaux, les sites favorables à la nidification ne sont pas une ressource limitante et que, souvent, seule une fraction de l'habitat favorable est exploitée (Shields et al. 1988, Olsthoorn and Nelson 1990, Brown and Brown 1996). L'ensemble de ces arguments tend donc à rejeter l'hypothèse de contrainte spatiale pour expliquer l'évolution de la colonialité.

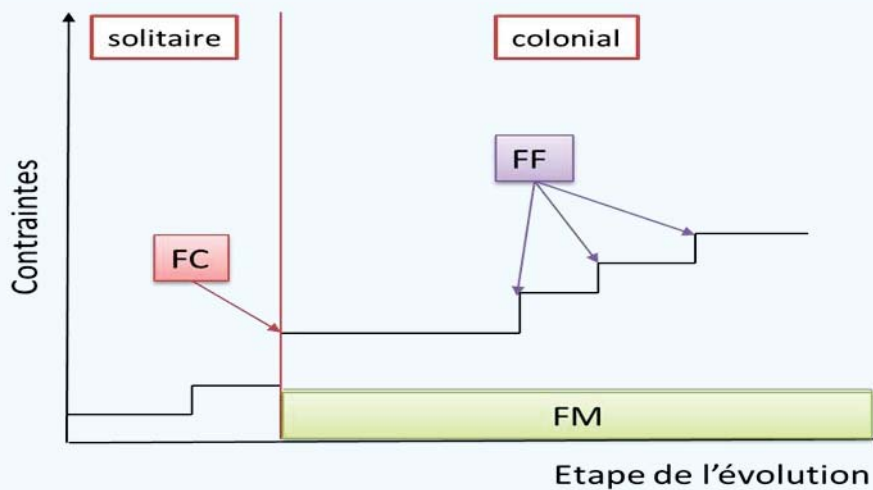
Enfin, la troisième hypothèse expliquant l'évolution de la colonialité dans certaines lignées est celle de la sélection directe, selon laquelle ce mode de vie serait adaptatif et conférerait donc des **avantages sélectifs** aux individus l'ayant adopté (Encadré 2). Dans l'étude de Rolland et al. (1998) citée précédemment, les auteurs ont tenté d'identifier les facteurs pouvant influencer l'évolution de la colonialité chez les oiseaux en recherchant les corrélations d'apparition de ces traits à partir d'une reconstitution des traits de vie ancestraux sur l'arbre phylogénétique. Trois facteurs ont ainsi pu être identifiés : l'absence de territoires d'alimentation, l'utilisation des habitats aquatiques pour la reproduction et l'exposition du nid aux prédateurs (mesurée par sa hauteur et le type d'habitat dans lesquels sont placés les nids). Nous reviendrons en détail sur ces facteurs dans les sections suivantes, mais notons ici que dans leur étude, Rolland et al. (1998) ont montré que la colonialité est apparue avant le passage à l'exploitation du milieu marin. Les auteurs démontrent ainsi que ce n'est pas la vie marine qui aurait contraint les espèces à partager des sites de reproduction (hypothèse de la contrainte spatiale), mais au contraire la reproduction coloniale qui aurait facilité l'exploitation de l'environnement marin. La colonialité serait donc sélectionnée directement, c'est-à-dire pour elle-même, pour son caractère adaptatif. La vie en colonie apporterait donc des bénéfices en termes de valeur sélective aux individus adoptant ce mode de vie. De nombreuses études ont de fait montré la diversité des avantages liés à la vie en groupe en général et en colonie en particulier (voir partie 3.2. pour des exemples). Toutefois, la vie en colonie apporte également son lot de coûts, et c'est le rapport entre les bénéfices et les coûts liés à la colonialité qui détermine son évolution, son maintien et la diversité de ses formes.

Il est enfin utile de relever que depuis une quinzaine d'année, de nombreux travaux ont mis en avant l'idée que les coûts et bénéfices liés à la vie en colonie ne seraient que des facteurs de maintien de la colonialité, et que les facteurs déterminant son apparition et sa diffusion au sein d'une lignée évolutive serait en fait l'hétérogénéité spatiale de la qualité des habitats (des ressources en nourriture et/ou des sites de nidification). Cette hypothèse stipule que dans des environnements spatialement hétérogènes, mais dont la qualité est autocorrélée temporellement, l'utilisation de l'information publique, c'est-à-dire d'une évaluation de la qualité de l'environnement à travers la présence ou le succès de reproduction d'autres individus, conduit à une concentration des individus sur les meilleurs sites de reproduction. Ce regroupement favorise à son tour, dans cette hypothèse, l'évolution de comportements qui réduisent les coûts ou augmentent les bénéfices de la vie en groupe (par exemple la défense active en groupe contre les prédateurs ou synchronisation des pontes) et seraient donc indirectement le moteur de l'évolution vers un mode de vie colonial (Encadré 2) (Boulinier and Danchin 1997, Danchin and Wagner 1997, Wagner et al. 2000). Il est cependant intéressant de noter que certaines espèces d'oiseaux coloniaux occupent des milieux instables, donc peu autocorrélés temporellement, et que ces espèces présentent des degrés extrêmes de traits caractérisant la colonialité (densité extrême des nids, synchronisation maximum des pontes, élevage des poussins en crèche, etc). Malgré son intérêt conceptuel, cette dernière hypothèse est incompatible avec un certain nombre de situations empiriques qui ont cependant été peu étudiées.

Malgré plus de cinquante ans de recherche sur les facteurs ultimes de l'évolution de la colonialité, aucun consensus ne semble se dégager et il est possible, voire probable, que cela soit lié à la diversité des pressions pouvant conduire à l'évolution et au maintien de la colonialité.

Encadré 2 : Evolution de la stratégie de reproduction solitaire vers la colonialité

(Figure inspirée de Kharitonov & Siegel Causey, 1988)



Facteurs causaux (FC) : Développement de la reproduction coloniale en présence de ressources en nourriture abondantes et imprévisibles (hétérogénéité spatiale), localisées en dehors des limites de l'habitat de nidification. Utilisation de l'information publique.

Facteurs de formation (FF) du degré de colonialité : Influence de la prédation terrestre et aviaire, site de nidification approprié, stabilité de l'habitat.

Facteurs de maintenance (FM): Synchronisation de la reproduction, facilitation sociale, meilleure défense de la colonie, etc.

3.2. La colonialité, un trait soumis à sélection multi-niveaux

L'évolution de la colonialité en tant que trait adaptatif semble en contradiction avec les principes de l'évolution darwinienne basée sur la compétition entre individus, qui devrait donc favoriser des comportements individualistes (West-Eberhard 1979, Dawkins 2006). Pour comprendre comment une évolution darwinienne compétitive pourrait favoriser la diffusion au sein d'une population de l'aptitude, déterminée génétiquement, à vivre en groupe, il est nécessaire d'identifier les situations où le ratio entre bénéfice et coût est positif à l'échelle des individus (Hamilton 1963). La théorie de la **sélection de parentèle** décrit précisément une telle situation (Hamilton 1964). Elle suppose que les comportements altruistes (et dans certaines extensions récentes de la théorie, plus généralement des comportements non compétitifs (Frank 1998), sont sélectionnés car, en avantageant des individus (génétiquement) apparentés, ces comportements favorisent la diffusion de ses propres gènes (Haldane 1955, Hamilton 1964, Smith 1964, Foster et al. 2006). Bien qu'elle ait été reconnue comme pertinente pour expliquer l'évolution de comportements sociaux chez plusieurs espèces animales (comme par exemple la coopération entre mâles chez les chimpanzés (Morin et al. 1994) ou l'organisation monogame des insectes eusociaux (Queller and Strassmann 1998), la sélection de parentèle ne permet pas d'expliquer les regroupements et les comportements altruistes impliquant essentiellement des individus non apparentés. Telle est vraisemblablement le cas des oiseaux coloniaux, chez qui les échanges d'individus entre colonies sont trop nombreux pour que les colonies ne soient constitués que d'individus apparentés (Inchausti and Weimerskirch 2002). Pour comprendre l'évolution de la colonialité, il faut donc faire appel à d'autres bénéfices individuels de la vie en groupe.

Parmi les bénéfices individuels d'une vie grégaire, l'augmentation de **la vigilance du groupe et de la défense face aux prédateurs** ont été abondamment documentées (par exemple : (Brown and Brown 1987, Siegel-Causey and Kharitonov 1990, Serrano et al. 2005). La répartition de l'effort de détection des prédateurs et des comportements actifs de protection contre ces prédateurs sur l'ensemble des individus du groupe permet, en effet, de diminuer la vigilance individuelle et de réallouer l'énergie économisée à d'autres fonctions, comme par exemple le soin aux jeunes ou la recherche de nourriture (Powell 1974, Brown and Brown 1987, Terhune and Brillant 1996). La vie en groupe permet également de **trouver de la nourriture** plus facilement (Ward and Zahavi 1973, Canova and Fasola 1993) surtout quand les zones potentielles d'alimentation sont réparties de manière **hétérogène et imprévisible** dans le temps et l'espace. A l'inverse, des **effets densité-dépendants** peuvent entraîner des coûts individuels en termes de valeur sélective tels qu'une augmentation de la **transmission de parasites et de maladies** (Brown and Brown 1996, McCoy and Boulinier 2002), de la **compétition intraspécifique** pour la nourriture et les partenaires (Moller 1987, Forero et al. 2002), de la **consanguinité** (Greenwood 1980), de l'**adultère** (Moller and Birkhead 1993) du **cannibalisme** et des **infanticides** (Wittenberger and Hunt 1985). La forte concentration spatiale d'un grand nombre d'individus rend aussi les colonies **plus visibles pour les prédateurs** (Clode 1993) et constituent pour eux une ressource alimentaire prévisible dans l'espace.

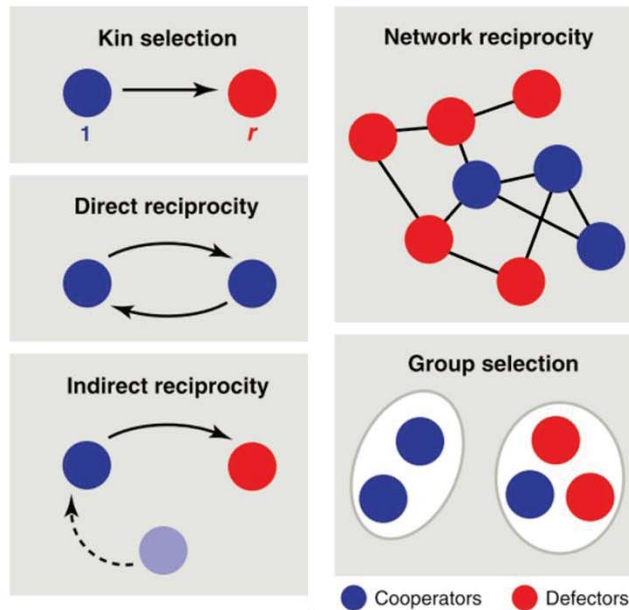


Fig. 3. Five mechanisms for the evolution of cooperation. Kin selection operates when the donor and the recipient of an altruistic act are genetic relatives. Direct reciprocity requires repeated encounters between the same two individuals. Indirect reciprocity is based on reputation; a helpful individual is more likely to receive help. Network reciprocity means that clusters of cooperators outcompete defectors. Group selection is the idea that competition is not only between individuals but also between groups.

Nowak 2006 *Science* 314:1560-1563

Figures 2. Cinq mécanismes pour expliquer l'évolution de la coopération. Figure extraite de l'article de Nowak (2006). De nombreux travaux ont également montré l'intérêt de la coopération qui rendrait cette stratégie d'altruisme réciproque évolutivement stable et empêcherait l'invasion d'individus tricheurs, *i.e.* un individu qui tire bénéfice des autres individus sans rien apporter en retour (Roberts 1998, 2008). De plus coopérer peut également augmenter la bonne « réputation » d'un individu, qui voit alors sa valeur sélective augmentée (Sylwester and Roberts 2010).

Cette liste générique de bénéfices et de coûts associés à la colonialité met en exergue un aspect essentiel du comportement grégaire en tant que trait adaptatif : l'avantage sélectif qu'a un individu à vivre en groupe dépend de l'avantage sélectif qu'ont les autres individus à vivre également en groupe. En d'autres termes, les bénéfices et coûts liés à la colonialité influencent son évolution, mais l'évolution de la colonialité influence en retour les coûts et bénéfices qu'elle engendre. La dynamique évolutive de la colonialité se base donc sur des boucles d'actions et de rétroactions (« interactions » dans la suite de ce mémoire) entre l'individu et le groupe.

-Introduction-

Ce type de dynamique évolutive a été relativement bien étudié dans le cadre de l'évolution de la coopération (Avilés et al. 2002, Axelrod and Hamilton 2006). Parmi les différents mécanismes proposés pour expliquer cette dynamique (réciprocité directe, indirecte, de réseaux, sélection multi-niveaux ; voir Figure 2), la sélection multi-niveaux semble particulièrement appropriée au cas de l'évolution de la colonialité. Les autres mécanismes proposés font en effet référence à des comportements altruistes alors que la colonialité implique une large palette d'interactions allant au-delà de l'altruisme (Wilson and Hölldobler 2005). Par exemple, dans une colonie les individus reproducteurs ont intérêt à ce que les autres individus réussissent aussi leur reproduction afin qu'ils continuent par exemple à assurer la défense de la colonie et à rechercher de la nourriture en groupe pour nourrir leurs poussins. La sélection multi-niveaux implique que le groupe est une entité évolutive sous sélection au même titre que l'individu : des interactions au sein d'un groupe ayant un effet synergique sur la valeur sélective des individus qui le constituent favorisent à la fois les individus et le groupe lui-même (Wilson and Sober 1994). Quels sont les contextes qui favorisent l'émergence de ces effets synergiques?

Une série de travaux à l'interface entre écologie et biologie évolutive, conduite à partir de la fin des années 1990, a apporté les premiers éléments de réponse à cette question : **l'effet synergique et adaptatif, à l'échelle du groupe (ici de la colonie), des choix individuels dépend-il de la dynamique des populations ?** (Avilés 1999, Hauert et al. 2006, Simon et al. 2013) Ainsi, Traulsen and Nowak (2006) montrent, à l'aide d'un modèle théorique, qu'un effet synergique (la coopération dans leur cas) évolue si le ratio entre les bénéfices et les coûts de la coopération est supérieur au ratio entre la taille maximum d'un groupe et le nombre de

groupes dans la population. Ils montrent également que les échanges d'individus entre groupes (dispersion) tendent à ralentir l'évolution ou à fragiliser le maintien d'effets synergiques au sein de la population. D'autres modèles ont permis d'étudier comment l'évolution d'effets synergiques sur la capacité reproductive des individus pouvait, en retour, influencer la dynamique des groupes et notamment favoriser la rotation des individus entre groupes (Avilés 1999). Enfin, plusieurs travaux ont démontré le rôle central d'une structuration spatiale des populations dans l'évolution d'effets synergiques (Hauert and Doebeli 2004, Roca et al. 2009).

Pour résumer, la colonialité est un trait adaptatif dont l'évolution et le maintien reposerait sur une sélection à deux niveaux – l'individu et la colonie – et sur l'existence d'interactions entre ces deux niveaux : les coûts et bénéfices des décisions des individus se répercutent sur le fonctionnement et la persistance de la colonie, qui elle-même va influencer la valeur sélective des individus à travers leur succès de reproduction, la survie de leurs jeunes ou leur propre survie par exemple. De nombreux travaux théoriques ont montré l'importance de la dynamique des populations, c'est-à-dire de l'évolution dans le temps et dans l'espace de la taille des groupes d'individus vivant ensemble au moment de la reproduction, sur cette sélection à deux niveaux (dont Traulsen and Nowak 2006). Au-delà de ces travaux théoriques, les études empiriques sur les liens unissant dynamique des colonies et dynamique des populations chez les oiseaux font cruellement défaut, faisant de la sélection multi-niveaux un processus évolutif encore largement hypothétique dans le cadre de la colonialité. En particulier, quelles informations pouvons-nous tirer de l'étude de la dynamique des colonies elle-même? Quel est le degré de socialité entre les individus au sein des groupes et comment

influe t'il la dynamique coloniale ou la dynamique de la population ? Les deux niveaux « individus » et « colonie » sont-ils suffisants pour appréhender l'ensemble des coûts et bénéfices de la vie en colonie ou bien est-ce qu'un troisième niveau, celui de la « méta-colonie », est nécessaire ? Très clairement, **un éclairage empirique sur les relations entre décisions individuelles, dynamique coloniales et dynamique des populations apparait aujourd'hui nécessaire pour mieux comprendre l'évolution de la colonialité. C'est cet éclairage que je propose d'apporter dans ce travail de thèse.**

4. Modèles et sites d'étude

Mes travaux de thèse se sont appuyés sur deux espèces modèles choisies parmi les Laridés coloniaux : la **mouette rieuse**, *Choicocephalus ridibundus* et le **goéland railleur**, *Chroicocephalus genei* (Table 1, Chapitre 1). Ces deux espèces sont phylogénétiquement et morphologiquement proches, et sont toutes les deux coloniales mais avec des stratégies coloniales ainsi que des dynamiques de population et de reproduction sensiblement différentes (del Hoyo et al. 1996, Pons et al. 2005). La mouette rieuse est décrite comme étant plutôt fidèle à son site de reproduction d'une année sur l'autre car elle niche dans des habitats relativement stables d'une année sur l'autre. Au contraire, le goéland railleur change de sites chaque année, probablement du fait qu'il a adopté une stratégie adaptée à l'occupation de milieux instables tant à l'échelle intra qu'inter-annuelle (Besnard 2001). Par ailleurs, la mouette rieuse élève ses poussins au nid tandis que le goéland railleur élève ses poussins au sein de crèches de poussins en périphérie des colonies (Encadré 3).

Encadré 3 : L'élevage des poussins : crèche ou pas crèche ?

Une crèche de poussins est le rassemblement des poussins d'une colonie en un seul groupe défendu par l'ensemble des individus de la colonie. Les crèches peuvent se former sur le site même de la colonie comme, par exemple, chez les pélicans ou les flamants (Schaller 1964, Burke and Brown 1970, Tourenq et al. 1995) ou en périphérie de la colonie comme, par exemple, chez certaines mouettes et sternes (Buckley and Buckley 1972, Besnard et al. 2002). Les groupes peuvent être larges et compacts comme chez les flamants (Brown and Root 1971) ou petits et nombreux comme chez certains manchots (Pettingill 1960).


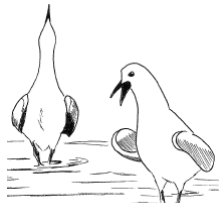
La thèse d'Aurélien Besnard (2001) traitait de l'évolution de cette stratégie d'élevage des poussins en crèche dans la sous-famille des Larinae. Il a montré que la latence entre l'installation sur les colonies et les premières pontes ainsi que la durée d'incubation sont réduites chez les espèces formant des crèches. Il souligne également que les poussins élevés en crèche quittent le nid plus tôt que ceux élevés sur les territoires de nidification. Il conclut que la contraction du temps passé sur le site de la colonie, la synchronisation des pontes et l'utilisation de ce système de crèche sont des adaptations permettant de nicher dans des milieux instables à l'échelle intra-mais aussi inter-annuelle.



Colonie de goélands railleurs avec une petite crèche sur le site du Grand Bastit (Lansargues, Hérault, France).

(©Charlotte Francesiaz)

Table 1 : Description des deux modèles d'étude sur lesquels s'appuie la thèse (del Hoyo et al. 1996, Issa and Muller 2015)

<p align="center">Espèce Nom vernaculaire, <i>Nom latin</i></p> <p align="center">Dessin de JY Barnagaud ©</p>	<p align="center">Mouette rieuse, <i>Chroicocephalus ridibundus</i> (Linné, 1766)</p> 	<p align="center">Goéland railleur, <i>Chroicocephalus genei</i> (Brème, 1839)</p> 
Physiologie		
<p>Taille Poids</p>	<p align="center">33 à 39 cm 250 à 310 g</p>	<p align="center">37 à 44 cm 220 à 350 g</p>
Habitat et Alimentation		
<p align="center">Hivernage</p>	<p align="center">Répartition globale dans l'hémisphère nord sur les côtes et en mer</p>	<p align="center">Côtes méditerranéennes, mer noire, sud mer caspienne, mer rouge et mer d'Arabie</p>
<p align="center">Reproduction</p>	<p align="center">Dans les terres et sur les côtes de l'Europe à l'Asie orientale</p>	<p align="center">Des populations distribuées du Kazakhstan à l'Espagne</p>
<p align="center">Type d'habitat</p>	<p align="center">Zones humides douces et saumâtres</p>	<p align="center">Lagunes et salins littoraux</p>
<p align="center">Alimentation</p>	<p align="center">Régime omnivore avec une préférence pour les petites proies animales et les lombrics</p>	<p align="center">Poissons et invertébrés aquatiques</p>
Reproduction		
<p align="center">Début de saison</p>	<p align="center">Arrivée progressive sur les sites de reproduction, défense précoce du territoire de nidification</p>	<p align="center">Prospection de plusieurs sites en début de saison et installation rapide et synchronisée sur quelques-uns</p>
<p align="center">Latence entre installation et pontes</p>	<p align="center">20-30 jours</p>	<p align="center">3 jours</p>
<p align="center">Temps d'incubation</p>	<p align="center">24 à 26 jours</p>	<p align="center">22 jours</p>
<p align="center">Elevage des poussins</p>	<p align="center">Sur ou autour du nid,</p>	<p align="center">Crèche en périphérie de la colonie</p>
<p align="center">Type d'habitat</p>	<p align="center">Ilot avec végétation</p>	<p align="center">Ilots nu</p>
<p align="center">Distance entre les nids</p>	<p align="center">>30cm</p>	<p align="center">approx 10-15cm</p>
<p align="center">Nombre d'œufs</p>	<p align="center">2-3</p>	<p align="center">2-3</p>
<p align="center">Ponte de substitution</p>	<p align="center">Oui</p>	<p align="center">Oui</p>
<p align="center">Stabilité de l'habitat</p>	<p align="center">Habitat stable</p>	<p align="center">Habitat instable</p>
<p align="center">Fidélité au site de reproduction</p>	<p align="center">Forte (Philopatrie)</p>	<p align="center">Faible (Forte rotation des sites occupés par des colonies)</p>

-Introduction-

Ces deux espèces dépendent fortement des zones humides pendant leur période de reproduction (del Hoyo et al. 1996). Mes deux aires d'étude ont été: les 343 **étangs du Forez et leurs alentours**, au nord de St Etienne (Loire) et les **salins et étangs des lagunes de la côte méditerranéenne française** (Figure 3). Paradoxalement, ce sont de grandes surfaces totalement artificielles et gérées par l'homme qui accueillent pourtant une biodiversité riche. Cependant ces zones humides sont aujourd'hui menacées par la précarité des activités qui les entretiennent ; la pisciculture et l'agriculture pour la plaine du Forez (Barbe et al. 2000, Broyer et al. 2015) et l'activité salinière pour la côte méditerranéenne mais également l'urbanisation (Béchet et al. 2008, 2011). Ce sont des zones d'importance internationale pour la reproduction de nombreux oiseaux d'eau (Ramsar Convention Secretariat 2010, Sripanomyom et al. 2011). La Camargue, par exemple, accueille la seule colonie de flamants roses de France, de nombreux canards, et l'aro-limicoles. La plaine du Forez est un des noyaux de reproduction française des mouettes rieuses (Lebreton 1984, Sadoul 1998) mais aussi un zone primordiale pour les canards (Broyer and Calenge 2009). La biologie des deux espèces et des milieux étudiés, et les programmes de suivis dans lequel s'inscrit cette thèse seront plus amplement décrits dans le chapitre 1.

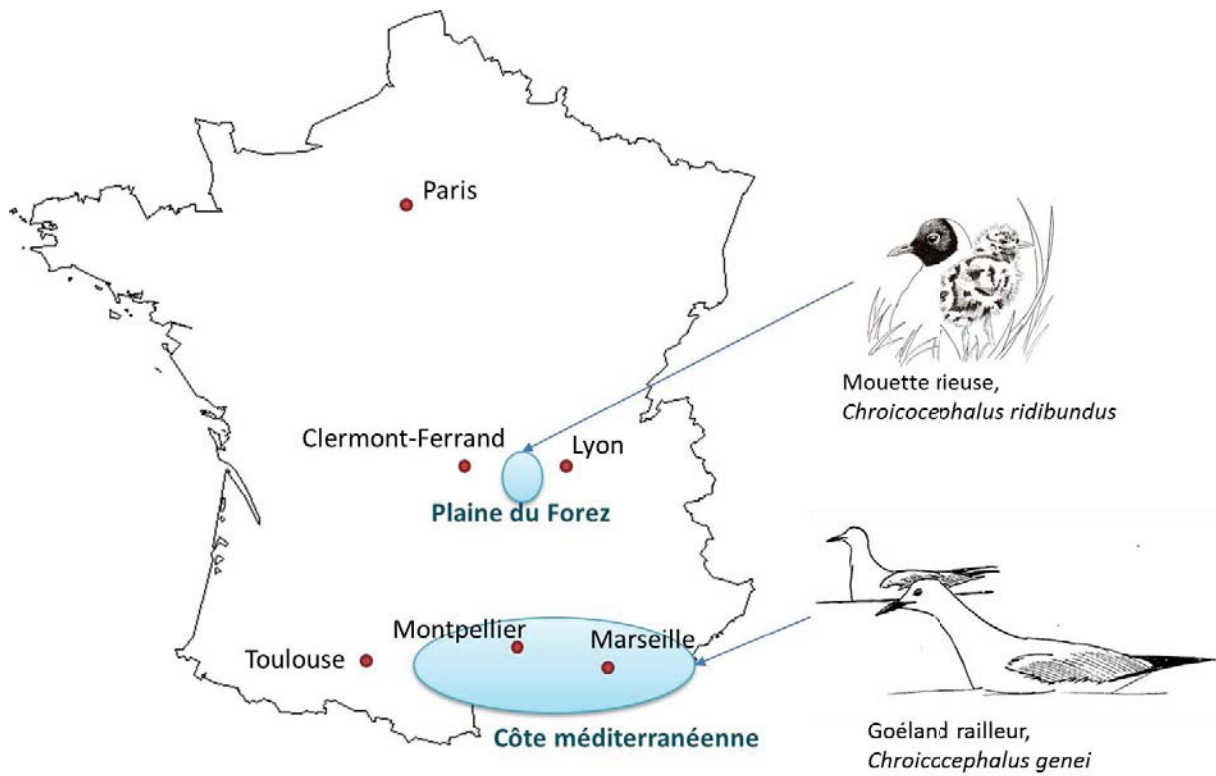


Figure 3 : Zones et espèces étudiés dans la thèse. La population de mouettes rieuses étudiée est celle de plaine du Forez. Elle se situe dans le département de la Loire. La population de goélands railleurs étudiée est celle de la côte méditerranéenne, donc sur plusieurs départements : Aude, Hérault, Gard, Bouches du Rhône et Var.

Encadré 4 : Dynamique de population, sélection d'habitat et de dispersion chez les espèces coloniales

La dynamique de population a pour objet de décrire les variations de taille et de structure des populations au cours du temps et dans l'espace et d'étudier les facteurs biologiques et environnementaux qui sont à l'origine de ces variations. Ces facteurs sont généralement regroupés en **facteurs extrinsèques**, c'est-à-dire liés à l'environnement comme la pression de prédation, la disponibilité en ressources alimentaires, et en **facteurs intrinsèques** comme la compétition intraspécifique notamment, imposés par la structure (distribution des âges, sex-ratio) ou la taille des populations elles-mêmes. Les facteurs extrinsèques affectent la survie, la fécondité, la dispersion des individus, ce qui en retour affecte la structure des populations. Autrement dit la dynamique des populations dépend de la réponse des populations aux conditions environnementales. Dans les cas des espèces coloniales, on peut identifier chaque colonie comme une entité répondant à des facteurs environnementaux communs à tous les individus qui la composent. Pour autant, chaque colonie est composée d'individus aux caractéristiques différentes (âge, sexe, condition corporelle, expérience) (Bowler and Benton 2005), qui peuvent réagir différemment aux facteurs extrinsèques. Chez les espèces coloniales, l'ensemble des individus de la colonie est soumis aux mêmes conditions environnementales et même si les individus peuvent ne pas tous répondre de la même manière selon leurs caractéristiques à ces conditions, la vie en groupe contraint les individus à prendre des décisions en fonction de celles des autres individus.

La sélection de l'habitat

La sélection de l'habitat est une somme de choix impliquant une suite de réponses comportementales et entraînant une utilisation raisonnée et non-aléatoire de certains sites (Hutto 1985). Pour une espèce mobile, chaque choix d'habitat sera associé à une fonction, comme la reproduction par exemple, et un stade de développement. Par définition, le choix d'un habitat de reproduction pour une espèce coloniale comprend un **site de nidification** spatialement distinct de **zones d'alimentation**. Les individus ont intérêt à utiliser des indices pour **évaluer la qualité** des différents sites selon leur fonction recherchée (Fretwell and Calver 1969, Wittenberger and Hunt 1985). Chez les espèces coloniales, nous verrons qu'en plus de l'utilisation d'indices environnementaux, la sélection de l'habitat va impliquer d'autres facteurs, notamment sociaux.

La dispersion

On distingue généralement trois grands types de dispersion : la **dispersion post-natale** (erratisme d'un immature avant son premier essai de reproduction), la **dispersion natale** (mouvement d'un

individu de son site de naissance vers son premier site de reproduction) et la **dispersion de reproduction** (d'un site de reproduction à l'autre). La dispersion peut être décomposée en trois étapes : (i) le choix de disperser ou de rester sur le même site, (ii) l'erratisme internuptial, (iii) le choix du nouveau site de reproduction (Clobert et al. 2001a, Bowler and Benton 2005, Ronce 2007). Si la fidélité inter-annuelle au site de reproduction peut présenter des avantages pour les individus par la connaissance des environs (McNicholl 1975), la dispersion permet un brassage des individus (et donc des gènes) entre les colonies et les populations (Slatkin 1985, Bohonak 1999). Elle permet donc d'**éviter la consanguinité** et de **créer du brassage génétique** (Stephen Dobson 1982, Moore and Ali 1984, Dobson and Jones 1985). La capacité de dispersion peut aussi être avantageuse pour **s'adapter aux changements** environnementaux ou à **l'instabilité et à l'hétérogénéité des ressources dans l'espace et le temps** (MacArthur and Pianka 1966, Travis and Dytham 1999, Santoro et al. 2013) et éviter la compétition due aux processus densité-dépendants (Rendón et al. 2001, Balkiz et al. 2010) . Ainsi, par la dispersion, les individus peuvent optimiser leur valeur sélective en sélectionnant les meilleurs sites, liant intimement la dispersion à la sélection d'habitat.

Le processus de dispersion s'accompagne également de nombreux coûts pour les individus dispersant (Bonte et al. 2012). Les coûts peuvent survenir au moment du départ, pendant le transfert d'un site à l'autre ou lors de l'installation. On peut distinguer les **coûts énergétiques, temporels** (l'énergie et le temps dépensés pour la dispersion ne peuvent pas être alloués à d'autres tâches), de **risques** (probabilité d'être blessé ou de mourir pendant la dispersion) et **d'opportunité** (perte des avantages de la fidélité au site occupé précédemment comme la connaissance des zones d'alimentation ou la connaissance des voisins).

Selon l'état de l'individu, les coûts-bénéfices de la dispersion ne sont pas les mêmes. L'état d'un individu influence donc les décisions de dispersion (et de recrutement, voir chapitre 2). L'état d'un individu peut être envisagé selon plusieurs caractéristiques qui ont déjà montré un effet sur les décisions de dispersion : le **sexe** (alors que chez les mammifères la dispersion des mâles est plus forte que celle des femelles, c'est le patron inverse que l'on retrouve chez les oiseaux (Greenwood 1980), **l'âge** (Pyle et al. 1997, Ronce et al. 1998, Bradley et al. 2000), la **condition physique** (Meylan et al. 2002, Debeffe et al. 2012), **l'expérience** (Serrano et al. 2001, Balkiz et al. 2010) et **l'hétérozygotie** (Gillingham et al. 2013).

5. La dynamique des populations comme reflet de choix individuels influencés par la colonie

La colonie est une entité écologique en soi, qui réagit directement aux facteurs environnementaux. Tous les travaux cités jusqu'à présent ont étudié la colonialité dans une perspective évolutive. Les facteurs impactant la vie en colonie y sont donc examinés dans une perspective à long terme. Ces facteurs ont également des effets immédiats, ceux-là même qui nous intéressent dans une perspective écologique avec des applications potentielles en biologie de la conservation. Je vais à présent décrire plus précisément la façon dont les facteurs environnementaux peuvent influencer à court terme la dynamique spatio-temporelle des colonies, comment la structure de la colonie influence sa dynamique propre et comment le mode de vie colonial influence les décisions individuelles. Je montrerai également l'intérêt de considérer l'étude d'un ensemble de colonies comme des sous-populations dépendantes les unes des autres en vue d'une compréhension intégrative et multi-échelles de la démographie des populations.

5.1. Le choix individuel dans un contexte de vie coloniale

Un choix peut être défini comme « *le processus par lequel l'individu acquiert de l'information sur les alternatives qui s'offrent à lui et décide d'opter pour celles d'entre elles qui, compte tenu d'un certain nombre de paramètres, lui permet de maximiser son aptitude [communément nommé valeur sélective]* » (Danchin et al. 2005). Le choix est donc **un processus qui s'opère au niveau individuel**. Chaque individu peut par exemple choisir le site sur lequel il souhaite se nourrir ou se reproduire. Il peut choisir d'être fidèle à un site de

reproduction ou de disperser. Nous verrons notamment dans le chapitre 2, comment l'état d'un individu va influencer son comportement vis-à-vis de ces choix. Cependant chez les oiseaux coloniaux (et les espèces qui vivent en groupe en général), la dépendance de l'individu à sa colonie lors de la reproduction amène ces choix à être influencés par ceux des autres individus.

Afin de comprendre comment les deux niveaux d'organisation que sont l'individu et la colonie interagissent chacun avec l'environnement, il est nécessaire d'étudier l'influence de cet environnement sur les choix individuels et ses conséquences sur la dynamique des colonies. Dans un premier temps, je me suis intéressée à l'impact de **l'environnement physique** (caractéristiques du site de reproduction et ressources trophiques) et de **l'environnement social** (le lien entre des décisions individuelles liées à l'état de l'individu et à ses choix par rapport aux autres individus) sur la distribution et la dynamique des colonies (Figure 4). Pour finir j'ai étudié un niveau d'organisation supérieur à celui de la colonie, en étudiant comment la qualité d'une colonie impacte la dynamique des autres colonies.

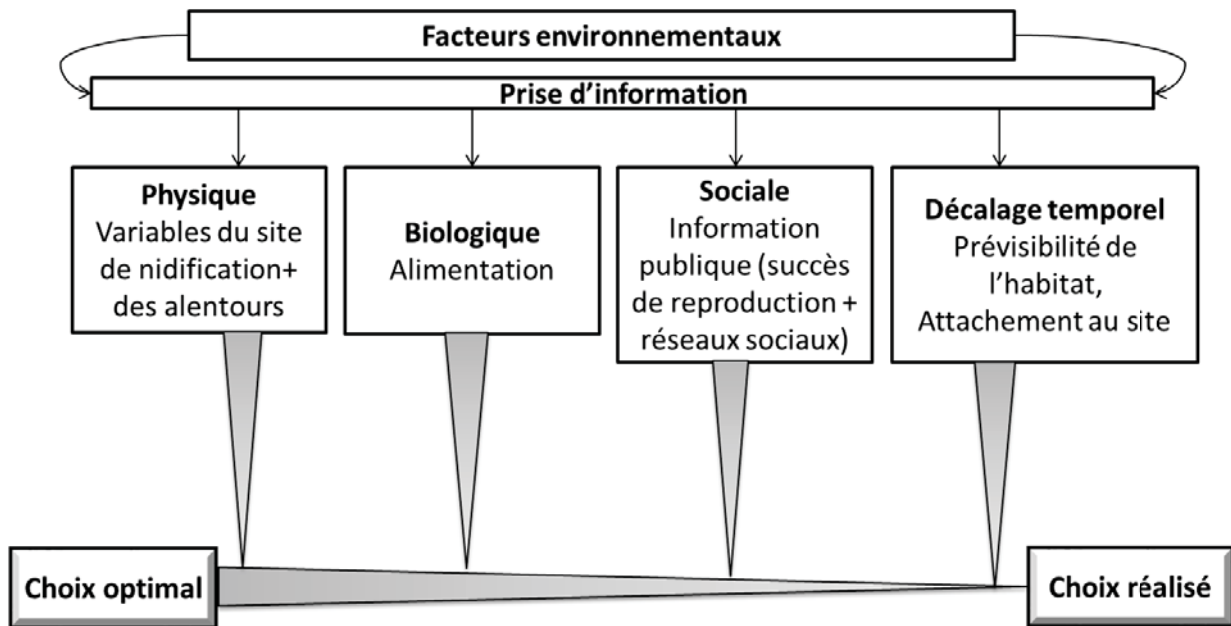


Figure 4. Le choix d'un site de reproduction dépend de nombreuses variables. Les individus doivent obtenir de l'information sur la qualité des sites à travers ces variables pour faire le choix optimal. Mais 1) les individus ont rarement une vision d'ensemble des sites disponibles, 2) les critères ne sont pas toujours faciles à évaluer, 3) il est difficile d'optimiser tous les critères. Dans cette thèse, j'utiliserai chaque encadré pour mieux expliciter ce qui agit sur le choix d'un habitat par des oiseaux coloniaux. Figure adaptée de (Danchin et al. 2005)

5.2. L'environnement physique à l'interface entre l'individu et la colonie

Comme vu précédemment, la colonie peut être considérée comme une entité écologique à part entière répondant à des facteurs environnementaux. Pourtant, peu d'études portant sur les espèces coloniales se sont intéressées à l'effet de l'environnement sur la dynamique coloniale (voir cependant Barbraud et al. 2003 pour un exemple), notamment parce qu'il est souvent difficile d'étudier un ensemble de colonies connectées régionalement sur plusieurs années, tout en disposant des données environnementales associées. Dans un premier temps, je vais m'attacher à décrire l'état des connaissances sur les facteurs environnementaux ayant

de forts impacts sur la reproduction des oiseaux coloniaux. Je décrirai aussi comment les individus sélectionnent leur environnement à travers leur choix de l'habitat de reproduction. Dans un second temps, nous verrons comment des variations spatiales et temporelles de ces facteurs entraînent des changements dans les choix des sites de reproduction et influent en retour sur la dynamique spatio-temporelle des colonies : fissions et fusions avec d'autres colonies, colonisation de sites et extinctions locales.

5.2.1. Le choix d'un habitat pour la reproduction coloniale

La niche écologique

La **niche écologique** se définit comme les conditions nécessaires à une espèce pour son développement, sa survie et sa reproduction (Grinnell 1917, Hutchinson 1957). La niche écologique des oiseaux coloniaux pendant la période de reproduction comprend le **site de nidification** et les **sites d'alimentation** qui sont séparés spatialement. Le site de nidification doit être adéquat pour **construire un nid** et notamment **prévenir du risque de prédation mais aussi des aléas climatiques** par exemple. Le site d'alimentation doit fournir une quantité de **ressources alimentaires** suffisante pour assurer la survie des adultes et des poussins malgré la compétition liée au regroupement d'un grand nombre d'individus au même endroit du fait de la vie en colonie. Les deux sites doivent de plus se trouver à des distances suffisamment réduites pour que le coût des déplacements soit inférieur au bénéfice de la recherche de nourriture.

Les individus font des choix basés sur les indices disponibles dans l'environnement pour évaluer la qualité des sites et ainsi sélectionner celui permettant, idéalement, une optimisation de leur valeur sélective (Encadré 4). La distribution des colonies reflète de fait ces choix individuels.

Une optimisation de la sélection des sites pour parer aux coûts de la reproduction

La sélection d'un habitat est une étape cruciale de la reproduction. Sebastián-González et al. (2010) ont ainsi montré que la sélection de l'habitat par les peuplements d'oiseaux d'eau était plus stricte lors de la période de reproduction que lors de l'hivernage. En effet, cette période conditionne directement le succès de reproduction et donc la fécondité. Mais en enchaînant compétition pour le territoire de nidification, pour le choix de partenaire, fabrication des œufs pour les femelles et soins parentaux, la saison de reproduction est une période de la vie des individus particulièrement coûteuse sur le plan énergétique (Ruiz et al. 2000, Nilsson and Råberg 2001) et peut donc avoir des conséquences fortes en termes de survie ou de reproduction future à court et moyen terme (Kirkwood and Rose 1991, Nilsson and Svensson 1996, Hanssen et al. 2005). De la qualité de l'habitat de reproduction dépend donc la valeur sélective des individus reproducteurs et celle de leur descendance. Enfin, pendant la période de reproduction, le coût de la dispersion des individus pour sélectionner de meilleurs habitats est élevé car les individus ont déjà fortement investi dans leur site actuel (notamment leur défense, leur construction, la ponte des œufs).

Effets de la compétition pour la ressource sur la dynamique d'une colonie

De manière générale, l'abondance des ressources (quelles qu'elles soient : alimentation, espace, etc.) dans un environnement est un facteur qui structure fortement les populations puisque les effectifs des populations sont généralement plus faibles lorsque la ressource est réduite (Newton, 1998). Cette observation est applicable au cas des colonies : la disponibilité en ressources est primordiale pour subvenir aux besoins d'un grand nombre d'individus, surtout pendant une période cruciale comme la reproduction. Néanmoins, les ressources sont souvent **limitées** et génèrent une **compétition** entre individus si la taille de la colonie dépasse les capacités du milieu (Furness and Birkhead 1984, Lewis et al. 2001, Forero et al. 2002, Ainley et al. 2003). Les ressources doivent donc être présentes en **qualité** et en **quantité** suffisantes pour réduire cette compétition. L'hypothèse de **distribution despotique** décrit une augmentation de la compétition avec l'augmentation des effectifs (processus densité-dépendent) et implique qu'il y a une différence individuelle quant à la capacité à mobiliser les ressources (Fretwell 1972, Rendón et al. 2001). Les individus les plus compétitifs préemptent les meilleurs territoires, forçant les individus les moins compétitifs à disperser vers des territoires de moins bonne qualité. Chez les espèces coloniales, les individus moins compétitifs peuvent aussi exploiter d'autres ressources de moindre qualité (ou moins accessibles), ajoutant ainsi un coût supplémentaire à leur investissement dans la reproduction (Ballance et al. 2009). La compétition est de fait un bon exemple illustrant les potentiels de sélection multi-niveaux chez les espèces coloniales. Si les ressources viennent à manquer, la compétition augmente et peut ainsi faire échouer la reproduction des individus les moins compétitifs. Ces individus en échec ne participent dès lors plus à la défense de la colonie, ce qui augmente l'exposition des individus les plus compétitifs au risque de prédation et peut ainsi impacter négativement leur succès de reproduction. La compétition favorise aussi la dispersion des

individus les moins compétitifs et diminue donc la taille de la colonie, et donc indirectement les bénéfices à vivre en groupe.

Par conséquent, la disponibilité, la qualité et la répartition des ressources alimentaires influencent directement la sélection d'habitat des individus mais aussi leur investissement dans la reproduction. Cet investissement individuel est bénéfique au reste du groupe, notamment parce qu'il améliore la défense face aux prédateurs ou l'identification des zones d'alimentation. Les ressources trophiques influencent donc la valeur sélective des individus directement mais aussi indirectement par l'intermédiaire des autres individus et donc de la colonie. Dans le **Chapitre 3**, je me suis intéressée à la distribution des colonies de goélands railleurs en fonction des types d'habitat et du niveau trophique des proies utilisées pour nourrir les poussins. J'ai notamment testé l'hypothèse que la distribution des colonies de cette espèce en France peut être expliquée par un manque de ressources alimentaires ayant poussé les individus à disperser. Pour cela, j'ai testé un éventuel lien entre la condition corporelle des poussins et des proxys de l'alimentation à l'aide de mesures d'isotopes stables.

5.2.2. La dynamique des colonies : une réponse à l'hétérogénéité environnementale

L'environnement dans lequel évoluent la plupart des espèces coloniales est **hétérogène** dans le temps et dans l'espace. La **distribution des ressources** dans cet environnement l'est donc également (Wiens 1976). Cette hétérogénéité est le moteur de la répartition et de la dynamique spatio-temporelle des colonies (Block and Brennan 1993, Wiens 2000). La **théorie de la distribution idéale libre** propose que la répartition des individus d'une population révèle

la répartition des ressources et optimise la valeur sélective des individus (Fretwell and Lucas 1970). Comme nous allons le détailler, la réalité est rarement conforme à cette théorie, ce qui entraîne un écart entre le choix d'habitat optimal et le choix réalisé (Figure 4).

Stabilité de l'habitat et occupation des sites

Il est à présent reconnu que la fragmentation de l'habitat, l'urbanisation et la pollution via les activités humaines ont un fort impact sur les populations animales et végétales dépendant de ces environnements perturbés par l'homme (Marco et al. 1999, Marzluff 2001, Stuart et al. 2004, McCallum and Dobson 2008). L'humain, de par ses activités, peut donc lui-même créer de l'hétérogénéité et des changements, souvent rapides, dans le paysage et donc dans les ressources disponibles. Ces changements peuvent impacter les sites de reproduction tout comme les ressources trophiques et donc avoir des répercussions sur les populations. Ainsi les changements rapides d'utilisation des sols sont principalement le résultat du développement démographique humain, par exemple via l'intensification de l'agriculture pour répondre aux besoins alimentaires croissants (Matson et al. 1997, Ellis et al. 2013). Les zones humides et littorales ont été particulièrement affectées par les changements d'origines anthropiques au cours des cinquante dernières années (Gibbs 2000), notamment par cette intensification des pratiques agricoles et par l'urbanisation. Ces zones sont aujourd'hui perçues comme un enjeu crucial de conservation de la biodiversité. En effet, des centaines d'espèces d'oiseaux d'eau, et notamment de nombreuses espèces coloniales, dépendent de ces zones pour leur nidification ou leur alimentation (Dudgeon et al. 2006).

Les variations de stabilité de l'habitat sont souvent associés à de multiples pressions de sélection ayant conduit à l'évolution de différentes stratégies reproductives (Erikstad et al. 1998, Koons et al. 2016). Ainsi, dans les habitats stables à l'échelle interannuelle, la

composition des colonies varie peu car les individus restent fidèles à leur site de nidification, la qualité d'un site étant relativement constante d'une année sur l'autre (forte autocorrélation temporelle). Elle est donc prévisible, et les individus ont un avantage à exploiter cette propriété en revenant sur un site qu'ils connaissent déjà (McNicholl 1975). Dans les habitats instables (par exemple banc de sable, petit marécage, lit de rivière...), en revanche, les colonies changent de sites plus régulièrement (Switzer 1993, Doligez et al. 2003). En effet, la qualité de l'habitat, n'étant pas autocorrélée d'une année sur l'autre celle-ci doit être réévaluée par les individus chaque année. Le degré de stabilité du milieu a donc une forte influence sur la dispersion attendue des individus en modulant les coûts et bénéfices de cette dispersion. Il a donc aussi une forte influence sur la persistance des colonies entre années (Santoro et al. 2013).

De nombreux travaux ont montré un fort impact des perturbations d'origine anthropiques sur l'avifaune au sein des zones humides (Béchet et al. 2008, Ward et al. 2010, Xia et al. 2016). Cependant, peu d'études se sont intéressées à l'impact sur la dynamique des colonies d'oiseaux des changements simultanés des sites de nidification (zones humides) et des zones d'alimentation (en périphérie des zones humides) induits par les activités anthropiques. Dans un contexte de disponibilité alimentaire réduite ou instable, la dispersion joue un rôle majeur en permettant aux individus de se déplacer pour optimiser l'acquisition des nouvelles ressources (Frederick and Ogden 1997, Encadré 4). L'effet de l'instabilité des ressources sur les individus peut ensuite se répercuter sur le devenir de la population dans son ensemble. Dans le **chapitre 3**, nous avons donc exploré la réponse de la population de mouettes rieuses

du Forez aux changements d'usage des étangs (abandon de la pisciculture) et à l'intensification de l'agriculture dans les paysages alentours.

L'impact de l'environnement extérieur sur la dynamique des colonies

De nombreux travaux ont été réalisés à l'échelle individuelle sur les stratégies de sélection des sites de reproduction et d'alimentation, notamment chez les oiseaux coloniaux (Lewis et al. 2001, Hamer et al. 2007, Pichegru 2008, Wakefield et al. 2013, 2015). Les études sont plus rares au niveau supérieur, c'est-à-dire à l'échelle des colonies ou de l'ensemble des colonies d'une région (Ainley et al. 2003). A travers deux études de cas, l'une sur le goéland railleur et l'autre sur la mouette rieuse, je me suis donc intéressée dans le chapitre 3 à explorer les liens entre **dynamique spatio-temporelle des colonies et sélection d'habitat**. Dans une première partie je me suis intéressée à la distribution des colonies de goélants railleurs en fonction des types d'habitat et du niveau trophique des proies utilisées pour nourrir les poussins. J'ai notamment exploré si l'évolution de la distribution des colonies de cette espèce en France pouvait être expliquée par un manque de ressources alimentaires, ayant poussé les individus à disperser. Pour cela, j'ai testé un éventuel lien entre la condition corporelle des poussins et des proxys de l'alimentation à l'aide de mesures d'isotopes stables. Dans une seconde partie, je me suis intéressé à déterminer les critères de sélection des étangs pour l'installation des colonies chez la mouette rieuse. Je me suis notamment intéressée à l'importance relative des caractéristiques des étangs et de celle de leurs alentours dans la sélection des sites de reproduction. J'ai aussi tenté de déterminer si les changements d'usage des étangs et de pratiques agricoles pouvaient être à l'origine de la forte baisse du nombre de colonies et du nombre de couples de mouettes rieuses dans cette région. A travers ces deux études j'ai tenté

-Introduction-

de montrer que si la sélection d'habitat est un comportement individuel, et que les pressions de sélection qui agissent à l'échelle de la colonie chez les espèces coloniales (sélection multi-niveau) conduisent à l'émergence de patron de sélection des habitats détectables à l'échelle des colonies.

Encadré 5 : Les zones humides et les milieux anthropisés : leur importance pour la biodiversité

Les zones humides, qui représentent 6% de la surface du globe (Skinner and Zalewski 1995), fournissent de nombreux services écosystémiques à l'échelle de la planète, tels que l'épuration de l'eau ou la maîtrise des crues (MEA 2005, Abson and Termansen 2011). Elles accueillent aussi une biodiversité riche et spécifique (Gibbs 2000, Ramsar Technical Report 2008), avec environ 10% de toutes les espèces décrites sur la planète et un tiers des vertébrés (Strayer & Dudgeon, 2010). En France, par exemple, 50% des espèces d'oiseaux et 30% des espèces végétales menacées dépendent des zones humides (BIOTOPE 2002). Or, au cours du siècle dernier, de nombreuses zones humides ont disparu ou ont été remaniées (Turner et al. 1995). Au sens de la convention Ramsar les zones humides sont variées : elles peuvent être permanentes ou temporaires, d'eau douce ou d'eau salée etc. Les plus étudiées sont les zones humides naturelles (roselières, marais, deltas, lacs d'altitude...) qui subissent des pressions anthropiques fortes souvent à des fins de développement économique et nécessitent une gestion conservatoire (Marques et al. 2004, Papastergiadou et al. 2007, Arcos et al. 2008, Coleman et al. 2008). Il existe également des zones humides mises en place par l'homme et pour l'homme qui sont intéressantes pour la biodiversité. C'est le cas par exemple des étangs et des mares agricoles (Ghermandi et al. 2010). Ces milieux sont un paradoxe puisqu'ils sont à la fois fortement anthropisés et accueillent une biodiversité riches tout en étant menacés de disparition ou d'altération du fait de la modification des usages (Sala 2000). L'étude de ces systèmes, de leur biodiversité et des pressions auxquelles ils sont soumis est donc tout aussi nécessaire que celle des zones humides naturelles, d'autant qu'ils peuvent servir d'alternatives aux zones naturelles disparues (Masero 2003, McNair et al. 2006, Sundar and Kittur 2013). Les zones humides artificielles doivent donc être étudiées afin de comprendre l'impact des changements dans leur utilisation (en termes économiques notamment) sur la biodiversité pour mener une gestion adaptée.

5.3. L'environnement social : le lien entre les individus

La familiarité entre individus peut être mise en évidence par la distribution des interactions sociales au sein d'un groupe, telle que révélée par les études de réseaux sociaux (Wey et al. 2008, Sih et al. 2009). De nombreuses études sur ce sujet au cours de la dernière décennie ont apporté un éclairage nouveau sur le comportement des individus et sur la dynamique de populations chez des espèces sociales (Krause et al. 2007, 2009, Croft et al. 2011). La colonialité est une forme extrême de socialité où des individus interagissent dans des populations denses et pendant la période critique qu'est la reproduction. Pourtant, la nature des liens sociaux au sein des colonies reste en grande partie inexplorée. Une explication à ce déficit est qu'il est souvent difficile de dissocier la fidélité au site de reproduction (parfois à fine échelle) de la « fidélité » à des individus chez des espèces philopatrices comme le sont la plupart des espèces coloniales étudiées dans le cadre d'études à long-terme. En effet, chez ces espèces la mise en évidence de liens sociaux forts par une analyse de réseau (Sih et al. 2009) pourrait autant traduire un intérêt partagé pour un même site (ou même une sous-unité spatiale dans une colonie (Thibault 1994, Harris et al. 1996, Bled et al. 2011), qui pousse incidemment les individus à interagir entre eux, que le développement d'interactions privilégiées sur plusieurs années entre individus résultant d'une démarche active.

La compréhension des liens sociaux entre individus au sein des colonies et notamment de l'existence ou non d'une forme de socialité, d'adhérence à un groupe, revêt un caractère particulier dans le contexte de la sélection multi-niveau. En effet, j'ai pour le moment détaillé le niveau « individuel » et le niveau « colonie » comme les deux niveaux d'organisation sur

lesquels la sélection peut agir. Cependant si l'abandon d'une colonie par un ensemble d'individus conduit à l'éclatement complet de la structure sociale ou au contraire si des individus peuvent disperser entre colonies en groupes sociaux, le groupe devient une entité à part entière sur laquelle des contraintes sélectives peuvent agir. Il en est de même si les comportements de défense collective vis-à-vis des prédateurs sont déterminés à l'échelle de groupes sociaux pérennes et non aléatoirement à l'échelle de l'ensemble de la colonie. Dans de telles situations, on peut alors supposer que les groupes sociaux sont des unités intermédiaires entre l'individu et la colonie qui deviennent un maillon supplémentaire dans les réflexions sur la sélection multi-niveaux.

La question de l'existence de groupes sociaux et pérennes, quoique fondamentale dans le cadre de l'hypothèse de la sélection multiniveau, reste complexe à étudier pour les raisons évoquées ci-dessus, à savoir la corrélation totale entre adhérence au site de reproduction et adhérence au groupe chez les espèces philopatrices. Pour séparer ces deux processus non-exclusifs, il est possible d'étudier l'existence de liens sociaux chez des espèces dont le degré de philopatrie est relativement faible. C'est le cas par exemple chez le goéland railleur qui est une espèce adaptée aux environnements physiques instables et qui change de site de nidification d'une année sur l'autre. En France, l'espèce a colonisé un grand nombre de sites différents, bougeant parfois de quelques km d'une année sur l'autre et jusqu'à plus de 200 km (chapitre 1) et une étude récente de Simon et al. (in prep) a montré que le succès de reproduction de l'année précédente n'avait pas d'effet sur ces dispersions. C'est dans le but de déterminer s'il existait des groupes sociaux, faisant le lien entre individus et colonies, que j'ai étudié l'adhérence au groupe chez le goéland railleur (chapitre 4).

5.4 De la colonie à la méta-colonie : les relations inter-colonies

5.4.1. Etudier un ensemble de colonies pour caractériser les interactions entre colonies

La dispersion étant considérée comme un processus central des dynamiques de populations (Hanski 1998, Freckleton and Watkinson 2002, Gilpin 2012), il est nécessaire d'explorer la complexité des échanges d'individus entre plusieurs colonies (Greenwood 1980, Péron et al. 2010a, Matthysen 2012). L'étude de la dispersion entre colonies est d'autant plus critique que les modèles théoriques de sélection multi-niveaux tendent à montrer que les échanges entre groupes réduisent les bénéfices de la vie en groupe à l'échelle de l'individu (rappel partie 2.2).

Un système de colonies peut être assimilé à une **métapopulation** où les colonies sont connectées par des échanges d'individus (Hansson 1991, Hanski and Gilpin 1991). La métapopulation est un concept (au même titre que la population) qui s'applique dans le cadre d'une **délimitation spatiale de populations locales discrètes reliées par des évènements de dispersion** (Hanski 1999, Hunter and Caswell 2005). Ce système d'unités interconnecté peut disposer de propriétés émergentes non-identifiables à l'échelle des individus ni à celle des colonies. La dynamique de métapopulation est ainsi affectée par la dynamique des colonies qui est elle-même affectée par la structure des colonies et les facteurs environnementaux qui impactent la survie et la fécondité locale des individus (Hunter and Caswell 2005).

5.4.2. La trajectoire d'une colonie dépend-t-elle de celles des autres ?

La dynamique spatio-temporelle des colonies est le résultat de **colonisations** de sites et **d'extinctions** locales de colonies d'une année sur l'autre et/ou de variations des effectifs sur les colonies d'une année sur l'autre. Nous avons vu précédemment les facteurs proximaux environnementaux et sociaux pouvant influencer la dynamique d'une colonie au travers de leurs effets directs sur les individus de la colonie et leurs effets indirects par l'intermédiaire de leur influence sur le niveau d'organisation colonial. Toutefois, le devenir d'une colonie a potentiellement aussi un impact sur les autres colonies du système, de sorte que qu'il existe potentiellement des effets indirects des facteurs environnementaux sur les individus et sur les colonies par l'intermédiaire de leur influence sur un niveau d'organisation « méta-colonial » (par homologie à une métapopulation, un ensemble de colonies reliées par des événements de dispersion). Ainsi, on peut facilement imaginer que le devenir d'une colonie dépende des trajectoires des autres colonies du système. Par exemple, Barbraud *et al.* (2003) ont montré chez le héron pourpré, *Adrea purpurea*, que les extinctions de colonies d'une région, dans laquelle l'habitat étant fortement perturbé, coïncidait avec des colonisations dans les régions voisines.

La probabilité de colonisation d'un site peut donc dépendre de la qualité et de la dynamique des sites environnant. L'extinction d'un site est en effet concomitante de la dispersion de l'ensemble des individus de la colonie. Ceux-ci peuvent s'agrèger sur des colonies existantes, modifiant ainsi leur structure et donc potentiellement leur fonctionnement, ou coloniser de nouveaux sites. Le comportement de dispersion des individus, qui dépend des colonies

existantes (par exemple de leurs effectifs, de la qualité de leur reproduction, du degré de compétition) mais aussi des facteurs environnementaux, a donc des répercussions sur l'ensemble du fonctionnement de la **méta-colonie**. Malgré l'importance de ces interactions potentielles entre colonies, les études sur la dynamique spatio-temporelle des colonies comme entité sont rares, voire inexistantes. On ne connaît pas l'effet direct d'une colonie sur la dynamique du reste des sites, ni si la distance entre les colonies va jouer un rôle dans les échanges d'individus ou la colonisation d'un nouveau site.

C'est pour étudier ce troisième niveau d'organisation qu'est la méta-colonie que j'ai modélisé la dynamique spatio-temporelle d'occupation de sites par l'ensemble des colonies de mouettes rieuses dans la plaine du Forez sur une période de 36 ans (**chapitre 5**). L'objectif de ce travail était notamment de déterminer si la dynamique d'occupation d'un site par une colonie est dépendante de la trajectoire des colonies environnantes, c'est-à-dire identifier des formes d'interactions à l'échelle des colonies. J'ai aussi cherché à déterminer à quelle échelle ces interactions entre colonies pouvaient avoir lieu.

La dynamique de population des oiseaux coloniaux dépend-elle de processus multi-niveaux ?

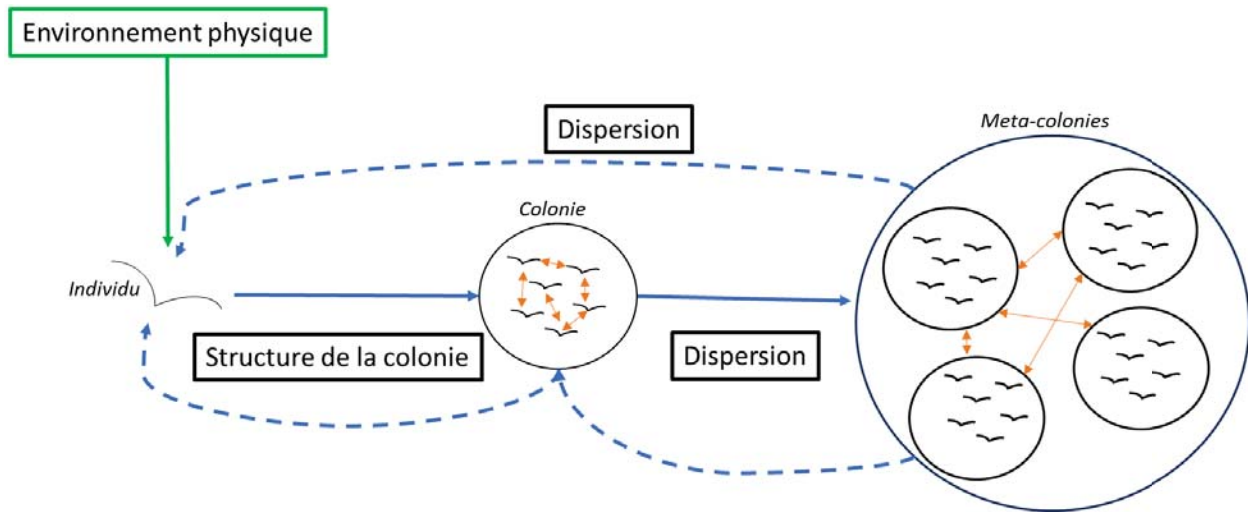


Figure 5. Schéma conceptuel de la problématique générale. L'étude de la dynamique des populations d'espèces coloniales dans une vision globale multi-échelles avec des boucles d'actions et de rétroactions entre chaque échelle. Les facteurs environnementaux agissent directement sur les individus, ce qui impacte la structure des colonies, qui elle-même rétroagit sur les individus mais agit aussi sur la méta-colonie, qui à son tour rétroagit sur la colonie et les individus.

La colonialité a été fortement étudiée en terme évolutif mais il y a encore peu de connaissances sur les facteurs proximaux amenant à cette stratégie et encore moins sur l'impact de chaque niveau d'organisation (individu, colonie, méta-colonies) les uns sur les autres par des boucles d'action et rétroaction. J'ai pu utiliser deux suivis à long terme et à large échelle spatiale et temporelle chez deux espèces coloniales aux stratégies reproductives différentes pour tester l'influence de l'hétérogénéité de plusieurs facteurs externes et internes sur la dynamique de population. La dynamique des colonies étant l'interface entre les décisions individuelles et l'impact sur la dynamique coloniale puis méta-coloniale, j'ai donc pu regarder ces trois échelles (Figure 5).

Bibliographie de l'intro

- Abson, D. J., and M. Termansen. 2011. Valuing ecosystem services in terms of ecological risks and returns. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 25:250–8.
- Ainley, D. G., R. G. Ford, E. D. Brown, R. M. Suryan, and D. B. Irons. 2003. Prey resources, competition, and geographic structure of Kittiwake colonies in Prince William Sound. *Ecology* 84:709–723.
- Allainé, D. 1988. Le rôle de la structure de la colonie dans la biologie de populations d'oiseaux. Exemple de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) en Forez. Université Claude Bernard Lyon I.
- Andrello, M., M. N. Jacobi, S. Manel, W. Thuiller, and D. Mouillot. 2015. Extending networks of protected areas to optimize connectivity and population growth rate. *Ecography* 38:273–282.
- Arcos, J. M., M. Louzao, and D. Oro. 2008. Fisheries Ecosystem Impacts and Management in the Mediterranean : Seabirds Point of View. *American Fisheries Society Symposium* 49:1471–1479.
- Avilés, L. 1999. Cooperation and non-linear dynamics: An ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research* 1:459–476.
- Avilés, L., P. Abbot, and A. D. Cutter. 2002. Population ecology, nonlinear dynamics, and social evolution. I. Associations among nonrelatives. *The American naturalist* 159:115–27.
- Axelrod, R., and W. D. Hamilton. 2006. *The Evolution of Cooperation*. Basic Book. New York.
- Balkiz, O., A. Béchet, L. Rouan, R. Choquet, C. Germain, J. a Amat, M. Rendón-Martos, N. Baccetti, S. Nissardi, U. Ozesmi, and R. Pradel. 2010. Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. *The Journal of animal ecology* 79:1045–56.
- Ballance, L. T., D. G. Ainley, G. Ballard, and K. Barton. 2009. An energetic correlate between colony size and foraging effort in seabirds, an example of the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae*. *Journal of Avian Biology* 40:279–288.
- Barbe, J., O. Schlumberger, and N. Bouretz. 2000. Évaluation De La Production Piscicole Potentielle Des Étangs. *Ingénieries E.A.T*:49–62.
- Barbraud, C., J. D. Nichols, J. E. Hines, and H. Hafner. 2003. Estimating rates of local extinction and colonization in colonial species and an extension to the metapopulation and community levels. *Oikos* 101:113–126.

- Béchet, A., C. Germain, A. Sandoz, G. J. M. Hirons, R. E. Green, J. G. Walmsley, and A. R. Johnson. 2008. Assessment of the impacts of hydrological fluctuations and salt pans abandonment on Greater flamingos in the Camargue, South of France. *Biodiversity and Conservation* 18:1575–1588.
- Béchet, A., M. Rendón-Martos, M. Á. Rendón, J. A. Amat, A. R. Johnson, and M. Gauthier-Clerc. 2011. Global economy interacts with climate change to jeopardize species conservation: the case of the greater flamingo in the Mediterranean and West Africa. *Environmental Conservation* 39:1–3.
- Belopol'skii, L. O. 1957. Ecology of colonial seabirds of the Barents Sea. Academy of. Moscow and Leningrad.
- Bertzky, B., C. Corrigan, J. Kemsey, S. Kenney, C. Ravilious, C. Besançon, and N. Burgess. 2012. Protected Plant Report 2012: Tracking progress towards global targets for protected areas. United Nations Environment Programme World Conservation Monitoring Centre.
- Besnard, A. 2001. Evolution de l'élevage des poussins en crèche chez les laridés. Université de Montpellier II Sciences et Techniques.
- Besnard, A., O. Gimenez, and J. Lebreton. 2002. A model for the evolution of crèching behaviour in gulls. *Evolutionary Ecology*.
- BIOTOPE. 2002. Approche de la biodiversité des milieux naturels dans l'estuaire de la Loire.
- Bled, F., J. A. Royle, and E. Cam. 2011. Assessing hypotheses about nesting site occupancy dynamics. *Ecology* 92:938–951.
- Block, W. M., and L. a. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology. Theory and applications. Pages 35–91 *Current Ornithology* vol.11.
- Blomberg, S. P., T. Garland, and R. Anthony, Ives. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717–745.
- Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology* 74:21–45.
- Bonte, D., H. Van Dyck, J. M. Bullock, A. Coulon, M. Delgado, M. Gibbs, V. Lehouck, E. Matthysen, K. Mustin, M. Saastamoinen, N. Schtickzelle, V. M. Stevens, S. Vandewoestijne, M. Baguette, K. Barton, T. G. Benton, A. Chaput-Bardy, J. Clobert, C. Dytham, T. Hovestadt, C. M. Meier, S. C. F. Palmer, C. Turlure, and J. M. J. Travis. 2012. Costs of dispersal. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87:290–312.
- Boulinier, T., and É. Danchin. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology* 11:505–517.

- Bowler, D. E., and T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80:205–225.
- Bradley, J. S., R. D. Wooller, and I. J. Skira. 2000. Intermittent breeding in the short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris*. *Journal of Animal Ecology* 69:639–650.
- Branch, L. C., D. Villareal, and G. S. Fowler. 1993. Recruitment, dispersal, and group fusion in a declining population of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*; Chinchillidae). *Journal of Mammalogy* 74:9–20.
- Brooks, M. E., R. A. Mittermeier, G. A. . Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J. F. Lamoreux, C. G. Mittermeier, J. D. Pilgrim, and a S. L. Rodrigues. 2006. Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science* 313:58–61.
- Brooks, T. M., A. B. Gustavo, and A. S. L. Rodrigues. 2004. Protected areas and species. *Conservation Biology* 18:616–618.
- Brown, C. R. 2016. The ecology and evolution of colony-size variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70:1613–1632.
- Brown, C. R., and M. B. Brown. 1987. Group-living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21:97–107.
- Brown, C. R., and M. B. Brown. 1996. *Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior*. University of Chicago Press.
- Brown, L. H., and A. Root. 1971. The breeding behaviour of the Lesser Flamingo *Phoeniconaias minor*. *Ibis* 113:147–172.
- Broyer, J., F. Bourguemestre, G. Chavas, and R. Chazal. 2015. Temporal variation in pond use and breeding success for ducks in French fishpond regions: on possible consequences of a decline in fish farming. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 416:31p.
- Broyer, J., and C. Calenge. 2009. Influence of fish-farming management on duck breeding in French fish pond systems. *Hydrobiologia* 637:173–185.
- Buckley, F. G., and P. A. Buckley. 1972. The breeding ecology of royal Terns *Sterna (Thalasseus) maxima maxima*. *Ibis* 114:344–359.
- Burke, V. E. ., and L. . Brown. 1970. Observations on the breeding of the Pink-backed Pelican, *Pelicanus rufescens*. *Ibis* 112:499–512.
- Butler, R. G., and W. Trivelpiece. 1981. Nest Spacing, Reproductive Success, And Behavior Of The Great Black-Backed Gull (*Larus marinus*). *The Auk* 98:99–107.
- Cairns, D. K. 1992. Population regulation of seabird colonies. Pages 37–61 *Current Ornithology*. Springer U.

- Campagna, C., C. Bisioli, F. Quintana, F. Perez, and A. Vila. 1992. Group breeding in sea lions: pups survive better in colonies. *Animal Behaviour* 43:541–548.
- Canova, L., and M. Fasola. 1993. Foraging behaviour in a colony of common terns *Sterna hirundo* and the information centre hypothesis. *Bolletino di zoologia* 60:389–392.
- Chokri, M. A. 2008. Importance de l'environnement du salin de Sfax, Tunisie, pour la reproduction des oiseaux d'eau coloniaux. *Faculté des sciences de Bizerte*.
- Clobert, J., É. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols. 2001a. *Dispersal*. Oxford Uni.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhont, and J. Nichols. 2001b. Dispersal-causes, consequences and mechanisms of dispersal at the individual, population and community level. *Dispersal*. Oxford Uni. Oxford.
- Clode, D. 1993. Colonially breeding seabirds: Predators or prey? *Trends in Ecology and Evolution* 8:336–338.
- Coleman, J. M., O. K. Huh, and D. Braud. 2008. Wetland Loss in World Deltas. *Journal of Coastal Research* 1:1–14.
- Couzin, I. D., C. C. Ioannou, G. Demirel, T. Gross, C. J. Torney, A. Hartnett, L. Conradt, S. A. Levin, and N. E. Leonard. 2011. Uninformed Individuals Promote Democratic Consensus in Animal Groups. *Science* 334:1578–1580.
- Couzin, I. D., J. Krause, N. R. Franks, and S. a Levin. 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433:2–5.
- Cowen, R. K., and S. Sponaugle. 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annu. Rev. Mar. Sci* 1:443–66.
- Crespi, B. J., and R. Teo. 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes. *Evolution* 56:1008–1020.
- Croft, D. P., J. R. Madden, D. W. Franks, and R. James. 2011. Hypothesis testing in animal social networks. *Trends in ecology & evolution* 26:502–7.
- Danchin, É., L.-A. Giraldeau, and F. Cézilly. 2005. *Ecologie Comportementale. Cours et Questions de réflexion*. Dunod. Paris.
- Danchin, É., L.-A. Giraldeau, and F. Cézilly. 2008a. *Behavioural ecology*. Oxford Uni.
- Danchin, É., L.-A. Giraldeau, and R. H. Wagner. 2008b. Animal Aggregations: Hypotheses and Controversies. Pages 503–545 *Behavioral Ecology*. Oxford Uni. Oxford.
- Danchin, E., and R. H. Wagner. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution* 12:342–347.
- Dawkins, R. 2006. *The selfish gene*. Oxford Uni.

- Debeffe, L., N. Morellet, B. Cargnelutti, B. Lourtet, R. Bon, J. M. Gaillard, and A. J. Mark Hewison. 2012. Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: Heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology* 81:1327–1327.
- Dobson, F. S., and W. T. Jones. 1985. Multiple causes of dispersal. *The American naturalist* 126:855–858.
- Doligez, B., C. Cadet, E. Danchin, and T. Boulinier. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* 66:973–988.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z.-I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A.-H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny, and C. a Sullivan. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81:163–82.
- Ellis, E. C., J. O. Kaplan, D. Q. Fuller, S. Vavrus, K. Klein Goldewijk, and P. H. Verburg. 2013. Used planet: A global history. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:7978–7985.
- Erikstad, K. E., P. Fauchald, T. Tverra, and H. Steen. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds : the influence of environmental variability. *Ecology* 79:1781–1788.
- Erwin, R. M., J. Galli, and J. Burger. 1981. Colony site dynamics and habitat use in atlantic coast seabirds. *The Auk* 98:550–561.
- Evans, J. C., S. C. Votier, and S. R. X. Dall. 2015. Information use in colonial living. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*.
- Forbes, L. S., and W. K. Kaiser. 1994. Habitat choice in breeding seabirds: when to cross the information barrier. *Oikos* 70:377–384.
- Forero, A. M. G., J. L. Tella, K. A. Hobson, M. Bertellotti, and G. Blanco. 2002. Conspecific Food Competition Explains Variability in Colony Size : A Test in Magellanic Penguins. *Ecology* 83:3466–3475.
- Foster, K. R., T. Wenseleers, and F. L. W. Ratnieks. 2006. Kin selection is the key to altruism. *Trends in Ecology and Evolution* 21:57–60.
- Frank, S. A. 1998. *Foundations of social evolution*. Press, Pri.
- Freckleton, R. P., and A. R. Watkinson. 2002. Large-scale spatial dynamics of plants: Metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology* 90:419–434.
- Frederick, P., and J. Ogden. 1997. Philopatry and nomadism: contrasting long-term

- movement behavior and population dynamics of White Ibises and Wood Storks. *Colonial Waterbirds* 20:316–323.
- Fretwell, S. D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Monographs in Population Biology 5. Princeton . Princeton, New Jersey.
- Fretwell, S. D., and J. S. Calver. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19:37–44.
- Fretwell, S. D., and H. R. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19:17–36.
- Furness, R. W., and T. R. Birkhead. 1984. Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311.
- Ghermandi, A., J. C. J. M. van den Bergh, L. M. Brander, H. L. F. de Groot, and P. a. L. D. Nunes. 2010. Values of natural and human-made wetlands: A meta-analysis. *Water Resources Research* 46:n/a–n/a.
- Gibbs, J. P. 2000. Wetland Loss and Biodiversity Conservation. *Conservation Biology* 14:314–317.
- Gibbs, J. P., and L. K. Kinkel. 1997. Determinants of the size and location of great blue heron colonies. *Colonial Waterbirds* 20:1–7.
- Gillingham, M. A. F., F. Cézilly, R. Wattier, and A. Béchet. 2013. Evidence for an association between post-fledging dispersal and microsatellite multilocus heterozygosity in a large population of greater flamingos. *PLoS ONE* 8.
- Gilpin, M. 2012. *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic P.
- Götmark, F., and M. Andersson. 1984. Colonial breeding reduces nest predation in the Common Gull (*Larus canus*). *Animal Behaviour* 32:485–492.
- Greenwood, B. Y. P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammal:1140–1162.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427–433.
- Gross, M. R., and A. M. MacMillan. 1981. Predation and the evolution of colonial nesting in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:163–174.
- Haldane, J. B. S. 1955. Population genetics. *New Biology* 18:34–51.
- Hamer, K. C., E. M. Humphreys, S. Garthe, J. Hennicke, G. Peters, D. Gr??millet, R. A. Phillips, M. P. Harris, and S. Wanless. 2007. Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: Flexibility, consistency and constraint. *Marine Ecology Progress Series* 338:295–305.

- Hamilton, W. D. 1963. The evolution of altruistic behavior. *The American Society of Naturalists* 97:354–356.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology* 7:17–52.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation Dynamics. *Nature* 396:41–49.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford Uni.
- Hanski, I., and M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3–16.
- Hanssen, S. A., D. Hasselquist, I. Folstad, and K. E. Erikstad. 2005. Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:1039–1046.
- Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:89–103.
- Härkönen, T., and K. C. Harding. 2001. Spatial structure of harbour seal populations and the implications thereof. *Canadian Journal of Zoology* 79:2115–2127.
- Harris, M. P., S. Wanless, and T. R. Barton. 1996. Site use and fidelity in the common guillemot *Uria aalge*. *Ibis* 138:399–404.
- Hauert, C., and M. Doebeli. 2004. Spatial structure often inhibits the evolution of cooperation in the snowdrift game. *Nature* 428:643–646.
- Hauert, C., M. Holmes, and M. Doebeli. 2006. Evolutionary games and population dynamics: maintenance of cooperation in public goods games. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 273:2565–2570.
- Hoogland, John, L., and P. W. Sherman. 1976. Advantages and Disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) Coloniality. *Ecological Monographs* 46:33–58.
- del Hoyo, J. D., A. Elliott, and J. Sargatal. 1992. *Handbook of the birds of the world Volume 1*. Lynx Edici.
- del Hoyo, J. D., A. Elliott, and J. Sargatal. 1996. *Handbook of the birds of the world Volume 3: Hoatzin to Auks*. Lynx Edici.
- Hunter, C. M., and H. Caswell. 2005. The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models. *Ecological Modelling* 188:15–21.
- Hutchinson, B. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour SYmposia of Quantitative Biology* 22:415–427.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by non-breeding migratory land birds. Pages 455–476 *in*

- M. L. Cody, editor. Habitat selection in birds. Academic P. new-York.
- Inchausti, P., and H. Weimerskirch. 2002. Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird , the wandering albatross , and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology* 71:765–770.
- Issa, N., and Y. Muller. 2015. Atlas des Oiseaux Nicheurs de France métropolitaine. Delachaux .
- Jovani, R., and R. Mavor. 2011. Group size versus individual group size frequency distributions: a nontrivial distinction. *Animal Behaviour* 82:1027–1036.
- Keeling, L. J., and H. W. Gonyou. 2001. Social behaviour in farm animal. (L. J. Keeling and H. W. Gonyou, Eds.). CABI Publi.
- Kharitonov, S., and D. Siegel-Causey. 1988. Colony formation in seabirds. *Current ornithology*.
- Kildaw, S. D. 1999. Competitive displacement? An experimental assessment of nest site preferences of cliff-nesting gulls. *Ecology* 80:576–586.
- King, A. J., C. M. S. Douglas, E. Huchard, N. J. B. Isaac, and G. Cowlshaw. 2008. Dominance and Affiliation Mediate Despotism in a Social Primate. *Current Biology* 18:1833–1838.
- Kirkwood, T. B., and M. R. Rose. 1991. Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 332:15–24.
- Koons, D. N., D. T. Iles, M. Schaub, and H. Caswell. 2016. A life-history perspective on the demographic drivers of structured population dynamics in changing environments. *Ecology Letters*.
- Krause, J., D. P. Croft, and R. James. 2007. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:15–27.
- Krause, J., D. Lusseau, and R. James. 2009. Animal social networks: an introduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:967–973.
- Krause, J., and G. D. Ruxton. 2002. Living in groups. (Oxford, Ed.). Oxford University Press.
- Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour Supplement* 11:1–129.
- Lack, D. 1968. Bird migration and natural selection. *Oikos* 19:1:9.
- Lebreton, J.-D. 1984. Eléments sur la biologie de la population Forézienne de mouette rieuse.
- Lenoir, A., D. Fresneau, C. Errard, and A. Hefetz. 1999. Individuality and colonial identity in

- ants: the emergence of the social representation concept. Pages 219–237 Information processing in social insects. Birkhäuser Verlag Basel/ Switzerland.
- Lewis, S., T. N. Sherratt, K. C. Hamer, and S. Wanless. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816–9.
- MacArthur, R., and E. Pianka. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment.
- Marco, A., C. Quilchano, A. R. Blaustein, A. D. M. Arco, C. O. Q. Uilchano, and A. N. R. B. Laustein. 1999. Sensitivity To Nitrate and Nitrite in Pond-Breeding Amphibians From the Pacific Northwest, USA. *Environmental Toxicology and Chemistry* 18:2836–2839.
- Marques, M., M. F. da Costa, M. I. D. O. Mayorga, and P. R. Pinheiro. 2004. Water environments: anthropogenic pressures and ecosystem changes in the Atlantic drainage basins of Brazil. *Ambio* 33:68–77.
- Marzluff, J. M. 2001. Chapter 2: Worldwide urbanisation and its effects on birds. Pages 19–47 in J. M. Marzluff, R. Bowman, and D. Roarke, editors. *Avian Ecology and Conservation in a Urbanizing World*. Springer U. New York.
- Masero, J. A. 2003. Assessing alternative anthropogenic habitats for conserving waterbirds : salinas as buffer areas against the impact of natural habitat loss for shorebirds. *Biodiversity and Conservation* 12:1157–1173.
- Matson, P. A., W. J. Parton, A. G. Power, and M. . Swift. 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *American Association of Advancement of Science* 277:504–509.
- Matthysen, E. 2012. Multicausality of dispersal: a review. Pages 3–18 *Dispersal ecology and evolution*.
- McCallum, H., and A. Dobson. 2008. Disease, habitat fragmentation and conservation. *Hungarian Quarterly* 49:2041–2049.
- McCoy, K. D., and T. Boulinier. 2002. Local adaptation of the ectoparasite *Ixodes uriae* to its seabird host. *Evolutionary Ecology Research* 4:441–456.
- McNair, D. B., L. D. Yntema, and C. Cramer-Burke. 2006. Use of Waterbird Abundance for Saline Wetland Site Prioritization on St . Croix , United States Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science* 42:220–230.
- McNicholl, M. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *the Auk* 92:98–104.
- MEA. 2005. Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Pre. Washington (DC).
- Merkle, J. a., M. Sigaud, and D. Fortin. 2015. To follow or not? How animals in fusion-fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecology*

Letters:n/a–n/a.

- Meylan, S., J. Belliure, J. Clobert, and M. de Fraipont. 2002. Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Horm. Behav.* 42:319–326.
- Michener, C. D. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Harvard University Press 73.
- Mittermeier, R. A., N. Myers, J. B. Thomsen, G. A. B. da Fonseca, and S. Olivieri. 1998. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology* 12:516–520.
- Moller, A. P. 1987. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 35:819–832.
- Moller, A. P., and T. R. Birkhead. 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds. *The American naturalist* 142:118–140.
- Moore, J., and R. Ali. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour* 32:94–112.
- Morin, P. a, J. J. Moore, R. Chakraborty, L. Jin, J. Goodall, and D. S. Woodruff. 1994. Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. *Science* 265:1193–1201.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, G. A. B. Fonseca, G. A. B. Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–8.
- Newton, I. 2010. *The Migration Ecology of Birds*. Academic P.
- Nilsson, J. Å., and L. Råberg. 2001. The resting metabolic cost of egg laying and nestling feeding in great tits. *Oecologia* 128:187–192.
- Nilsson, J. -a., and E. Svensson. 1996. The Cost of Reproduction: A New Link between Current Reproductive Effort and Future Reproductive Success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 263:711–714.
- Nowak, M. A., E. Tarnita, Corina, and E. O. Wilson. 2010. The evolution of eusociality. *Nature* 466:1057–1062.
- O’Riain, J. M., and C. G. Faulkes. 2008. African Mole-Rats: Eusociality, Relatedness and Ecological Constraints. Pages 207–223 *in* J. Korb and J. Heinze, editors. *Ecology of Social Evolution*. Springer. Berlin.
- Olsthoorn, J. C. M., and J. B. Nelson. 1990. The availability of breeding sites for some British seabirds. *Bird Study* 37:145–164.
- Papastergiadou, E. S., A. Retalis, P. Kalliris, and T. Georgiadis. 2007. Land use changes and

- associated environmental impacts on the Mediterranean shallow Lake Stymfalia, Greece. *Hydrobiologia* 584:361–372.
- Péron, G., J.-D. Lebreton, and P.-A. Crochet. 2010a. Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *The Journal of animal ecology* 79:317–26.
- Péron, G., J.-D. Lebreton, and P.-A. Crochet. 2010b. Costs and benefits of colony size vary during the breeding cycle in Black-headed Gulls *Chroicocephalus ridibundus*. *Journal of Ornithology* 151:881–888.
- Perrins, C. ., and T. R. Birkhead. 1983. *Avian ecology*. Blackie. Glasgow.
- Pettingill, O. S. 1960. Crèche behavior and individual recognition in a colony of Rockhopper Penguins. *The Wilson Bulletin*:212–221.
- Pichegru, L. 2008. *Stratégies de recherche alimentaire d’oiseaux marins vulnérables dans le Benguela* . Université Louis Pasteur Strasbourg I.
- Pons, J.-M., a Hassanin, and P. Crochet. 2005. Phylogenetic relationships within the Laridae (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. *Molecular phylogenetics and evolution* 37:686–99.
- Powell, G. V. N. 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Animal Behaviour* 22:501–505.
- Pulliam, H., and T. Caraco. 1984. Living in groups: is there an optimal group size. *Behavioural ecology: an*
- Pyle, P., N. Nur, W. Sydeman, and S. Emslie. 1997. Cost of reproduction and the evolution of deferred breeding in the western gull. *Behavioral Ecology* 8:140–147.
- Queller, D. C., and J. E. Strassmann. 1998. Kin selection and social insects: Social insects provide the most surprising predictions and tests of kin selection satisfying. *BioScience* 48:165–175.
- Ramsar Convention Secretariat. 2010. *Wise use of wetlands: Concepts and approaches for the wise use of wetlands*. Ramsar handbooks for the wise use of wetlands 1:8.
- Ramsar Technical Report. 2008. *Guidelines for a rapid ecological assessment of biodiversity in inland water, coastal and marine areas*. Secretariat of the Convention of Biological Diversity Technical Series.
- Rands, M. R. W., W. M. Adams, L. Bennun, S. H. M. Butchart, A. Clements, D. Coomes, A. Entwistle, I. Hodge, V. Kapos, J. P. W. Scharlemann, W. J. Sutherland, and B. Vira. 2010. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science (New York, N.Y.)* 329:1298–1303.

- Reichling, S. B. 2000. Group dispersal in juvenile *Brachypelma vagans* (Aranae, Theraphosidae). *The Journal of Arachnology* 28:248–250.
- Rendón, M. A., A. Garrido, J. M. Ramírez, M. Rendón-Martos, and J. A. Amat. 2001. Despotic establishment of breeding colonies of greater flamingos, *Phoenicopterus ruber*, in southern Spain. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:55–60.
- Roberts, G. 1998. Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society of London* 265:427–431.
- Roberts, G. 2008. Evolution of direct and indirect reciprocity. *Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences* 275:173–179.
- Roca, C. P., A. Cuesta, and S. Angel. 2009. Effect of spatial structure on the evolution of cooperation. *Physical Review E* 80:046106.
- Rolland, C., E. Danchin, and M. De Fraipont. 1998. The Evolution of Coloniality in Birds in Relation to Food , Habitat , Predation , and Life-History Traits : a comparative analysis. *American Society of Naturalists* 151:514–529.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:231–253.
- Ronce, O., J. Clobert, and M. Massot. 1998. Natal dispersal and senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95:600–605.
- Ross, K. G., and L. Keller. 1995. Ecology and evolution of social organization: insights from fire ants and other highly eusocial insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*:631–656.
- Ruiz, X., L. Jover, V. Pedrocchi, D. Oro, J. González-Solís, X. Ruiz, and D. González-Solís. 2000. How costly is clutch formation in the Audouin’s Gull *Larus audouinii*? *Journal of Avian Biology* 31:567–575.
- Sadoul, N. 1998. Expansion des Laridés en Camargue: populations en bonne santé ou Dysfonctionnement. *Nos oiseaux* 45:83–86.
- Sala, O. E. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287:1770–1774.
- Santoro, S., A. J. Green, and J. Figuerola. 2013. Environmental instability as a motor for dispersal: a case study from a growing population of glossy ibis. *PloS one* 8:e82983.
- Sanz-Aguilar, A., J. M. Igual, G. Tavecchia, M. Genovart, and D. Oro. 2016. When immigration mask threats: The rescue effect of a Scopoli’s shearwater colony in the Western Mediterranean as a case study. *Biological Conservation* 198:33–36.
- Saout, S. Le, M. Hoffmann, Y. Shi, A. Hughes, C. Bernard, T. M. Brooks, B. Bertzky, S. H. M. Butchart, S. N. Stuart, T. Badman, and A. S. L. Rodrigues. 2013. Protected Areas and

- Effective Biodiversity Conservation 342:803–805.
- Scantlebury, M., J. R. Speakman, M. K. Oosthuizen, T. J. Roper, and N. C. Bennett. 2006. Energetics reveals physiologically distinct castes in a eusocial mammal. *Nature* 440:795–797.
- Schaller, G. . 1964. Breeding behavior of the White Pelican at Yellowstone Lake, Wyoming. *The Condor* 66:3–23.
- Sebastián-González, E., J. A. Sánchez-Zapata, and F. Botella. 2010. Agricultural ponds as alternative habitat for waterbirds: Spatial and temporal patterns of abundance and management strategies. *European Journal of Wildlife Research* 56:11–20.
- Seeley, T. D., S. Camazine, and J. Sneyd. 1991. Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28:277–290.
- Serrano, D., D. Oro, and E. Ursu. 2005. Colony Size Selection Determines Adult Survival and Dispersal Preferences : Allee Effects in a Colonial Bird 166.
- Serrano, D., J. L. Tella, M. G. Forero, and J. A. Donazar. 2001. Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: Individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology* 70:568–578.
- Shields, W. M., J. R. Crook, M. L. Hebblethwaite, and S. S. Wiles-Ehmann. 1988. Ideal free coloniality in the swallows. Pages 189–228 *The ecology of social behavior*. Academic P. San Diego.
- Siegel-Causey, D., and S. P. Kharitonov. 1990. The evolution of coloniality. *Current ornithology* 7:285–330.
- Sih, A., S. F. Hanser, and K. a. McHugh. 2009. Social network theory: new insights and issues for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:975–988.
- Simon, B., J. Fletcher, and M. Doebeli. 2013. Towards a General Theory of Group Selection. *Evolution* 67:1561–1572.
- Simon, J., O. Gimenez, N. Sadoul, A. Doxa, R. Pradel, A. Bechet, and A. Besnard. 1919. Is conspecific breeding success a major driver of coloniality evolution in unpredictable environments ?
- Skinner, J., and S. Zalewski. 1995. Fonctions et valeurs des zones humides méditerranéennes. *Medwet*.
- Slatkin, M. 1985. Gene flow in Natural Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:393–430.
- Smith, M. J. 1964. Kin selection and group selection. *Nature* 201:145–1147.

- Sripanomyom, S., P. D. Round, T. Savini, Y. Trisurat, and G. a. Gale. 2011. Traditional salt-pans hold major concentrations of overwintering shorebirds in Southeast Asia. *Biological Conservation* 144:526–537.
- Stephen Dobson, F. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30:1183–1192.
- Strandburg-Peshkin, A., D. R. Farine, I. D. Couzin, and M. C. Crofoot. 2015. Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science* 348:1358–1361.
- Strayer, D. L., and D. Dudgeon. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29:344–358.
- Stuart, S., J. Chanson, and N. Cox. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 1980.
- Sundar, K. S. G., and S. Kittur. 2013. Can wetlands maintained for human use also help conserve biodiversity? Landscape-scale patterns of bird use of wetlands in an agricultural landscape in north India. *Biological Conservation* 168:49–56.
- Switzer, P. V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* 7:533–555.
- Sylwester, K., and G. Roberts. 2010. Cooperators benefit through reputation-based partner choice in economic games. *Biology letters* 6:659–62.
- Terhune, J. M., and S. W. Brillant. 1996. Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Anim. Behav* 51:757–763.
- Thibault, J.-C. 1994. Nest-site tenacity and mate fidelity in relation to breeding success in Cory's Shearwater *Calonectris diomedea*. *Bird Study* 41:25–28.
- Tourenq, C., A. R. Johnson, and A. Gallo. 1995. Adult Aggressiveness and Crèching Behavior in the Greater Flamingo , *Phoenicopterus ruber roseus*. *Colonial Waterbirds* 18:216–221.
- Trakhtenbrot, A., R. Nathan, G. Perry, and D. M. Richardson. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11:173–181.
- Traulsen, A., and M. a Nowak. 2006. Evolution of cooperation by multilevel selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:10952–5.
- Travis, J. M. J., and C. Dytham. 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:723.
- Trillmich, F., and K. G. K. Trillmich. 1984. The mating systems of pinnipeds and marine iguanas: convergent evolution of polygyny. *Biological Journal of the Linnean Society*

21:209–216.

- Turner, R. K., S. E. Subak, and W. N. Adger. 1995. Pressures, trends and impacts in the coastal zones: interactions between socio-economic and natural systems.
- Wagner, R. H., E. Danchin, T. Boulinier, and F. Helfenstien. 2000. Colonies as byproducts of commodity selection. *Behavioral Ecology* 11:572–573.
- Wakefield, E. D., T. W. Bodey, S. Bearhop, J. Blackburn, K. Colhoun, R. Davies, R. G. Dwyer, J. A. Green, D. Grémillet, A. L. Jackson, M. J. Jessopp, A. Kane, R. H. W. Langston, A. Lescreöel, S. Murray, M. Le Nuz, S. C. Patrick, C. Péron, L. M. Soanes, S. Wanless, S. C. Votier, and K. C. Hamer. 2013. Space partitioning without territoriality in gannets. *Science* 341:68–70.
- Wakefield, E. D., I. R. Cleasby, S. Bearhop, T. W. Bodey, R. Davies, P. I. Miller, J. Newton, S. C. Votier, and K. C. Hamer. 2015. Long-term individual foraging site fidelity - why some gannets don't change their spots. *Ecological Monographs* (in press):3058–3074.
- Ward, M. P., B. Semel, and J. R. Herkert. 2010. Identifying the ecological causes of long-term declines of wetland-dependent birds in an urbanizing landscape. *Biodiversity and Conservation* 19:3287–3300.
- Ward, P., and A. Zahavi. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis*.
- Weimerskirch, H., J. C. Stahl, and P. Jouventin. 1992. The breeding biology and population-dynamics of king penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet-Islands. *Ibis* 134:107–117.
- West-Eberhard, M. J. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 123:222–234.
- Wey, T., D. T. Blumstein, W. Shen, and F. Jordán. 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour* 75:333–344.
- Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Pages 9–31 *The Ecological Consequences of Heterogeneity*.
- Wiens, J. A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual review of ecology and systematics* 7:81–120.
- Wilson, D. S., and E. Sober. 1994. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and brain sciences* 17:585–654.
- Wilson, E. O., and B. Hölldobler. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:13367–71.
- Wittenberger, J., and G. Hunt. 1985. The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian*

biology.

Xia, S., Y. Liu, Y. Wang, B. Chen, Y. Jia, G. Liu, X. Yu, and L. Wen. 2016. Wintering waterbirds in a large river floodplain: Hydrological connectivity is the key for reconciling development and conservation. *Science of The Total Environment* 573:645–660

Chapitre 1

Présentation des modèles d'étude et des programmes de suivi



Goélands railleurs, *Chroicocephalus genei*. Grand Bastit, Lansargues (Hérault, France)

Mouettes rieuses, *Chroicocephalus ridibundus*. Etang Vieux Ouest, Plaine du Forez (Loire, France)

Photos : © Charlotte Francesiaz

“Mouette à l’essor mélancolique,
Elle suit la vague, ma pensée,
À tous les vents du ciel balancée,
Et biaisant quand la marée oblique,
Mouette à l’essor mélancolique”

Poème de Paul Verlaine

Le programme de suivi de la mouette rieuse dans la plaine du Forez

La **plaine du Forez** est un bassin d'effondrement de 750 km² situé entre les monts du Forez et les monts du Lyonnais, au nord de St Etienne, dans le département de la Loire (France). La plaine est avant tout un milieu agricole avec une très forte composante d'élevage. Si le nord est bocager, le sud est plus urbanisé et plus ouvert avec des cultures sarclées et des prairies permanentes. Les changements observés dans les pratiques agricoles de cette zone (le passage à l'élevage hors-sol, la mécanisation, les techniques sans labours) peuvent indirectement impacter les zones humides en changeant leur fonctionnement. L'eau est un élément central dans cette plaine, elle génère en effet des conflits d'usage. Elle est aussi source d'une grande biodiversité. La plaine est en effet traversée par le fleuve de la Loire et est parsemée de plus de 350 étangs. Les moines et les nobles du XIII^e siècle ont creusé ces étangs afin d'alterner pisciculture et céréaliculture sur des sols enrichis (Blanc *et al.* 2000). Ces étangs, artificiels, ont, par conséquence, une importance historique et patrimoniale pour la plaine (Sébastien 2006). L'expansion de la fièvre des marais a cependant conduit à la suppression d'une grande partie d'entre eux, et ceux qui restent sont alors quasiment laissés à l'abandon (Rochaix 1935). Les ceintures de roseaux ont lentement fait place aux arbres et les milieux sont ainsi devenus propices à l'accueil du gibier d'eau. Les bourgeois retrouvent alors au XIX^e siècle un intérêt cynégétiques pour ces étangs (Blanc *et al.* 2000). Mais leur vocation économique, liée aux filières cynégétiques et piscicoles ainsi qu'à la pêche de loisir, est aujourd'hui en danger. En Forez, la pisciculture n'est aujourd'hui plus effective que sur un petit nombre d'étangs et les revenus ne sont pas assez importants pour assurer la pérennité de ces activités pour les générations qui prendront le relais. Les petits étangs, peu rentables en termes de production piscicole, risquent de disparaître car leur entretien est couteux.

Certains étangs ne sont plus pêchés et sont peu entretenus, alors que d'autres subissent au contraire une intensification de la pisciculture à des fins économiques. La pérennité des étangs n'est donc pas assurée. Mais un nouvel enjeu peut permettre de sauvegarder ces entités paysagères façonnées par l'homme : la conservation de la biodiversité.

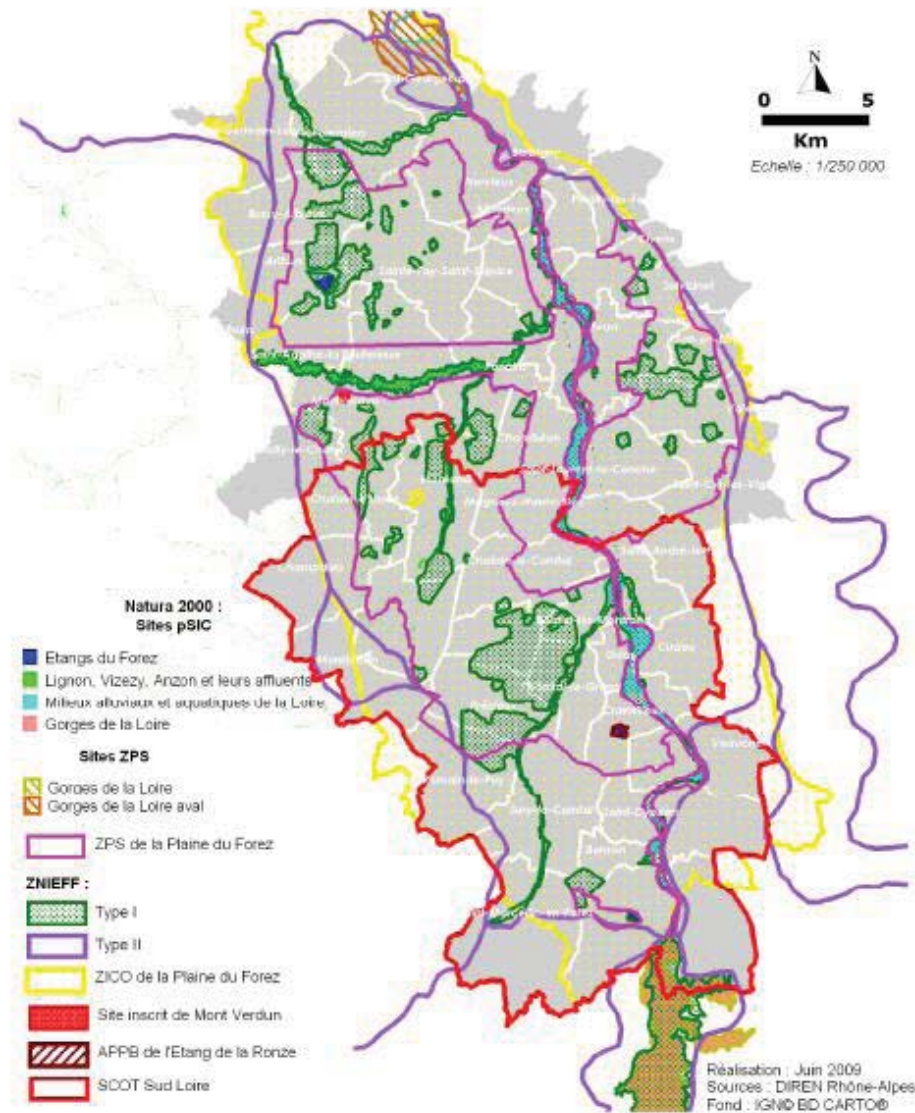


Figure 1: La plaine du Forez et ses zones de protection de l'environnement et de la biodiversité (DOCOB, Natura 2000)

Cette mosaïque de paysage a en effet le mérite d'offrir une multitude d'habitats possibles et accueille une large biodiversité. De nombreux programmes de conservation se sont de fait développés ces dernières années, principalement pour l'avifaune : ZNIEFF, Ecozone du Forez, ZICO, ZPS, Natura2000 (LoireDDEA 2000, Figure 1). De plus, de nombreux acteurs de la conservation de la biodiversité se sont également investis pour protéger la plaine du Forez et ses étangs et promouvoir la sensibilisation auprès du public (LPO, Fédération de Chasse, FRAPNA). Ces actions, tournées vers la protection de la nature, apportent des fonds qui permettent d'aider à la conservation des étangs pour promouvoir à la fois le développement d'activités économiques et la biodiversité (amphibiens, libellules ou d'oiseaux d'eau notamment). Parmi toutes ces espèces attirées par la plaine du Forez, se trouve la mouette rieuse. Elle profite des nombreux étangs pour sa nidification et de la variété de types d'occupation du sol pour s'alimenter.

La mouette rieuse est une espèce d'oiseaux de la famille des Laridés. Elle est blanche et grise avec un capuchon marron lors de la période de reproduction et ne présente pas de dimorphisme sexuel. Chaque année les mouettes rieuses se regroupent en colonies sur des milieux humides tels que les étangs ou marais pour leur reproduction (Isenmann, Lebreton & Brandl 1991). Elles investissent alors les îlots végétalisés, ou utilisent directement la végétation pour construire leur nid (del Hoyo, Elliott & Sargatal 1996). La mouette rieuse pond en général trois œufs. Sa reproduction en colonie lui offre un système de défense efficace contre les prédateurs avec notamment un système d'alarme collective pour prévenir de l'arrivée d'un prédateur et le faire fuir quand c'est possible. Les nids sont relativement espacés les uns des autres (quelques dizaines de centimètres au minimum) et les poussins restent dans leurs propres nids ou dans l'eau devant leur nid sans pénétrer d'autres territoires sous peine d'être attaqués. La mouette rieuse arrive tôt en saison pour défendre son territoire puis elle

va défendre son nid pendant toute la période de reproduction (Allainé 1988). Les sites occupés pour la reproduction peuvent donc être repérés assez tôt en saison (dès avril) et les effectifs augmentent avec l'arrivée progressive d'autres individus (Besnard 2001). C'est une espèce décrite comme philopatricque, c'est-à-dire qu'elle a tendance à revenir sur le site sur lequel elle est née pour sa reproduction et à rester fidèle à ce site autant que faire se peut au cours des années. L'espèce est omnivore mais elle se nourrit principalement de vers de terre, de poissons, d'insectes aquatiques et de larves (Creutz 1963; Cuendet 1983).

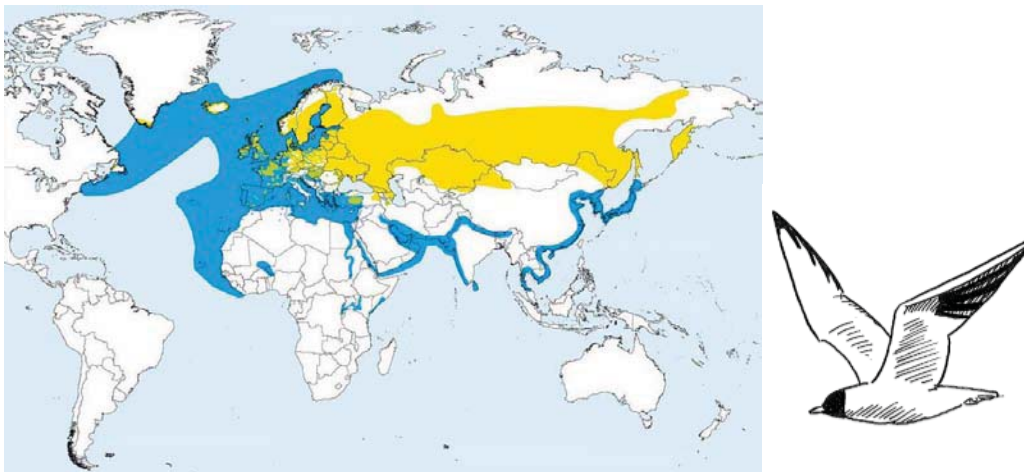


Figure 2 : Répartition mondiale de la mouette rieuse, *Chroicocephalus ridibundus*. Sa répartition est indiquée en jaune pendant la période de reproduction, en bleu pendant la période d'hivernage et en vert quand sa présence est permanente. (source : Handbook of the birds of the world)

La mouette rieuse est une espèce strictement protégée au niveau européen suite à son inscription à l'annexe III de la Convention de Berne relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe et à l'annexe II de la Directive Oiseaux (Directive 79/409/CEE5). Elle est aussi inscrite sur la convention de Bonn relative à la conservation des espèces migratrices (Accord AEWA 1999). Au niveau national, la mouette rieuse est classée comme espèce protégée par l'arrêté ministériel du 29 octobre 2009 relatif à la protection des oiseaux. De plus, l'espèce a été classée en catégorie LC « Préoccupation mineure » dans la liste rouge nationale élaborée selon les critères de l'UICN (Union internationale pour la

conservation de la nature). Son risque de disparition est donc considéré comme faible en France.

Les données disponibles : de la description de l'environnement au suivi des colonies et des individus

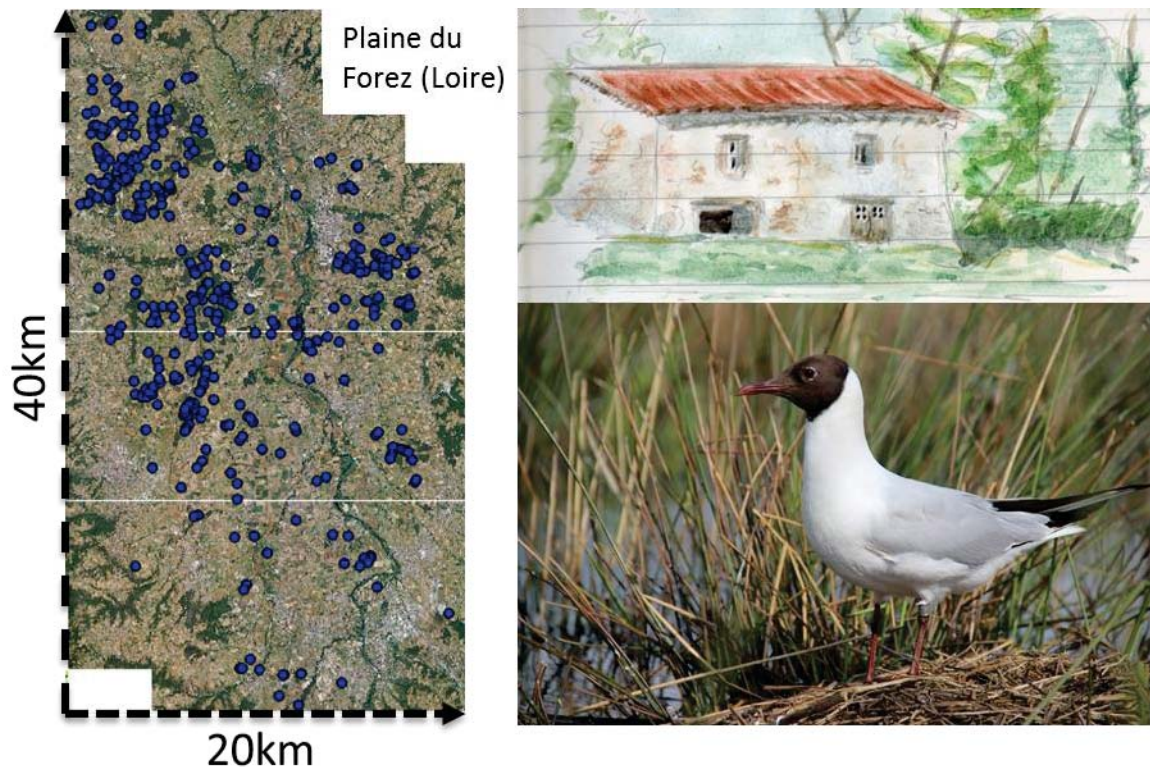


Figure 3 : Plaine du Forez. Chaque point bleu représente un étang. Aquarelle du moulin Sugny (Gîte du terrain, © Jean-Yves Barnagaud). Mouette rieuse adulte baguée (bague « métal ») à sa patte gauche sur son nid. (© Charlotte Francesiaz)

En 1976, Jean-Dominique Lebreton bague le premier poussin de mouette rieuse de la plaine du Forez. Depuis ce jour, les colonies sont suivies annuellement et de nouveaux poussins sont aussi bagués tous les ans. Les colonies sont repérées en avion vers le milieu du mois d'avril puis un premier comptage au sol est effectué afin d'estimer les effectifs de chaque colonie et l'attachement des individus au site (c'est-à-dire si elle revient vite au sol après une alarme ce qui est un indicateur du degré d'avancement dans la reproduction sur le site). Autour du 15

mai, un nouveau comptage des couples est effectué au sol. Le dernier comptage est réalisé vers le 15 juin au cours, comptage au cours duquel le succès reproducteur de la colonie est évalué (0= pas de poussin, 1= moins d'un poussin par couple, 2=plus d'un poussin par couple). Cet indice de reproduction est utilisé dans deux articles de cette thèse (chapitre 3 et chapitre 5) mais est réduit à deux niveaux : 0 pour un échec total de la reproduction et 1 pour un succès (combinant les précédents niveaux 1 et 2).



Figure 4 : Affut flottant dans l'étang de la Ronze et poussin de mouette rieuse bagué « métal » à sa patte droite et bagué « Darvic » RBBB à sa patte gauche. (© Charlotte Francesiaz)

Depuis 1976, les poussins sont bagués avec des bagues « métal » (Figure 3) lors d'une ou deux journées de baguage organisées durant le mois de juin. Les bagues en métal ont l'avantage d'être solides et donc de durer normalement toute la vie d'un individu. La perte de marque, ici d'une bague, est un problème méthodologique dans les programmes de Capture-Marquage-Recapture qui introduit des biais dans les estimations des paramètres démographiques (Annexe A-Fiche Méthode CMR). Au début de ma thèse, nous avons pris la décision d'ajouter des bagues « Darvic » en PVC (Figure 4) en plus des bagues en métal. Ces

bagues sont plus facilement lisibles à de grandes distances. En plus d'améliorer la détection sur le terrain de la plaine du Forez où notre effort de lecture se concentre lors de la saison de reproduction, ces bagues permettent d'obtenir des relectures en dehors de la période de reproduction et sur d'autres sites (notamment durant l'hivernage). Chaque année depuis 1976, sur une durée de 4 à 6 semaines, plusieurs observateurs vont dans les étangs sous un affût flottant (Figure 4) avec une longue vue et relisent les bagues des mouettes sur leurs nids, aux reposoirs et sur les piquets des alentours. Ces données permettent de reconstituer les histoires de vie des individus et ainsi de décrire le fonctionnement de la population.

En 41 ans de suivi, la population de mouettes rieuses a très fortement baissé passant de 5132 couples en 1976 à 1770 en 2016 et de 23 à 9 colonies avec des pics à plus de 7500 couples et plus de 30 colonies au début des années 1980. L'hypothèse principale pour expliquer cette baisse des effectifs est le changement de l'environnement, causé d'une part par l'abandon des étangs suite au déclin de l'activité piscicole, et d'autre part à la réduction de leur alimentation principale, les lombrics, du fait de l'intensification agricole. Cette hypothèse fait l'objet du chapitre 3 de cette thèse.

Résumé des données de CMR issues du programme de baguage entre 1976 et 2016 (41 ans)

- **48 971** bagues posées sur des poussins
- **9656** lectures faites en période de reproduction (entre avril et juillet) pour **4079** individus différents
- **474** bagues Darvic posées depuis 2013

133 relectures de bagues Darvic depuis 2014 dans la plaine du Forez pour **66** individus différents ; **85** contrôles d'oiseaux bagués Darvic dans ce programme ont été revus en dehors de la période de nidification depuis 2013 (pour **47** individus différents vus dans 5 pays : France (28 contrôles), Espagne (53), Portugal (1), Tunisie (1), Suisse (2)).

Dans le cadre du programme de recherche à long-terme sur la population de mouettes rieuses du Forez, en plus de données de CMR, nous disposons, d'informations diachroniques sur la typologie des étangs. Un premier relevé a été réalisé entre 1983 et 1984 par Jacques Trouvillez. J'ai réalisé le second relevé sur une sélection d'étangs en 2013 et 2014 (voir chapitre 3 pour les détails). Pour chacun des 158 étangs étudiés, nous avons mesuré son aire totale (surface en eau et en végétation) et sa surface en végétation totale et catégorisé le recouvrement végétal selon 5 types de végétation (groupements à *Typha latifolia*, à *Typha angustifolia*, à *Phragmites australis*, à *Scirpus lacustris*, à *Salix sp.* et à *Juncus sp.*). Des données du programme Agreste (Ministère de l'agriculture, 1979, 1988, 2000) nous fournissent également, en parallèle de la caractérisation des étangs, des renseignements sur l'occupation des sols aux alentours des étangs (terres cultivées, prairies, forêts) ainsi que sur les pratiques agricoles (nombre de tracteurs, nombre de bovins).

Le programme de suivi du goéland railleur sur la côte Méditerranéenne Française

Les salins sont une composante importante de notre représentation collective du paysage méditerranéen (Roché & Aubry 1998). Les salins n'ont toutefois pas toujours eu la configuration que nous leur connaissons aujourd'hui. Sur le pourtour méditerranéen, les plus anciens salins remontent à la Haute-Antiquité. Jusqu'en 1953, les salins de Giraud étaient formés naturellement par les pluies et les entrées d'eau de mer. Les conditions d'inondations variaient alors d'une année sur l'autre. De plus, les vents et les dépôts ou retraits de sédimentation contribuaient à la formation ou à la disparition d'ilots. Les salins étaient alors un habitat fortement imprévisible d'une année sur l'autre. En 1953, l'endiguement du Rhône

a permis de contrôler les conditions d'inondation. Entre 1953 et 1973, l'activité anthropique a multiplié la surface des salins par quatre. La nouvelle configuration paysagère qui en a résulté a nécessité de protéger les salins des entrées d'eau de mer afin de stabiliser les niveaux d'eau. Depuis, toutes les modifications apportées à ces salins ont visé à accroître la stabilité et le contrôle du milieu. Aujourd'hui, les îlots continuent toutefois à s'éroder et à devenir disponibles ou non en fonction des niveaux d'eau. De plus, la création de nouveaux îlots par les variations hydrologiques est limitée, ce qui conduit progressivement à une réduction du nombre d'îlots. En dehors des salins de Giraud, les changements d'usages des salins en Méditerranée s'accompagnent d'une urbanisation croissante pouvant également apporter d'autres dérangements à cet écosystème à la base naturel et dépourvu d'intrants.

Les salins sont un habitat particulièrement attractif pour les oiseaux en période de reproduction (Sadoul 1998). Une des particularités des salins est qu'ils sont souvent isolés et ne connaissent donc que peu de dérangement. Le gradient de salinité et d'humidité génère des conditions physico-chimiques différentes entre sites permettant l'accueil d'une biodiversité riche. De plus, leur gestion répond à des objectifs économiques inscrits dans un cycle annuel ce qui assure la prévisibilité de l'habitat pour les espèces nicheuses (Masero 2003). Les salins sont par ailleurs riches en invertébrés aquatiques (Britton & Johnson 1987), tels que les *Artemia spp* qui prolifèrent dans ce type d'habitat. Les canards, les laridés et les limicoles coloniaux y trouvent donc une nourriture abondante. Ces bénéfices de l'habitat salinier ont permis à ces espèces de voir leurs effectifs augmenter jusqu'au milieu des années 80, période à laquelle les îlots qui ne pouvaient plus se reformer naturellement ont commencé à s'éroder. Le nombre de sites de reproduction disponibles pour les laro-limicoles a alors chuté, contraignant les colonies à s'installer sur des sites accessibles aux prédateurs terrestres (les digues), ce qui dans l'ensemble a contribué à réduire fortement leur succès de

reproduction et plus généralement leurs effectifs. Cependant, en dehors des salins, tout le long de la côte méditerranéenne, de nombreuses autres zones humides variées sont présentes offrant un gradient de conditions d'habitat très variées et favorables à une biodiversité riche aujourd'hui menacées par l'érosion des sites de reproduction mais aussi par l'urbanisation. Un programme LIFE de conservation a débuté en juillet 2013 visant à améliorer la qualité de ces écosystèmes pour l'accueil des colonies de laro-limicoles, notamment à travers la construction d'îlots, pour augmenter le nombre de sites disponibles pour la reproduction des laro-limicoles.

Le **goéland railleur**, *Chroicocephalus genei*, est une espèce d'oiseau de la famille des Laridés dont les populations se distribuent du Sénégal au Kazakhstan en passant par les côtes de la Méditerranée et du Moyen-Orient (Figure 5). Malgré son nom vernaculaire, il est génétiquement et morphologiquement plus proche de la mouette rieuse que des autres espèces communément nommés goélants (*Larus michaellis*, *Larus argentus*, etc.) (Pons, Hassanin & Crochet 2005). Cependant, les stratégies de reproduction de la mouette rieuse et du goéland railleur sont bien différentes. Le goéland railleur niche principalement sur des îlots ou des digues de salins, proches de côtes et très souvent dans des environnements historiquement considérés comme instables, c'est-à-dire dont la présence ou la qualité d'un site peut varier d'une année sur l'autre (del Hoyo *et al.* 1996).

Lors de son arrivée sur les sites de reproduction au printemps, le goéland railleur visite en petits groupes plusieurs sites de reproduction potentiels avant d'en sélectionner un et de s'y installer en masse pour pondre leurs œufs très rapidement (en deux ou trois jours). Le site choisi varie généralement d'une année à l'autre, les goélants railleurs étant peu fidèles à leur site de reproduction. Les sites d'installation sont dénués de végétation et les nids sont très

proches (5-15 cm) ; ce sont des oiseaux peu agressifs (Dies & Dies 2000). Le temps d'incubation des œufs est plus court que chez la mouette rieuse et les pontes sont extrêmement synchronisées au sein d'une même colonie (Besnard 2001). Cette synchronisation leur permet ensuite d'élever les poussins en crèche en bordure de colonies. Toutes ces caractéristiques sont considérées comme des adaptations aux milieux instables, leur permettant de prendre des décisions rapides et de minimiser le temps passé sur un site (Besnard 2001). Leur alimentation est principalement composée de poissons, d'insectes et d'invertébrés marins (del Hoyo *et al.* 1996; Ramírez *et al.* 2012).

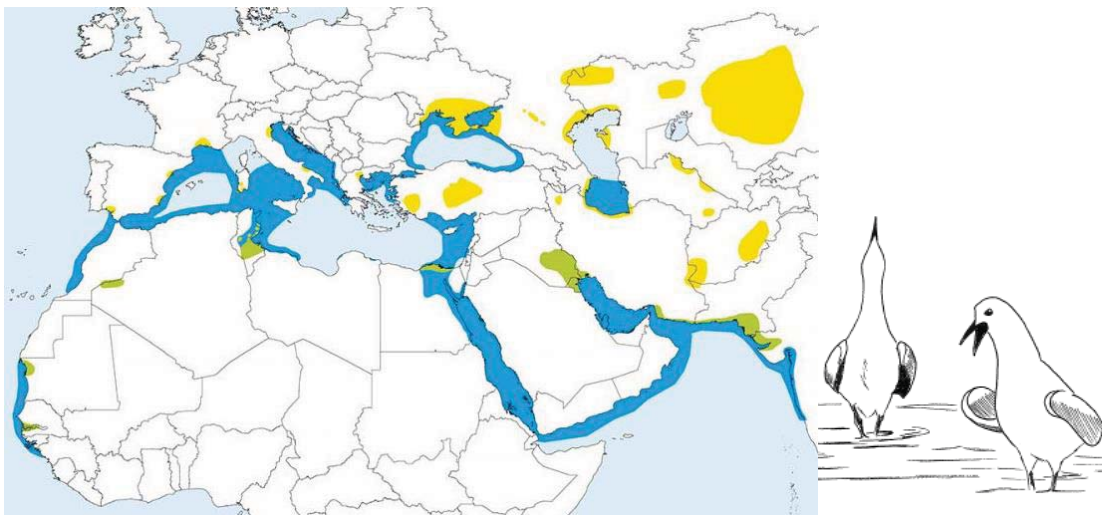


Figure 5 : Répartition globale du goéland railleur, *Choicocephalus genei*. Sa répartition est indiquée en jaune pendant la période de reproduction, en bleu pendant la période d'hivernage et en vert pour les zones où il est présent toute l'année. (source Handbook of the birds of the world, dessin de Jean-Yves Barnagaud)

Les données disponibles : le suivi des colonies et des individus

Les colonies de goélands railleurs sont suivies depuis les années 70 dans le cadre d'un suivi global des oiseaux d'eau des zones humides du Languedoc-Roussillon et de la région PACA. La présence de cette espèce était occasionnelle dans les années 1970-1980. Le suivi s'est

intensifié quand leurs effectifs ont augmenté au début des années 1990s. Les zones humides pouvant accueillir des laridés sont visitées plusieurs fois au printemps (et toutes les semaines depuis 2011) et les espèces présentes ainsi que les effectifs sont notés.



Figure 6 : Sites suivis lors de la reproduction du goéland railleur sur la côte Méditerranéenne française entre 1997 et 2016

La population française de goélands railleurs fait l'objet d'un programme de marquage individuel depuis 1997, initié par la Tour du Valat et les amis du marais du Vigueirat. Le baguage s'effectue sur les poussins juste avant leur envol, ils ont alors une bague « métal » et une bague Darvic. Les sites sur lesquels ils s'installent en colonie sont surveillés en affut flottant ou en affut terrestre depuis la berge pour relire les bagues chaque année. Tous les sites ayant accueilli une colonie sont suivis depuis cette date, sauf une colonie en 2003. La pression de relecture est très forte et l'utilisation de bagues Darvic permet une lecture facile.

Résumé des données du programme de baguage entre 1997 et 2016 (19 ans)

- **6636** bagues posées sur des poussins
- **40 260** lectures faites en période de reproduction (entre avril et juillet) pour **5308** individus différents
- **471** contrôles d'oiseaux bagués dans ce programme revus en dehors de la France
(pour **307** individus différents vus dans 10 pays : Italie (191 contrôles), Tunisie (164), Espagne (80), Libye (18), Suisse (10), Maroc (4), Grèce (1), Israël (1), Belgique (1), Pays-Bas (1))

Goéland railleur adulte bagué métal sur sa patte gauche et Darvic sur sa patte droite.
(Charlotte Francesiaz)



Bibliographie :

- Allainé D. (1988) *Le rôle de la structure de la colonie dans la biologie de populations d'oiseaux. Exemple de la Mouette rieuse (Larus ridibundus) en Forez*. Université Claude Bernard Lyon I.
- Besnard A. (2001) *Evolution de l'élevage des poussins en crèche chez les laridés*. Université de Montpellier II Sciences et Techniques.
- Blanc J.-N., Giraud C., Bourg L., BENOIN D., BOURGEOIS A., CATERIN F., et al. (2000) *Le pays des matins bleus promenades en Côtes du Forez*, Cahiers in.
- Britton R.H. & Johnson A.R. (1987) An ecological account of a Mediterranean salina: the Salin de Giraud, Camargue (S. France). *Biological Conservation* **42**, 185–230.
- Creutz G. (1963) Ernährungsweise und Aktionsradius der Lachmöwe *Larus ridibundus*. *Beiträge zur Vogelkunde* **9**, 3–58.
- Cuendet G. (1983) Predation on earthworms by the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). In: *Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture*. (Ed. J.E. Satchell), pp. 415–424. Springer Netherlands, Dordrecht.
- DDEALoire (2000) *Document d'objectifs Natura 2000 « oiseaux » de la plaine du forez*.
- Dies J.I. & Dies B. (2000) Breeding parameters of the slender-billed gull *larus genei* in a new colony located at l'albufera de valencia (E Spain). *Ardeola* **47**, 255–258.
- del Hoyo J.D., Elliott A. & Sargatal J. (1996) *Handbook of the birds of the world Volume 3: Hoatzin to Auks*, Lynx Edici.
- Isenmann P., Lebreton J.-D. & Brandl R. (1991) *The black headed gull in Europe*.

- Masero J.A. (2003) Assessing alternative anthropogenic habitats for conserving waterbirds : salinas as buffer areas against the impact of natural habitat loss for shorebirds. *Biodiversity and Conservation* **12**, 1157–1173.
- Pons J.-M., Hassanin a & Crochet P. (2005) Phylogenetic relationships within the Laridae (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. *Molecular phylogenetics and evolution* **37**, 686–99.
- Ramírez F., Navarro J., Afán I., Hobson K. a, Delgado A. & Forero M.G. (2012) Adapting to a changing world: unraveling the role of man-made habitats as alternative feeding areas for slender-billed gull (*Chroicocephalus genei*). *PloS one* **7**, e47551.
- Rochaix A. (1935) La régression et l'extension spontanée de l'endémie palustre dans la plaine du Forez. *Revue Hygiène médicale et préventive* **57**, 161–172.
- Roché J. & Aubry C. (1998) *Salins de Camargue: Territoires convoités*, ACTE SUD.
- Sadoul N. (1998) Expansion des Laridés en Camargue: populations en bonne santé ou Dysfonctionnement. *Nos oiseaux* **45**, 83–86.
- Sébastien L. (2006) *Humains et non-humains en pourparlers: l'Acteur en 4 Dimensions*. Ecole Nationale Supérieur des Mines de Saint-Etienne et Université Jean Monnet de Saint-Etienne.

Chapitre 2

Dynamique spatio-temporelle des colonies, dispersion et recrutement chez le goéland railleur



Goéland railleur, *Chroicocephalus genei*

Grand Bastit, Lansargues (Hérault, France)

Photo: © Charlotte Francesiaz

“If a tree falls in the forest, but there is no one there to see it, does it make any noise?”

Zen Koan

Dans ce chapitre, nous décrivons, dans une première étude, la dynamique spatio-temporelle des colonies de goélands railleurs en France au cours des 50 dernières années. Puis, nous détaillons une étude qui vise à décrire le recrutement et la dispersion en fonction de l'âge et du sexe des individus. Le goéland railleur est une espèce coloniale adaptée aux milieux instables et a donc la particularité d'être peu fidèle à son site de reproduction d'une année sur l'autre, système qui a été peu étudié jusqu'à présent.

Article 1 : Francesiaz, Charlotte*, Tankovic, Eva*, Besnard, Aurélien. Does range expansion conceal conservation issues in highly nomadic species: Insights from a 50 years of slender-billed gull colony monitoring in France – Manuscrit en préparation.

Cette étude a fait l'objet d'un stage de Césure (Eva Tankovic) encadré durant ma deuxième année de thèse.

* : contributions égales

Contexte : Les premiers couples nicheurs de goélands railleurs français ont été observés dans les années 1960. La population a par la suite augmenté jusqu'à la fin des années 1990 jusqu'à atteindre 800 à 1000 couples. Au cours de cette période, l'espèce est restée cantonnée en Camargue. Depuis, les effectifs fluctuent fortement d'une année sur l'autre, et l'espèce a progressivement colonisé l'ensemble de la côte méditerranéenne française.

Objectif: Décrire la dynamique spatio-temporelle des colonies de goélands railleurs en France

Matériel et Méthodes: Recensement des colonies de goélands railleur de 1967 à 2016 sur l'ensemble de la côte méditerranéenne française. Cartographie et statistiques descriptives portant sur des comparaisons de distances entre colonies.

Résultats principaux: Nous avons décrit et quantifié l'élargissement progressif de l'aire de répartition des colonies de goélands railleurs sur la côte méditerranéenne française. Pendant la période d'accroissement des effectifs, les colonies étaient toutes localisées dans les salins du Giraud (en Camargue orientale). Depuis 2004, la population s'est progressivement étendue jusqu'à 200 km à l'est (Lapalme) et à l'ouest (Hyères) de la Camargue avant de se reconcentrée récemment en Camargue en 2016. L'étalement progressifs des colonies n'est pas accompagné d'une augmentation des effectifs, comme cela peut être le cas pour des espèces en phase d'expansion démographique, qui colonisent des sites de plus en plus éloignés les uns des autres sous l'effet, notamment, d'exclusions compétitives liées à la disponibilité des ressources.

Les facteurs proximaux de ces grands déplacements de colonies restent à identifier, des résultats antérieurs ayant montré qu'ils ne sont pas liés aux échecs de reproduction. Ils pourraient en revanche s'expliquer par des contraintes liées à la distribution des ressources alimentaires (chapitre3). Des déplacements de colonies sur d'aussi grandes distances (jusqu'à plus de 200km) sans accroissement des effectifs suivis de phases de reconcentration temporaire suggèrent que l'espèce ne trouve pas des habitats de qualité et de stabilité suffisantes pour se fixer sur des sites de reproduction pérennes sur le long terme. Les perspectives de conservation de l'espèce ne sont peut-être pas aussi favorables que ce que pourrait suggérer à première vue l'expansion géographique des dernières décennies.

L'augmentation des effectifs de goélands railleurs dans l'ouest de la Méditerranée pourrait résulter de la dégradation de ses habitats dans les sites de sa distribution historique, la Mer Noire (Sadoul, 1998). Rudenko (1996) montre en effet une baisse importante des effectifs de goélands railleurs autour de la mer noire. Nos résultats montrent que la France a, à présent, un rôle à jouer dans la conservation de cette espèce. Des connaissances sur les habitats favorables à l'espèce et leur gestion sont donc nécessaires pour développer des mesures de conservation pertinentes.

Notre étude met en avant l'importance d'identifier les facteurs proximaux qui régissent la dynamique spatio-temporelle des colonies. Elle souligne également que des études à l'échelle des colonies peuvent fournir des informations pertinentes sur le statut de conservation des espèces coloniales sans passer par l'échelle individuelle.

**Does range expansion conceal conservation issues in highly
nomadic species:**

**Insights from 50 years of slender-billed gull colony monitoring in
France**

Charlotte Francesiaz^{1*}, Eva Tankovic^{1*}, Arnaud Béchet², Nicolas Sadoul³, Aurélien Besnard¹

¹ CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, , 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

² Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

³ Les Amis des Marais du Vigueirat, Marais du Vigueirat, Mas Thibert, FR-13104, Arles France

* these authors equally contributed to this work

Abstract:

In a context of global crisis of biodiversity, a huge batch of studies focuses on the factors leading the contraction of species distribution. Yet the global change that faces the earth also generates the distribution spreading of some species. If such spreading are usually synonym of improvement of the studied species status, in some cases, distribution spreading may be generated the displacement of individuals leaving their original area after its alteration and may then hide conservation concerns. Here we described the spreading of the Slender-billed gull population in France over the last 50 years and used these information in combination with what is known regarding population dynamics to discuss the conservation status of the French subpopulation and develop some recommendation for conservation plans. The slender-billed gull population has progressively colonized the western part of the Mediterranean coast over the last 30 years apparently in response to habitat degradation in the Black sea area, its core breeding area. In France, we showed that while slender-billed gulls were first concentrated in the Camargue until 2003, over the last decade they progressively started to spread up to approximately 130 km east and west along the Mediterranean coast. The distances between breeding sites progressively increased over this period. Yet in some years the spatial concentration of the colonies remained high over this period, especially in 2016 year where, they were found again in Camargue only. Moreover this spreading of the colonies did not go along with an increase of breeding pair numbers. These results suggest that despite its population size increase in the 1990s and the progressive colonization of the entire French Mediterranean coast, the conservation status of the species remain probably unfavorable in France. This study also shows that it will be difficult to forecast the future distribution the species and that conservation plans have to be develop at the whole western Mediterranean coast and would be inefficient if only developed at local scales.

Key words: distribution, colonial species, population dynamics, Laridae, waterbirds, *Chroicocephalus genei*

Introduction

In a context of global crisis of biodiversity and global change, the distribution of many species is undergoing rapid range shifts (Barnosky *et al.* 2011; Chen *et al.* 2011). Although many studies have focused on the factors leading to local extinctions of populations and thus to the contraction of species distribution (Erasmus *et al.* 2002; Rubidge *et al.* 2012; Cahill *et al.* 2014), some species also show range extension. Such range extension can be induced by an increase of population size that may eventually lead to a geographical expansion induced for instance by increased intraspecific competition (for instance in yellow-legged gulls (Duhem *et al.* 2007) or cormorants (Kameda & Biwa 2003). It can also be induced by the colonization of new areas following the introduction of propagules in available habitats (for instance in invasive species ;Dukes & Mooney (1999); Stohlgren & Schnase (2006)). It can also be generated by the progressive colonization of new areas that have become favorable (Preiss, Martin & Debussche 1997). In these cases, range expansion results from an improvement of the studied species status in terms of overall population size. Yet in some cases, distribution spreading may be generated by the displacement of individuals leaving their original area after its alteration so that range expansion hide conservation concerns (Kappelle, Vuuren & Baas 1999; Swihart *et al.* 2006; Sebastián-González, Sánchez-Zapata & Botella 2010). Identifying these situations is thus crucial to set-up conservation policies. Moreover understanding if the newly colonized area are good enough to improve whole population viability or are as bad as the original area and only temporary alternative on the headlong rush eventually leading to massive collapse are crucial to develop relevant spatial conservation strategies.

Several bird species originating from the Black sea area or Russia have been shown to colonize Western Europe in the last decades (Olsen, Malling & Larsson 2004). For instance,

Caspian gull, originally breeding in the Black sea, largely expanded its range in the 90s. In Poland, the species, which was rare in the 90s, exponentially increased until reaching 500 pairs in 2006 (Filchagov 1996; Lenda *et al.* 2010). The Whiskered Tern and Mediterranean Gull show the same pattern of Europe colonization in the 90s as well (Zielińska *et al.* 2007; Ledwoń *et al.* 2014). In these cases, emigration from the original range following habitat degradation has been suspected to be the main driver of colonization.

The slender-bill gull is a colonial bird which progressively colonized the western part of the Mediterranean coast over the last 25 years. The core area of the Slender-billed gull population was the Black Sea (Cramp & Simmons 1983; del Hoyo, Elliott & Sargatal 1996) where almost 20 000 pairs used to breed in the 1990 (Rudenko 1996). In France, only one or two pairs occasionally bred before 1967. The first regular breeders appeared with 13 breeding pairs in 1973 (Isenmann & Goutner 1993; Isenmann & Sadoul 1999) but the number of breeding pairs stayed low until 1985 (less than 30 breeding pairs every year) (Isenmann & Sadoul 1999). After these years, the number of breeding pairs progressively increased to reach 800-900 in 2000. Since then, population size has fluctuated between 400 and 1400 pairs according to the years (Doxa *et al.* 2013, see Figure S1 for details on population size). Elsewhere in the western Mediterranean, the number of slender-billed gull breeding pairs have shown relatively similar trends (Ottens 2006), increasing between 1985 and 2000 in Spain (Oro 2002; Sanz-Aguilar *et al.* 2014) and Italy (Serra & Bricchetti 2004). In Tunisia, the number of breeding pairs have apparently sharply increased since 1985, from few hundreds to more than 10.000 pairs nowadays (Isenmann *et al.* 2005; Chokri & Selmi 2012). Sadoul (1997, 1998) suggests that the population increase in the western part of the Mediterranean coast was the result of a massive immigration of individuals coming from the Black Sea, where the degradation of their foraging habitat have lead the population to decline

dramatically since 1985 (Rudenko 1996). Doxa et al (2013) study incidentally confirmed that the sharp increase of the French population size in the 1990s could not be explained without high immigration rate. Here, we used colony census led over the entire French Mediterranean coast since 1967 to describe how the distribution of the slender-billed gull change in France since the first breeding pairs appeared. We also calculated the distances between colonies every year, and the distances between colonies from one year to the other to describe the progressive spreading of the breeding pairs along the entire French Mediterranean coast. We then used this information in combination with what is known regarding population dynamics to discuss the conservation status of the French population and develop recommendations for conservation plans.

Material & methods

The slender-billed gull

Slender-billed gulls depend on inland and coastal wetlands for their reproduction since they nest on island, on saline, ponds and other temporary wetlands, habitats largely affected by global changes and human development (Sadoul *et al.* 1996; Zacharias *et al.* 2007). Among the Larids, the Slender-billed gull show a very low breeding site tenacity compared to most colonial birds (Greenwood 1980; Kharitonov & Siegel-Causey 1988) and is described as a nomadic species adapted to unstable habitats (Kharitonov & Siegel-Causey 1988; Besnard 2001).

At a global scale, the Slender-billed gull is classified as “least concern” by the International Union for the Conservation of Nature (UICN), yet it is considered “in danger” according to

the French UICN Red List. Indeed, the French population is rather small, exhibit a poor breeding success compared, for example, to the closely related Black-headed gull (*Larus ridibundus*) (Besnard 2001) and is connected to other Mediterranean population as shown by high dispersal rates between France and other populations (Acker *et al.*; Doxa *et al.* 2013).

Slender-billed gulls monitoring

Before 1973, only one or two pairs were reported in the Camargue and no specific monitoring was conducted. Afterward, the species has been monitored all along the French Mediterranean coast by a network of conservation NGO's. Data have been gathered by Tour du Valat and Association les amis des marais du Vigueirat. In the Camargue, annual aerial surveys were undertaken to detect colonies over potential favorable wetlands. Then, the number of breeding pairs has been systematically censused by nest counts at the peak of the laying period (Sadoul, 1996), first every three years between 1973 and 1991, then annually since 1993 until 2016. No data are available for 1996. All colonies positions were reported on GIS using QGIS (v.2.8.1, QGIS Development Team 2012)

Distances measures

To characterize range dynamics of the species during the study period, we studied variation of distances between colonies between and within breeding seasons.

We used QGIS v.2.8.1 to calculate the mean, the minimum, the maximum, the median and the standard deviation of distances between all colonies of the same year and also between all colonies from one year to another (see Table S1).

Results

Geographical distribution of Slender-billed gulls colonies

From 1967 to 2003, all colonies were located in the Camargue, i.e. in a relatively small area of c.60 km. Breeding sites were located within two main areas of the Camargue: the saltpans of Aigues-Mortes and of Salin-de-Giraud. After 2004 the colonies spread over much larger area. In 2004, a colony set-up in the saltpans of Lapalme in the West, 130 km away from the closest previous colonies of Aigues-Mortes. Grand Bastit and the saltpans of Fos-sur-Mer were colonized in 2006, these two sites being at the exterior border of the Camargue. In 2009, a colony set-up at the saltpans of Pesquiers, 145 km away from the previous closest colony sites in Salin-de-Giraud. Hence, from 2004 to and 2015 Slender-billed gulls largely spread over the French Mediterranean coast from the core area of the Camargue where they first settled. Interestingly in 2016 all colonies set-up back into the Camargue as before 2004.

Overall, Slender-billed gull settled on different colony sites almost every years. Yet, Slender-billed gulls often remained aggregated in patches with similar ecological characteristics from years to years such as the saltpans of Aigues-Mortes and Salin-de-Giraud, or the Grand Bastit area. Some of these patches may however be used for years and then suddenly be deserted (Salin-de-Giraud was used from 1967 to 2009 but then not used in 2010 and 2011). Also, a few colonies have been used only one or two times (Salin de Lapalme; Salin de Fos-sur-Mer; Salins de Berre)

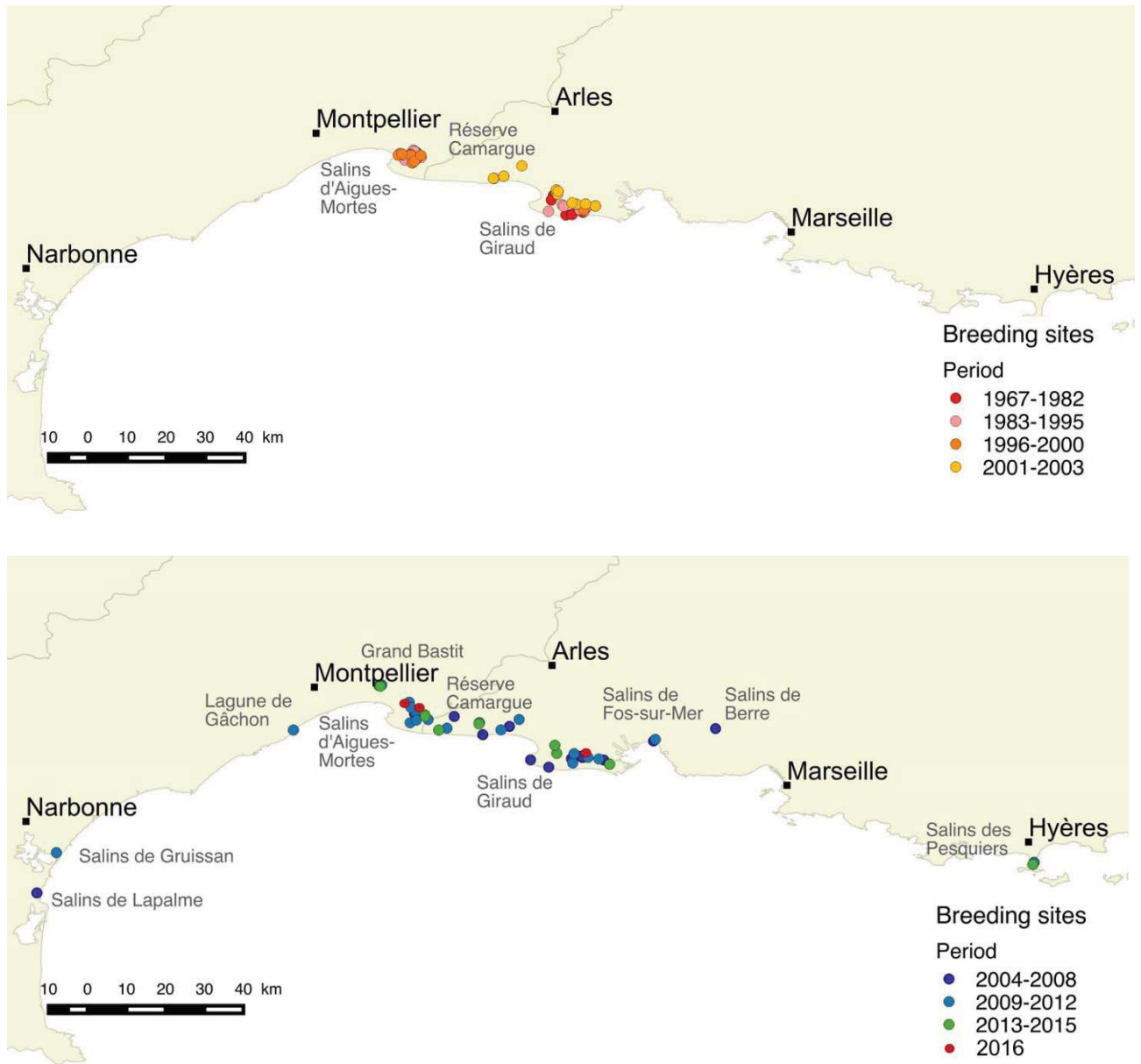


Figure 1. Geographical distribution of the Slender-billed gulls breeding sites between 1967 and 2016 along the French Mediterranean coast.

Within season spreading of Slender-billed gulls colonies

Between 1967 and 2016 the mean, and the maximum distances between Slender-billed gulls colonies of the same year sharply increased (Figure 2, for details of the distances see Table S1 in the supplementary materials). Before 2003 the average distances between sites were less than 50 km (all colonies were in the Camargue), and the maximum distance was close to this mean. After 2003 the mean distances were most of the time more than 40-50 km and the maximum distance often more than 150 km. The maximum of the mean distances between colonies was reached in 2005 (99.3 km) and the maximum of the maximum distance between colonies was 249 km in 2009. In 2016, all colonies were located in the Camargue, i.e. the area occupied before the extension observed after 2003. Hence' despite the general increase of distance after 2003, in 2007, 2008 and 2016, maximum distances were as low as before 2004 showing alternating phases of extension and contraction of breeding colony range.

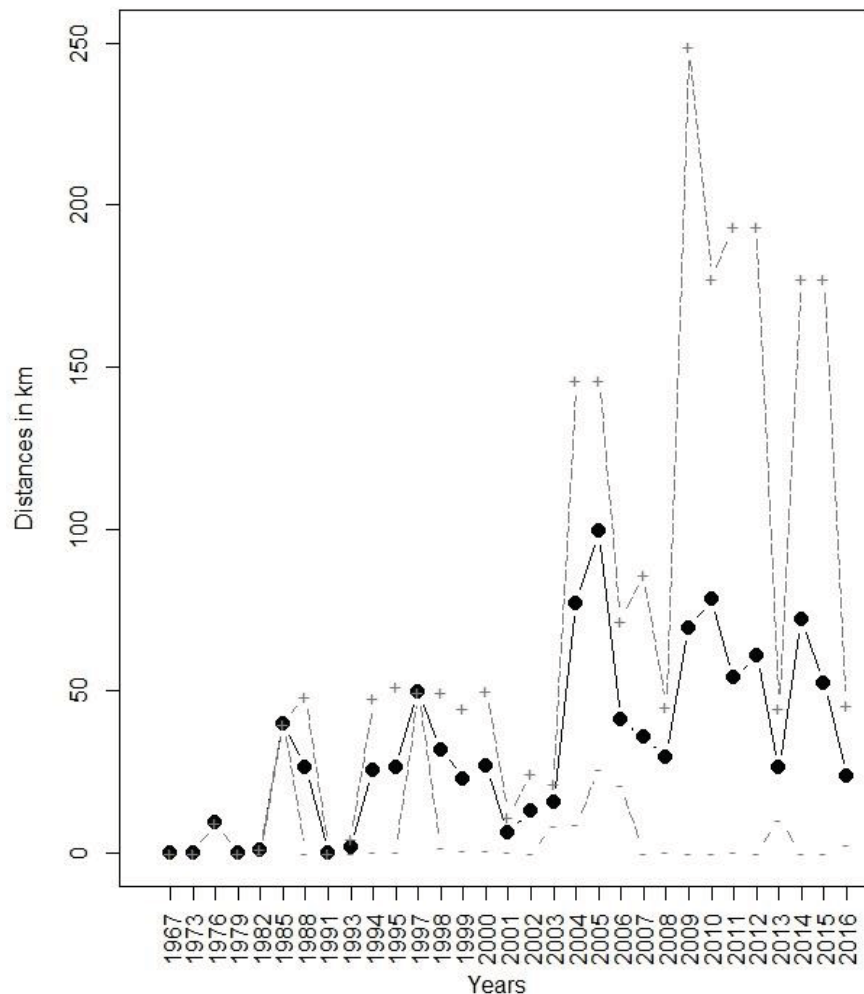


Figure 2: Within-season mean inter-colony distances (dot) of Slender-billed gulls in France between 1967 and 2016 (minimum and maximum distances are indicated by – and + respectively)

Evolution of the distances between slender-billed gull colonies between two breeding seasons

From 1993 to 2015 the mean distance between Slender-billed gulls colonies between two breeding seasons increased, as did the maximum distance (Figure 3, for details see Fig. S3 in the supplementary materials). Before 2003 mean distances were around 20 km or less. After 2003 they were most of the time higher than 40 km, i.e. twice the mean distances between colonies before 2003. The maximum distances between colonies also showed a large increase after 2003, the maximum being 250 km between les salins de Gruissan and Hyères

showing that very large distance can separate two colonies from one year to the next (for details see Fig. S3 in the supplementary materials).

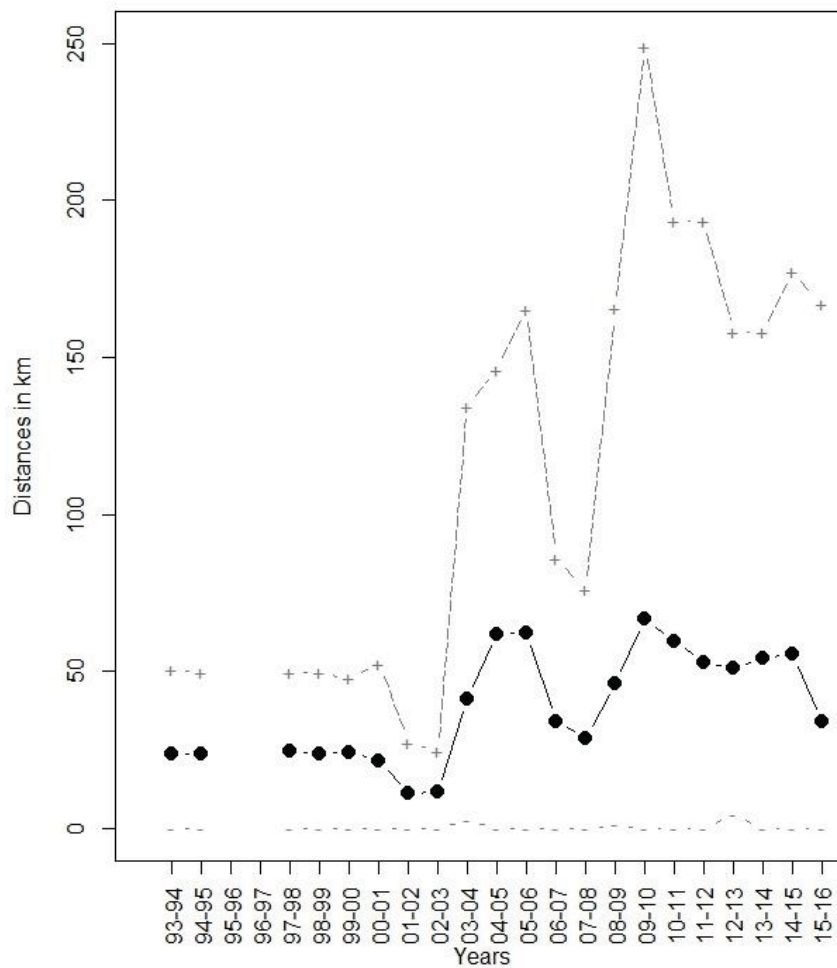


Fig. 3: Between seasons mean inter-colony distances of Slender-billed gulls in France between 1993 and 2016 (no information on the breeding sites used in 1996 so it was impossible to analyze the distances between sites between 1995 and 1997). The cross and the dash respectively identify the maximum and the minimum distances between colonies every year

Discussion

The analysis of the spatio-temporal variation of colony sites and of the Slender-billed gulls in France over the last 50 years shows a highly dynamic pattern. Slender-billed gulls first stayed confined to the Camargue area (mainly the saltpans of Salin- de-Giraud and Aigues-Mortes)

until 2004 when the population size sharply increased. Then from 2004 to 2015, a period characterized by a stabilized but fluctuating population size, colonies started to spread over both the West and the East of the Camargue to extent progressively along about 250 km of coastline (Figure 1). An intriguing aspect of this dynamic pattern is that in 2016, all colonies were located in the Camargue, the area occupied before 2004.

Our results thus show that the large spread observed over the last 10 years does not go along with population size increase and cannot be interpreted as an improvement of the conservation status of this population. On the other side, these intriguing spatial patterns may not necessarily be interpreted as a poor conservation status. First, it was demonstrated elsewhere that the dispersion propensity of individuals between colony locations was not induced by massive reproductive failure (Simon et al submitted). Slender-billed gull is a species adapted to unpredictable habitats with low site tenacity even in its core breeding area (del Hoyo *et al.* 1996). Its ability to change site from one year to another is not surprising and is likely an adaptation to environmental stochasticity (both at intra- et inter-annual scales) (Sanz-Aguilar *et al.* 2014, Besnard et al 2002). Yet, the scale at which this colony displacements occur is not clearly described in the literature. In France, colony locations have changed almost every year at the local scale but we also demonstrated a relatively strong philopatry at the French Mediterranean scale (Acker *et al.*). Indeed if colonies change of islet or dykes every years, most of the time they still occupy the same ecological patches such as the same wetland or the same saltpans.

If the species is adapted to unstable habitats, it is important to note that the habitat currently occupied by the species, such as saltpans are most often predictable from one year to another. In these circumstances, we individuals may benefit from use of the same site

from years to years through the advantages of habitat familiarity (Ward & Zahavi 1973; McNicholl 1975; Péron, Lebreton & Crochet 2010). Our results are in agreement with this hypothesis. While the habitat is good enough, Slender-billed gull may try to breed in the same ecological patch from year to years even if they change exact location of colony site every year (for other reason such as being less predictable for predators for instance, (Besnard, Gimenez & Lebreton 2002). In this scenario, the spatial pattern observed over the last ten years with some colonies appearing sometimes more than 100-150km away from the colonies of the previous year may thus be viewed as effective dispersing event, and may be in response to poor conditions in a given patch the previous year. Such back and forward of colonies with no net increase of population size may be a sign of relatively poor habitat quality in France, individuals still searching for optimal breeding conditions.

Besnard (2001) showed that upon arrival from their breeding sites, many small groups of individuals are observed prospecting all along the Mediterranean coast for a period generally lasting 15 days before egg-laying. These groups progressively aggregate but continue to prospect potential breeding sites for days until they eventually colonized a breeding site and immediately lay eggs after settling. In 2016, we also observed several individuals on the Grand-Bastit and in Salin de Hyères, sites occupied by colonies in 2015 (and the years before) but these individuals finally leave out these sites and no colony set up at these locations. Some of the individual seen at these locations were ringed and were re-observed on the colonies of the Camargue but a few days after they leave these two locations (*unpublished results*). A more detailed understanding of slender-billed gull behavior and habitat selection criterion early in the breeding season would provide critical information to develop relevant site management.

Because colony locations change every year inside patches of homogeneous ecological characteristics, the management of a network of large entities favorable to the breeding of the species appears crucial. Finally as the large breeding numbers fluctuations observed in all the western Mediterranean populations and because these fluctuations are interpreted as the result of massive and large scale dispersal events (Doxa *et al.* 2013; Sanz-Aguilar *et al.* 2014), national scale management plans may not be relevant. For all nomadic species international management plans maintaining large-scale network of favorable sites (wetlands, Salinas) are necessary. For the slender-billed gull this would include France and Italy (including their island such as Corsica or Sardinia), Spain but also south coast countries such as Tunisia or Algeria. All over Mediterranean sea, the coast suffer from huge anthropogenic pressures (Weber, Houston & Ens 1999; Brinson & Malvárez 2002; Burak, Doğan & Gazioğlu 2004; Cuttelod *et al.* 2008), the coordination between countries is urgent to allow for the long-term conservation of Mediterranean wetland birds, colonial ones or breeder species but also migrating species (Johnson 1997; Balkiz *et al.* 2007).

Acknowledgments:

We thank the numerous members of the following institutions that monitored the slender-billed gulls colonies for so long: Les Amis du Marais du Vigueirat, la tour du Valat, the CEN Languedoc-Roussillon, the CEN PACA, LPO, Aude Nature, le Parc de la Narbonnaise. We are grateful to Patrice Cramm for his long-term involvement in waterbirds monitoring on the French Mediterranean coast.

References

Acker P., Francesiaz C., Béchet A., Sadoul N., Lessells C.M., Pijl A.S., *et al.* Revisiting dispersal and recruitment paradigms: sex- and age-dependent variations in a nomadically breeding bird. *submitted to JAE*.

- Balkiz Ö., Özesmi U., Pradel R., Germain C., Siki M., Amat J.A., *et al.* (2007) Range of the Greater Flamingo, *Phoenicopterus roseus*, metapopulation in the Mediterranean: new insights from Turkey. *Journal of Ornithology* **148**, 347–355.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., *et al.* (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**, 51–57.
- Besnard A. (2001) *Evolution de l'élevage des poussins en crèche chez les laridés*. Université de Montpellier II Sciences et Techniques.
- Besnard A., Gimenez O. & Lebreton J. (2002) A model for the evolution of crèching behaviour in gulls. *Evolutionary Ecology*.
- Brinson M.M. & Malvárez A.I. (2002) Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* **29**, 115–133.
- Burak S., Doğan E. & Gazioğlu C. (2004) Impact of urbanization and tourism on coastal environment. *Ocean and Coastal Management* **47**, 515–527.
- Cahill A.E., Aiello-Lammens M.E., Fisher-Reid M.C., Hua X., Karanewsky C.J., Ryu H.Y., *et al.* (2014) Causes of warm-edge range limits: Systematic review, proximate factors and implications for climate change. *Journal of Biogeography* **41**, 429–442.
- Chen I.C., Hill J.K., Ohlemüller R., Roy D.B. & Thomas C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* **333**, 1024–1026.
- Chokri M.A. & Selmi S. (2012) Nesting phenology and breeding performance of the slender-billed gull *Chroicocephalus genei* in Sfax salina, Tunisia. *Ostrich* **83**, 13–18.
- Cramp S. & Simmons K.E.. (1983) *The birds of the western palearctic Vol 1*, Oxford Uni. Oxford.
- Cuttelod A., García N., Malak D.A. & Temple H. (2008) The mediterranean: A biodiversity hotspot under threat. *The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species.*, 16.
- Doxa A., Besnard A., Bechet A., Pin C., Lebreton J.-D. & Sadoul N. (2013) Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France. *Animal Conservation* **16**, 684–693.
- Duhem C., Roche P., Vidal E. & Tatoni T. (2007) Distribution of breeding sites and food constrains size and density of yellow-legged gull colonies. *Ecoscience* **14**, 535–543.
- Dukes J.S. & Mooney H.A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 135–139.
- Erasmus B.F.N., van Jaarsveld a S., Chown S.L., Kshatriya M. & Wessels K.J. (2002) Vulnerability of South African taxa to climate change. *Global Change Biology* **8**, 679–693.

- Filchagov A. V. (1996) Colonization of the central part of the East-European plain by *Larus argentatus-cachinnans*. *ibis* **138**, 148–150.
- Greenwood B.Y.P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammal. 1140–1162.
- del Hoyo J.D., Elliott A. & Sargatal J. (1996) *Handbook of the birds of the world Volume 3: Hoatzin to Auks*, Lynx Edici.
- Isenmann P., Gaultier T., El Hili A., Azafzaf H., Dlensi H. & Smart M. (2005) *Oiseaux de Tunisie - Birds of Tunisia*, SEOF Editi. Paris.
- Isenmann P. & Goutner V. (1993) Breeding status of the Slender-billed Gull (*Larus genei*) in the Mediterranean basin. In: *Estatus y Conservación de Aves Marinas*, SEO. (Eds J. Aguilar, X. Monbailliu & A.M. Paterson), pp. 65–70. Madrid, Spain.
- Isenmann P. & Sadoul N. (1999) *Le goéland railleur, Larus genei. Oiseaux menacés et à surveiller en France, Listes rouges et recherche de priorités*.
- Johnson A.R. (1997) Long-Term Studies and Conservation of Greater Flamingos in the Camargue and Mediterranean. *Waterbird Society* **20**, 306–315.
- Kameda K. & Biwa L. (2003) Population increase of the Greats Cormorant *Phalacrocorax carbo hanedae* in Japan: conflicts with fisheries and trees and future perspectives. *Vogelwelt* **124**, 27–33.
- Kappelle M., Vuuren M.M.I. Van & Baas P. (1999) Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues. *Biodiversity and Conseqvation*, 1383–1397.
- Kharitonov S. & Siegel-Causey D. (1988) Colony formation in seabirds. *Current ornithology*.
- Ledwoń M., Betleja J., Stawarczyk T. & Neubauer G. (2014) The Whiskered Tern *Chlidonias hybrida* expansion in Poland: The role of immigration. *Journal of Ornithology* **155**, 459–470.
- Lenda M., Zagalska-Neubauer M., Neubauer G. & Sk??rka P. (2010) Do invasive species undergo metapopulation dynamics? A case study of the invasive Caspian gull, *Larus cachinnans*, in Poland. *Journal of Biogeography* **37**, 1824–1834.
- McNicholl M. (1975) Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *the Auk* **92**, 98–104.
- Olsen, Malling K. & Larsson H. (2004) *Gulls of North America, Europe, and Asia*, Princeton . Princeton, New Jersey.
- Oro D. (2002) Breeding Biology and Population Dynamics of Slender-billed Gulls at the Ebro Delta (Northwestern Mediterranean). *Waterbirds* **25**, 67–77.

- Ottens G. (2006) Extralimital occurrence of Slender-billed Gull in Europe. *Dutch Birding* **28**, 69–78.
- Péron G., Lebreton J.-D. & Crochet P.-A. (2010) Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *The Journal of animal ecology* **79**, 317–26.
- Preiss E., Martin J.L. & Debussche M. (1997) Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region: Consequences to the breeding avifauna. *Landscape Ecology* **12**, 51–61.
- QGIS Development Team (2012) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- Rubidge E.M., Patton J.L., Lim M., Burton a. C., Brashares J.S. & Moritz C. (2012) Climate-induced range contraction drives genetic erosion in an alpine mammal. *Nature Climate Change* **2**, 285–288.
- Rudenko A.G.. (1996) Present Status of Gulls and Terns Nesting in the Black Sea Biosphere Reserve Source. *Colonial Waterbirds* **19**, 41–45.
- Sadoul N. (1998) Expansion des Laridés en Camargue: populations en bonne santé ou Dysfonctionnement. *Nos oiseaux* **45**, 83–86.
- Sadoul N. (1997) The importance of spatial scales in long-term monitoring of colonial Charadriiformes in Southern France. *Waterbirds* **20**, 330–338.
- Sadoul N., Johnson A.R., Walmsley J.G. & Levêque R. (1996) Changes in the numbers and the distribution of colonial Charadriiformes breeding in the Camargue, Southern France. *Colonial Waterbirds*, 46–58.
- Sanz-Aguilar A., Tavecchia G., Afan I., Ramirez F., Doxa A., Bertolero A., *et al.* (2014) Living on the edge: Demography of the Slender-billed gull in the Western Mediterranean. *PLoS ONE* **9**, e92674.
- Sebastián-González E., Sánchez-Zapata J.A. & Botella F. (2010) Agricultural ponds as alternative habitat for waterbirds: Spatial and temporal patterns of abundance and management strategies. *European Journal of Wildlife Research* **56**, 11–20.
- Serra L. & Bricchetti P. (2004) Popolazioni di uccelli acquatici nidificanti in Italia-resoconto 2001. *Avocetta* **28**, 44–48.
- Stohlgren T.J. & Schnase J.L. (2006) Risk analysis for biological hazards: What we need to know about invasive species. *Risk Analysis* **26**, 163–173.
- Swihart R.K., Lusk J.J., Duchamp J.E., Rizkalla C.E. & Moore J.E. (2006) The roles of landscape context, niche breadth, and range boundaries in predicting species responses to habitat

alteration. *Diversity and Distributions* **12**, 277–287.

Ward P. & Zahavi a. (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* **115**, 517–534.

Weber T.P., Houston A.I. & Ens B.J. (1999) Consequences of habitat loss at migratory stopover sites: a theoretical investigation. *Journal of Avian Biology* **30**, 416–426.

Zacharias I., Dimitriou E., Dekker A. & Dorsman E. (2007) Overview of temporary ponds in the Mediterranean region : Threats , management and conservation issues. **28**, 1–9.

Zielińska M., Zieliński P., Kołodziejczyk P., Szewczyk P. & Betleja J. (2007) Expansion of the Mediterranean Gull *Larus melanocephalus* in Poland. *Journal of Ornithology* **148**, 543–548.

Article 2 : Acker, Paul* & Francesiaz, Charlotte*, Béchet, Arnaud, Sadoul, Nicolas, Lessels, Kate, Mateman, Christa, Besnard, Aurélien. Revisiting dispersal and recruitment paradigms: unexpected state-dependent variations in a long-lived, nomadically breeding colonial bird.

* *equal contributions*

Soumis à Journal of Animal Ecology-*under review*

Contexte : Après avoir décrit la dynamique spatio-temporelle coloniale du goéland railleur dans l'article précédent, nous nous sommes intéressés aux variations des patrons de recrutement et de dispersion en fonction de l'âge et du sexe des individus, à l'échelle de la côte méditerranéenne française.

Depuis le déploiement des méthodes de capture-marquage-recapture (Annexe A-Fiche méthode CMR), de nombreuses études ont porté sur la démographie des espèces de Laridés coloniaux dites « philopatriques » c'est-à-dire dont les individus retournent se reproduire chaque année sur leur site de naissance (comme la mouette rieuse ou la mouette tridactyle) (voir par exemple: Cam, Monnat & Royle 2004; Boulinier *et al.* 2008; Péron *et al.* 2010). Une grande partie de la variation individuelle des patrons de dispersion et de recrutement, notamment en fonction de l'âge et du sexe, chez les espèces philopatriques est expliquée par les coûts et bénéfices du maintien des mêmes territoires au cours des années. En revanche, les populations d'espèces nomades comme le goéland railleur sont souvent plus difficiles à suivre et donc moins étudiées. Elles représentent pourtant des modèles d'étude pertinents pour déterminer si des facteurs autres que l'âge et le sexe contribuent aux variations individuelles de patrons de dispersion et de recrutement. . L'étude d'espèces ne présentant pas de maintien des territoires permet donc de déterminer si d'autres pressions ne sont pas en jeux dans ses variations individuelles.

Objectif: Estimer la survie locale, la dispersion et le recrutement de la population française de goélands railleurs à l'échelle de la côte méditerranéenne française et quantifier ses variations en fonction de l'âge et du sexe des individus.

Matériel & Méthode: Capture-marquage-recapture sur les histoires de vie de 3479 individus bagués (dont 2393 sont sexés) et sur 13 années de suivis individuels, modèles multi-événements.

Toutes les relectures de bagues ont eu lieu en France. Nous ne considérons de plus que les individus nés et bagués en France. Nous modélisons la dispersion des individus vers des sites non suivis en dehors de la côte française à l'aide d'un site dit 'fantôme' dans lequel les individus peuvent émigrer, et dont ils peuvent immigrer en retour, pour lequel la probabilité de recapture est forcée à 0. Les modèles utilisés prennent par ailleurs en compte l'incertitude sur l'observation du statut reproducteur des individus.

Le modèle est basé sur quatre états : pré-reproducteur en France, pré-reproducteur en dehors de la France, reproducteurs en France et reproducteur en dehors de la France. Les modèles sont développés sous la forme de modèles de CMR dits « multi-événements » (Annexe-Fiche méthode CMR) pour estimer les transitions entre les états malgré l'incertitude liée au processus d'observation. Nous avons pour cela décomposé les transitions entre états en trois étapes :

- étape de survie (l'individu peut survivre ou mourir d'une année sur l'autre)
- étape de dispersion (le mouvement des individus d'un site à l'autre, soit du site fantôme vers la France soit de la France vers le site fantôme)
- étape de recrutement local (la probabilité de passer de l'état non-reproducteur à reproducteur en France)

Résultats principaux: *L'âge de recrutement est plus précoce et la dispersion plus élevée chez les mâles que chez les femelles. Les individus reproducteurs sont fortement philopatrics à échelle régionale, et la probabilité de disperser hors de France décroît avec l'âge.*

Nous avons montré que les individus nés en France ont tendance à revenir se reproduire en France. De plus, après une première reproduction sur la côte française, ils tendent à revenir s'y reproduire chaque année. Nous avons émis l'hypothèse qu'en relâchant la contrainte que le même territoire est défendu d'années en années, les différences de dispersion en fonction de l'âge et du sexe seraient diminuées. Nous montrons cependant que les femelles dispersent globalement moins que les mâles. Nous expliquons en partie ce résultat par un sex-ratio biaisé en faveur des mâles qui pourrait augmenter la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles, et donc augmenter la dispersion en retour. Le recrutement plus tardif des femelles en comparaison des mâles mais aussi leur fidélité plus forte à la côte française pourrait aussi s'expliquer par leur plus grand investissement dans la reproduction (notamment à travers l'investissement dans les œufs). Elles peuvent en effet avoir intérêt à retarder leur âge de première reproduction afin d'être bien synchronisées avec l'ensemble de la colonie, un point crucial pour la survie des poussins chez une espèce qui organise des crèches comme le goéland railleur. Cet investissement initial implique qu'elles ont aussi plus intérêt que les mâles à maintenir une certaine familiarité avec les zones d'alimentation. Notre étude a donc montré que l'état de l'individu (âge, sexe, stade de reproduction) a un impact sur la dispersion et le recrutement même en l'absence du maintien des territoires d'une année sur l'autre.

**Revisiting dispersal and recruitment paradigms:
sex- and age-dependent variations in a nomadically breeding bird**

Paul Acker^{1,2,†,*}, Charlotte Francesiaz^{2,†}, Arnaud Béchet³, Nicolas Sadoul⁴, Catherine M.

Lessells⁵, Agata S. Pijl⁵ and Aurélien Besnard²

¹ Laboratoire Évolution et Diversité Biologique (EDB), UMR 5174, Université Paul Sabatier – CNRS – ENFA, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse, France

² CNRS, PSL Research University, EPHE, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier, France

³ Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, F-13200 Arles, France

⁴ Les Amis des Marais du Vigueirat, Marais du Vigueirat, Mas Thibert, F-13104 Arles, France

⁵ Department of Animal Ecology, Netherlands Institute of Ecology (NIOO-KNAW), Postbus 50, 67000 AB Wageningen, the Netherlands

† These authors contributed equally to the work.

* Corresponding author: paul.acker@univ-tlse3.fr

Running headline

Dispersal, recruitment and nomadic breeding

Summary

1. The age and place at reproduction are key life-history components with strong fitness consequences in individual careers. Sex- and age-dependent differences in recruitment and dispersal are commonly explained in the light of territoriality – a typical feature of species in stable habitats. For instance, long-lived birds often have deferred recruitment with wide variation in recruitment age, higher dispersal in pre-breeders and young individuals, and female-biased dispersal. These differences result from competition for holding a territory over the years, which is male-biased.

2. As a corollary of this, we hypothesised that species with ephemeral habitat suitability, and hence nomadic breeding, would lack age-, breeding status- and sex-dependence in dispersal and would show low variation in recruitment age because they do not maintain territory ownership over the years. We also hypothesised that male would recruit earlier as a result of the higher cost of reproduction in females which would not be (over)compensated for by territoriality costs in males.

3. We tested these hypotheses using multievent capture-recapture models applied to mark-resighting data collected over 13 years on 3479 (2393 sexed) slender-billed gulls (*Chroicocephalus genei*) that were ringed shortly before fledging in all colonies along the French Mediterranean coast.

4. As expected, recruitment was only slightly deferred with low variation in recruitment age and earlier recruitment in males than females, and there was only a small sex bias in dispersal. Unexpectedly, regional philopatry was relatively high in breeders, dispersal decreased with age and was male-biased.

5. Age- and status-dependent philopatry may be due to familiarity benefits at a regional scale, in a similar way that stable territory ownership in non-nomadic species selects for sex- and

age-dependent philopatry at the scale of the breeding patch and territory. The male-biased dispersal might be explained by a male-biased sex ratio but also by higher benefits of regional philopatry in females arising from their higher cost of reproduction. This study demonstrates that sex- and age-dependence in dispersal and recruitment still occur in absence of year-to-year territoriality. We discuss general underlying mechanisms which have been neglected despite their evolutionary importance, owing to difficulties in monitoring nomadic breeders.

Key words

life history, unstable habitats, sex differences, age dependence, colonial species, temporary emigration, capture–recapture, multievent models, larid, crèching

Introduction

When and where to breed are ‘two sides of the same coin’ (Ens, Weissing & Drent 1995) that shape short- and long-term fitness prospects (Stearns 1992; Charlesworth 1994; Lindström 1999; Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005; Cam & Aubry 2011). Recruitment to a breeding population and movement between a natal and first-breeding location (‘natal dispersal’) or between successive breeding locations (‘breeding dispersal’) are thus important and intimately linked processes in life histories. They also have major consequences on population dynamics and gene flow (Clobert *et al.* 2001; Caswell 2001; Lebreton *et al.* 2003; Bowler & Benton 2005).

Dispersal behaviour is selected to face spatiotemporal variability in breeding habitat quality and to avoid inbreeding and kin and resource competition (Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005). However, dispersal can entail costs that limit its fitness benefits. These costs (reviewed in Bonte *et al.* 2012) might be due to (i) energetic expenditure in movement (e.g.

wing development, long-distance travel), (ii) time spent in activities related to dispersal (e.g. prospection, movement), (iii) risks entailed during movement (e.g. predation, damage of dispersal organs and tissues) and (iv) opportunity costs incurred by choosing another habitat (e.g. loss of familiarity, maladaptation).

Early recruitment is selected given life-history trade-offs between growth, current and future reproduction and survival that favour early sexual maturity (Stearns 1992, Charlesworth 1994). However, this optimum may be deferred if it is outweighed by the benefits of time-consuming activities that limit the costs of first reproduction (e.g. Desprez *et al.* 2014). Notably, behavioural maturation (e.g. gains in competitive, foraging and parental care skills) may increase the chance of acquiring a good-quality habitat and thus lower the reproductive effort needed to succeed in offspring production (Charlesworth 1994; Aubry, Cam & Monnat 2009). Information gathering, competition and queuing for good-quality habitats – which are constrained by maturation – may also result in adaptive recruitment delays (Ens, Weissing & Drent 1995; Boulinier & Danchin 1997).

All these costs and benefits are dependent on the characteristics of the species and of the individual and on how the latter interacts with its breeding environment (Stearns 1992; Charlesworth 1994; Bowler & Benton 2005; Bonte *et al.* 2012). For instance, higher natal than breeding dispersal evolves when philopatry at recruitment brings higher costs than at later breeding attempts due to inbreeding or kin competition (Greenwood 1980; Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005). A decrease in dispersal propensity with age evolves because competitiveness increases with age and advantages from territory ownership and familiarity with the breeding habitat accumulate (Greenwood 1980; Greenwood & Harvey 1982; Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005; Piper *et al.* 2011). Further, when dispersal is more costly (or more beneficial) for one of the sexes, sex-biased dispersal is expected to evolve

(Greenwood 1980; Lawson Handley & Perrin 2007). For instance, in resource-defence systems that feature monogamy – such as found in most birds – males are more involved in territoriality and benefit more from acquiring and defending a breeding territory in a familiar habitat. This means dispersal costs are higher for males than for females and thus female-biased dispersal is selected. This is reinforced by the fact that a female chooses a male based on his territory and benefits from dispersal through mating opportunities (Greenwood & Harvey 1982; Clarke, Sæther & Røskoft 1997). In mate-defence systems featuring polygyny – such as found in most mammals – males disperse more than females as they benefit from multiplying mating opportunities with females, which are the territorial sex (Greenwood 1980; Lawson Handley & Perrin 2007).

Concerning recruitment to a breeding population, heterogeneity in individual tactics may yield substantial variations in recruitment age; this is commonly observed in long-lived species (Lebreton *et al.* 2003; Hadley, Rotella & Garrott 2006; Becker & Bradley 2007; Aubry, Cam & Monnat 2009). The optimal recruitment age depends on the quality of the individual (i.e. its competitive abilities), the quality of the breeding habitat and the interaction between the two (Komers, Pélabon & Stenström 1997; van de Pol *et al.* 2007; Aubry *et al.* 2009; Fay *et al.* 2016). In addition, due to asymmetric costs of reproduction (Clutton-Brock 1991), sex differences in recruitment age might evolve through different optimal ages of behavioural maturation (Tavecchia *et al.* 2001; Kim *et al.* 2011). Such costs are expected in polygamous species in which one sex invests more in territoriality and parental care, while the other invests more in multiplying mating occasions (e.g. Michener & Locklear 1990). Such costs might also arise in monogamous species since some initial costs of reproduction are paid only by females (e.g. egg production; Monaghan & Nager 1997), but male territoriality may compensate or even overcompensate for this initial disequilibrium (Tavecchia *et al.* 2001; Becker & Bradley 2007;

Kim *et al.* 2011). Empirical findings on sex differences in recruitment are equivocal, but have seldom been published (Pradel *et al.* 1997; Becker & Bradley 2007; Mills *et al.* 2008; Kim *et al.* 2011).

To date, most recruitment and dispersal studies have focused on species that have evolved in relatively stable environments in which the quality of breeding patches does not vary much over the timescale of an individual's life. These environments thus provide sufficient habitat predictability to favour fidelity to breeding patches and year-to-year territory ownership (McNicholl 1975; Burger 1982; Switzer 1993). The common assumptions mentioned above indicate that competition for territory is a major constraint that induces asymmetry in the costs of dispersal or recruitment, thus driving variations related to breeding status, age and sex. Yet these assumptions may not apply when there is no advantage in breeding on the same patch and holding a territory over the years: that is, in unstable, ephemeral environments where year-to-year predictability of habitat quality is very weak. High dispersal propensity is expected in species that evolved under such selective pressures (Greenwood & Harvey 1982; Travis & Dytham 1999; Friedenberg 2003). This may notably lead to the evolution of 'nomadic breeding', which involves the frequent dispersal of all individuals from a breeding patch (Greenwood & Harvey 1982; Blanco & Bertellotti 2002; Mariette & Griffith 2012). Nomadic breeding precludes breeding-patch tenacity and territory ownership over the years.

In nomadically breeding species, the costs and benefits of dispersal or of delayed recruitment associated with competitive ability or local familiarity for territory acquisition and ownership are relaxed. Further, the strong dispersal propensity of these species should provide the benefits of avoiding inbreeding and kin competition. We would therefore not expect to see differences related to breeding status or age-dependence or sex bias in dispersal

in these species (see also Greenwood & Harvey 1982). We might observe limited recruitment delays and variation in age at first reproduction due to behavioural maturation and individual heterogeneity, but would not expect this to be as large as that found in philopatric species in which competition for nest sites is strong and extends over the years. We might expect sex-biased recruitment driven by asymmetry in reproduction costs, the direction of which would depend on the mating system. For instance, females might recruit later in monogamous species with biparental care due to the costs of egg production and gestation that cannot be compensated for by males in the absence of territoriality costs.

The aim of this study was to test the above predictions on state-dependent variations in dispersal and recruitment in a colonial bird with a nomadic breeding strategy. In colonial birds, habitat instability is typically experienced by dispersal-prone species such as terns or gulls that occupy islets or banks in lagoons and rivers where droughts or floods frequently occur (McNicholl 1975; Burger 1982; Erwin *et al.* 1998; Oro, Tavecchia & Genovart 2011). We studied one of these species, the slender-billed gull (*Chroicocephalus genei*), a socially monogamous bird with biparental care and low intraspecific levels of aggression (Besnard 2001; Oro *et al.* 2002; Besnard, Sadoul & Lebreton 2006). This species is characterized by a high dispersal propensity and strong between-year variation in colony locations (Oro 2002, Doxa *et al.* 2013; Sanz-Aguilar *et al.* 2014). We analysed the life histories of 3479 slender-billed gulls that were ringed as chicks, of which 2392 were genetically sexed, over a 13-year period in colonies along the French Mediterranean coast. We used multievent capture–recapture models to estimate demographic rates while taking imperfect detection as well as breeding-status uncertainty into account (Pradel 2005; Gimenez *et al.* 2008). To test our predictions, we investigated the effect of an individual's state (breeding status, age, sex) on local survival, dispersal and recruitment at a regional scale (i.e. over all the breeding colonies in the study area).

Methods

STUDY AREA AND SPECIES

The slender-billed gull is a colonial larid that breeds in lagoons and deltas. Its distribution is widely scattered, extending from Senegal to Western India and includes the Mediterranean, Black and Caspian Seas (del Hoyo 2014). In the Western Mediterranean, strong immigration and emigration processes drive local population dynamics and generate huge regional variations in annual breeding numbers (Sanz-Aguilar *et al.* 2014; Doxa *et al.* 2013). Slender-billed gull chicks amalgamate in crèches in which parents feed only their own brood (Besnard 2001). Crèching in larids is associated with high breeding synchrony and is considered an adaptation to within-year habitat unpredictability (Besnard, Gimenez & Lebreton 2002).

Each year from 1998 to 2010 we checked the entire French Mediterranean coast to locate and monitor all slender-billed gull colonies. Slender-billed gull colony sites can be dikes or islets in a marsh. We defined a 'colony' as the group of breeding gulls at a single colony site in a given year. During the study period, between 2 and 10 colony sites were occupied each year. A total of 60 colonies were recorded breeding on 45 different colony sites. The colony-site turnover rate (i.e. change in occupied colony sites resulting from establishment or desertion between years; Erwin, Galli & Burger 1981) was 0.82 (Appendix S1). Most colonies were located in the Camargue wetlands (the Rhône Delta), but some were found further to the east and west (Fig. 1). We combined all the colonies and considered the study area as one single breeding location. The annual number of breeding pairs in the entire study area varied between 209 and 877 pairs and reproductive success varied between 0.11 and 1.26 fledged chicks per nest (average: 0.72; Appendix S1; Doxa *et al.* 2013). Similar variation in population size and breeding success has also been reported in other areas where this species has been monitored (Oro 2002; Sanz-Aguilar *et al.* 2014).

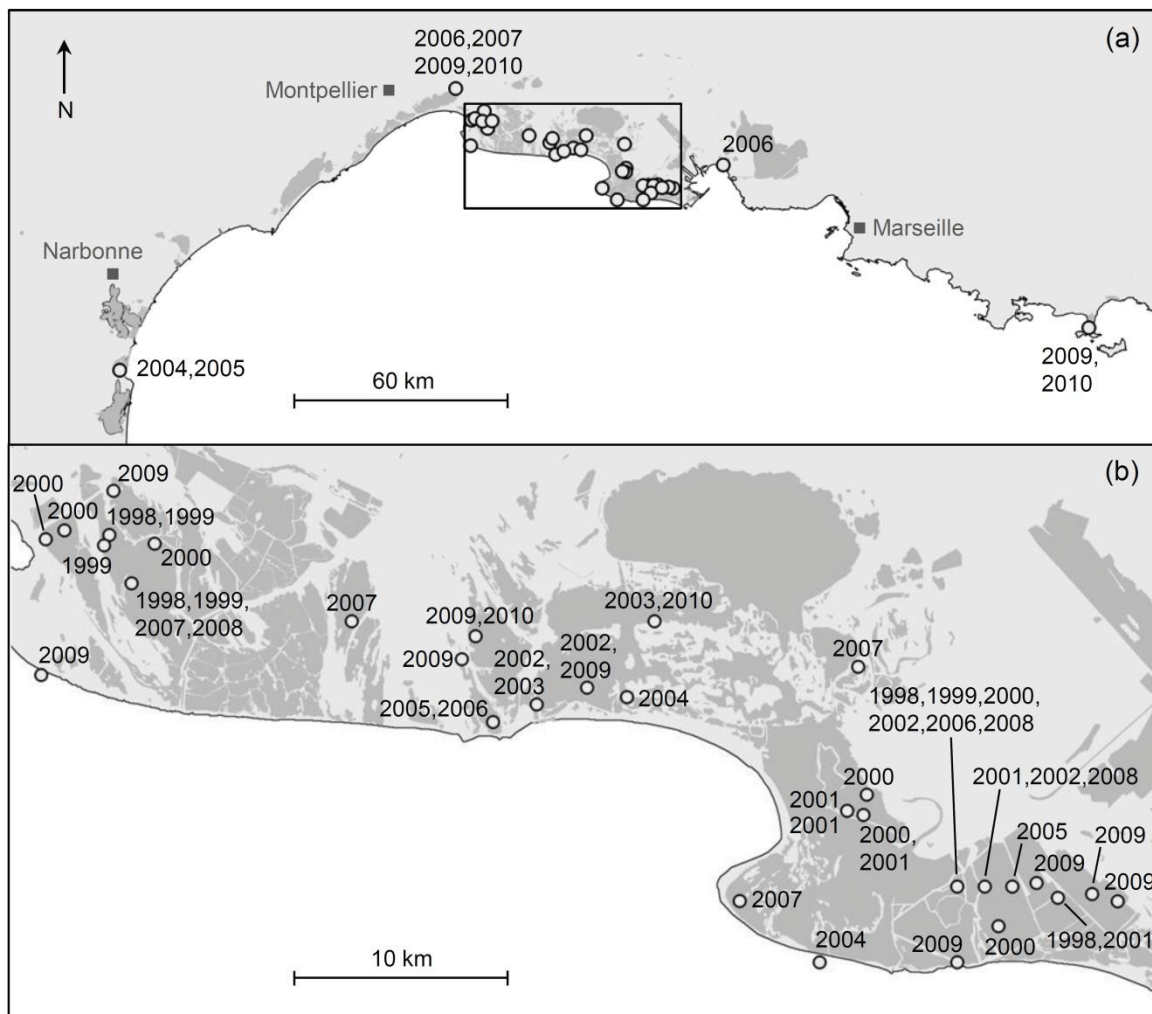


Figure 1. Locations of slender-billed gull breeding colonies in France during the study period (1997–2012). Panel (b) is a zoom of the boxed area in panel (a): the Camargue wetlands. The white zone is the Mediterranean Sea. Circles indicate colony sites, labelled with the (set of) year(s) in which they were occupied. Shaded zones indicate marshes. Scaling and approximation of spatial coordinates made several sites undistinguishable, which explains why less than 45 sites appear here and why the same year sometimes appears more than once next to a single point. Squares indicate main cities.

DATA COLLECTION

From 1997 on, more than 90% of slender-billed gull chicks born in France have been ringed just before fledging. Sex was genetically determined from a down or feather sample taken at ringing using standard molecular techniques (Griffiths *et al.* 1998). Resightings including

behavioural observations were conducted from blinds at each colony every year from the arrival to the departure of the birds. Apart from one colony in 2003, each colony was intensively monitored during the study period. An individual may have been resighted several times throughout one season, but all these observations were collapsed into a single annual resighting in the study area. The high density of nest sites makes it difficult to properly distinguish individuals attempting to breed – a requirement for assessing when recruitment occurs. Thus, to complete the capture–recapture histories, each resighting was accompanied by the behavioural observation providing the highest level of information on its breeding status (Appendix S2).

Each annual occasion in an individual’s capture–recapture history was expressed by one of five possible observation events, reflecting to some extent its underlying breeding status. These correspond to different degrees of certainty regarding breeding or non-breeding in the study area: (i) ‘not resighted’, (ii) ‘certain nonbreeder’ (i.e. fledgling chick at ringing), (iii) ‘uncertain breeder’ (i.e. individual observed alive, but without any of the expected breeding behaviours), ‘possible breeder’ (i.e. individual either manipulating nest material, attempting copulation, begging to, being fed by, or feeding another adult, or being begged by or accompanying a chick) and ‘certain breeder’ (i.e. individual incubating, replacing its partner at the nest, or feeding a chick).

CAPTURE–RECAPTURE MODELLING

Modelling approach

We used multievent capture–recapture models to investigate both recruitment to the study area and dispersal through temporary emigration (i.e. leaving and coming back to the study area where ringing and resighting occurred; Schaub *et al.* 2004; Fig. 2, Appendix S2).

Multievent models allow dealing with uncertainty in the assessment of an individual's state during field observation and imperfect detection (Pradel 2005). Within this framework, unobserved individual states are inferred from observation events in the capture–recapture histories.

Each year, an individual was distinguished as being one of the following five states: (i) pre-breeder (i.e. an individual that has not yet reproduced) inside the study area, (ii) pre-breeder outside the area, (iii) breeder inside the area, (iv) breeder outside the area, or (v) dead or permanently emigrated. We then sequenced the inter-annual transition between states into three successive steps (i.e. transition probability was expressed as a product of conditional probabilities) following the natural order of a post-breeding census (Fig. 2): (i) local survival, (ii) movement (i.e. temporary emigration) and (iii) recruitment.

To cope with identifiability issues due to the absence of resightings outside the study area, we considered an individual had an equal chance of local survival in step (i) whatever its location during the breeding season. In step (ii), an individual may stay in, emigrate from, stay outside or immigrate to the study area, depending on its previous location. In step (iii), pre-breeders may become breeders from age 2 (no individual in this species has ever been observed attempting to breed before that age). They could only recruit locally or remain a pre-breeder (i.e. we did not model recruitment outside the study area). Once recruited, individuals remain in the breeder state (i.e. we did not model reproductive skipping).

For each individual state, the probability of each observation event was modelled as a product of conditional probabilities: (i) detection (i.e. resighting probability) and (ii) assignment (i.e. probability of being assigned to one of the four categories regarding breeding status assessment, Fig. 2). All capture–recapture histories started when the chick was ringed just before fledging within the study area. Obviously, dead individuals and those outside the

study area cannot be resighted. In the years following ringing, an individual in any state can no longer be observed as a ‘certain non-breeder’, because this observation event only refers to individuals that were born that year. An individual in the pre-breeder state cannot be observed as a ‘certain breeder’ because, by definition, it does not attempt to breed and thus does not have behaviours that can be related to breeding with certainty.

Goodness of fit

Because no goodness-of-fit test is available for multievent capture–recapture models, we tested the goodness of fit of the Cormack-Jolly-Seber model to our data using the software U-CARE v2.3.2 (Choquet *et al.* 2009; Appendix S3). As in previous analyses (Doxa *et al.* 2013), we found strong heterogeneity in our data. This heterogeneity is due to transience and a high level of temporary emigration. The disparities from the Cormack-Jolly-Seber hypotheses were handled using age-dependent survival and the model structure taking temporary emigration into account (Appendix S2, S3).

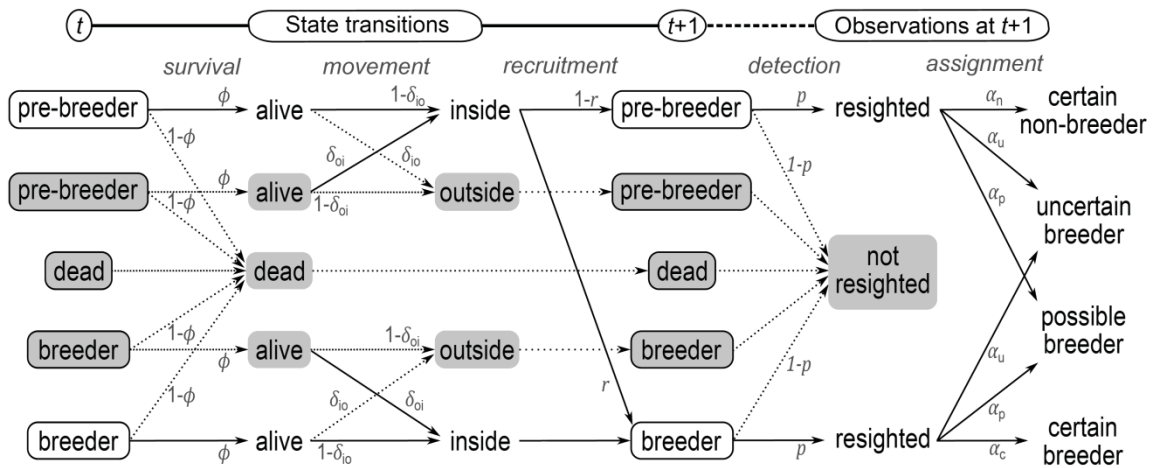


Figure 2. Diagram of animal fates from one breeding season (t) to the next ($t+1$) as considered in multievent capture–recapture models including local recruitment and temporary emigration for the slender-billed gull. Unobservable states (i.e. dead or outside the study area) are indicated in grey boxes. Observable states (i.e. inside the study area) are indicated in white boxes. Dotted arrows and grey backgrounds refer to (portions of) paths leading to the absence of resighting. Filled arrows and white backgrounds refer to paths leading to the assignment of a category of assessed breeding status. Arrow subscripts specify the associated probability (no subscript indicates a probability of 1). Survival rate is ϕ , emigration rate is δ_{io} , immigration rate is δ_{oi} , recruitment rate is r , detection probability is p , assignment probability is α_e (where the letter ‘e’ depends on the observation event). Further details are provided in *Methods* and Appendix S2.

Inference and model selection

Analyses were conducted using E-SURGE v1.8.19 (Choquet, Rouan & Pradel 2009). Model selection was performed according to the corrected Akaike Information Criterion (AICc; Johnson & Omland 2004). Model building followed a step-wise approach. First, we conducted the analyses on the complete dataset (3479 individuals) to select the best structure of age dependence with constant parameters throughout the study period. Then we conducted analyses on a reduced dataset containing only individuals of known sex (2392 individuals). We fitted the time-constant model structure previously selected and started from this model to

select sex effects. The complete list of models involved is given in Appendix S4.

At each step of model selection we also selected time-varying models to check whether or not temporal variations revealed major differences that would have called into question the results from the time-constant models (see Appendix S5).

When analyzing the complete dataset, depending on the model, we considered two to four age classes in survival rates, two to four age classes in dispersal and two to five age classes in recruitment (excluding yearlings, which do not recruit). We first assumed equal detection for pre-breeders and breeders. After having compared all possible combinations of age dependence, we tested for a difference in detection probability between pre-breeders and breeders with a subset of best models (Appendix S4). Because survival estimate between birth and the first year (i.e. first-year survival) was fairly imprecise and was higher (0.77, with 95% confidence interval = 0.77 [0.30,0.96]) than what is commonly found in other larids of the same size (around 0.5–0.6; e.g. black-headed gull, *Chroicocephalus ridibundus* [Prévot-Julliard 1996]; kittiwake, *Rissa tridactyla* [Link *et al.* 2002]; common tern, *Sterna hirundo* [Szostek, Schaub & Becker 2014]), we ran two complementary models in which first-year survival was fixed at 0.5 and 0.95 to assess how this may affect other parameter estimates.

With the reduced dataset containing only sexed individuals, first-year survival was very poorly estimated (see *Results*). We thus investigated how its value impacted other estimates with a model in which juvenile survival was fixed at the value obtained with the best time-constant model fitted to the complete dataset. To select sex-dependent variations, we compared multiple models, considering additive or multiplicative effects of sex on biologically relevant groupings of age classes (Appendix S4).

Results

Parameter estimates from the best models obtained in each selection step are provided in Appendix S5, S6. All AICc values and comparisons are given in Appendix S4. Time-varying models indicated strong temporal variations in survival and movement, but not in recruitment probabilities. However, they provided the same conclusions concerning state-dependent variations, which are the focus of this study. For clarity, we thus only present results from time-constant models in the main text (see Appendix S5 for results concerning time-varying models). Hereafter, parameter subscripts indicate age class and estimates are given with 95% confidence intervals.

Table 1. Summary of time-constant model selection.

Only the 5 best models in each selection step are given. This summary indicates how survival (ϕ), movement (δ), local recruitment (r) and detection (p) probabilities vary with the covariates considered (A: age, S: sex) and individual states (Σ : pre-breeder inside the area, pre-breeder outside the area, breeder inside the area and breeder outside the area). With the complete dataset containing all individuals (I), 73 models were compared (step i). With the reduced dataset containing only sexed individuals (II), 40 models were compared: we first (step ii) fitted the best age-dependent structure selected in step i (Model 1), then (step iii) selected the best sex-dependent model. ‘ \times ’ designates interactions, ‘+’ designates additive effects. Subscripts after ‘A’ specify age class divisions and combinations. K is the number of parameters, Δ AICc is the difference in corrected Akaike Information Criterion to the best model for each dataset, wAICc is the corresponding AICc weights. Complete model lists with AICc values are given in Appendix S4.

D ata	S tep	Cov ariates incl uded	M odel	Parameter variation				K	Δ AICc	w AICc	
				ϕ	δ	r	p				
I	i	Age	1	A_1	$\Sigma \times A_{1,2}$	$A_{2,3,\geq 4}$	-	1	0	0.	
			2	A_1	$\Sigma \times A_{1,2}$	$A_{2,3,4,\geq 5}$	-	2	1.	0.	
			3	A_1	$\Sigma \times A_{1,2}$	$A_{2,3,\geq 4}$	2	2	1.	0.	
			4	$A_{[$	$\Sigma \times A_{1,2}$	$A_{2,3,\geq 4}$	-	1	1.	0.	
			5	A_1	$\Sigma \times A_{1,2}$	$A_{2,3,\geq 4}$	-	2	1.	0.	
I II	i	Age	6	A_1	$\Sigma \times A_{1,2}$	$A_{2,3,\geq 4}$	-	1	9.	0	
			ii	Age, Sex	7	$A_{1,\geq 2}$	$\Sigma \times (A_{1,2,3,\geq 4} + S)$	$A_{2,3,\geq 4} + A_{[2:3] \times S}$	-	1	0
	8	$A_{1,\geq 2}$			$\Sigma \times (A_{1,2,3,\geq 4} + S)$	$A_{2,3} \times S + A_{\geq 4}$	-	2	1.	66	17
	9	$A_{1,\geq 2}$			$\Sigma \times (A_{1,2,3,\geq 4} + S)$	$A_{2,3,\geq 4} + S$	-	2	2.	57	11
	10	$A_{1,\geq 2}$			$\Sigma \times (A_{1,2,3,\geq 4} + S)$	$A_{2,3,\geq 4} \times S$	-	2	3.	05	08
	11	$A_{1,\geq 2}$	$\Sigma \times (A_{1,2,3,\geq 4} + S)$	$A_{2,\geq 4} + A_{3 \times S}$	-	2	3.	61	06		

COMPLETE DATASET CONTAINING SEXED AND UNSEXED INDIVIDUALS

The best model without time variation (Model 1, Table 1) had two age classes for survival (first year and older), four for dispersal and three for recruitment. Detection was independent of breeding state.

Survival probability was lower during the first year of life ($\phi_1=0.77$ [0.30,0.96]) than for older individuals ($\phi_2=0.83$ [0.79,0.86]). When juvenile survival was fixed at 0.5, the probability of emigrating in the first year of life (i.e. at age 1) decreased and pre-breeder immigration increased at age 2 and 3. When juvenile survival probability was fixed at 0.95, the opposite happened (Appendix S6). However, other parameters were not impacted and conclusions on age-dependent dispersal and recruitment were unchanged.

The emigration probability of pre-breeders was very high for first-year individuals ($\delta_{i0,1}^P=0.87$ [0.80,0.92]), but then decreased until the age of 3 ($\delta_{i0,2}^P=0.20$ [0.12,0.30], $\delta_{i0,3}^P=0.07$ [0.02,0.20], $\delta_{i0,\geq 4}^P=0.95$ [0.36,1.00]). Pre-breeder immigration probability was low and continuously decreased from age 2 to age 4 and older ($\delta_{oi,2}^P=0.25$ [0.14,0.41], $\delta_{oi,3}^P=0.13$ [0.06,0.27], $\delta_{oi,\geq 4}^P=0.03$ [0.01,0.07]). Accordingly, for pre-breeders that survived, the probability of being inside the study area increased from 0.13 to 0.39 from age 2 to age 4, then fell to 0.04 and stabilized at 0.03 at age 6 and older (Fig. 3, see Appendix S7 for calculation details).

A quarter of the pre-breeder individuals alive and present in the study area recruited at age 2 ($r_2=0.24$ [0.18,0.32]), many more at age 3 ($r_3=0.89$ [0.81,0.94]) and again a quarter at age 4 and older ($r_{\geq 4}=0.24$ [0.13,0.41]). However, these latter rates are conditional on being alive inside the study area and must be integrated with temporary emigration to properly figure recruitment rates of locally born individuals. Indeed, a substantial number of individuals may be outside the study area and thus not recruit. Given temporary emigration, the

probability of recruiting in the natal area for any pre-breeder alive at age 2, 3, 4 and older was 0.08, 0.34 and 0.01 respectively. As a result, given survival probability, the probability of being alive and recruiting in the natal area for any (pre-breeder) individual in the dataset was 0.05 at age 2, 0.20 at age 3, falling to 0.005 at age 4 and continuing to decrease from then on (Appendix S7).

Breeder emigration was much lower ($\delta_{i0,3}^B=0.05$ [0,0.57], $\delta_{i0,\geq 4}^B=0.05$ [0.02,0.11]) than immigration ($\delta_{oi,\geq 4}^B=0.19$ [0.03,0.61]). For breeders that survived, the probability of being inside the study area was concave down, monotonically decreasing with age, from 0.95 the year after recruitment, 0.86 four years after recruitment, to the asymptotic value of 0.79 reached sixteen years after recruitment (Fig. 3, Appendix S7).

Detection was quite high ($p=0.86$ [0.83,0.88]) and assignment probabilities were consistent regarding the observer's ability to assess breeding status (see details in Appendix S8).

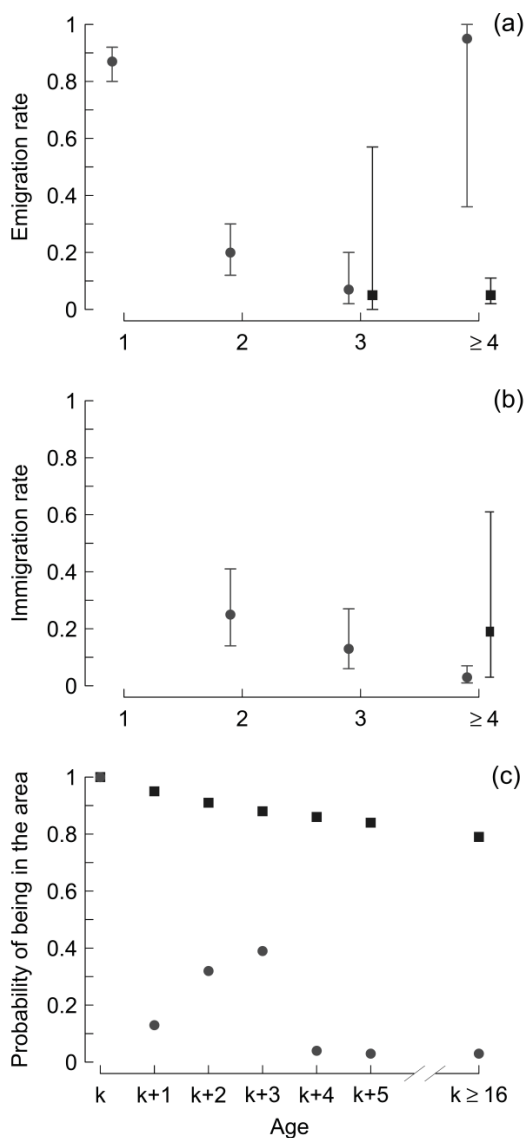


Figure 3. Age-dependent annual (a) emigration rate, (b) immigration rate and (c) probability of being inside the study area for slender-billed gulls over 1998–2010. Movement rates are the probability of changing location (i.e. inside or outside the study area) from one breeding season to the next, which is conditional on survival. Because all capture-recapture histories start at age 0 in the study area, pre-breeders emigration occurs only from age 1, pre-breeder immigration from age 2, breeder emigration from age 3 and breeder immigration from age 4. The probability of being inside the study area is also conditional on survival. Pre-breeders are plotted with circles and breeders with squares. For panel (c), age was expressed as a function of birth (i.e. age 0) for pre-breeders or recruitment age for breeders (labeled ‘k’ on abscissa for both). Segments indicate the 95% confidence intervals for parameter estimates. Estimates were obtained with the best time-constant model using the complete dataset (Model 1, Table 1, Appendix S6) and probabilities of being inside the study area were derived from this model (Appendix S7).

REDUCED DATASET CONTAINING ONLY SEXED INDIVIDUALS

In the time-constant model applied to the reduced dataset (Model 6, Table 1), estimates were very similar to what was previously obtained (Model 1), but had larger confidence intervals (Appendix S6). First-year survival probability was very poorly estimated ($\phi_1=0.997$ [0,1]). When it was fixed at 0.77 (the value from Model 1), estimates were even more similar (Appendix S6).

The best time-constant model with sex dependence (Model 6) had 9.48 fewer AICc points than the model without sex dependence (Model 7, Table 1). The best model showed that survival was not sex-biased. However, there was a sex difference in movement probability, which was irrespective of movement direction (emigration or immigration; on the logit scale: 0.19 [0.02,0.36]). Movement probability was slightly higher for males (e.g. $\delta_{i0,1}^P=0.88$ [0.86,0.89] for males and 0.85 [0.83,0.87] for females; Appendix S6). There also was an additive sex difference in recruitment probability at age 2 and 3 (on the logit scale: 0.88 [0.27,1.50]). Recruitment probability was higher for males ($r_2=0.31$ [0.22,0.42] and $r_3=0.92$ [0.84,0.96]) than for females ($r_2=0.16$ [0.10,0.25] and $r_3=0.83$ [0.72,0.90]).

Discussion

Our predictions, based on the fact that our study subject is a socially monogamous species that has evolved in unstable habitats and is a nomadic breeder (i.e. it lacks breeding site tenacity and year-to-year territory ownership), were partially confirmed. We predicted a limited delay in recruitment age, with females recruiting later than males, but no differences in dispersal according to breeding status, age or sex. In line with these predictions, variability in recruitment age was low and males recruited earlier than females. However, we found that

temporary emigration was higher in pre-breeders than in breeders and decreased with age. Furthermore, males had a slightly higher tendency to move than females. These results suggest that other mechanisms than those associated strictly with holding territory over the years can shape state-dependent variations in dispersal and recruitment.

VARIATIONS ACCORDING TO AGE AND BREEDING STATUS

Variability in recruitment age

Age at first reproduction is commonly quite variable in long-lived species occupying stable habitats. In these species, few individuals recruit early (i.e. at age 2) and recruitment is spread over several age classes (e.g. Lebreton *et al.* 2003; Hadley, Rotella & Garrott 2006; Becker & Bradley 2007; Mills *et al.* 2008; Aubry, Cam & Monnat 2009; Kim *et al.* 2011; Desprez *et al.* 2014). For instance, in kittiwakes (a colonial larid that is about the same size as the slender-billed gull), reproduction in the natal area can begin at age 2, but most recruitment occurs from age 3 to 6 and a few individuals recruit even later (Aubry, Cam & Monnat 2009). In the slender-billed gull, recruitment in the natal area was earlier and showed a much narrower spread over age classes (a few individuals recruited in the study area at age 2, but most recruited at age 3 and very few recruited after that).

This difference may result from the fact that the studies on colonial birds in stable habitats mentioned above assessed recruitment parameters at smaller spatial scales – usually one or a few colonies in close proximity – whereas we studied recruitment at a regional scale. It has been shown, for instance, that in a metapopulation of black-headed gulls, recruitment in the largest colony – probably saturated but of high quality – occurred later (age 2–5) than in smaller satellite colonies that were probably less competitive but of lower quality (age 2–4, with higher early recruitment; Grobois, 2001). A similar pattern was observed in the great

cormorant *Phalacrocorax carbo* (Hénaux *et al.* 2007). Accordingly, if one ignores small satellite colonies and focuses only on the largest, saturated colony, where competition for access to nest sites is the strongest, recruitment age is very likely to be overestimated.

However, in stable habitats, colony-site tenacity over the years strengthens the importance of territory quality and thus implies selecting, competing and eventually queuing for high-quality nest sites (Becker & Bradley 2007; van de Pol *et al.* 2007; Aubry, Cam & Monnat 2009). This competition operating over the years is likely to result in delayed recruitment, since young individuals are usually less competitive than older ones. In our study species, the absence of year-to-year territory ownership probably lowers the competition for high-quality nest sites and may thus be responsible for limiting recruitment delays, in accordance with our results. The remaining (low) variability in recruitment age we detected might then be explained by slight individual heterogeneity in achieving behavioural maturation, mating competitiveness and synchronization with the group (Charlesworth 1994; Aubry, Cam & Monnat 2009).

Nonetheless, the temporary emigration of juveniles might have concealed some recruitment outside the study area (i.e. natal dispersal; Pradel *et al.* 1997). In our study, we modelled temporary emigration outside the study area but recruitment only inside the study area. It is, however, likely that actual recruitment covers a wider area (inside and outside the study area). Thus actual recruitment might be even less delayed than what our findings indicate. This would be in line with previous findings on the Audouin's gull (*Ichthyaetus audouinii*), a species that is thought to have evolved in unstable habitats like the slender-billed gull. In this species, based on data from 18 years of banding in all the colonies along the Spanish Mediterranean coast, Oro, Tavecchia & Genovart (2011) showed much more transience in immigrants than in philopatric individuals, but no difference in recruitment rates

between them in the area's largest colony. As in the Audouin's gull, recruitment rates of slender-billed gulls are likely to be the same in their natal or immigration area. Actual recruitment of slender-billed gulls might thus have occurred at a larger spatial scale and be earlier than suggested by our results, which is in line with our prediction for limited delayed recruitment in nomadic species.

Breeding status- and age-dependent dispersal

In our models, adult survival was lower than commonly found in similar-sized larids from stable habitats (see *Methods*), which has been interpreted in a previous study as the result of permanent emigration (Doxa *et al.* 2013). This would indicate that permanent emigration was substantial, adding to the evidence of high dispersal propensity in slender-billed gulls. Unfortunately, juvenile survival estimates were not exploitable because this parameter is hardly distinguishable from juvenile emigration. In addition, temporary emigration was lower in breeders than in pre-breeders at the regional scale modelled here. Breeders were much more regionally philopatric than we expected, though they were not philopatric to the colony site and permanent emigration is strongly suspected. Moreover, breeder emigration was higher at age 3 than at age 4 and older (although this was unclear in time-constant models, it was confirmed by time-varying models; Fig. 3, Appendix S5). Even when a habitat is unstable at the local scale, older individuals may benefit from spatial knowledge of potential foraging and breeding zones that do not radically change over the years at the regional scale (e.g. Bradshaw *et al.* 2004; Wolf *et al.* 2009; and see Piper *et al.* 2011); a benefit that should favour a decrease in dispersal propensity with age. This idea is also supported by the clear tendency of this species to reuse marsh zones in the Camargue (Fig. 1), suggesting philopatry benefits at a larger scale than the colony site.

VARIATIONS ACCORDING TO SEX

Sex bias in dispersal

In species inhabiting stable environments, males usually disperse less than females as breeding habitat predictability offers benefits in year-to-year territory ownership (Greenwood & Harvey 1982; Clarke, Sæther & Røskaft 1997; Lawson Handley & Perrin 2007). In slender-billed gulls, low colony-site tenacity hampers the ability to hold territory over the years. Although dispersal might still be expected to evolve to avoid inbreeding and kin competition (Greenwood & Harvey 1982; Bowler & Benton 2005), in that case both sexes should disperse with equivalent costs. However, our results suggest that slender-billed gull males left and came back to the study area more often than females, which results in higher dispersal. This bias was higher in the youngest birds and, in line with our hypothesis of no sex bias in dispersal, overall the bias was slight. Nonetheless, the difference – applying to all age classes – was significant and deserves attention.

Interestingly, in slender-billed gull fledglings, the sex ratio at ringing was slightly imbalanced (46% females out of 2392 sexed individuals [$\chi^2=15.15$, $P<0.001$]). As we detected no sex effect on survival, this unbalanced sex ratio should be present in all age classes. The lower availability of females in the population should strengthen competition between males for access to a partner (Jirotkul 1999), thus promoting female choosiness (Berglund 1994), a behaviour that is known to favour male dispersal (Kokko & Rankin 2006). Additionally, higher regional philopatry could offer females a familiarity advantage (Piper 2011) in acquiring feeding experience in the area (e.g. Bradshaw *et al.* 2004), especially in regards to investment in egg laying (Perrins 1996; Monaghan & Nager 1997; Williams 2005; and see below). Females that need a large amount of energy both for egg production and to succeed in synchronous laying should thus benefit from regional philopatry.

Sex bias in recruitment

We predicted earlier male recruitment due to the costs for females of egg laying, which would not be (over)compensated by the costs for males of territoriality. Though rarely observed, sex-biased recruitment has been suggested to be the result of one of the sexes being outnumbered, as the surplus of one sex may strengthen intrasexual competition and thus reduce access to reproduction (Mills 1973; Becker & Bradley 2007). However, in the slender-billed gull, females recruited later than males while they were likely outnumbered by males. In many birds, including larids, the laying date gets earlier with age and is negatively correlated with breeding success (Forslund & Pärt 1995; Arnold, Hatch & Nisbet 2004). This may be the consequence of experience-driven improvements in performance, selective disappearance of late-laying individuals and increased reproductive effort with age (Ezard, Becker & Coulson 2007; Bosman *et al.* 2013). In the slender-billed gull, egg laying is highly synchronous, taking place in a period of less than 15 days (Besnard 2001). Such synchronization is explained by crèching behaviour: late-born chicks are unable to join the crèche when it leaves the colony site and consequently die (Besnard 2001). Young females that lay too late (i.e. are unsynchronized) may thus be prone to delaying recruitment to achieve synchronous laying and avoid having late chicks with no chance of survival. This context of strong asymmetry in reproductive costs suggests that slender-billed gull females might delay recruitment to achieve optimal synchronization with older, experienced individuals.

Conclusion

This study of a nomadically breeding species enabled us to show that the absence of year-to-year territory holding prevents large differences in dispersal between sexes and reduces

delays and variation in recruitment age. Nonetheless, some variation in recruitment age and state-dependent dispersal (here, a slight male-biased dispersal and increased dispersal with age) may still occur in the absence of year-to-year territory holding. Further, the absence of male territoriality costs resulted in earlier male recruitment. Several ecological phenomena are likely to have produced such state-dependent differences: the observed sex ratio imbalance, its consequences on mating competition, the costs of egg laying, the benefits of behavioural maturation and regional familiarity and related individual heterogeneity. These life-history mechanisms have been largely obscured by small-scale philopatry and territoriality in the study of dispersal and recruitment, due to habitat stability in most species. The study of nomadically breeding species allows evidence to be revealed that mechanisms other than year-to-year territoriality also play an important role in state-dependent dispersal and recruitment patterns.

Acknowledgements

Many volunteers, ringers and students assisted with captures and observations at the colonies, in particular Christophe Pin. The monitoring of the slender-billed gull was funded by the Tour du Valat Research Center, the non-profit organisation Les Amis du Marais du Vigueirat and the MAVA foundation. We would also like to thank Roger Pradel for his useful advice about E-SURGE and CR modelling. This work was supported by the French Laboratory of Excellence project 'TULIP' (ANR-10-LABX-41; ANR-11-IDEX-0002-02).

Data accessibility

Data will be made available from the Dryad Digital Repository: <http://datadryad.org/>.

References

- Arnold, J.M., Hatch, J.J. & Nisbet, I.C.T. (2004) Seasonal declines in reproductive success of the common tern *Sterna hirundo*: timing or parental quality? *Journal of Avian Biology*, **35**, 33–45.
- Aubry, L.M., Cam, E. & Monnat, J.-Y. (2009) Habitat selection, age-specific recruitment and reproductive success in a long-lived seabird. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations* (eds D.L. Thomson, E.G. Cooch & M.J. Conroy), pp. 365–392. Springer, New York, New York, USA.
- Becker, P.H. & Bradley, J.S. (2007) The role of intrinsic factors for the recruitment process in long-lived birds. *Journal of Ornithology*, **148**, 377–384.
- Berglund, A. (1994) The operational sex ratio influences choosiness in a pipefish. *Behavioral Ecology*, **5**, 254–258.
- Besnard, A. (2001) *Evolution de l'élevage des poussins en crèche chez les laridés*. PhD thesis, Université de Montpellier 2, France.
- Besnard, A., Gimenez, O. & Lebreton, J.-D. (2002) A model for the evolution of crèching behaviour in gulls. *Evolutionary Ecology*, **16**, 489–503.
- Besnard, A., Sadoul, N. & Lebreton, J.-D. (2006) First quantitative comparison of aggression between crèching and non-crèching larid species. *Waterbirds*, **29**, 481–488.
- Blanco, G. & Bertellotti, M. (2002) Differential predation by mammals and birds: implications for egg-colour polymorphism in a nomadic breeding seabird. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 137–146.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M. *et al.* (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, **87**, 290–312.

- Bosman, D.S., Vercruyjsse, H.J.P., Stienen, E.W.M., Vincx, M. & Lens, L. (2013) Age of first breeding interacts with pre- and post-recruitment experience in shaping breeding phenology in a long-lived gull. *PLoS ONE*, **8**, e82093.
- Boulinier, T. & Danchin, E. (1997) The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology*, **11**, 505–517.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205–225.
- Bradshaw, C.J.A., Hindell, M.A., Sumner, M.D. & Michael, K.J. (2004) Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour*, **68**, 1349–1360.
- Burger, J. (1982) The role of reproductive success in colony-site selection and abandonment in black skimmers (*Rynchops niger*). *The Auk*, **99**, 109–115.
- Cam, E. & Aubry, L. (2011) Early development, recruitment and life history trajectory in long-lived birds. *Journal of Ornithology*, **152**, 187–201.
- Caswell, H. (2001) *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Charlesworth, B. & others. (1994) *Evolution in Age-Structured Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. (2009) U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating capture-recapture data. *Ecography*, **32**, 1071–1074.
- Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009) Program E-Surge: a software application for fitting multievent models. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*,

- Environmental and Ecological Statistics (eds D.L. Thomson, E.G. Cooch & M.J. Conroy), pp. 845–865. Springer, New York, New York, USA.
- Clarke, A.L., Sæther, B.-E. & Røskft, E. (1997) Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos*, **79**, 429–438.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhont, A.A. & Nichols, J.D. (eds). (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Clutton-Brock, T.H. (1991) *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Desprez, M., Harcourt, R., Hindell, M.A., Cubaynes, S., Gimenez, O. & McMahon, C.R. (2014) Age-specific cost of first reproduction in female southern elephant seals. *Biology Letters*, **10**, 20140264.
- Doxa, A., Besnard, A., Bechet, A., Pin, C., Lebreton, J.-D. & Sadoul, N. (2013) Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France: Inferring dispersal from local demography. *Animal Conservation*, **16**, 684–693.
- Ens, B.J., Weissing, F.J. & Drent, R.H. (1995) The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. *The American Naturalist*, **146**, 625–650.
- Erwin, R.M., Galli, J. & Burger, J. (1981) Colony site dynamics and habitat use in Atlantic coast seabirds. *The Auk*, **98**, 550–561.
- Erwin, R.M., Nichols, J.D., Eyley, T.B., Stotts, D.B. & Truitt, B.R. (1998) Modeling colony-site dynamics: a case study of gull-billed terns (*Sterna nilotica*) in coastal Virginia. *The Auk*, **115**, 970–978.
- Ezard, T.H.G., Becker, P.H. & Coulson, T. (2007) Correlations between age, phenotype, and individual contribution to population growth in common terns. *Ecology*, **88**, 2496–2504.

- Fay, R., Barbraud, C., Delord, K. & Weimerskirch, H. (2016) Variation in the age of first reproduction: different strategies or individual quality? *Ecology*, **97**, 1842–1851.
- Forslund, P. & Pärt, T. (1995) Age and reproduction in birds – hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 374–378.
- Friedenberg, N.A. (2003) Experimental evolution of dispersal in spatiotemporally variable microcosms. *Ecology Letters*, **6**, 953–959.
- Gimenez, O., Viallefont, A., Charmantier, A., Pradel, R., Cam, E., Brown, *et al.* (2008) The risk of flawed inference in evolutionary studies when detectability is less than one. *The American Naturalist*, **172**, 441–448.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 1–21.
- Griffiths, R., Double, M.C., Orr, K. & Dawson, R.J.G. (1998) A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, **7**, 1071–1075.
- Grosbois, V. (2001) *La dispersion : trait d’histoire de vie et paramètre démographique*. PhD thesis, Université de Montpellier 2, France.
- Hadley, G.L., Rotella, J.J. & Garrott, R.A. (2007) Influence of maternal characteristics and oceanographic conditions on survival and recruitment probabilities of Weddell seals. *Oikos*, **116**, 601–613.
- Hénaux, V., Bregnballe, T. & Lebreton, J.-D. (2007) Dispersal and recruitment during population growth in a colonial bird, the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Journal of Avian Biology*, **38**, 44–57.

- del Hoyo, J.A., Elliott, A. & Sargatal, J. (2014) *Handbook of the Birds of the World*. Lynx, Barcelona, Spain.
- Jirotkul, M. (1999) Operational sex ratio influences female preference and male–male competition in guppies. *Animal Behaviour*, **58**, 287–294.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 101–108.
- Kim, S.-Y., Velando, A., Torres, R. & Drummond, H. (2011) Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia*, **166**, 615–626.
- Kokko, H. & Rankin, D.J. (2006) Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **361**, 319–334.
- Komers, P.E., Pélabon, C. & Stenström, D. (1997) Age at first reproduction in male fallow deer: age-specific versus dominance-specific behaviors. *Behavioral Ecology*, **8**, 456–462.
- Lawson Handley, L.J. & Perrin, N. (2007) Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology*, **16**, 1559–1578.
- Lebreton, J.D., Hines, J.E., Pradel, R., Nichols, J.D. & Spendelov, J.A. (2003) Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos*, **101**, 253–264.
- Lindström, J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 343–348.
- Link, W.A., Cam, E., Nichols, J.D. & Cooch, E.G. (2002) Of BUGS and birds: Markov chain Monte Carlo for hierarchical modeling in wildlife research. *The Journal of Wildlife Management*, **66**, 277–291.

- Mariette, M.M. & Griffith, S.C. (2012) Conspecific attraction and nest site selection in a nomadic species, the zebra finch. *Oikos*, **121**, 823–834.
- McNicholl, M.K. (1975) Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *The Auk*, **92**, 98–104.
- Michener, G.R. & Locklear, L. (1990) Differential costs of reproductive effort for male and female richardson's ground squirrels. *Ecology*, **71**, 855–868.
- Mills, J.A. (1973) The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the red-billed gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Journal of Animal Ecology*, **42**, 147–162.
- Mills, J.A., Yarrall, J.W., Bradford-Grieve, J.M., Uddstrom, M.J., Renwick, J.A. & Merilä, J. (2008) The impact of climate fluctuation on food availability and reproductive performance of the planktivorous red-billed gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1129–1142.
- Monaghan, P. & Nager, R.G. (1997) Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 270–274.
- Oro, D. (2002) Breeding biology and population dynamics of slender-billed gulls at the Ebro Delta (Northwestern Mediterranean). *Waterbirds*, **25**, 67–77.
- Oro, D., Tavecchia, G. & Genovart, M. (2011) Comparing demographic parameters for philopatric and immigrant individuals in a long-lived bird adapted to unstable habitats. *Oecologia*, **165**, 935–945.
- Perrins, C.M. (1996) Eggs, egg formation and the timing of breeding. *Ibis*, **138**, 2–15.
- Piper, W.H. (2011) Making habitat selection more “familiar”: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 1329–1351.

- van de Pol, M., Pen, I., Heg, D. & Weissing, F.J. (2007) Variation in habitat choice and delayed reproduction: adaptive queuing strategies or individual quality differences? *The American Naturalist*, **170**, 530–541.
- Pradel, R. (2005) Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442–447.
- Pradel, R., Johnson, A.R., Viallefont, A., Nager, R.G. & Cézilly, F. (1997) Local recruitment in the greater flamingo: a new approach using capture- mark-recapture data. *Ecology*, **78**, 1431–1445.
- Prévot-Julliard, A.-C. (1996) *Rôle de la dispersion dans la dynamique d'une population de mouette rieuse Larus ridibundus L.* PhD thesis, Université de Montpellier 2, France.
- Sanz-Aguilar, A., Tavecchia, G., Afán, I., Ramírez, F., Doxa, A., Bertolero, A., *et al.* (2014) Living on the edge: demography of the slender-billed gull in the western mediterranean. *PLoS ONE*, **9**, e92674.
- Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B.R. & Pradel, R. (2004) Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology*, **85**, 2107–2113.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Switzer, P.V. (1993) Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, **7**, 533–555.
- Szostek, K.L., Schaub, M. & Becker, P.H. (2014) Immigrants are attracted by local pre-breeders and recruits in a seabird colony. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 1015–1024.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Boy, V., Johnson, A.R. & Cézilly, F. (2001) Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology*, **82**, 165–174.

Travis, J.M.J. & Dytham, C. (1999) Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **266**, 723–728.

Williams, T.D. (2005) Mechanisms underlying the costs of egg production. *BioScience*, **55**, 39–48.

Wolf, M., Frair, J., Merrill, E. & Turchin, P. (2009) The attraction of the known: the importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti *Cervus elaphus*. *Ecography*, **32**, 401–410.

Supporting Information – Disponible en Annexe E de ce mémoire de thèse

The following Supporting Information is available for this article online.

Appendix S1. Population dynamics in the study area.

Appendix S2. Details on the multievent models.

Appendix S3. Analyses of goodness of fit.

Appendix S4. Complete summary of model selection.

Appendix S5. Time-varying models.

Appendix S6. Parameter estimates from time-constant models.

Appendix S7. Life-history probabilities from time constant models.

Appendix S8. State assignment probabilities.

Nous avons montré dans cette partie que l'échelle de la colonie pouvait être un niveau d'organisation pertinent pour appréhender la dynamique des populations chez les espèces coloniales. Les colonies sont constituées d'individus hétérogènes en termes d'âge, de sexe et d'autres caractéristiques qui impactent leurs décisions en réponse à des pressions de l'environnement, ici en termes de recrutement et de dispersion. Les pressions environnementales ont donc des effets indirects sur la composition et la structure des colonies. Bien que nous ne l'ayons pas étudié ici, la structure des colonies peut à son tour impacter la valeur sélective des individus. Les variations inter-individuelles de traits démographiques et de réponses aux pressions environnementales peuvent donc être la source de rétroactions à travers des changements dans la composition des colonies. L'étude de la démographie des oiseaux coloniaux ne peut donc se passer d'intégrer les interactions directes et indirectes entre les individus à l'échelle de la colonie.

Chapitre 3

La contribution des ressources alimentaires à la dynamique spatio-temporelle des colonies



Etienne DAVODEAU (2001)- BD Rural (éditions Delcourt)

Autorisation d'utilisation de la planche de BD par l'auteur accordée le 24/08/16

Article 3 : Francesiaz, Charlotte, Guilbault, Emy, Lebreton, Jean-Dominique, Trouvilliez, Jacques, Besnard Aurélien. Colony persistence in waterbirds is constrained by pond quality and land use.

Article sous presse dans Freshwater biology

Cette étude a fait l'objet d'un encadrement d'une stagiaire de Césure (Emy Guilbault) pour la partie sur la modélisation du succès de reproduction en fonction des variables environnementales, pendant ma première année de thèse.

Contexte : Chez les espèces coloniales, les zones d'alimentation sont distinctes des zones de nidification. Ces espèces font donc appel à une stratégie de complémentation, c'est-à-dire qu'elles répartissent leurs fonctions entre des habitats distincts. C'est le cas de la mouette rieuse dans la plaine du Forez, qui utilise les étangs pour sa nidification et les champs alentours comme zones d'alimentation. Aujourd'hui, ces deux habitats subissent de forts changements induits par l'intensification de l'agriculture et la mécanisation d'une part, et d'autre part par le faible revenu économique de la pisciculture qui conduit les petits étangs peu rentables à l'abandon ou à une gestion orientée vers la chasse au gibier d'eau ou la pêche de loisirs.

Les effectifs et le nombre de colonies de mouettes rieuses dans la plaine du Forez a fortement chuté ces vingt dernières années (alors qu'ils sont plutôt stables voire en hausse dans d'autres régions de France). Nous avons testé, à l'échelle des colonies, l'hypothèse que les changements d'habitats induits par les activités humaines pouvaient être responsables de cette baisse régionale des effectifs.

Objectifs: (i) Description de la niche écologique de la mouette rieuse dans les étangs de la plaine du Forez par les caractéristiques des étangs et de l'occupation des sols alentours au cours de deux périodes (1976-94 et 1995-2013). (ii) modélisation de l'impact de variables environnementales (des étangs et de leurs alentours) sur le succès de reproduction à l'échelle de la colonie (iii) descriptions des changements de morphologie des étangs entre 1983-1984 et 2013-2014 et de l'utilisation des sols entre 1979, 1988 et 2000.

Matériel & Méthode: Ecological Niche Factorial Analyses (ENFA, analyse de la sélection de l'habitat), MANOVA, Modèle Linéaire Généralisé à effets mixtes

Annexe B Fiche méthode ENFA

Nous disposons d'une description des étangs en 1983 et 1984, que j'ai reconduite sur 158 étangs en 2013 et en 2014. Nous disposons également des données du ministère de l'agriculture sur les patrons d'utilisation des terres (typologie et surface). Les étangs et l'utilisation des sols ont fortement changé entre les deux périodes. Les colonies de mouettes rieuses ont été suivies minutieusement pendant 37 années durant lesquelles toutes les colonies occupant la plaine du Forez ont été localisées.

Résultats principaux: *La sélection des sites de reproduction dépend autant des caractéristiques des étangs que des patrons d'utilisation des sols autour des sites de reproduction. De plus, plusieurs variables susceptibles de modifier la qualité des sites de reproduction, comme la présence de végétation sur les étangs ou la présence de labours, ont fortement baissé au cours des trente dernières années.*

J'ai en premier lieu mis en évidence des changements environnementaux dans la plaine du Forez, liés à des changements d'usage des territoires. La pisciculture n'est plus une activité rentable pour des étangs de petites ou moyennes tailles, qui sont alors abandonnés ou adaptés à l'activité cynégétique. Dans le cas d'un abandon, la végétation se développe et ferme progressivement l'étang, d'autant plus que l'accumulation de matières organiques permet notamment à des espèces buissonnantes comme les saules de s'établir. Dans les grands étangs, en revanche, les niveaux d'eau sont maintenus hauts pour intensifier les rendements piscicoles, limitant ainsi le développement de la végétation hélophytes comme le roseau commun (*Phragmites australis*). De plus, l'utilisation des étangs pour une activité de chasse au gibier d'eau demande souvent la construction d'ilots pour l'accueil de canards. Tous ces changements modifient peu à peu les étangs de la plaine. En dépit de ces changements, de nombreux étangs semblent rester favorables à l'établissement d'une colonie de mouettes. L'intensification récente de l'agriculture a fortement modifié les pratiques agricoles dans les champs situés en périphérie des étangs. Ces champs sont moins labourés (cultures sans labours), plus rapidement, ou en décalage temporel avec la phénologie de la reproduction (G. Saulnier, comm. pers.), ce qui rend les lombrics, une source majeure de nourriture pour les adultes comme pour les poussins (Landry 1988), moins accessibles aux mouettes.

En nous servant du suivi des colonies au cours des 37 années, nous avons examiné si les caractéristiques des étangs sélectionnés par les mouettes avaient évolué entre le début et la fin de l'étude, tant en termes de morphologie que dans l'occupation des sols aux alentours. Partant du constat que beaucoup d'étangs n'étaient utilisés qu'une seule année alors que d'autres étaient utilisés plus de 10 ans, nous avons donc examiné si certaines caractéristiques des étangs et de leurs alentours favorisaient la persistance d'une colonie sur le long terme. Nous avons montré que la présence de grandes surfaces de champs labourés et de prairies

dans les alentours, ainsi que la présence de grandes surfaces de scirpes sur l'étang étaient des facteurs favorables à la persistance d'une colonie sur le long terme. Nous avons alors cherché à savoir si ces variables influençaient le succès de reproduction des colonies et étaient susceptibles d'expliquer leur persistance.

Nous concluons que les changements de l'environnement observés dans la plaine du Forez tant sur les étangs que dans leurs alentours influent sur la population régionale de mouettes rieuses. Si la morphologie de nombreux étangs semblent encore favorables pour les colonies de mouettes, la modification des pratiques agricoles semble avoir fortement réduit le nombre d'étangs favorables à la fois à la construction des nids et à l'alimentation des poussins (ressources alimentaires à proximité des colonies). Ce travail permet également de mettre en avant l'importance d'étudier les alentours des zones humides dans le cadre de l'étude des espèces inféodées à ces milieux. Il s'inscrit également, comme l'article 1, dans l'idée qu'une quantification des dynamiques à l'échelle des colonies, et non seulement de la population entière ou des individus, fait émerger des résultats pertinents pour la compréhension de la dynamique des populations d'oiseaux coloniaux.

Colony persistence in waterbirds constrained by pond quality and land use

CHARLOTTE FRANCESIAZ*, EMY GUILBAULT*, JEAN-DOMINIQUE LEBRETON*, JACQUES TROUVILLIEZ†, AURELIEN BESNARD*‡

*CNRS, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, UMR 5175, Montpellier, France.

†UNEP, Agreement on the Conservation of African-Eurasian Migratory Waterbirds, Bonn, Germany

*‡École Pratique des Hautes Études, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, UMR 5175, Montpellier, France

Correspondence: Charlotte Francesiaz, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, UMR 5175 CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.
E-mail: charlotte.francesiaz@cefe.cnrs.fr

Running head line: Landscape role in waterbird colony persistence

Keywords: *Chroicocephalus ridibundus*, land use, pond vegetation, fish farming, habitat selection

SUMMARY

1. The conservation of wetlands, many threatened by human activities, is paramount to sustaining global biodiversity. Yet the protection of targeted wetlands may not be sufficient to protect the species they host, because some species may also be impacted by alterations to the surrounding landscape.
2. Some black-headed gull (*Chroicocephalus ridibundus*, Laridae) populations have experienced a sharp decline in population size and number of colonies. Here we investigated the relative contributions of wetland and its surrounding landscape to two major determinants of population dynamics: habitat selection and reproductive success using 37 years of monitoring data.
3. Our analyses revealed that large areas of cultivated land surrounding ponds and high vegetation cover of helophytes promote longer occupation of a pond by gull colonies, probably because they allow better reproductive success. We also found that both agricultural practices in surrounding landscapes and pond vegetation cover have sharply changed over the past 30 years in the study area, with an intensification of the former and a general decrease of the latter.
4. These alterations are likely to have led to the observed decrease in the number of breeding gulls. The decrease in helophyte cover may have reduced their ability to construct nests in vegetation that protects them against flooding, and agricultural intensification may have decreased food availability during the crucial period of reproduction.
5. Our study provides additional evidence, through long term changes in habitats and reproductive success, that in order to be effective, waterbird conservation plans should consider the terrestrial landscape surrounding wetlands, in addition to the quality of the wetland.

Introduction

Wetlands are vitally important ecosystems in terms of biodiversity (Mc Allister, Hamilton & Harvey, 1997; Balian *et al.*, 2005). While they cover only around 6% of the Earth's surface, they host around 10% of all known species (Strayer & Dudgeon, 2010). Yet worldwide these habitats are subject to huge pressures due to human activities (Gibbs, 2000; Dudgeon *et al.*, 2006). In the United States, about 50% of freshwater wetlands have been converted to other uses over the last three centuries (Brinson & Malvárez, 2002), mostly into farmland over the second half of the 20th century (Dahl, Johnson & Frayer, 2000; Desriers, 2007; Wood, Greenwood & Agnew, 2003). In Europe, about 60% of wetlands have been drained for intensive agriculture (Moser, Prentice & Frazier, 1996; Brinson & Malvárez, 2002). Many wetlands have been affected by severe pollution through agricultural or chemical inputs and eutrophication (Ricciardi & Rasmussent, 1999; Lienert, Fischer & Diemer, 2002), which can directly impact certain species they host.

Because of their importance for biodiversity and the ecosystem services they provide, wetlands have been the focus of significant conservation efforts at a global scale to encourage their sustainable use (Farrier & Tucker, 2000; Ramsar Convention Secretariat, 2010). Yet the protection of targeted wetlands may not be sufficient. Surroundings can impact the functioning of wetlands and their associated species (Ward, Semel & Herkert, 2010). While the severe degradation of a wetland itself directly impacts species that occupy it, some species may also be impacted by alterations to the surrounding landscape. Indeed, many species use both wetlands and the surrounding landscape, either for different parts of their lifecycle or for fulfilling different biological needs. For instance, dragonfly larvae are generally aquatic, while adults forage in neighboring meadows (Corbet, 1999). Adult amphibians mate in ponds,

which also host eggs and larvae, but overwinter in the surrounding landscape (Semlitsch & Bodie, 2003; Jeliaskov *et al.*, 2014). Colonial birds such as herons, terns and gulls build their nests in wetland vegetation, where chicks are protected against predators (Schreiber & Burger, 2001), but mainly forage in the surrounding landscape (Gibbs & Kinkel, 1997; Prévot-Julliard & Lebreton, 1999). These species use a complementary strategy to fulfill their biological needs (Pope, Fahrig & Merriam, 2000; Dunning *et al.*, 2007). Thus, in terms of conservation, protecting the biodiversity of wetlands may be more effective if the surrounding landscape is simultaneously managed.

In this study we aimed to investigate the relative contributions of a wetland and its surrounding landscape to two major determinants of population dynamics, namely habitat selection and reproductive success, of the black-headed gull (*Chroicocephalus ridibundus*) using data from 37 years of monitoring. We studied a population that was formerly the largest in France (Lebreton, 1984), but has experienced a sharp decline over the last 20 years, both in population size (from about 7500 to 2000 breeding pairs) and in number of colonies (from about 30 to 10 per year) (Péron, Lebreton & Crochet, 2010b) (see Appendix1, Figure S1a in Supporting Information). In the study area, black-headed gulls breed in ponds managed for fish farming and hunting and forage exclusively in surrounding farmland for earthworms, which are left behind after plowing (Vernon, 1972), or in meadows for insects and larvae (Landry, 1988; del Hoyo, Elliott & Sargatal, 1996). While changes in the way these ponds are managed may be the most probable candidate for this species' decrease due to its direct impact on colony settlement, changes in land use in the surrounding area may also have altered the food that is available, which is a crucial determinant of the population dynamics of colonial seabirds (Furness, 2003; Oro *et al.*, 2004).

Our objectives were (i) to characterize the ecological niche of the black-headed gull both in terms of the pond and the landscape around the pond in order to identify the main drivers for habitat selection in this species, (ii) to identify the habitat variables of the pond and the surrounding landscape structure that most affected breeding success in the colonies, as breeding failure might negatively impact recruitment and induce colony abandonment or emigration as in most other colonial species (Greenwood & Harvey, 1982; Schmidt, 2004; Naves *et al.*, 2006; Boulinier *et al.*, 2008) and may thus be responsible for the decline in colonies and breeding pair numbers, and (iii) to test whether the habitat variables important for habitat selection and/or for successful breeding have negatively changed over the 30 last years in the area and may thus be responsible for the observed population decline.

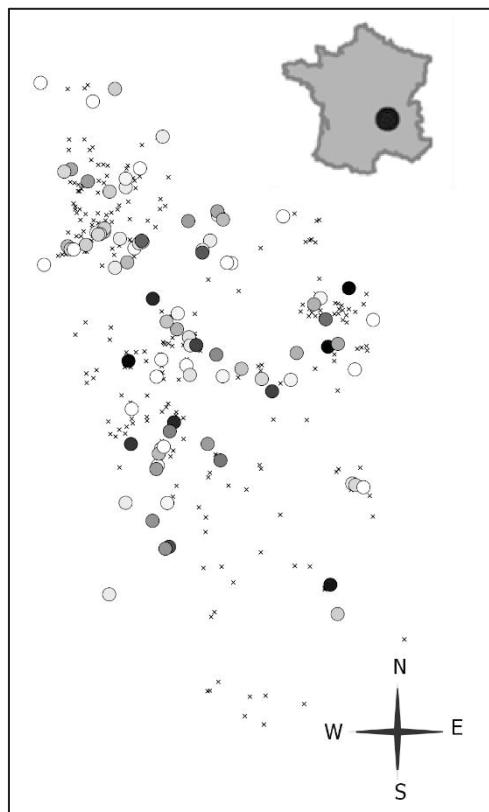


Figure 1: Ponds of the Forez plain (Loire, France). Each dot corresponds to a pond never used by a colony of black-headed gulls. Circles correspond to ponds used at least once by a colony of black-headed gulls between 1976 and 2013. The darker the circle, the longer the site was occupied.

Methods

Study area and black-headed gull colonies

We studied the black-headed gull population of Forez plain in central France, an area of 750km² that contains 343 artificial ponds (varying in size and vegetation cover) historically built for fish farming and waterbird hunting purposes (Trouvilliez, 1988) (Figure 1). Almost all of these ponds are privately owned (BIOTOPE, 2011). Although France's freshwater fish farm production is the largest in Europe (Barbe, Schlumberger & Bouretz, 2000), fish farming revenue has progressively declined over recent decades in Europe (Gomiero *et al.*, 1997; Barbe *et al.*, 2000). In contrast, revenue from waterbirds' hunting (mostly ducks, and not the black-headed gull, a protected species in France) has increased in fish farming areas in France leading pond management towards waterbirds attraction (Broyer *et al.*, 2015). These opposite trends have driven a gradual change in pond management, and thus pond characteristics, as hunting practices do not require the same water levels and vegetation cover as fish farming. In the plain surrounding the study area, cattle farming (for dairy and meat) is predominant. Apart from these pasture lands for grazing, the southern part of Forez plain is made up mainly of open fields and permanent meadows used for crop cultivation, especially corn and cereals. The northern part of the plain has more bush and forest landscapes (BIOTOPE, 2011).

Of the 343 ponds in the study area, about one-third were occupied by a black-headed gull colony for at least one breeding period during the 37 years of monitoring conducted in the plain. The species occupied between 9 and 34 ponds per year in the area for reproduction purposes, forming colonies that consist of just a few pairs up to more than 7000 pairs (see Figure S1a). Since 1979, the colonies have been located by an air survey in early April, and checked on the ground in May. All 343 ponds have been monitored every spring regarding

colony occupancy. The number of breeding pairs is estimated by provoking a mobbing alarm of the birds present in each colony. The alarm is provoked by two observers on the pond border moving arms and clapping hands until all breeding birds are flying (Lebreton 1981). At the end of the breeding season (mid-June), breeding success is estimated from various sources (observation from the shore or floating blind, and chick-banding visits to the pond). The breeding success is reported as an index with two levels: 0 for complete breeding failure of the colony (i.e. no chick fledged), and 1 when at least some chicks fledged. This measure of reproductive success is coarse. However, we do not have more precise measure of reproductive success since counting the number of chicks from the border of the pond, or even using floating hides, in the ponds is impossible. Only a fraction of nests and chicks are visible, most of them being hidden in the vegetation. Even the monitoring of a sample of nests is not relevant because gull chicks rapidly leave their nest to hide in the vegetation so that is it impossible to conclude whether a specific pair has successfully bred. Yet the use of such a coarse measure of reproductive success allows to focus on covariate which should have the largest impact on reproductive success.

Environmental covariates of ponds and the surrounding landscape

The characteristics of 278 ponds in the study area were measured in 1983–84 (Trouvilliez, 1988), and of these, 158 representative ponds were selected to measure their characteristics again in 2013–14. Using a conditional Multiple Correspondence Analysis (MCA) (Abdi & Valentin, 2007) on the measurements of the 278 ponds from 1983–84, we defined four classes of ponds made up of a combination of size and vegetation cover: (1) L1: large ponds (>3.4ha) with low percentage of vegetation cover, (2) L2: large ponds (>3.4ha) with high vegetation cover, (3) S1: small ponds (<3.4ha) with low vegetation cover, (4) S2: small ponds (<3.4ha) with

high vegetation cover (Figure S2b). The ponds measured in 2013-14 were sampled randomly and in each of these four categories (see Table 4 for details).

In 2013-14 we carried out a field study of the 158 selected representative ponds, visually estimating the proportion of the pond surface covered by each of the six most frequent helophytes observed: *Typha angustifolia* (TA) and *Typha latifolia* (TL, typhaceae), *Phragmites australis* (PH, poaceae), *Scirpus lacustris* (SC, cyperaceae), *Juncus spp.* (JC, juncaceae), *Salix spp.* (SA, salicaceae). We created three classes of vegetation cover: (1) <5%, (2) 5-30%, (3) >30%. We also measured pond surface area, open water surface area, number of islands and isolation index (defined by the surface area of other ponds in a 2500m radius around each pond), based on aerial photographs (IGN, 2010) assembled using the Quantum GIS 1.8 Lisboa Geographical Information System (QGIS Development Team, 2012).

We also described the landscape characteristics around the ponds in circular buffer zones with a 2500m radius from the center of the pond, representing the main foraging distance of black-headed gulls (Landry, 1988). We retrieved the area of agricultural land use types (Table 1) from the Agreste database provided by the French Ministry of Agriculture. Since gulls mostly feed on earthworms just behind tractors during plowing, we also extracted the number of tractors from the Agreste database, as a proxy for earthworm availability. We also retrieved the number of high-powered tractors with at least 80 wheel horsepower (whp), as indicator of agriculture intensification.

The Agreste database records all available data regarding agricultural practices at a district scale: data were available for the years 1979, 1988 and 2000. As some of the buffer zones around the ponds overlapped several districts, the covariates were built using the ratio of surface area belonging to each district. As land use changed over the study period (see

‘Results’), we considered two periods for the analysis. For the first period (1976–94) we considered the mean Agreste values from 1979 and 1988, and for the second period (1995–2013) we used the Agreste data from 2000 only.

Table 1: Description of covariates of pond morphology, pond vegetation and surrounding landscapes. The pond morphology and vegetation characteristics were recorded in 1983–84 and 2013–14. The surrounding landscape characteristics were taken from data available for three years: 1979, 1988 and 2000.

Cod e	Variable	Description
Pond morphology and vegetation		
TS	Total surface area (ha)	Total surface area of pond
opW	Open water surface area (a)	Surface area of water (with no vegetation cover) $(\text{Perimeter}^2)/(4*\pi*\text{Surface})$ minimum value=1 for a round pond
CFO	Form coefficient	
ISO	Isolation measure	Surface area of other ponds within a 2500m radius
ISL	Islands	Number of islands in the pond
TA	<i>Typha angustifolia</i>	1 = <5% vegetation cover of the pond surface 2 = 5%<vegetation cover of the pond surface<30% 3 = vegetation cover of the pond surface >30%
TL	<i>Typha latifolia</i>	
PH	<i>Phragmite australis</i>	
SC	<i>Scirpus lacustris</i>	
JC	<i>Joncus spp</i>	
SA	<i>Salix spp</i>	1 = isolated, 2 = copse, 3 = a side or more of the pond
Surrounding landscape (in a 2500m-radius buffer zone)		
FM	Meadow (ha)	Meadow surface area
FA	Agricultural land (ha)	Agricultural land surface area
FW	Wood (ha)	Woodland surface area
FAL	Fallow (ha)	Fallow land surface area
T	Tractors	Number of tractors
T80	> 80whp tractors	Number of high-powered tractors (>80whp)

Statistical analysis

Habitat selection. We used Ecological Niche Factor Analysis (ENFA; Calenge, 2006; Hirzel *et al.*, 2006) to characterize habitat selection by the black-headed gull. Based on the principle of ecological niches (Hutchinson, 1957), we measured the realized niche (occupied ponds) in the context of the available niche (all ponds). ENFA allows for multicollinearity between variables, making it possible to reflect the complexity of the environment (Guisan & Zimmermann, 2000). It also allows the identification of the most strongly contributing variables in the habitat selection process by supplying two specific measures of habitat selection: marginality and specialization (Hirzel & Guisan, 2002). Marginality corresponds to the difference between the occupied conditions barycenter and the available conditions barycenter. Hence, the higher the marginality is, the larger the conditions used by the species differ from the mean available conditions. Marginality thus identifies species preferences of certain environmental variables (or conditions) among all possible conditions in the ecosystem. On the figures, marginality is represented by a small white point (not always visible). Specialization represents the breadth of species habitat selection relative to the available environmental gradient (Basille *et al.*, 2008). Graphically, marginality and specialization were represented by the x and y axes, respectively.

The characteristics of a pond and its surrounding buffer zone were analyzed both separately and in a combined analysis (Figure 2). We performed the analyses separately for each sampling period (1983–84 and 2013–14). We used pond occupation by colonies from 1976 to 1994 for the first period, and from 1995 to 2013 for the second period. Because colony persistence on ponds is very variable (see Results), we also conducted two ENFA for each

period and each batch of variables for (i) ponds occupied at least once from all available ponds; (ii) ponds occupied over a period of at least ten years from all available ponds (Figure 3).

ENFAs were performed using the package *adehabitatHS* (Calenge, 2011) in the software R 3.0.2 (R Development Core Team, 2013).

Breeding success. The index of breeding success (0 = complete failure *versus* 1 = some chicks) was modeled using Generalized Linear Mixed Models with a binomial distribution and a logit link function (Bolker *et al.*, 2009). Both pond and year were added as additive random effects in the model to deal with replicated measurements at the pond level and random between-year variations. Measures on ponds were available at two periods, not annually. Hence we splitted our analysis in two datasets representing each period (1976-64 and 1995-2013). The presence of unexplained variation of reproductive success between years was modeled via random effects (Lebreton, Choquet & Gimenez, 2011). The random factor pond dealt with the temporal autocorrelation of reproductive success on the ponds (repeated measures) and the random factor year dealt with non-modelled inter-annual variations (for example: climate). We included all available variables in the analyses and then built all possible combinations of these variables (without interactions) using the *Dredge* function of the *MuMIn* package (see Bartón, 2015; Bunnefeld & Philimore, 2012 for an example of the procedure). Model comparison was based on a multimodel inference procedure based on AIC (Akaike Information Criterion) to measure the relative contribution of each variable to reproductive success. We kept all best models that had less than 4 points of differences for their AIC. We then calculated the AIC weight for each variable in the best models to identify the most determinant variables by summing the weight the variable had on these models separately (Burnham & Anderson, 2002). By using such multimodel inference, we avoid the problem of multiple hypothesis

testing. A variable close to a sum of AIC weight of 1 was considered crucial in determining reproductive success; in contrast, a variable with a low score was not considered determinant.

Changes in habitat characteristics

To test for changes in the characteristics of the ponds sampled both in 1983–84 and 2013–14, we used Multivariate Analysis of Variance (MANOVA; Ito, 1980) with periods (two levels) and ponds as random factors. By considering ‘pond’ as a random effect, the results of testing for differences between periods applies to the statistical population from which the ponds are sampled (Zuur *et al.*, 2009), i.e. all ponds present in the area, not only to those considered in the analysis. We then conducted a MANOVA for each class of ponds (the four classes based on size and vegetation cover: L1, L2, S1, S2) to test whether the potential differences between the two periods varied depending on the pond class. We analyzed the changes in the variables concerning the surrounding landscape of the Forez plain using a MANOVA with the district as a random factor and the period as the fixed factor (three modalities: 1979, 1988 and 2000) using the Agreste data for all districts in the plain (number of districts = 47). A pillai test (Hand & Taylor, 1987) was used to test whether there were some significant differences of pond and surrounding variables between the two periods 1983-84 and 2013-14). In each MANOVA analysis, we used the Bonferroni correction to avoid multiple test biases (Holm, 1979).

Results

Spatio-temporal dynamic of the gull colonies

Our results revealed that 82 of the 343 ponds known in the plain were used at least once by a black-headed gull colony from 1976 to 2013. Of these, 22 ponds were used only once between 1976 and 2013. The number of breeding seasons a pond was occupied by a colony ranged from 1 to 34 years (see Figure 1b). The mean number of occupation years was 7.2, while the

median was 5 years (see Figure 1b). The spatio-temporal dynamic of the colonies was high (see Appendix 3, Table S1). Every year, about 30% of the ponds occupied the previous year were no longer occupied by the species, but about the same percentage of colonies colonized ponds that were unoccupied the previous year (or recolonized, in the case of past presence). However, the number of colonies drastically decreased from around 20–30 each year in the 1980s to just 10 in the 2000s (see FigureS1a).

Habitat selection

Our analysis showed that black-headed gulls selected specific habitat characteristics from the pond and surrounding landscape (Figure 2). In all four analyses combining both a pond and its surrounding characteristics (i.e. the two periods 1976–94 and 1995–2013 and the two batches of variables, pond and landscape), marginality was significant, indicating selection for occupied ponds. Moreover, marginality was higher for ponds occupied for at least 10 years than for ponds occupied at least once (Figure 3).

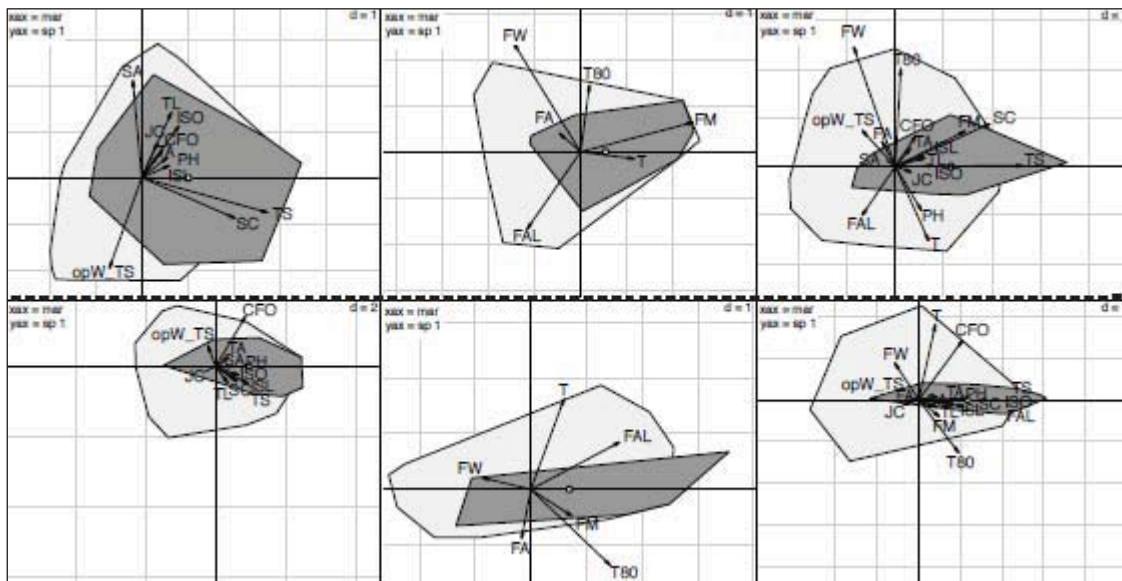


Figure 2: Results of the Ecological Niche Factorial Analyses (ENFA) of ponds occupied by black-headed gulls (dark grey) versus all available ponds (light grey) for the first period 1976-1994 (top line) and the second period 1995-2013 (bottom line, dotted-border graph). From left to right: pond variables only, surrounding landscape variables only, all variables together. See table 1 for the meaning of abbreviations. The x axis corresponds to the marginality and the y axis to the specialization.

Occupied ponds compared to all available ponds

Regarding pond characteristics, marginality (m) was significant for both periods ($m=1.017$, $p<0.001$ for the period of 1976–94; $m=0.882$, $p=0.002$ for the period of 1995–2013). In both periods, the total surface area of the pond was the most important criterion explaining its selection by gulls (Figure 2, Table S2), with a clear preference for medium-sized and large ponds (Figure 3). A high level of vegetation cover by *Scirpus lacustris* was also selected in both periods. The surface area covered by willows was also significant on the specialization axis in the first period; gulls tended to avoid ponds occupied by large areas of willows. In the second period, vegetation coverage of all types except for willows and *Juncus spp* were positively related to the marginality axes. Gulls also selected round ponds (high form coefficient values, see Table 1) during the second period.

Regarding landscape characteristics, marginality was significant for both periods (first period $m=0.290$, $p=0.011$; second period $m=0.481$, $p=0.023$). In both periods, gulls selected against ponds surrounded by a large area of woodland. They selected for ponds surrounded by a large area of meadows in the first period (Figure 3, Table S2) and selected ponds surrounded by a large area of fallow land and a high number of high-powered tractors in the second period (Table S2).

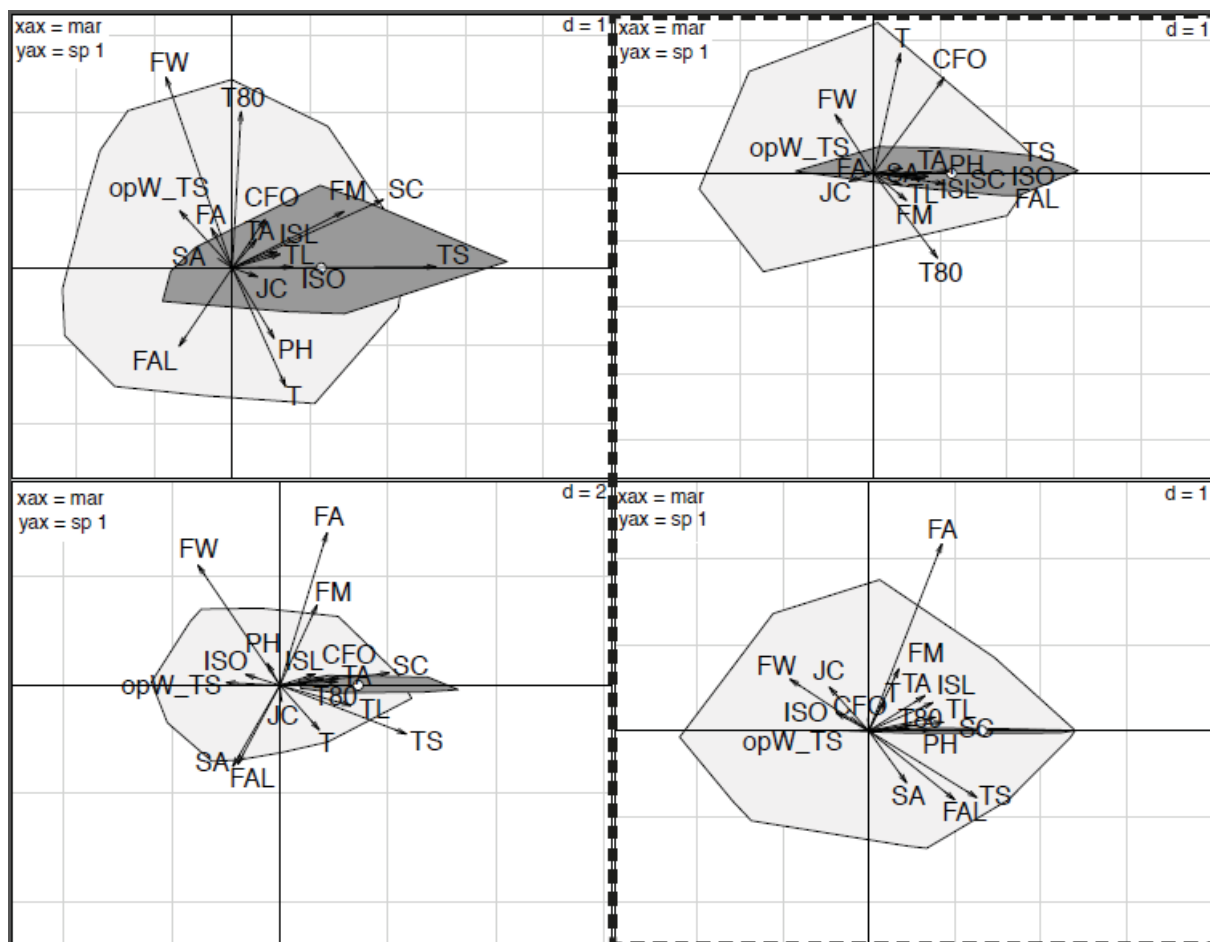


Figure 3: Results of the Ecological Niche Factorial Analyses (ENFA) of ponds occupied by black-headed gulls (dark grey) versus all available ponds (light grey) (solid-border graph corresponds to the first period and dotted-border graph to the second period). See table 1 for the meaning of abbreviations. Line (A): Light grey corresponds to all available ponds (PI=65, PII=34) and dark grey to ponds occupied by black-headed gulls. Line (B): Light grey corresponds to all available ponds (PI=65, PII=34) and dark grey to ponds occupied for at least 10 years (PI=18, PII=12). The x axis corresponds to the marginality and the y axis to the specialization.

Ponds occupied for at least 10 years compared to all available ponds

Regarding pond characteristics, marginality was significant only in the first period ($m=1.576$, $p<0.001$ for the first period, $m=1.092$, $p=0.101$ for the second period). In both periods, marginality was higher for ponds occupied for at least 10 years than for all occupied ponds. Long-term use of a pond is favored by high coverage of helophyte *Scirpus spp* and *Typha spp* as well as high total surface area of the pond (Figure 3, Table S2, Figure S3). Although *Typha spp* coverage was important even in the selection of ponds occupied once, this variable had a higher weight on selection for ponds occupied for at least 10 years. Gulls tended to avoid ponds with a large area of willows only in the first period.

In contrast to ponds occupied at least once, marginality for the surrounding landscape around ponds occupied for at least 10 years was not significant in the first period ($m=0.517$, $p=0.074$), but was significant in the second period ($m=0.644$, $p=0.012$). In both periods, marginality was higher for ponds occupied for at least 10 years than for all occupied ponds. Gulls seemed to avoid ponds surrounded by large area of woodland in both periods. Although it was not significant, a large number of tractors of both types and a large area of meadow or cultivated land seemed to be selected in the first period, while a large area of fallow land seemed to be avoided. In the second period, a large area of fallow land was selected as were a large area of meadows and a high number of tractors, but these latter two seemed to be less important. This selection pattern is close to that described for ponds occupied once. However, while the surface area of cultivated land in the surrounding landscape had no effect on selection for ponds occupied once, this variable was strongly correlated to long-term use of ponds.

Table 2: Influence of environmental covariates on the reproductive success of black-headed gull colonies (PI = period 1: 1976–94), PII = period 2: 1995–2013). AICw sum: Each value represents the sum of AIC weights of the best models (Delta AIC < 4) using the Dredge function of the MuMIn package in R. The subset line corresponds to the estimate of the model average coefficient. See table 1 for the meaning of abbreviations. Each value represents the sum of AIC weights of the best models (Delta AIC < 2) using the Dredge function of the MuMIn package in R.

Environmental variables								
	<i>PI</i>	<i>FM</i>	<i>FA</i>	<i>ISL</i>	<i>FAL</i>	<i>SC</i>	<i>ST</i>	<i>T80</i>
<i>AICw sum</i>	0.483	0.299	0.171	0.177	0.176	0.172	0.172	0.365
<i>Estimate (subset)</i>	-0.440	0.192	-0.020	-0.023	0.093	0.058	0.058	0.322
	<i>PII</i>	<i>FM</i>	<i>FA</i>	<i>ISL</i>	<i>FAL</i>	<i>SC</i>	<i>ST</i>	<i>T80</i>
<i>AICw sum</i>	0.271	0.211	0.178	0.695	0.410	0.820	0.820	0.454
<i>Estimate (subset)</i>	-0.188	-0.053	0.012	-0.526	0.298	0.579	0.579	-0.352

Variation of breeding success index

Our results indicate that breeding success correlated more to surrounding landscape covariates than to pond covariates, especially in the first period. During this period, the area of meadow in the surrounding landscape was negatively correlated to the breeding success of black-headed gull colonies (sum of AIC weight = 0.483, Table 2). The number of high-powered tractors and the surface area of cultivated land in the 2500m buffer zone was positively correlated to the breeding success of a colony (respective sums of AIC weight = 0.365 and 0.299).

In the second period, two pond covariates were related with reproductive success: the total surface area of the pond (sum of AIC weight = 0.820, positive correlation) and the surface area coverage of *Scirpus* (sum of AIC weight = 0.410, positive correlation). Some surrounding landscape covariates were also correlated to breeding success in this period, such as the

surface area coverage of fallow land (sum of AIC weight = 0.695, negative correlation) and the number of high-powered tractors (sum of AIC weight = 0.454, negative correlation, whereas this correlation was positive in the first period). The surface area of meadow was also negatively correlated to breeding success in the second period (sum of AIC weight = 0.271). In contrast, the surface area of cultivated land had a lower contribution to breeding success in the second period compared to the first period (sum of AIC weight=0.211) – its slope was negative but close to zero, whereas it was positive in the first period.

Table 3: Comparison of pond morphology (left) and pond vegetation (right) between 1983-84 and 2013-14 (Manova2, Pillai test). Morphology: Pillai test = 4.11 (P-value<0.001). Values in italics indicate that these are statistically significant at 0.05/5=0.01 level for 5 conducted tests (Bonferroni correction). Vegetation: Pillai test = 3.87 (P-value<0.001). Values in italics indicate that these are significant at 0.05/6=0.008 level for 5 conducted tests (Bonferroni correction). See table 1 for the meaning of abbreviations.

MANOVA	Morphology					Vegetation					
	TS	opW	CFO	ISO	ISL	TA	TL	PH	SC	JC	SA
Mean (1984)	4.8	3.48	0.93	1.92	1.24	1.83	2.37	2.05	1.65	1.74	1.95
Mean (2013)	4.99	3.42	0.92	2.09	1.63	1.48	1.66	2.02	1.36	1.97	2.56
Change %	3	-2	-2	9	31	-19	-30	-2	-17	13	39
P-value	0.12	0.36	0.15	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	0.69	< 0.01	< 0.01	< 0.01

Table 4: Comparison of pond vegetation by pond class between 1983-84 and 2013-14 (Manova2, Pillai test). Cat L1: Large pond (>3.4ha) with low vegetation cover (65 ponds in 1983-84 and 51 ponds in 2013-14). Cat L2: Large pond (>3.4ha) with high vegetation cover (75 ponds in 1983-84 and 45 ponds in 2013-14). Cat S1: Small pond (<3.4ha) with low vegetation cover (57 ponds in 1983-84 and 26 ponds in 2013-14), Cat S2: Small pond (<3.4ha) with high vegetation cover (81 ponds in 1983-84 and 31 ponds in 2013-14). Values in bold indicate that these are significant at 0.05/6=0.008 level for 5 conducted tests (Bonferroni correction). See table 1 for the meaning of abbreviations.

Cat L1	TA	TL	PH	SC	JC	SA	Pillai test	P-value
<i>Mean (1983-84)</i>	1.58	2.53	2.34	1.29	1.53	2.08		
<i>Mean (2013-14)</i>	1.34	1.58	2.11	1.34	1.71	2.45		
<i>Change rate</i>	-0.15	-0.38	-0.10	0.04	0.12	0.18		
<i>P-value (Manova)</i>	0.107	<0.001	0.13	0.7	0.104	<0.001	0.697	< 0.01
Cat L2	TA	TL	PH	SC	JC	SA		
<i>Mean (1983-84)</i>	2.08	2.68	2.16	2.13	1.84	2.13		
<i>Mean (2013-14)</i>	1.61	1.89	2.37	1.32	2.08	2.68		
<i>Change rate</i>	-0.23	-0.29	0.10	-0.38	0.13	0.26		
<i>P-value (Manova)</i>	0.034	<0.01	0.22	0.01	0.13	<0.01	5.8	< 0.01
Cat S1	TA	TL	PH	SC	JC	SA		
<i>Mean (1983-84)</i>	1.45	1.55	1.65	1	1.675	1.75		
<i>Mean (2013-14)</i>	1.30	1.35	1.60	1.20	1.95	2.50		
<i>Change rate</i>	-0.10	-0.13	-0.03	0.20	0.16	0.43		
<i>P-value (Manova)</i>	0.4	0.16	0.8	0.1	0.21	0.02	0.35	0.33
Cat S2	TA	TL	PH	SC	JC	SA		
<i>Mean (1983-84)</i>	2.33	2.20	1.60	2.20	2.10	1.47		
<i>Mean (2013-14)</i>	1.73	1.67	1.47	1.73	2.40	2.60		
<i>Change rate</i>	-0.26	-0.24	-0.08	-0.21	0.14	0.77		
<i>P-value (Manova)</i>	0.12	0.1	0.33	0.26	0.31	<0.01	0.77	0.015

Spatio-temporal changes in the environment

The major change in pond covariates between 1983–84 and 2013–14 was vegetation cover, mainly involving a decrease in vegetation cover of most taxa (*Typha Angustifolia* -19%, *Typha Latifolia* -30%, *Scirpus lacustris* -17%); however, there was an increase in *Juncus* (+13%) and *Salix spp* (+31%) (Table 3). Another important variable to mention was the number of islands, which increased on average from 1.34 in the first to 1.63 in the second period (Table 3). Yet these changes were not the same across all four classes of ponds (Table 4). For the two classes of small ponds, the only observed vegetation change was an increase of willows (SA, *Salix spp*) (S1: +43%, and S2: +77%, Table 5). In contrast, in the large ponds (L1 and L2, Table 4), almost all vegetation taxa changed, with a particularly marked decrease in *Typha spp*. In large ponds that had low vegetation cover (L1) in 1983-84, we detected a significant decrease in 2014 of *Typha latifolia* cover (-38%) and an increase in the surface area of willows (+18%). In large ponds that had high vegetation cover (L2) in 1983-84, the largest decrease in 2013-14 concerned *Scirpus spp* (-38%), followed by *Typha latifolia* (-29%) and *Typha angustifolia* (-23%), whereas an increase in willows was detected (+26%)

We also detected marked changes in agricultural practices over the 30 year period (Table 5). Utilised Agricultural Area (UAA) decreased over the entire period (-12%). The surface area of meadow also decreased (-33%). We found a huge increase in the number of high-powered tractors (+284%) together with a small decrease (-8%) in the number of less powerful (< 80whp) tractors. Other changes were not significant, but certain trends were observed; notably, an increase in plowed land surface area (+10%) and the number of cattle (+19%).

Table 5: Comparison of the surrounding landscape (within a 2500m-radius around a pond) at a district scale in three years: 1979, 1988 and 2000 (Manova2, Pillai test =6.09, P-level=0.0012). Values in italics indicate that these are significant at $0.05/7=0.007$ level for 7 conducted tests (Bonferroni correction). The Utilised Agricultural Area (UAA) is a standardized notion in European agricultural statistics. It includes arable lanes (including temporary pastures, fallow land, greenhouse crops, family gardens, etc.), the areas always under grass cover, and permanent crops (vines, orchards, etc), CAT= total cattle. See table 1 for the meaning of the other abbreviations.

MANOVA	UAA	FA	FM	FAL	CAT	T	T80
Mean (1979)	1083	507	565	1	966	45	2
Mean (1988)	1024	507	506	13	1040	48	5
Mean (2000)	949	560	379	32	1152	42	9
Change: '79 to '88 (%)	-5	0	-11	801	8	6	101
Change: '88 to '00 (%)	-7	10	-25	156	11	-13	91
Change: '79 to '00 (%)	-12	10	-33	2206	19	-8	284
P-value	<i>0.006</i>	0.016	<i>< 0.001</i>	<i>0.003</i>	0.054	0.053	<i>< 0.001</i>

Discussion

Although black-headed gulls are considered to be highly faithful to their natal and breeding sites (Siegel-Causey & Kharitonov, 1990; Prévot-Julliard, 1998; Péron, Lebreton & Crochet, 2010a), 30% of colony sites were abandoned from one year to another, while about 30% of the colonies were occupying sites unoccupied the year before. These spatio-temporal dynamics of pond occupancy result in regular occasions of habitat selection since every year some gulls have to select for new ponds to breed. Despite this high turnover, only 82 ponds of the 343 in the plain were occupied at least once over the 36 years. A relatively small number of ponds were colonized and abandoned several times over the entire study period, while many were never colonized. This use and reuse of only a quarter of available sites indicate that site colonization is not random and pond selection occurs.

Our Ecological Niche Factor Analyses confirmed that pond selection was not random since selection was identified by a significant marginality meaning that selected habitat

differed from the mean available one. They also showed that both characteristics of a pond and the surrounding landscape contribute to the habitat selection process and that the number of sites suitable at both compartments is low (Figure 2). Gulls selected for medium-sized and large ponds with a high vegetation cover of *Scirpus spp* in both periods. In the second period, gulls also selected for round rather than elongated ponds. Gulls' selection for ponds with high vegetation cover of *Scirpus spp* is not surprising since they use this plant to construct their nest above water level to avoid flooding after a storm (Koenen, Utych & Leslie, 1996). Their selection of medium-sized to large ponds may firstly be that this allows a large number of breeding pairs, giving greater social defense against predators (Hunt, Eppley & Schneider, 1986; Brown & Brown, 1987) or better foraging efficiency resulting from information sharing (information center hypothesis, Ward & Zahavi, 1973). Secondly larger ponds may allow birds to detect predators from longer distances by being further from the shore (Allainé, 1988). This second reason may also explain the preference for relatively round ponds compared to elongated ones. Conversely, gulls do not select small ponds. Ponds with a small body of water could increase the risk of predation by favoring predator access and concealment. Note that predators, mainly snakes and raptors, mostly feed on eggs or chicks, hence affecting reproductive success directly.

An analysis of the ponds occupied over at least 10 years showed that these were not a random subsample. The frequently used ponds had a larger area of *Scirpus* compared to less or never used ones. A large area of *Typha spp* and *Phragmites australis* also seem to be selected, whereas this was not the case for ponds occupied at least once. High vegetation cover should favor breeding success as it provides protection from flooding and from predators (Schreiber & Burger, 2001). Large size and vegetation surface may positively interact in habitat selection process but such interactions are not testable with ENFA. Large ponds with

high vegetation cover can welcome a higher number of breeding pairs. In large colonies, the alarm against predator is more effective than in small colonies and time accounted for predator vigilance is decreased per individual and can be transferred to other functions (foraging, rest etc.) (Brown & Brown, 1996; Terhune & Brilliant, 1996). Ponds with such high vegetation cover are thus likely to be reused for several years, as breeding success favors site reuse in most colonial birds (Schmidt, 2004; Naves *et al.*, 2006). This apparent difference in ponds occupied once and ponds occupied for at least 10 years may therefore not be directly induced by different patterns of habitat selection, but may be a consequence of higher reproductive success in ponds with high vegetation cover.

Regarding the surrounding landscape, gulls selected against ponds surrounded by a large area of woodland in both periods, and selected for ponds surrounded by a large area of meadow in the first period and a large area of meadow and fallow land in the second period. Gulls also selected for ponds with a high number of tractors, a proxy for plowing, in their surroundings. As this species of gull feeds mainly on earthworms during the breeding period (Landry, 1988), the proximity of plowed or fallow land might offer accessible prey at this critical time. Meadows might be selected because this habitat may be indistinguishable from cultivated land when the gulls select ponds for breeding (in early April). Or they may select for this habitat because of its possibility of providing prey such as terrestrial insects (del Hoyo *et al.*, 1996). In contrast, a large area of woodland around a pond limits the potential for foraging. Proximity to food sources probably also helps reduce predation by limiting the parents' time away from the nest and thus maximizing the attendance of chicks. It also allows a reduction in the energy invested in foraging as well as more frequent feeding of the chicks, ensuring good physical condition and thus increasing their survival probability (MacArthur & Pianka, 1966; Oro, Pradel & Lebreton, 1999; Duncan Rastogi, Zanette & Clinchy, 2006). A surrounding

landscape that favors foraging is thus expected to be selected since this crucially impacts fitness.

Regarding ponds occupied for at least 10 years, the selection pattern for surrounding landscapes was about the same. However, while a large area of cultivated land was not selected for all occupied ponds, this was highly correlated to long-term occupation of ponds. As with high vegetation cover (see above), this correlation might not be the direct result of a habitat selection process, but rather a philopatric retroaction to breeding success (the tendency to return at sites with breeding success).

In the first period, our analyses show that breeding success was mainly correlated to surrounding landscape characteristics while in the second period the contributions of the pond itself and the surrounding landscape are more balanced. Cultivated land and a high number of tractors around a pond were positively correlated to reproductive success in the first period. As described above, these variables may be a good proxy for available food (earthworms made accessible during plowing and alternative prey in meadows), which is a crucial component of chick rearing and survival (Oro *et al.*, 2004; Rutz & Bijlsma, 2006). In contrast, unplowed fallow land and meadows decrease reproductive success. This tends to confirm that the most important food resource for this species is earthworms, foraged behind tractors during plowing. While the surface area of meadows and fallow land had a negative relationship with breeding success in both periods, the number of high-powered tractors had a positive relationship in the first period, but a negative relationship in the second period. Moreover, the positive relationship of cultivated land in the first period had virtually no relationship in the second period. This may be due to the huge increase (+284%) in high-powered tractors (which were very few in the first period); these may have dramatically

decreased total plowing time (as it has been explained by farmers met in the field), which in turn may have sharply affected the accessibility of earthworms, annihilating the benefit of breeding in ponds surrounded by cultivated lands.

Concerning pond characteristics, their relationship with reproductive success was low in the first period, but emerged in the second period. Notably, breeding success was positively correlated to pond size and the vegetation coverage of *Scirpus*. Breeding success was thus higher in large ponds with high vegetation cover, two components that were selected by black-headed gulls as shown in our ENFAs. In the first period, the effect of pond characteristics on reproductive success may have been masked by the effect of the surrounding landscape. In the second period, as the surroundings was far less related with reproductive success because of the negative change in terms of available resources, pond characteristics may have become more important to ensure breeding success.

All the variables associated with long-term pond occupancy (see above) were those with the most weight in the analysis of reproductive success. Even if the estimation of the reproductive success was coarse (some chicks *versus* complete colony failure), we still managed to identify some environmental variables that affected it. Impacts of these covariates on reproductive success must therefore be strong to be detected. Yet some subtle effects may have been missed. While complete failure often lead to site abandonment (Switzer, 1997), reproductive success is known to promote site reuse in colonial birds (Schmidt, 2004; Naves *et al.*, 2006). Important variables for long-term pond occupancy are positively correlated to reproductive success. These results tend to support our hypothesis that long-term occupancy is the result of passive reuse rather than a repeated process of habitat selection.

Our results show that in the Forez plain, pond vegetation has dramatically changed over the last 30 years, and that these changes depend on the size of the pond. Vegetation cover in ponds is strongly linked to different water level requirements for fish farming or hunting by land managers. As aquaculture is declining in the ponds of the Forez plain, small ponds are becoming too expensive to maintain compared to the benefits they provide from fish farming, and are thus progressively abandoned and in turn colonized by willows. However, as our findings show that small ponds are not selected by black-headed gulls, the change in vegetation they have undergone is not responsible for the observed decrease in the number of colonies or breeding pairs of this species in the plain. On the other hand, in large ponds, high water levels are maintained to increase fish production and thus increase the benefits from fish farming. These high water levels negatively impact the growth of *Scirpus* and *Typha* (Brock, van der Velede & van de Steeg, 1987; Coops & Van der Velde, 1995). As this gull species selects for medium-sized to large ponds with high vegetation cover, the sharp decrease in the latter might have reduced the number of preferred ponds in the Forez plain.

Concerning land use, our results highlight a decrease in the surface area of meadows in parallel to an increase in fallow land, the number of cattle, and the number of high-powered tractors. These land-use changes follow European trends, with more enclosed cattle farming and the mechanization of crop cultivation (Rabbinge & Van Diepen, 2000). Moreover, culture without plowing starts to be developed in the Forez plain (personal communication by local farmers). As discussed previously, the increase in the number of high-powered tractors has probably led to a marked decrease in total plowing time, which may have sharply affected the accessibility of earthworms and thus been a major driver of the negative trend of the black-headed gull population due to resource limitation (Creutz, 1963; Cuendet, 1983). Since the

ground is turned around by plowing, earthworms are available at the surface just behind the tractors. Yet earthworms rapidly return deep in the ground when brought at the surface. As gulls have to perform regular return at the colony to feed their chicks, reduction in total plowing duration may directly reduce the total time earthworms are available for gulls. The simultaneous increase in fallow land may also have reduced the surface area for foraging, since this habitat has a negative relationship with breeding success. All these changes might have induced emigration from the plain, either because individuals did not find enough resources to breed and thus left to look for a more favorable area, or because food shortage induced breeding failure, which is known to promote emigration in colonial birds (Lack, 1968; Cairns, 1988; Oro *et al.*, 2004).

Taken together these results suggest that the black-headed gull population of the Forez plain is affected both by modifications to ponds and to surrounding landscapes induced by changes in fish farming and the intensification and mechanization of agricultural practices. It is difficult to determine the relative weight of each of these changes on the observed negative population dynamics. Yet our results unambiguously demonstrate that landscape characteristics are important both for reproductive success and for habitat selection in the black-headed gull. What is true for this species is also true for other birds occupying wetlands, such as terns, ducks and herons (Sebastián-González, Sánchez-Zapata & Botella, 2010; Tozer, Nol & Abraham, 2010; Brandolin & Blendinger, 2016). The conservation of wetland biodiversity thus depends not only on protecting wetlands, but also on taking into account the surrounding landscape because this surrounding affect the functioning of the wetland itself (Ward *et al.*, 2010) and because some species directly depend on resources provided by the surroundings (Tozer *et al.*, 2010).

Acknowledgments

The authors would like to thank Pierre-André Crochet for his investment in the black-headed gull program and Aurélien Guay for his help in the description of pond vegetation. We are also grateful to the landowners who allowed access to their ponds for the vegetation study.

References

- Abdi H. & Valentin D. (2007) Multiple correspondence analysis. In: *Encyclopedia of measurement and Statistics*. pp. 1–13. Neil Salkind (Ed.).
- Allainé D. (1988) *Le rôle de la structure de la colonie dans la biologie de populations d'oiseaux. Exemple de la Mouette rieuse (Larus ridibundus) en Forez*. PhD Thesis, Université Claude Bernard, Lyon.
- Balian E.V., Lévêque C., Segers H. & Martens K. (2005) Freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia* **595**, 627–637.
- Barbe J., Schlumberger O. & Bouretz N. (2000) Évaluation De La Production Piscicole Potentielle Des Étangs. *Ingénieries E.A.T.*, 49–62.
- Bartón K. (2015) Package “MuMIn.” *R package version 1.15.1*.
- Basille M., Calenge C., Marboutin É., Andersen R. & Gaillard J.-M. (2008) Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* **211**, 233–240.
- BIOTOPE (2011) *Documents d'objectifs de la zone spéciale de conservation “Etangs du Forez”, site FR8 201755*.
- Bolker B.M., Brooks M.E., Clark C.J., Geange S.W., Poulsen J.R., Stevens M.H.H., et al. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **24**, 127–135.
- 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. *Biology Letters* **4**, 538–540.
- Brandolin P.G. & Blendinger P.G. (2016) Effect of habitat and landscape structure on

- waterbird abundance in wetlands of central Argentina. *Wetlands Ecology and Management* **24**, 93–105.
- Brinson M.M. & Malvárez A.I. (2002) Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* **29**, 115–133.
- Brock T.C.M., van der Velede G. & van de Steeg H.M. (1987) the effects of extreme water level fluctuations on the wetland vegetation of a nymphaeid-dominated oxbow lake in Netherlands. *Arch. Hydrobiol. Beih* **27**, 57–73.
- Brown C.R. & Brown M.B. (1996) *Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown C.R. & Brown M.B. (1987) Group-living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 97–107.
- Broyer J., Bourguemestre F., Chavas G. & Chazal R. (2015) Temporal variation in pond use and breeding success for ducks in French fishpond regions: on possible consequences of a decline in fish farming. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **416**, 31p. DOI: 10.1051/kmae/2015027
- Bunnefeld N. & Philimore A.B. (2012) Island, archipelago and taxon effects : mixed models as a means of dealing with the imperfect design of nature’s experiments. *Ecography* **35**, 15–22.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed)*. Springer-Verlag, New York.
- Cairns D.K. (1988) Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biological Oceanography* **5**, 261–271.
- Calenge C. (2011) Exploratory Analysis of the Habitat Selection by the Wildlife in R : the adehabitatHS Package. <http://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHR/vignettes/adehabitatHR.pdf>
- Calenge C. (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**, 516–519.
- Coops H. & Van der Velde G. (1995) Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. *Freshwater Biology* **34**, 13–20.
- Corbet P. (1999) *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*, Cornell Un. Ithaca, New-York.
- Creutz G. (1963) Ernährungsweise und Aktionsradius der Lachmöwe *Larus ridibundus*. *Beiträge zur Vogelkunde* **9**, 3–58.
- Cuendet G. (1983) Predation on earthworms by the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.).

- In: *Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture*. (Ed. J.E. Satchell), pp. 415–424. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Dahl E.T., Johnson E.C. & Frayer W.E. (2000) *Status and trends of wetlands in the conterminous United States 1986 to 1997*. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington D.C. 82pp.
- Desriers M. (2007) L'agriculture française depuis cinquante ans : des petites exploitations familiales aux droits à paiement unique. In: *L'agriculture, nouveaux défis*, Editions INSEE, 17–30.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.-I., Knowler D.J., Lévêque C., *et al.* (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **81**, 163–82.
- Duncan Rastogi A., Zanette L. & Clinchy M. (2006) Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* **72**, 933–940.
- Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam H.R. & Oct N. (2007) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, **65**, 169–175.
- Farrier D. & Tucker L. (2000) Wise use of wetlands under the Ramsar Convention: a challenge for meaningful implementation of international law. *Journal of Environmental Law* **12**, 21–42.
- Furness R.W. (2003) Impacts of fisheries on seabird communities. *Scientia Marina* **67**, 33–45.
- Gibbs J.P. (2000) Wetland Loss and Biodiversity Conservation. *Conservation Biology* **14**, 314–317.
- Gibbs J.P. & Kinkel L.K. (1997) Determinants of the size and location of great blue heron colonies. *Colonial Waterbirds* **20**, 1–7.
- Gomiero T., Giampietro M., Bukkens S.G.F. & Paoletti M.G. (1997) Biodiversity use and technical performance of freshwater fish aquaculture in different socioeconomic contexts: China and Italy. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **62**, 169–185.
- Greenwood P.J. & Harvey P.H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **13**, 1–21.
- Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**, 147–186.
- Hand D.J. & Taylor C.C. (1987) *Multivariate analysis of variance and repeated measures: a practical approach for behavioural scientists*, Chapman & Hall, London.
- Hirzel A. & Guisan A. (2002) Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability

- modelling. *Ecological Modelling* **157**, 331–341.
- Hirzel A.H., Le Lay G., Helfer V., Randin C. & Guisan A. (2006) Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* **199**, 142–152.
- Holm S. (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* **6**, 65–70.
- del Hoyo J.D., Elliott A. & Sargatal J. (1996) *Handbook of the birds of the world Volume 3: Hoatzin to Auks*, Lynx Edicion, Barcelona.
- Hunt G., Eppley Z.A. & Schneider D.C. (1986) reproductive-performance of seabirds: the importance of population and colony size. *Auk* **103**, 306–317.
- Hutchinson B.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia of Quantitative Biology* **22**, 415–427.
- Ito P.K. (1980) Robustness of ANOVA and MANOVA test procedures. In: *Krishnaiah, P.R. Analysis of Variance. Handbook of statistics 1*. pp. 199–234. North Holand.
- Jeliazkov A., Chiron F., Garnier J., Besnard A., Silvestre M. & Jiguet F. (2014) Level-dependence of the relationships between amphibian biodiversity and environment in pond systems within an intensive agricultural landscape. *Hydrobiologia* **723**, 7–23.
- Koenen M.T., Utych R.B. & Leslie D.M. (1996) Methods used to improve least tern and snowy plover nesting success on alkaline flats. *Journal of Field Ornithology* **67**, 281–291.
- Lack D. (1968) Bird migration and natural selection. *Oikos* **19**, 1-9.
- Landry P. (1988) *Modélisation et comparaison de l'impact énergétique de deux populations françaises de Mouette rieuse (Larus ridibundus)*. PhD Thesis, Université Claude Bernard, Lyon.
- Lebreton J.-D. (1981) *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret*. PhD Thesis, Université Claude Bernard, Lyon.
- Lebreton J.-D. (1984) Eléments sur la biologie de la population Forézienne de Mouette rieuse. *Paysages et milieux naturels de la plaine du Forez*. Centre d'Etudes Foréziennes. Université de Saint-Etienne, Saint-Etienne, 293–310.
- Lebreton J.D., Choquet R. & Gimenez O. (2011) Simple estimation and test procedures in capture-mark-recapture mixed models. *Biometrics* **68**, 494–503.
- Lienert J., Fischer M. & Diemer M. (2002) Local extinctions of the wetland specialist *Swertia perennis* L. (Gentianaceae) in Switzerland : a revisitation study based on herbarium records. *Biological Conservation*, **103**, 65–76.
- MacArthur R. & Pianka E. (1966) On Optimal Use of a Patchy Enviroment. *The American Naturalist* **100**, 603–609.

- Mc Allister D.E., Hamilton A.L. & Harvey B. (1997) Global freshwater biodiversity: striving for the integrity of freshwater ecosystems. *Ocean Voice International* **11**, 1–140.
- Moser M., Prentice M. & Frazier S. (1996) *A global overview of wetland loss and degradation. Proceedings of the 6th Meeting of the Conference of Contracting Parties*. Ramsar Convention Bureau, Gland, Switzerland.
- Naves L.C., Monnat J.Y., Cam E. & Breeding E. (2006) Breeding performance , mate fidelity , and nest site fidelity in a long-lived seabird : behaving against the current ?. *Oikos* **115** (2), 263–276.
- Oro D., Cam E., Pradel R. & Martínez-Abraín A. (2004) Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences* **271** (1537), 387–96.
- Oro D., Pradel R. & Lebreton J. (1999) Food availability and nest predation influence life history traits in Audouin 's gull , *Larus audouinii*. *Oecologia*, **118**(4), 438–445.
- Péron G., Lebreton J.-D. & Crochet P.-A. (2010a) Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *Journal of animal ecology* **79**, 317–26.
- Péron G., Lebreton J.-D. & Crochet P.-A. (2010b) Costs and benefits of colony size vary during the breeding cycle in Black-headed Gulls *Chroicocephalus ridibundus*. *Journal of Ornithology* **151**, 881–888.
- Pope E.S., Fahrig L. & Merriam G. (2000) Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* **81**, 2498–2508.
- Prévot-Julliard A.-C. (1998) Re-evaluation of adult survival of black-headed gulls (*Larus ridibundus*) in presence of recapture heterogeneity. *the Auk* **115**, 85–95.
- Prévot-Julliard A.-C. & Lebreton J.-D. (1999) Spatial organization of foraging within a Black-headed gull *Larus ridibundus* colony. *Ibis, Short communications* **141**, 140–150.
- QGIS Development Team (2012) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- R Development Core Team R. (2013) R: A language and environment for statistical computing.
- Ramsar Convention Secretariat (2010) Wise use of wetlands: Concepts and approaches for the wise use of wetlands. *Ramsar handbooks for the wise use of wetlands* **1**, 8.
- Ricciardi A. & Rasmussen J.B. (1999) Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* **13**, 1220–1222.
- Rabbinge, R. & Van Diepen, C.A. (2000) Changes in agriculture and land use in Europe.

- European journal of agronomy*, **13**(2),85-99.
- Rutz C. & Bijlsma R.G. (2006) Food-limitation in a generalist predator. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**, 2069–2076.
- Schmidt K. a. (2004) Site fidelity in temporally correlated environments enhances population persistence. *Ecology Letters* **7**, 176–184.
- Schreiber E.A. & Burger J. (2001) *Biology of marine birds*, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Sebastián-González E., Sánchez-Zapata J.A. & Botella F. (2010) Agricultural ponds as alternative habitat for waterbirds: Spatial and temporal patterns of abundance and management strategies. *European Journal of Wildlife Research* **56**, 11–20.
- Semlitsch R.D. & Bodie J.R. (2003) Biological Criteria for Buffer Zones around Wetlands and Riparian Habitats for Amphibians and Reptiles. *Conservation Biology* **17**, 1219–1228.
- Siegel-Causey D. & Kharitonov S.P. (1990) The evolution of coloniality. *Current ornithology* **7**, 285–330.
- Strayer D.L. & Dudgeon D. (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* **29**, 344–358.
- Switzer P. V. (1997) Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 307–312.
- Terhune J.M. & Brillant S.W. (1996) Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Animal Behaviour* **51**, 757–763.
- Tozer D.C., Nol E. & Abraham K.F. (2010) Effects of local and landscape-scale habitat variables on abundance and reproductive success of wetland birds. *Wetlands Ecology and Management* **18**, 679–693.
- Trouvilliez J. (1988) *Contribution à l'étude des relations interspécifiques chez les oiseaux aquatiques. L'association entre le Grèbe à cou noir, Podiceps nigricollis, et la Mouette rieuse, Larus ridibundus, en période de nidification*. Phd Thesis. Université Claude Bernard, Lyon.
- Vernon J.D.R. (1972) Feeding Habitats and Food of the Black-headed and Common Gulls. *Bird Study* **19**, 173–186.
- Ward M.P., Semel B. & Herkert J.R. (2010) Identifying the ecological causes of long-term declines of wetland-dependent birds in an urbanizing landscape. *Biodiversity and Conservation* **19**, 3287–3300.
- Ward P. & Zahavi a. (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* **115**, 517–534.
- Wood P.J., Greenwood M.T. & Agnew M.D. (2003) Pond biodiversity and habitat loss in the

UK. *Area* **35** (2), 206–216.

Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A. & Smith G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. (Eds M. Gail, K. Krickeberg, J.M. Samet, A. Tsiatis & W. Wong) Springer, New York.

Article 4: Francesiaz, Charlotte, Yohannes, Elizabeth, Besnard, Aurélien, Béchet, Arnaud.

Range expansion and foraging niche shift: the combined effect of environment and colony characteristics on fledging's body condition of a colonial bird.

Article en préparation

Cette étude a été menée en collaboration avec Elizabeth Yohannes du laboratoire de Limnologie de Constance qui a réalisé les analyses isotopiques sur les plumes des poussins de goélands railleurs.

Objectif: Tester la corrélation entre la condition corporelle des poussins, les sources d'alimentation et les caractéristiques des colonies.

Matériel & Méthode: Isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) à partir de plumes de 343 poussins de 23 colonies de goélands railleurs sur la côte Méditerranéenne entre 1998 et 2013. Condition corporelle de 3882 poussins sur ces colonies. Informations environnementales et démographiques disponibles sur les colonies : nombre de couples, date d'installation, indice de succès de reproduction, localisation et type de milieu (salins versus lagune). Description d'une niche isotopique, Modèles Linéaires Généralisés à effets mixtes (GLMM)

Nous avons utilisé les isotopes stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) pour examiner les sources d'alimentation des poussins des différentes colonies de goélands railleurs. Ils résument des informations sur l'utilisation de l'habitat puisque leur valeur varie selon les habitats et les proies consommées. $\delta^{15}\text{N}$ est positivement relié au niveau trophique des proies, alors que $\delta^{13}\text{C}$ reflète les sources de carbone primaires qui changent selon l'origine aquatique ou terrestre des proies, mais également avec la salinité du milieu aquatique dont sont issues les proies.

Résultats principaux: Lorsque les *goélands railleurs* se reproduisent sur des colonies hors Camargue, *l'alimentation des poussins est d'un niveau trophique plus élevé qu'en Camargue orientale. Ils présentent aussi un régime de proies plus varié lorsqu'ils se reproduisent en dehors des salins de Giraud, lieu de la première colonisation (où ils se sont initialement installés). L'effectif de la colonie, la date moyenne de ponte, la diversité du régime alimentaire des poussins au sein de la colonie et le type d'alimentation impactent la condition corporelle des poussins.*

Cette étude montre que le goéland railleur est capable de se nourrir sur un large gradient de proies (tant en termes de type d'habitat que de niveau trophique), et est donc plastique pour le régime alimentaire. Nous confirmons que les sources d'alimentation des individus des colonies de salins et de lagunes diffèrent. Dans certaines colonies, l'ensemble des individus sont spécialisés sur un seul type de ressources alors que dans d'autres, les individus semblent adopter des stratégies d'alimentation plus hétérogènes.

La spécialisation trophique à l'échelle de la colonie et l'alimentation dans les milieux les moins salés semblent augmenter la condition corporelle des poussins. Dans les salins, la proie principale, l'*artemia (Artemia salina)*, est faiblement énergétique et demande de l'énergie pour dessaler la nourriture une fois ingérée. En dehors des salins, les proies comme les poissons sont, eux, beaucoup plus énergétiques. Par ailleurs, des sources d'alimentation variées à l'échelle d'une colonie pourraient refléter une faible quantité de ressources en général, obligeant les individus à se diversifier pour limiter la compétition intraspécifique. Un tel processus pourrait expliquer la faible condition corporelle des poussins dans ces colonies. La taille des colonies a de plus un effet négatif sur la condition corporelle des poussins proches de l'envol. Cette relation peut être le signe d'une compétition pour la nourriture lorsque les

effectifs de la colonie deviennent trop grands. Nous avons enfin montré que la condition corporelle des poussins diminue pour des dates de pontes tardives, un résultat classique chez les oiseaux qui peut s'expliquer par un décalage entre la reproduction et le pic de ressources alimentaires ou par une plus grande proportion de pontes de remplacement avec l'avancée de la saison de reproduction. Tout comme l'article précédent sur les colonies de mouettes rieuses, ces résultats sur le goéland railleur montrent l'importance des ressources alimentaires dans la dynamique des populations d'oiseaux coloniaux. Ils montrent aussi que la disponibilité en ressources alimentaires (à travers notamment la localisation des colonies) mais aussi des paramètres intrinsèques à la colonie (effectifs, phénologie) agissent simultanément sur la condition corporelle des poussins et donc probablement sur la valeur sélective des individus reproducteurs à travers leur descendance. Ces résultats suggèrent qu'il existe bien des rétroactions des caractéristiques de la colonie sur la valeur sélective des individus qui la composent. Ceci tend à confirmer la pertinence d'une étude des systèmes coloniaux à travers le prisme de la théorie de la sélection multi-niveaux.

Range expansion and foraging niche shift: the combined effect of environment and colony characteristics on fledging's body condition of a colonial bird

Charlotte Francesiaz^{1,4}, Elizabeth Yohannes², Aurélien Besnard³, Nicolas Sadoul⁵ and Arnaud Béchet⁴

1- CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

2- University of Constance, Limnological Institute, Stable Isotope Lab, Germany

3- EPHE, PSL Research University, CNRS, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France

4- Tour du Valat, Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes, Le Sambuc, 13200 Arles, France

5- Les Amis des Marais du Vigueirat, Marais du Vigueirat, Mas Thibert, FR-13104, Arles France

Corresponding author: Charlotte Francesiaz charlotte.francesiaz@gmail.com

Key words: *Chroicocephalus genei*, stable isotopes, isotopic niche, dispersal, limit of distribution, body condition,

Abstract:

Habitat heterogeneity is a main driver of population dynamics. Amongst the environmental parameters that can vary in space and time, is the food availability. Food quantity and quality impact population distribution because individuals choose habitats to maximize their fitness. In the case of colonization of new areas, little is known on the importance of food to shape their distribution. We used an isotopic approach to assess the trophic ecology of nestlings in a colonial bird that arrived in France at the end of the XX^e century, the slender-billed gull *Chroicocephalus genei*. We investigated whether nestling diet and colony characteristics (number of pairs, laying phenology, habitat type, locality, reproductive success) could be linked to fledglings' body condition and whether colonial dynamics could be related to diet variations. For this purpose, we analyzed the stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) from 343 individuals over 16 years on 23 colonies along the French Mediterranean coast. We found very different isotopic signatures between colonies but no net increase of body condition over the study period. We also found that body condition was negatively related with population size, phenology, the mean $\delta^{13}\text{C}$ of the colony and the isotopic width. We discussed that there is probably competition for food in large colonies. Late fledglings are known to have a slighter body condition than early fledglings in the literature. Foraging on preys outside salines is advantageous for chicks' body condition. The narrower the isotopic niche is, the better the body condition. Chick's body condition is thus both affected by food availability and colony characteristics. Our results suggest a possible competition for food during chicks feeding period, particularly for late laying.

Introduction

Food availability is a major determinant of population dynamics as it affects both survival (Descamps et al. 2009, Ford et al. 2010, Duriez et al. 2012) and reproduction (Wise 1979, Kvarnemo 1997, Rutz and Bijlsma 2006, Oro et al. 2006, Tavecchia et al. 2007). It is also a major determinant of individuals' body condition (Dunham 1978, Altmann et al. 1993, Kennish 1997, Kitaysky et al. 1999).

The availability of food is critical during the breeding season because developing eggs and rearing chicks is highly demanding in terms of energy (Gittleman and Thompson 1988, Pyle et al. 1997, Persson 2005)(Nilsson and Svensson 1996, Hanssen et al. 2005). Bad conditions, i.e. low food resources, can lead to reduce or even skip reproduction in long-lived species (Ballinger 1977, Erikstad et al. 1998, Cubaynes et al. 2011).

Colonial birds can form colonies of thousands of individuals and thus compete for the same resources, the quantity, quality and availability of food resources is decisive to guarantee a good reproductive success (Bukacińska et al. 1996, Oro et al. 1999). Food availability can easily be considered as a cue for colony establishment and population growth (Ruiz et al. 1996, Oro et al. 2004). Several studies proved the impact of food on demographic parameters of colonial birds. In spite of permitting their survival until fledging, food availability can affect their state (body condition for instance, Olsson 1997), that in turn may affect their future survival (Olsson 1997, Kitaysky et al. 2009), their dispersal behavior (Barbraud et al. 2003) or their age at recruitment (Weimerskirch 1992).

As food availability is heterogeneous in space, we expect individuals to select habitats maximizing food accessibility. Such strategies should allow individuals to select for habitats that provide enough food resources to fulfill their needs, but also to track potential temporal

variation in food distribution (Mehlum et al. 1996, Passuni et al. 2016). They can either adapt their breeding timing (Passuni et al. 2016) or their distribution and foraging ranges to the density of preys present (Mehlum *et al.* 1996). Food can thus shape population distribution, and this is even more obvious for seabirds which forage in unpredictable zones that can sharply change through time. A recent paper found that initial formation of colonies happened in places that optimize the distances between breeding and foraging zones (Sandvik et al. 2016). And previously, Oro *et al.* (2013) proved that predictable anthropogenic food supplies was a major food resource which shaped ecological process like species distribution.

However, little is known on the case of the colonization of new areas. Range expansion has several causes (climatic events Santoro *et al.* 2013; habitat changes due to human Fujisaki *et al.* 2010, climate change Grémillet & Boulinier 2009) and can be quick. Mediterranean gull, for instance, initially located in the northwestern coast of the Black Sea, has expanded its eastern range since 1989, to Poland (Zielińska et al. 2007) until reaching Spain with more than 400 pairs in 2014 (de Juana and Garcia 2015, Carboneras and Dies 2016). But how food availability and quality can shape a species distribution following its arrival has poorly been studied (Skórka et al. 2009). In the case of a sudden shift or expansion of distribution, optimal foraging and nesting sites can take time to be identified due to a lack of the knowledge on the environment (McNicholl 1975).

Here, we studied the relationship between range expansion and the diet of the slender-billed gull, *Chroicocephalus genei*. This species settled in the south of France in the 60's where it has first been confined to a restraint area, the Camargue (see methods for details on the population). Several life history traits of this species suggest adaptations to unstable and ephemeral habitats with high dispersal capacities and the contraction of its breeding period

to reduce the time on the breeding site (Besnard 2001). This last decade, a massive and sudden range expansion occurred with new colonies establishing east and west of the Camargue area (Francesiaz *et al.* n.d., chapter 2 in this thesis). However the proximal mechanisms underlying range expansion remain poorly understood (Simon *et al.* n.d., Doxa *et al.* 2013).

We explored variations in diet of Slender-billed gulls over a 16-year period (1998 to 2013) over 23 colonies and evaluated if these variations were related to breeding success and early body condition of chicks. We used stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of 343 chicks's feathers collected just before fledging to assess trophic level of preys used by parents to provision their chicks (Mizutani 1990) and to detect possible spatio-temporal variations in the diet and ecological niche of Slender-billed gulls during their range expansion. We then evaluated if fledglings' body condition could be related to variations of the isotopic niche (mean $\delta^{13}\text{C}$, mean $\delta^{15}\text{N}$ and isotopic niche width of each colony) while taking into account i) habitat type (lagoon versus salt pans) since the diversity of prey is reduced in saltpans, ii) phenology (date of colony settlement) since the availability of prey can vary along the season, iii) the location of the colony in or outside the Camargue since the protection of the delta may provide resources of higher quality, iv) colony size since it can influence either favorably (Information center; Ward & Zahavi 1973) or negatively because of competition the capacity of parents to provision their chicks (Gonzalez-Solis *et al.* 1997, González-Solís 2003) and the number of chicks per pair.

Material and Methods

Study species and feather sampling

The slender billed gull *Chroicocephalus genei* is a colonial bird (Laridae) with a range extending from western India to west Africa. In the 70s a few individuals started to breed in the Camargue (Rhône delta, southern France) with increasing breeding pairs up to 850 couples in 2001 followed by a period of stabilization with fluctuating inter-annual variations (Sadoul et al. 1996, Chokri et al. 2011, Doxa et al. 2013).

Slender-billed gulls are known to feed on small fish and aquatic invertebrates (del Hoyo et al. 1996). We used environmental proxies (habitat type: lagoon versus saline) and the stable isotopic signatures of chick feathers to assess diet variations among individuals and colonies along the study period covering the range expansion. Feathers from 16 successive breeding seasons (from 1998 to 2013) have been collected on a total of 23 different colonies. For each sampling unit, we randomly selected the feathers of 16 different ringed fledgling at one to three colonies each year, in order to explore both inter-annual and intra-annual variations.. Since for some individuals the lab analyses did not work, we finally obtained a total of 344 individual sampled among which 321 individuals had body measurements see Table S2 for details).

Ethics statement

All the conducted experiments comply with current laws of France (permit delivered by the Research Center by Ringing Bird Populations, Natural History Museum of Paris; program n°326).

Laboratory analysis

Carbon and nitrogen stable isotope assays were performed on homogenized samples of approximately 0.7mg that were weighed into tin cups and combusting them at approximately 1100°C in a Vario Micro cube elemental analyzer (Germany). CO₂ and N₂ gases emitted were then analyzed in an interfaced Micromass (Manchester, UK) Isoprime Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS) with every 7 unknowns separated by two laboratory standards; two sulfanilamides (Iso-prime internal standards) and two Casein standards. All stable isotope ratios are expressed in per mil (‰) using the δ notation: $\delta X = [(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$; where X is the ¹⁵N or ¹³C and R is the corresponding ratio of heavy/light (¹³C/¹²C or ¹⁵N/¹⁴N) isotope. R_{standard} is the ratio of the international references, which for carbon is Vienna Pee Dee belemnite (PDB), and for nitrogen is AIR. Internal laboratory standards indicated measurement errors (SD) of $\pm 0.03\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$, 0.12‰ for $\delta^{15}\text{N}$. We conducted the stable isotope analysis at the Scottish Universities Environmental Research Centre (SUERC) stable isotope laboratory, East Kilbride.

Body condition

Chick measurements were recorded at ringing which was undertaken on a single operation for each colony. Tarsus is a good predictor of the age of an individual, which allows correcting for eventual differences in chicks age within and among colonies. Hereafter we used two sets of data both on 23 colonies: (i) Global dataset with all measured individuals available in the database (N=3882 individuals), (ii) Reduced dataset with only individuals whose feathers were sampled for isotopic analyses (N=343 individuals). To assign a measure of body condition to our individuals, we used the residuals of a simple OLS between mass and tarsus length (Schulte-Hostedde et al. 2005) taking the sex effect into account since females usually have a

slightly finer body size than males (Torres and Drummond 1999, Kalmbach et al. 2001, Jordi and Arizaga 2016) :

$$\log(Mass) \sim \log(Tarsus) + Sex$$

Isotopic signatures analyses

$\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures of chicks feathers reveal the food diet used by parents to provision their chicks and seem to be independent of the energetic reserves present in the eggs from the mother diet, even for very young chicks (Hobson and Clark 1992). $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ tend to increase along the trophic chain due to the excretion of the lighter isotope (C^{12} and N^{14}). This phenomenon is even more important for nitrogen (Bearhop et al. 1999) so that the trophic level is principally indicated by $\delta^{15}\text{N}$. Higher $\delta^{13}\text{C}$ signature is associated with higher salinity in foraging areas (Yohannes et al. 2014).

We compared stable isotope signatures between colonies by deriving their evolution through time and first describe the isotopic niche by biplots of $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ (Newsome et al. 2007). As recommended in Jackson *et al.* (2012), we used Standard Ellipse Area (SEAc) as a representative measure of the isotopic niche of each colony. This measure is derived from Bayesian inference and is particularly adapted to small samples and variations of sample size (Batschelet 1981, Jackson et al. 2011, Syväranta et al. 2013). We first draw the biplot $\delta^{15}\text{N}$ according to $\delta^{13}\text{C}$ with the SEAc all of colonies. We compared the isotopic niche between different types of colony. Then we distinguished 4 periods: (i) 1998-2000 corresponded to a period when all colony sites were located in the saltpans of the Camargue, either at Salin-de-Giraud or at Aigues-Mortes; (ii) 2001-2005 is the start of a period of emigration outside France; (iii) 2006-2010 correspond to the return of many individuals back from outside the study area

and the subsequent colonization of Grand Bastit and Hyères; (iv) 2011-2013 the stabilization of a set of colonies outside the Camargue. These analyses were conducted under the software R (R.O.2. teamcore 2013) with package SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipse under R; Jackson *et al.* 2011) .

Effect of diet and colony site on early body condition

Using the complete dataset, we tested the effect of SEA (isotopic niche width of the colony of origin), habitat type (lagoon versus saltpans), phenology (settlement date measured as the number of days after the 1st of May), Camargue or outside, reproductive success (number of chicks per pair) and colony size (number of pairs) on body condition. We build a generalized linear mixed models (GLMM) with site and year as random effects (unexplained variance due to spatio-temporal variations). The body mass of chicks follows the allometric equation relating weight (W) to tarsus length (T) (Cézilly *et al.* 1995) and this relation can vary yearly and between sites. We logged the relationship and obtained this relation for an individual *i*, at time *t* and site *j*:

$$\log(W_{ijt}) = \log(a_{jt}) + b_{jt} \log(T_{ijt})$$

This approach allows testing body mass variations while taking into account size heterogeneity (due to age, growth rate, sex differences). Then, using recommendation by Bryk & Raudenbush (1992), we tested whether this relationship depend upon a set of explanatory variables (see Bechet & Johnson 2008 for details on the equation development).

We centered and scaled all numerical explanatory variables. We included all variables in the analyses and then built models including all possible combinations of variables using the 'Dredge' function (package MuMIn, Bartón 2015). Model comparison was based on the AICc

and only models within less than 4 points of AIC of the best model were retained in the final set. Model averaging was used to produce estimates and confidence intervals of the effects retained (Burnham and Anderson 2002).

Results

Isotopic signatures and body condition over the 16 years of study

The mean $\delta^{13}\text{C}$ of our colonies was -14.73 (min-max range: -16.51; -12.56) and the mean $\delta^{15}\text{N}$ was 13.25 (min-max range: 11.54; 15.62). $\delta^{13}\text{C}$ was rather stable through time except a smooth decrease at the end of the study period while $\delta^{15}\text{N}$ tended to increase (Fig. 1) suggesting that fledglings were fed by preys of higher trophic level at the end of the study period.

The temporal trend in diet change is associated with the expansion of the population outside the Camargue (Fig. 2). While no geographical patterns are visible for $\delta^{13}\text{C}$, the trophic level of preys appears to be much lower in Camargue than elsewhere. The lowest trophic level of prey occurred in Salin-de-Giraud where colonies where the species initially settled the western colony, used only once in 2004. Other colonies have higher trophic level in preys.

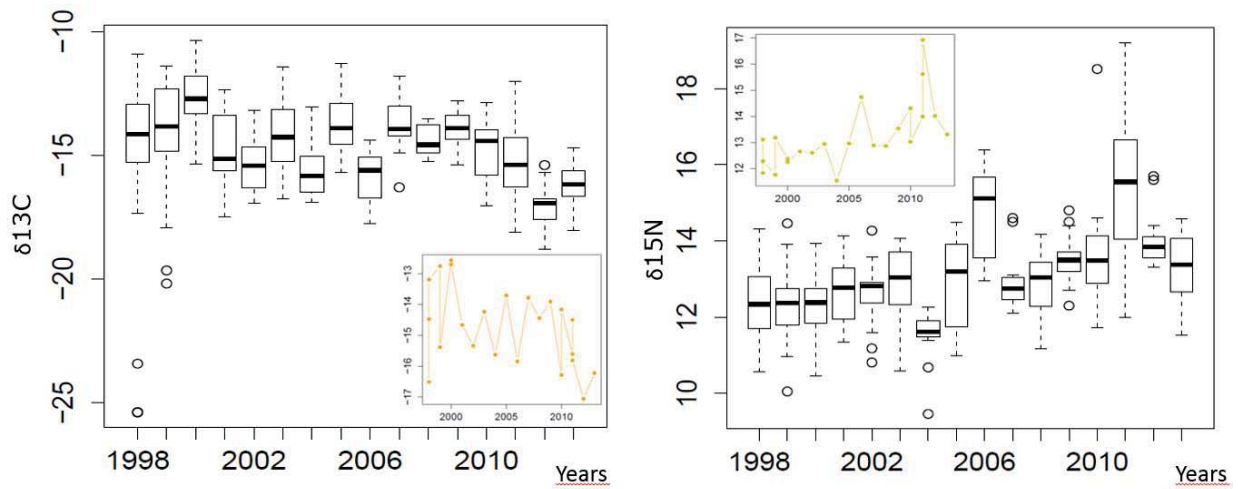


Figure 2: Boxplot of the variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ along the study period with the median and the upper and lower quartiles represented respectively by the bold line and the limit of the boxes. The small graphs only represent the mean of each colony (one site, one year) and hence the global tendency of evolution of both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. $\delta^{13}\text{C}$ decreased significantly with time (mixed model with random intercept and slope structured by colonies, slope of the scaled year effect = -0.84, profile confidence interval [-1.43 ; -0.24]). $\delta^{15}\text{N}$ increased significantly with time (mixed model with random intercept and slope structured by colonies, slope of the scaled year effect = 1.07, profile confidence interval [0.5067185; 1.633950])

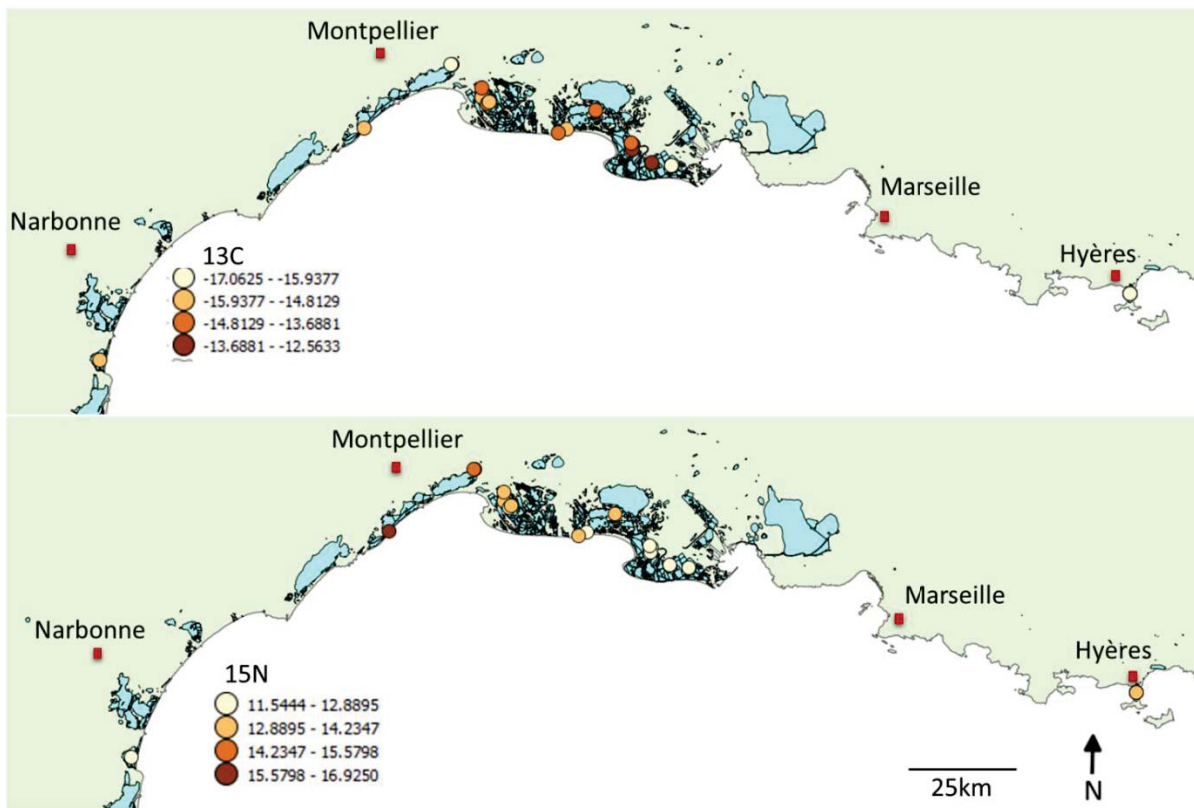


Figure 2. Mean values of stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in the colonies of slender-billed gulls from 1998 to 2013.

Body condition varied slightly between years but sometimes quite significantly among colonies of the same year (Fig. 3). While in some years early body condition of chicks was quite homogeneous, in other years, early body condition showed important variations. Larger differences are linked to years where we sampled several sites (see Table S1 for details).

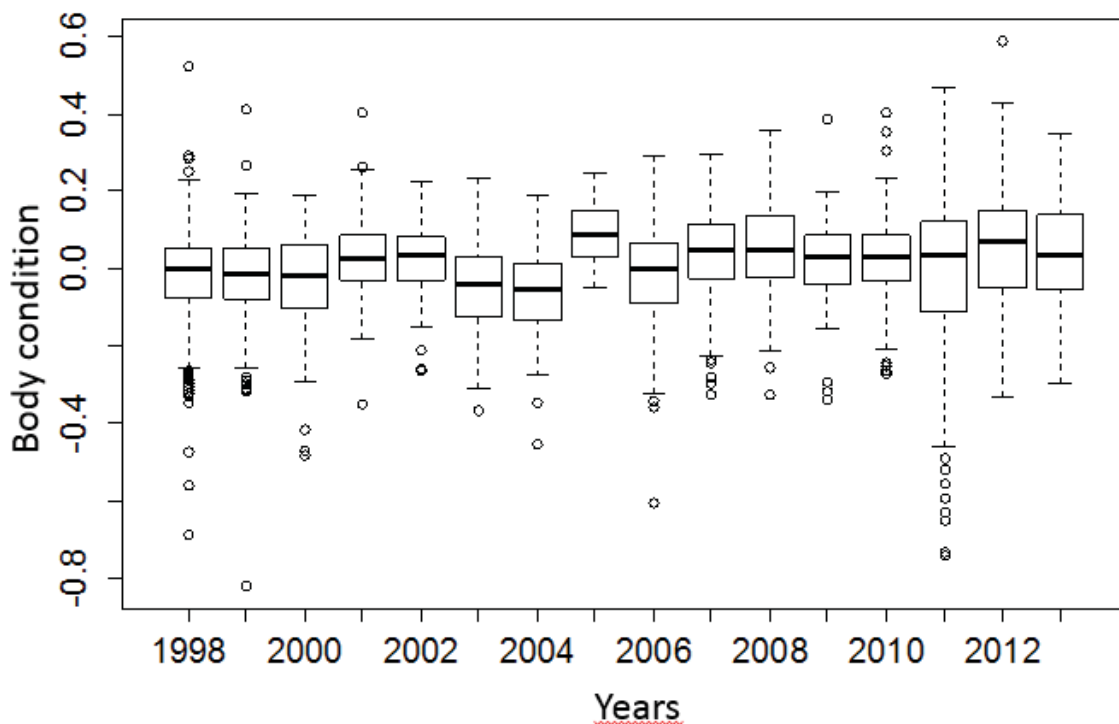


Figure 3. Time variation of chicks' body condition calculated from the residuals on the global regression from all chicks born of slender-billed gulls ringed in France. *Body condition slightly but significantly increased with time (mixed model with random intercept and slope structured by colonies, slope of the scaled year effect = 0.02, profile confidence interval [0.002; 0.04]*

Spatio-temporal diet variations

Isotopic niche (i.e. diet width) varied between years but with a central node where all individuals are gathered (Fig. S4). 2011 was characterized by an important increase in prey trophic level ($\delta^{15}\text{N}$). Overall lower $\delta^{13}\text{C}$ signatures were associated with higher $\delta^{15}\text{N}$ meaning that trophic level of preys decreases with the increase of salinity. The width of the isotopic niche differs between colonies (Table S1). It appears that some colonies are more specialists

and other more generalists. The SEA is generally narrow with the exception of 4 colony-years (1998_SG98, 1999SAM_54, 2010GB_261, 2011SAM_216).

Table 1: Values of SEAc for each colony (colonies are names with the year and the site code)

YearSite	1998.54	1998.98	19981.24	1999.50	1999.54	2000.76	200.07	20011.05
SEAc	1,88	11,79	2,11	3,51	8,99	2,84	3,07	3,89
	2002.128	2003.161	2004.175	2005.189	2006.197	2007.216	2008.210	20092.43
SEAc	2,81	4,04	2,2	2,41	2,37	2,19	1,84	1,44
	2010261	2010264	2011320	2011243	2011216	2012330	2013243	
SEAc	5,61	1,02	2,94	2,41	6,83	2,02	2,8	

Effect of diet on early body condition

Body condition was negatively affected by colony size, phenology, $\delta^{13}\text{C}$ and SEAc (Fig. 5; Table S3). Chicks have higher body condition in small- and medium-size colonies than in large colonies (Fig. 5). Chicks from colonies settled late exhibited a smaller body condition than chicks born at early colonies. Chicks feed from preys with higher level of $\delta^{13}\text{C}$ and a higher variety of preys have a smaller body condition.

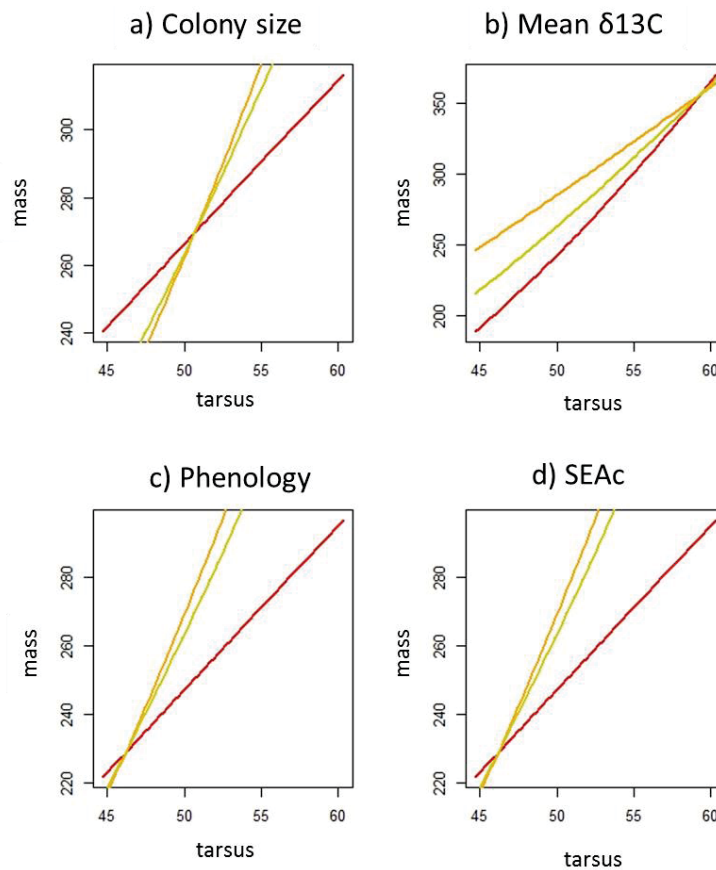


Figure 5. Predicted mass (in g) as a function of tarsus length (in cm) depending on the effects of (a) the colony size (number of pairs), (b) the mean $\delta^{13}\text{C}$, (c) the laying phenology, (d) SEAc on the mass. From yellow to red, the value of the explanatory variable increases.

Discussion

Our most prominent result lies in a high among-colonies isotopic niche variation attributable to high diet diversity. At a first glance, the geographical spread of French Mediterranean slender-billed gulls seems to result from the species' increasing knowledge of the area which it gradually colonizes, which allows individuals to target preferentially sites in which trophic resources are suitable for chick rearing. However, nestling body condition varied only slightly during the study period and seems to depend as much on food availability ($\delta^{13}\text{C}$ and SEAc) as on colony characteristics such as the number of breeding pairs and date of initial settlement.

Heterogeneity in trophic availability and diversity in the local environment

Isotopic signatures suggest temporal changes in dietary regime concomitant with the geographic spread of gull colonies on the French Mediterranean coast. Prey trophic level ($\delta^{15}\text{N}$) increased during the study period, and birds tended to feed in less saline waters (decreasing $\delta^{13}\text{C}$, Yohannes *et al.* 2014), in accordance with the known spatial spread of French colonies from the Camargue saltponds and saltmarshes to other saltmarshes or other brackish habitats (Francesiaz *et al.* n.d. chapter 2 in this thesis). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures in these new habitats reflect a different prey composition from that of more salted waters (Fig. S3) (Ramírez *et al.* 2012).

SEAc isotopic niche breadth measures reveals a range of strategies across colonies from specialist to generalist diets, attributable either to variations in prey availability or to local niche shifts due to competitive exclusion at the intra or interspecific levels. Whatever the underlying process, this variability could underlie local adaptation or high plasticity, as shown with slender-billed gulls on the Mediterranean coast of Spain (Ramírez *et al.* 2012). While we found $\delta^{15}\text{N}$ signatures similar in Spanish and French gull colonies (13.25 versus 13.13), the maximum was higher in our study (15.62 versus 14.64), possibly because some individuals occasionally fed on preys of higher trophic level. Furthermore, the higher mean $\delta^{13}\text{C}$ in French than Spanish colonies (-14.73 versus -16.62) could be linked to gull foraging habitats and other dissimilarities in the environmental contexts of the two study areas.

Influence of environment and colony structure on nestling body condition

Chick early body condition varied little with time, contrary to our hypothesis that colonies would use space more optimally as they spread across the area through time. Still, there was a significant difference in early body condition between colonies. Our results suggest that body condition depend on both diet and colony intrinsic properties. Fledglings exhibited lower body condition when fed with preys from salt ponds. This is consistent with the idea that in saltponds, slender billed-gulls mainly feed on brine shrimps, preys which have low profitability (Rubega and Inouye 1994, Nehls 1996). Settling in the vicinity of less saline foraging habitats could therefore be more rewarding to slender-billed gull colonies than remaining in the highly saline environments of the Camargue.

Slender-billed gull is known to be plastic regarding foraging areas and preys (Ramírez et al. 2012, Cama et al. 2012), which could be a response to climatic and resource stochasticity in their unpredictable breeding habitats (Oro et al. 1996b). However, we show that a colony-level narrow isotopic niche breadth, as a proxy of low prey diversity, increases nestling body condition. Competition for trophic resources could explain this result and imply that adults rear their chicks with replacement preys of lower quality (Oro et al. 1996a). Accordingly, the negative correlation between colony size and nestling body condition suggests diet-related intraspecific competition for food during the chick rearing period. A similar relationship was also shown in Mediterranean populations of red flamingo (Bechet and Johnson 2008), suggesting that competition could be a general process regulating bird colony size and breeding success in coastal environments.

Late egg-laying is correlated with lower chick body conditions, consistent with many other bird species relating the cost of late egg-laying on survival or body condition (Ricklefs 1974, Nilsson 1999, Lepage et al. 2000). In gulls, late laying usually concerns replacement clutches following an earlier breeding failure, associated with increased energetic expenditure and lower investment in parental care (a behavior observed on slender-billed gull colonies of our study area, unpublished results, (Cramp and Simmons 1983, Oro 2002). Additionally, late broods may hatch outside the peak of prey availability (Both 2010). Mismatched food peak and brood rearing is known as a major driver of breeding failures (Naef-Daenzer and Keller 1999, Thomas et al. 2001, Visser et al. 2004) especially when the distal drivers of diet and bird phenologies differ. Directional changes in the seasonality of salinity and water temperature variations, for instance under the effect of anthropogenization or climate change, may modify the dynamics of prey availability during gull rearing period. The extent to which such changes may favour trophically generalist colonies, trigger local adaptation, or simply lead to population unsustainability will need to be tested in order to ensure colony persistence over the long term.

Conclusion

Our study shows an association between diet plasticity and range expansion in the slender-billed gull and suggests the existence of competition for food resource during the breeding season along the French Mediterranean coast. Refined studies on the species' trophic regime and its variations with water levels, accounting for habitat-level prey abundances, would promote a better understanding of the consequences of variations in nestling body conditions across sites.

Acknowledgments

We thank all the volunteers and personnel of Tour du Valat for ringing, resightings and measures of slender-billed gulls since 1997.

Supplementary information – Disponible en Annexe G de ce mémoire

Supplementary information 1: Colony characteristics and datasets summary

Supplementary information 2: Biplot of the mean $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures for the 23 colonies studied, body condition histograms with restricted dataset and mean $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ for each habitat type and localization

Supplementary information 3: Standard Ellipse Area (SEAc) of slender-billed gull colonies in four periods

Supplementary information 4: Effects of colony characteristics on body condition

References

- Altmann, J., D. Schoeller, S. A. Altmann, P. Muruthi, and R. M. Sapolsky. 1993. Body size and fatness of free-living baboons reflect food availability and activity levels. *American Journal of Primatology* 10:149–161.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58:628–635.
- Barbraud, C., A. R. Johnson, and G. Bertault. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology* 72:246–257.
- Bartón, K. 2015. Package “MuMIn.” R package version 1.15.1.
- Batschelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic P. London.
- Bearhop, S., D. R. Thompson, S. Waldron, I. C. Russell, G. Alexander, and R. W. Furness. 1999. Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology* 36:75–84.
- Bechet, A., and A. R. Johnson. 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* breeding numbers and productivity in the

- Camargue (Rhône delta, southern France). *Ibis* 150:69–79.
- Besnard, A. 2001. Evolution de l'élevage des poussins en crèche chez les laridés. Université de Montpellier II Sciences et Techniques.
- Both, C. 2010. Food availability, mistiming, and climatic change. Pages 129–147 *Effects of Climate Change on Birds*.
- Bryk, A. S., and S. W. Raudenbush. 1992. Hierarchical linear models: applications and data analysis methods. Sage. Newbury Park, C.A.
- Bukacińska, M., D. Bukaciński, and A. L. Spaans. 1996. Attendance and diet in relation to breeding success in Herring Gulls (*Larus argentatus*). *The Auk* 113:300–309.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed). *Ecological Modelling*.
- Cama, a, R. Abellana, I. Christel, X. Ferrer, and D. Vieites. 2012. Moving to the sea: a challenge for an inshore species, the slender-billed gull. *Marine Ecology Progress Series* 463:285–295.
- Carboneras, C., and J. I. Dies. 2016. A new breeding population of Mediterranean Gulls *Larus melanocephalus* in the species' main wintering area maintains independent spatial dynamics. *Ibis* 158:190–194.
- Cézilly, F., V. Boy, R. E. Green, G. J. M. Hirons, and A. R. Johnson. 1995. Interannual variation in Greater flamingo breeding success in relation to water levels. *Ecology* 76:20–26.
- Chokri, M. A., A. Hammouda, and G. Tavecchia. 2011. Survival of Slender-billed Gull chicks during the crèching period. *Bird Study* 58:443–449.
- Cramp, S., and K. E. . Simmons. 1983. *The birds of the western palearctic Vol 1*. Oxford Uni. Oxford.
- Cubaynes, S., P. F. Doherty, E. A. Schreiber, and O. Gimenez. 2011. To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology letters* 7:303–6.
- Descamps, S., S. Boutin, D. Berteaux, A. G. McAdam, and J.-M. Gaillard. 2009. Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 78:182–190.
- Doxa, A., A. Besnard, A. Bechet, C. Pin, J.-D. Lebreton, and N. Sadoul. 2013. Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France. *Animal Conservation* 16:684–693.
- Dunham, A. E. 1978. Food Availability as a Proximate Factor Influencing Individual Growth Rates in the Iguanid Lizard *Sceloporus Merriami*. *Ecology* 59:770–778.
- Duriez, O., B. J. Ens, R. Choquet, R. Pradel, and M. Klaassen. 2012. Comparing the seasonal

- survival of resident and migratory oystercatchers: Carry-over effects of habitat quality and weather conditions. *Oikos* 121:862–873.
- Erikstad, K. E., P. Fauchald, T. Tverra, and H. Steen. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds : the influence of environmental variability. *Ecology* 79:1781–1788.
- Ford, J. K. B., G. M. Ellis, P. F. Olesiuk, and K. C. Balcomb. 2010. Linking killer whale survival and prey abundance: food limitation in the oceans' apex predator? *Biology letters* 6:139–142.
- Francesiaz, C., E. Tankovic, A. Béchet, N. Sadoul, and A. Besnard. (n.d.). May range expansion hide conservation concerns in highly nomadic species: Insights from 50 years of slender-billed gull colony monitoring in France. in prep.
- Fujisaki, I., E. V. Pearlstine, and F. J. Mazzotti. 2010. The rapid spread of invasive Eurasian Collared Doves *Streptopelia decaocto* in the continental USA follows human-altered habitats. *Ibis* 152:622–632.
- Gittleman, J. L., and S. D. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *Integrative and Comparative Biology* 28:863–875.
- González-Solís, J. 2003. Impact of fisheries on activity, diet and predatory interactions between yellow-legged and Audouin's gulls breeding at the Chafarinas Islands. *Scientia Marina* 67:83–88.
- Gonzalez-Solis, J., D. Oro, L. Jover, X. Ruiz, and V. Pedrocchi. 1997. Trophic niche width and overlap of two sympatric gulls in the southwestern mediterranean. *Oecologia* 112:75–80.
- Hanssen, S. A., D. Hasselquist, I. Folstad, and K. E. Erikstad. 2005. Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:1039–1046.
- Hobson, K. K. A., and R. R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ¹³C in tissues. *Condor* 94:181–188.
- del Hoyo, J. D., A. Elliott, and J. Sargatal. 1996. Handbook of the birds of the world Volume 3: Hoatzin to Auks. Lynx Edici.
- Jackson, A. L., R. Inger, A. C. Parnell, and S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80:595–602.
- Jackson, M. C., I. Donohue, A. L. Jackson, J. R. Britton, D. M. Harper, and J. Grey. 2012. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PLoS ONE* 7:1–12.

- Jordi, O., and J. Arizaga. 2016. Sex differences in growth rates of Yellow-legged gull *Larus michahellis* chicks. *Bird Study* 63:273–278.
- de Juana, E., and E. Garcia. 2015. *The Birds of the Iberian Peninsula*. Bloomsbury. London.
- Kalmbach, E., R. G. Nager, R. Griffiths, and R. W. Furness. 2001. Increased reproductive effort results in male-biased offspring sex ratio: an experimental study in a species with reversed sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268:2175–2179.
- Kennish, R. 1997. Seasonal patterns of food availability: Influences on the reproductive output and body condition of the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Oecologia* 109:209–218.
- Kitaysky, A. S., J. F. Piatt, S. A. Hatch, E. V. Kitaiskaia, Z. M. Benowitz-Fredericks, M. T. Shultz, and J. C. Wingfield. 2009. Food availability and population processes: severity of nutritional stress during reproduction predicts survival of long-lived seabirds. *Functional Ecology* 24:625–637.
- Kitaysky, A. S., J. C. Wingfield, and J. F. Piatt. 1999. Dynamics of food availability , body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology* 13:577–584.
- Kvarnemo, C. 1997. Food affects the potential reproductive rates of sand goby females but not of males. *Behavioral Ecology* 8:605–611.
- Lepage, D., G. Gauthier, and S. Menu. 2000. Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology* 69:414–427.
- McNicholl, M. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *the Auk* 92:98–104.
- Mehlum, F., G. L. Hunt, Z. Klusek, M. B. Decker, and N. Nordlund. 1996. The importance of prey aggregations to the distribution of Brunnich's guillemots in Storfjorden, Svalbard. *Polar Biology* 16:537–547.
- Mizutani, H. 1990. Carbon Isotope Ratio of Feathers Reveals Feeding Behavior of Cormorants:400–403.
- Naef-Daenzer, B., and L. F. Keller. 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68:708–718.
- Nehls, G. 1996. Low costs of salt turnover in common eiders *Somateria mollissima*. *Ardea* 84:????

- Newsome, S. D., C. Rio, Martinez del, S. Bearhop, and D. L. Phillips. 2007. A Niche for Isotope Ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:429–436.
- Nilsson, J. -a., and E. Svensson. 1996. The Cost of Reproduction: A New Link between Current Reproductive Effort and Future Reproductive Success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 263:711–714.
- Nilsson, J.-A. 1999. Fitness consequences of timing of reproduction. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 22:234–247.
- Olsson, O. 1997. Effects of food availability on fledging condition and post-fledging survival in king penguin chicks. *Polar Biology* 18:161–165.
- Oro, D. 2002. Breeding Biology and Population Dynamics of Slender-billed Gulls at the Ebro Delta (Northwestern Mediterranean). *Waterbirds* 25:67–77.
- Oro, D., E. Cam, R. Pradel, and A. Martínez-Abraín. 2004. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 271:387–96.
- Oro, D., M. Genovart, G. Tavecchia, M. S. Fowler, and A. Martínez-Abraín. 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology letters* 16:1501–14.
- Oro, D., X. Genovart, X. Ruiz, J. Jimnez, and J. Garcia-gans. 1996a. Differences in diet , population size and reproductive performance between two colonies of Audouin ' s Gull *Larus audouinii* affected by a trawling moratorium. *Journal of Avian Biology* 27:245–251.
- Oro, D., A. Martínez-Abraín, M. Paracuellos, J. C. Nevado, and M. Genovart. 2006. Influence of density dependence on predator-prey seabird interactions at large spatio-temporal scales. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 273:379–83.
- Oro, D., R. Pradel, and J. Lebreton. 1999. Food availability and nest predation influence life history traits in Audouin ' s gull , *Larus audouinii*:438–445.
- Oro, D., X. Ruiz, L. Jover, and V. Pedrocchi. 1996b. Diet and adult time budgets of Audouin's Gull *Larus audouinii* in response to changes in commercial fisheries. *Ibis* 139:631–637.
- Passuni, G., C. Barbraud, A. Chaigneau, H. Demarcq, J. Ledesma, A. Bertrand, R. Castillo, A. Perea, J. Mori, V. A. Viblanc, J. Torres-Maita, and S. Bertrand. 2016. Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology* 97:182–193.
- Persson, J. 2005. Female wolverine (*Gulo gulo*) reproduction: reproductive costs and winter food availability. *Canadian Journal of Zoology* 83:1453–1459.

- Pyle, P., N. Nur, W. Sydeman, and S. Emslie. 1997. Cost of reproduction and the evolution of deferred breeding in the western gull. *Behavioral Ecology* 8:140–147.
- Ramírez, F., J. Navarro, I. Afán, K. a Hobson, A. Delgado, and M. G. Forero. 2012. Adapting to a changing world: unraveling the role of man-made habitats as alternative feeding areas for slender-billed gull (*Chroicocephalus genei*). *PloS one* 7:e47551.
- Ricklefs, R. 1974. Energetics of reproduction in birds. Pages 152–297 *in* R. Paynter, editor. *Avian energetics*. Nuttall Or. Boston, Mass.
- Rubega, M., and C. Inouye. 1994. Prey switching in red-necked phalaropes *Phalaropus lobatus*: Feeding limitations, the functional response and water management at Mono Lake, California, USA. *Biological Conservation* 70:205–210.
- Ruiz, X., D. Oro, A. Martinez-Vilalta, and L. Jover. 1996. Feeding Ecology of Audouin’s Gulls (*Larus audouinii*) in the Ebro Delta. *Colonial Waterbirds* 19:68–74.
- Rutz, C., and R. G. Bijlsma. 2006. Food-limitation in a generalist predator. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2069–2076.
- Sadoul, N., A. R. Johnson, J. G. Walmsley, and R. Levêque. 1996. Changes in the numbers and the distribution of colonial Charadriiformes breeding in the Camargue, Southern France. *Colonial Waterbirds*:46–58.
- Sandvik, H., R. T. Barrett, K. E. Erikstad, M. S. Myksvoll, F. Vikebø, N. G. Yoccoz, T. Anker-Nilssen, S.-H. Lorentsen, T. K. Reiertsen, J. Skarðhamar, M. Skern-Mauritzen, and G. H. Systad. 2016. Modelled drift patterns of fish larvae link coastal morphology to seabird colony distribution. *Nature Communications* 7:11599.
- Santoro, S., A. J. Green, and J. Figuerola. 2013. Environmental instability as a motor for dispersal: a case study from a growing population of glossy ibis. *PloS one* 8:e82983.
- Schulte-Hostedde, A. I., B. Zinner, J. S. Millar, and G. J. Hickling. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86:155–163.
- Simon, J., O. Gimenez, N. Sadoul, A. Doxa, R. Pradel, A. Béchet, and A. Besnard. (n.d.). Do massive breeding failures drive massive breeding dispersal at local and large scale? in prep.
- Skórka, P., M. Lenda, R. Martyka, and S. Tworek. 2009. The use of metapopulation and optimal foraging theories to predict movement and foraging decisions of mobile animals in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 24:599–609.
- Syväranta, J., A. Lensu, T. J. Marjomäki, S. Oksanen, and R. I. Jones. 2013. An Empirical Evaluation of the Utility of Convex Hull and Standard Ellipse Areas for Assessing Population Niche Widths from Stable Isotope Data. *PLoS ONE* 8:1–8.

- Tavecchia, G., R. Pradel, M. Genovart, and D. Oro. 2007. Density-dependent parameters and demographic equilibrium in open populations. *Oikos* 116:1481–1492.
- Thomas, D. W., J. Blondel, P. Perret, M. M. Lambrechts, and J. R. Speakman. 2001. Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science* 291:2598–2600.
- Torres, R., and H. Drummond. 1999. Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia* 118:16–22.
- Visser, M. E., C. Both, and M. M. Lambrechts. 2004. Global Climate Change Leads to Mistimed Avian Reproduction. *Advances in Ecological Research* 35:89–110.
- Ward, P., and a. Zahavi. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* 115:517–534.
- Weimerskirch, H. 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* 64.
- Wise, D. H. 1979. Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of Two Orb-Weaving Spider Species (Araneae : Araneidae). *Oecologia* 300:289–300.
- Yohannes, E., A. Arnaud, and A. Béchet. 2014. Tracking variations in wetland use by breeding flamingos using stable isotope signatures of feather and blood. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 136:11–18.
- Zielińska, M., P. Zieliński, P. Kołodziejczyk, P. Szewczyk, and J. Betleja. 2007. Expansion of the Mediterranean Gull *Larus melanocephalus* in Poland. *Journal of Ornithology* 148:543–548.

Chapitre 4

La fidélité au groupe pour pallier à la faible fidélité au site en environnement instable



Goélands railleurs, *Chroicocephalus genei*
Grand Bastit, Lansargues (Hérault, France)

Photo : © Charlotte Francesiaz

Les incollables « Cite quelque chose qui réchauffe »

Nina, 5 ans « la socialité »

Article 5 : Francesiaz, Charlotte, Farine, Damien, Laforge, Charlotte, Béchet, Arnaud, Sadoul, Nicolas, Besnard, Aurélien. Familiarity drives philopatry in an obligate colonial breeder with weak inter-annual breeding site fidelity.

En révision mineure pour Animal Behaviour

Cette étude a été initiée à travers un stage de M1 (Charlotte Laforge) que j'ai encadré et s'est poursuivie dans le cadre d'une collaboration avec Damien Farine lors d'un séjour au Max Planck Institute Of Ornithology de Constance.

Contexte : Les espèces coloniales sont des espèces sociales pendant leur période de reproduction. Le succès de leur reproduction dépend de la taille de la colonie mais aussi de sa composition. Les individus profitent en effet de multiples avantages à vivre en colonie (décrits dans l'introduction). On peut donc se questionner sur l'intensité des liens sociaux entre individus au sein d'une colonie (ou d'une méta-colonie). La compréhension des liens sociaux entre les individus au sein des colonies, et notamment la recherche de l'existence d'une forme de socialité, ajoute un niveau d'organisation supplémentaire dans la sélection multi-niveaux chez les espèces d'oiseaux coloniaux. Cette question est cependant difficile à étudier chez les espèces coloniales, compte-tenu de la difficulté de séparer la fidélité au site de reproduction et la fidélité à un groupe social. Le goéland railleur est un modèle d'étude idéal dans ce cadre puisque nous avons vu que sa fidélité interannuelle au site est faible. C'est de plus une espèce à colonialité obligatoire, en particulier parce que les poussins sont élevés en crèches (Encadré 3 de l'introduction). Il est ainsi plus facile d'étudier l'existence d'associations d'individus pérennes dans le temps chez cette espèce que chez la majorité des oiseaux coloniaux. Dans cette étude, nous avons testé l'existence d'une fidélité au groupe (*i.e.* à un ensemble d'individus), chez cette espèce à faible fidélité au site.

Objectif: Tester l'existence d'une fidélité interannuelle au groupe chez une espèce ayant une faible fidélité inter-annuelle aux sites de reproduction.

Matériel & Méthode: 953 individus sur 33 colonies différentes entre 1999 et 2012. Analyses de réseaux sociaux, modèles nuls

Résultats principaux: Cette étude a confirmé qu'il existait une forme de fidélité au groupe chez le goéland railleur. Les individus d'une même colonie ont tendance à être ré-observés sur la même colonie l'année suivante et cela indépendamment de la distance entre les colonies. Ces associations d'individus semblent être pérennes sur une durée de 2-3 ans. Nous avons également montré que ces associations sont rompues après un échec de reproduction de la colonie.

Cette étude démontre qu'il existe une forme de socialité chez une espèce coloniale, et que la vie en colonie ne donc résulte pas d'une simple agrégation sur des sites de reproduction sans interactions entre individus. La pérennité de groupes sociaux dans le temps mais aussi leur dissociation lors des échecs de reproduction d'une colonie montre que les individus (et leurs décisions) ne peuvent être étudiés comme des éléments indépendants les uns des autres. L'étude des interactions au sein de la colonie (ou au sein de sous-groupes dans la colonie) est donc cruciale pour comprendre la dynamique de telles populations, mais aussi pour inférer les pressions de sélection qui ont conduit à l'évolution de la vie en colonie.

Cette étude montre de plus, à travers ces associations, que les décisions de certains individus impactent d'autres individus via la composition, la structure ou le fonctionnement du groupe social. Ce résultat renforce l'idée qu'il existe un niveau d'organisation supérieur à celui de l'individu (ici le groupe social), sur lequel des pressions de sélection peuvent jouer directement et rétroactivement sur les individus.

Familiarity drives social philopatry in an obligate colonial breeder with weak interannual breeding-site fidelity

Francesiaz, Charlotte^{1,5}, Farine, Damien^{2,3,4}, Laforge, Charlotte¹, Béchet, Arnaud⁵, Sadoul, Nicolas⁶, Besnard, Aurélien¹

6- CNRS, PSL Research University, EPHE, UM, SupAgro, IND, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293

Montpellier, France

7- Department of Collective Behaviour, Max Planck Institute for Ornithology, Konstanz,

Germany

8- Department of Biology, University of Konstanz, Konstanz, Germany

9- University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, UK

10- Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

11- Les Amis des Marais du Vigueirat, Marais du Vigueirat, Mas Thibert, FR-13104, Arles
France

*Corresponding author: Francesiaz Charlotte –

charlotte.francesiaz@cefe.cnrs.fr -

Running title: Group tenacity in a colonial bird

Abstract

Repeated association between subsets of individuals is a common feature of species that live in social groups. Colonial breeding, an extreme case of group living, may have favoured the evolution of social relations. As colonial species are usually highly philopatric, passive spatial re-association of individuals over time makes the study of group tenacity challenging. Yet slender-billed gull colonies relocate almost yearly, so this behaviour makes it possible to study individual re-associations. To quantify repeated individual associations over the years and identify the mechanisms that favour these, we analysed data from 14 years of observations of individually marked gulls. Our results showed that some groups were stable across subsequent breeding seasons, which was generated by attraction to conspecifics from the same colony as the previous year. However, we found annual variation in group tenacity, with breeding failure promoting the fission of a group. Moreover, over the entire study period, we found that the social network across all the colonies in the population was fully connected. This suggests that social processes spanning consecutive breeding seasons may be an important and overlooked factor in the life history of colonial species.

Key words: *Chroicocephalus genei*, coloniality, group tenacity, lagged association rates, philopatry, social cohesion, social network analysis, unpredictable habitats

Introduction

Of the different forms of group living, coloniality is one of the most extreme, featuring colonies consisting of hundreds, or sometimes thousands, of individuals (del Hoyo, Elliott & Sargatal 1996). Coloniality is a life history strategy in which individuals form large, dense groups exclusively during the breeding period – the breeding site does not encompass feeding resources (Wittenberger & Hunt 1985; Danchin & Wagner 1997; Rolland, Danchin & Fraipont 1998). In vertebrates, colonial breeding has mostly been studied in birds, of which approximately 13% of species are colonial (Lack 1968); however, it is also found in some species of mammals (Cantor *et al.* 2012) and reptiles (Trillmich & Trillmich 1984). Although coloniality has been the subject of hundreds of studies investigating its costs and benefits (e.g. Rolland *et al.* 1998; Krause & Ruxton 2002), there has been much less focus on the social factors behind the maintenance of colony membership (Silk *et al.* 2014), i.e. the recurrent association of the same individuals over the years.

Social networks (the number and patterns of associations between an individual and its conspecifics) are known to have important consequences for fitness. For instance, it has been demonstrated in birds that an individual that is well-connected or familiar with others in a breeding group may have on average greater reproductive success than more solitary individuals or individuals that are randomly associated to others (Schieck & Hannon 1989; Beletsky & Orians 1991; Silk *et al.* 2014). The number and quality of an individual's social bonds (Silk *et al.* 2010; Silk, Alberts, & Altmann, 2003), its position in the social network (Formica *et al.* 2012; Wey *et al.* 2013) and, crucially, which individuals they are connected to (Formica *et al.* 2011; Farine & Sheldon 2015) have been demonstrated to impact its survival and reproductive success. Because coloniality promotes certain group behaviour, such as anti-predator and foraging activity (Evans 1982; Waltz 1987; Canova & Fasola 1993; Lachmann, Sell

& Jablonka 2000), it provides a favourable substrate for the evolution of social bonds between individuals and, as a result, group tenacity. For example, black-headed gulls (*Chroicocephalus ridibundus*) from neighbouring nesting sites form stable groups of individuals that forage together over the period of a breeding season (Prévot-Julliard & Lebreton 1999). Or neighbouring colonies of northern gannets (*Morus bassanus*) forage in mutually exclusive areas in contexts of high population density (Wakefield *et al.* 2013). Both examples suggest that an individual's foraging behaviour is related to its colony membership. If differences in such types of group-related behaviour result in differences in foraging or chick-rearing success, then an individual's fitness is also affected by its group membership, a factor that could promote the evolution of group philopatry (*sensu* Farine, Montiglio, & Spiegel, 2015).

A social group is defined as a pool of individuals that interact more together than with other individuals and whose associations persist over time (at different temporal scales) (Krause & Ruxton 2002; Silk *et al.* 2014). Colonies are often perceived as temporary aggregations (occurring only during a particular breeding period), and the importance of the formation and maintenance over the years of social groups within a colony or when establishing a colony has rarely been explored. Moreover, as colonial species are often highly philopatric (Greenwood 1980), it is difficult to disentangle the effect of simple passive spatial fidelity from the effect of an individual's choice to maintain associations with specific individuals over the years (e.g. neighbours) (Haymes & Blokpoel 1978; Burger 1984; Prévot-Julliard & Lebreton 1999; McKinnon, Gilchrist & Scribner 2006). Little is known about the persistence of social groups from one year to the next independent of simple site fidelity.

Not all species that breed in colonies show strong site philopatry. Species that evolved in unstable environments tend not to be particularly faithful to their breeding sites (McNicholl 1975). For instance, high breeding site turnover from year to year has been observed in

colonial species such as *Sterna* and certain gulls (Erwin, Galli & Burger 1981; Erwin *et al.* 1998; Kharitonov & Siegel-Causey 1988). These species that breed in unstable environments are most of the time obligate species sensu Siegel-Causey & Kharitonov (1990). These authors predicted group adherence in these species because forming associations of stable social groups could provide important benefits, such as favouring more efficient and rapid breeding-site selection. When colonies have to relocate regularly, stable groups may also benefit by pooling information when choosing where to breed. Such collective decision-making could improve accuracy via collective intelligence (Couzin 2009), and maintaining associations with the same individuals over time could further facilitate decision-making. Familiarity may also reduce intraspecific aggressiveness (Fisher 1954; Temeles 1994), thus allowing more rapid colony establishment.

In this study, we investigated whether or not the members of a breeding colony maintain associations over the years independently of site philopatry. Following Siegel-Causey & Kharitonov (1990) assumption, we predict that in obligate-species with low site fidelity, greater group adherence should favour rapid installation and common decisions making. To investigate this, we used observations of the slender-billed gull (*Chroicocephalus genei*), a species that, in contrast to most colonial species, changes the location of its colony sites almost every year (Kharitonov & Siegel-Causey 1988). By exhibiting such low breeding-site philopatry, the slender-billed gull is an ideal biological test case for detecting potential medium- or long-term group adherence within a colony. Furthermore, since slender-billed gulls rear their young in crèches, the breeding success of an individual is closely related to the breeding success of the colony, allowing an examination of whether maintaining group adherence is conditioned by reproductive success. Lastly, we evaluated the implications of social philopatry at the population level, i.e. how individual associations within a colony

impact the dynamics of associations within an entire population. In particular, we tested whether maintaining colony co-membership over time results in a fragmented social structure (i.e. breeding colonies that are isolated from each other rather than interconnected) at the population level.

Material and methods

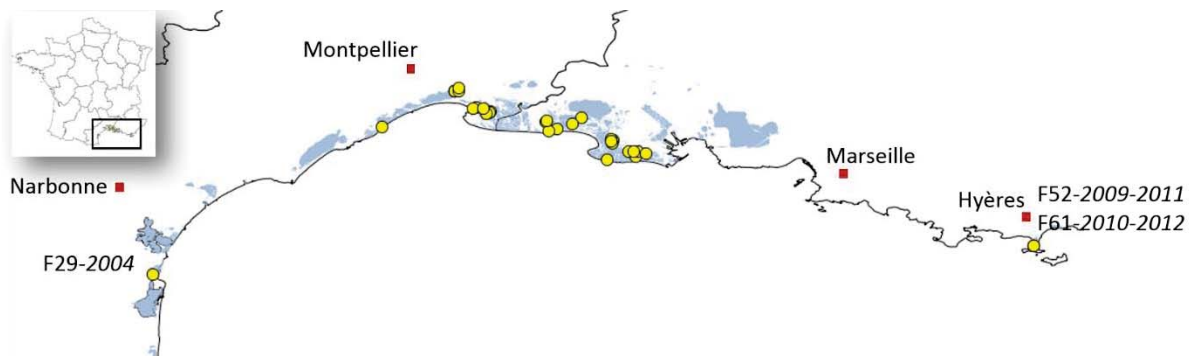
Species, area and monitoring program

The slender-billed gull is an obligate colonial species that rears its chicks in crèches (Besnard & Gimenez, 2002; Kharitonov & Siegel-Causey, 1988). This species exhibits several types of breeding behaviour that appear to be adaptations to unstable habitats both on an interannual and an intra-annual scale. It principally occupies lagoons and deltas (del Hoyo *et al.* 1996), rapidly establishing colonies after a prospection tour of several sites at the beginning of the season. There is a very short interval between the establishment of a colony and laying, and a significantly shorter time is spent at the colony site compared to similar species that breed in stable habitats such as the black-headed gull (Besnard, 2001). In addition, slender-billed gulls form very high density breeding colonies and exhibit a low level of inter-individual aggressiveness (Besnard, Sadoul, & Lebreton, 2006); this may favour the development of social groups or be the result of the existence of social groups (Fisher 1954).

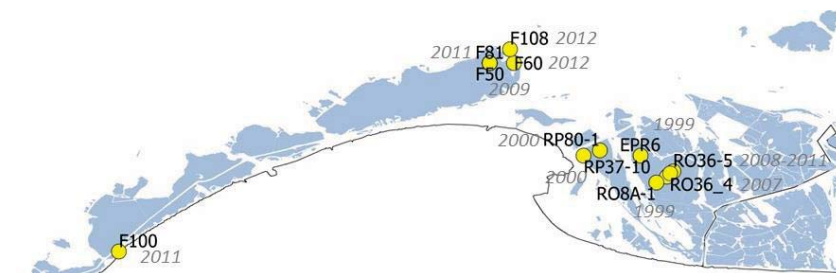
Our study was based on data of a population of slender-billed gulls on the French Mediterranean coast. From 1970 to 2004, this population exclusively occupied the Camargue (the delta of the Rhône River), and then it progressively spread out along the coast (Figure 1). Before 1985, the number of breeding pairs was around 20 (Isenmann & Sadoul 1999), and then it rapidly increased to reach about 1000 pairs by 1995. Since 1995, the population has fluctuated between a total of 299 and 877 breeding pairs, living in from 1 to 5 colonies depending on the year. Since 1997, chicks have been captured before fledging and banded

with PVC rings displaying a unique alphanumeric code to enable identification from a distance (Sadoul 1996). In total, 4991 chicks were ringed over the study period (1997 to 2012), representing 72% of the chicks in the French population (Sadoul, personal communication). Ringed chicks were then resighted in breeding colonies over the following years and observed from when birds arrived in the breeding area (May) to the fledging of the last chicks (end of July). Observations were conducted from a hide using a telescope to avoid disturbance. Since 1997, resightings have been conducted each year at all breeding colony locations (except in 2003, when two colonies were present but only one could be monitored because the second was inaccessible) (Table 1).

a)



b)



c)

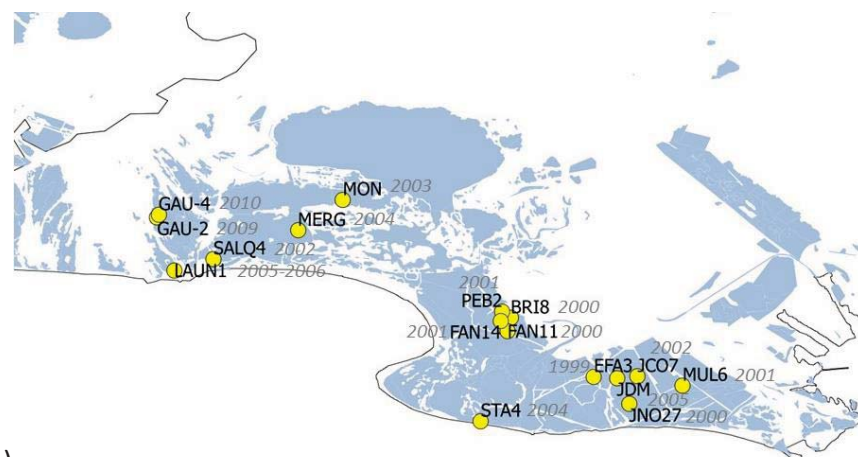


Figure 1: Distribution of slender-billed gull colonies along the French Mediterranean coast from 1997 to 2012 (a) The two areas at the farthest extremes are La Palme in the west (Aude department) and Hyères in the east (Bouches-du-Rhône). However, most colonies were located in two main areas: (b) Languedoc-Roussillon and (c) the Camargue. The name of the colony is written next to its location and the years the site was occupied are indicated in grey.

As we were interested in examining the stability of groups of breeders from year to year, we removed from the data resightings of ringed chicks just after fledging and those of first year individuals, as recruitment at one year is very low in this species (Doxa *et al.* 2013). We also removed observations made outside the colony sites (during migration or the prospection phase early in the breeding season), and we restricted the data to observations made from mid-May to August as this corresponds to the peak of the breeding season for the French population of this species (*unpublished data*). Slender-billed gulls usually start to lay eggs from the second half of May and leave the site between the end of July to mid-August (del Hoyo *et al.* 1996).

Individuals that were seen at only one colony in a specific year were considered as breeders in that colony (2139 events). Individuals observed at two different colonies in the same year (449 events) were deemed to breed at the site where they were last observed. Individuals observed at more than two colonies in a specific year (<100 events) were removed from the data because they may have been non-breeders or failed breeders and thus difficult to assign to a specific site. The resulting data included 12036 observations of 953 individuals observed at 33 different colony sites.

Ethics statement:

All the conducted ringing and future resightings comply with current laws of France (permit delivered by The Research Center by Ringing Bird Populations, Natural History Museum of Paris; program n°326)

Table 1: Number of colonies and number of individual ringed slender-billed gulls resighted each year from 1999 to 2012 in the south of France.

Year	Number of colonies	Number of individuals resighted
1999	3	82
2000	5	145
2001	3	230
2002	3	265
2003	1	234
2004	3	114
2005	2	204
2006	2	117
2007	3	134
2008	2	172
2009	3	219
2010	3	255
2011	4	250
2012	4	181

Statistical analyses

Using this data, we investigated patterns of colony membership according to these four main questions:

1. Is the movement of individuals between colonies from year to year random or is there a pattern, and in the latter case, is this pattern influenced by reproductive success?
2. Do individuals prefer to breed in colonies of conspecifics from the same breeding colony as the previous year?

3. If they do form stable groups, how many years are these maintained?
4. Are groups stable enough over successive years that this results in a stratified community structure across the entire population?

Interannual patterns of movement between colonies

To investigate the first question, for each year, we calculated the proportion of birds that were observed in a colony in one year and were then reobserved in another colony (noting which colony) in the next year. We then calculated the coefficient of variation (CV) of the resulting proportions. A high CV represented many individuals moving to certain colonies and not to others, while a low CV represented approximately equal movement to all future colonies (i.e. approximately $1/K$, where K is the number of colonies). We used these CVs, which are a measure of the dispersion of the data, to determine whether these movements in a given pair of years formed a pattern or were random. Coefficients of variation are a useful way to measure structure in social data (Whitehead 2008; Farine & Whitehead 2015). To evaluate whether a CV from our data was significantly larger than random, we constructed a simple null model in which individuals moved from one colony to another at random while maintaining the same number of individuals in each colony each year. If the value of the CV was higher than the 95% range drawn from 10000 simulated movement patterns, it suggested that significantly more individuals moved together from one colony to another in that year than would be expected if the movement was random.

Next we tested whether the propensity of a group of individuals to breed together again in the same colony was modulated by reproductive success at the colony level. Each year, each colony was scored as either 1 or 0, depending on whether any chicks fledged (1) or the colony failed entirely (0). We constructed a generalised linear mixed model (GLMM) with the colony-level CV (i.e. the clustering of birds moving from a site from one year to the next)

as a function of the reproductive success at the colony level, with year as a random effect. We calculated the significance value (P_{rand}) for the effect of reproductive success as the number of times the coefficient value was greater than the coefficient value generated using the same model fitted on data generated from the null model described above (see Boogert, Farine, & Spencer, 2014; Farine & Whitehead, 2015; Farine, 2013 for details on integrating null models within GLMMs). The estimated coefficient value of the GLMM is the effect of reproductive success on the coefficient of variation.

Because the colonies were spatially widespread (see Figure 1), the non-random movements of birds from one colony in one year to another in the following year could be simply explained by birds moving to the nearest colony site. To test whether distance between sites explained any patterns of movements we observed, we constructed a GLMM with the proportion of birds moving between sites from one year to the next as a function of the distance between these sites, including year as a random effect. To evaluate the significance of the result, we fitted the same GLMM model using the 10000 simulated versions of the data created from the null model described above.

Quantifying the strength of social philopatry

To investigate the second question, we quantified the strength of attraction to previous colony members. We constructed a simple predictive model in which individuals observed in subsequent years chose a colony c with probability $p_c = \frac{p'_c}{\sum p'_c}$, where $p'_c = \frac{1}{C} + \lambda_s \times N_{c,s} + \lambda_d \times N_{c,d}$; C is the number of colonies in that year; λ_s is the attraction to individuals that bred at the same colony in the previous year, $N_{c,s}$ is the number of individuals that bred at the same colony in the previous year and have already settled in colony c , λ_d is the attraction to

individuals that did not breed in the same colony in the previous year, $N_{c,d}$ is the number of individuals in colony c that did not breed in the same colony in the previous year. When no birds are present in colonies, individuals have an equal chance of choosing any colony ($p'_c = \frac{1}{c}$). As individuals cumulatively choose a colony, the propensity for their presence to influence subsequent birds to make a decision is determined by the attraction parameters λ_s and λ_d . The term $\frac{p'_c}{\sum p'_c}$ allows probability matching to ensure all probabilities sum to 1. We used a parameter scan across values of λ_s and λ_d to find the values that best fit the data. These fits were found by simulating 1000 datasets from each pair of values and calculating the likelihood of observing the data given the simulated data. We used the CV of the proportion of birds that moved sites (as before) to quantify how well our model replicated the data (for each pair of λ_s and λ_d values). The resulting λ values with the maximum log-likelihood represent those for which the simulated CV values each year best encompassed the CV of the observed data.

Quantifying the temporal stability of social bonds

To investigate the third question, we used lagged association rates (hereafter, LARs) to assess the degree of reassociation over the years of two individuals seen in the same colony a given year (Whitehead 1995, 2008). The LARs showed the association of two individuals over different time spans: between two consecutive years as well as for longer periods. This allowed us to determine how long associations last. Jackknife errors were used to obtain the confidence intervals (Efron 1981) by removing one year for each resampling. The calculated LARs were compared to a random association rate to test their departure from this. The random LAR was a null rate that was calculated by dividing the mean group size (number of

individuals) by the mean binary degree (number of total associates for each individual) as described in Farine (2013).

Evaluating the population structure

Finally, to answer the fourth question, we tested how the patterns of colony co-membership across years scaled up to shape the overall structure of the French population of slender-billed gulls. In particular, we analysed whether the colonies in the population are connected or fragmented, and whether a few individuals disproportionately account for connecting otherwise disparate parts of the population. To do this, we constructed a bipartite network in which the nodes consisted of either individuals or colonies (a unique code represented each colony each year). The edges in the bipartite network were defined by whether individuals bred at that particular colony in that year (in a bipartite network, edges only occur between nodes of different types). We then organised the data in subsets, incrementally removing the individuals seen in the most years to test at which point the network became disconnected. This allowed us to determine if the colonies in the population were connected only by a few individuals.

All calculations were performed using R 3.0.2 (R Core team 2013). The LAR was calculated using the “asnipe” package (Farine, 2013), the GLMMs were fitted using the “lme4” package (Bates *et al.* 2015) and the network structure was modelled using the “igraph” package (Csardi & Nepusz 2015).

Results

Interannual patterns of movement between colonies

The movement of individuals between colonies was significantly more clustered than would be expected by chance. In most years, the observed CV of the proportion of birds that had moved was significantly larger than when compared to the null model (see Figure 2). Visual examination of the patterns clearly shows that stable social groups among colony members were stronger after the first few years of the study, and this coincides with colonies that had greater reproductive success (whereas the mean probability of reproductive success in 1999, 2000 and 2001 was 54%, in all subsequent years it was 91%). Slender-billed gull movements were significantly more clustered (had a higher CV) when a colony was successful than when it was unsuccessful (GLMM results of $CV \sim \text{success}: \beta \pm SE = 18.8 \pm 11.5, t = 1.65, P_{\text{rand}} < 0.001$). There was no significant effect of distance on the proportion of birds moving between colonies (GLMM results of $\text{proportion} \sim \text{distance}: \beta \pm SE = -0.0006 \pm 0.0002, t = -2.84, P_{\text{rand}} = 0.98$).

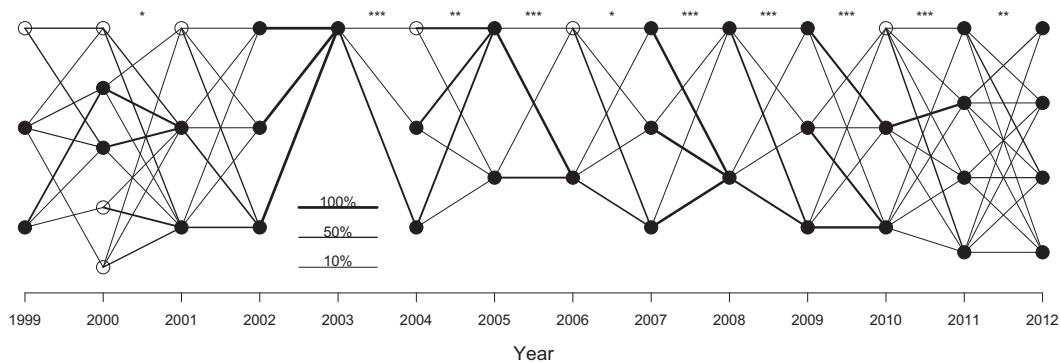


Figure 2: Representation of the exchange of individuals (lines) between sites (circles) in consecutive years. The thicker the line, the higher the proportion of individuals that moved from that colony to the colony the following year. Black circles represent successful colonies, and white circles represent colonies with complete breeding failure. Stars above each set of movements represents the significance level of the coefficient of variation (CV), which shows the propensity for birds to remain together (*=0.05, **=0.01, ***=0.001).

Quantifying the strength of social philopatry

The simulated data that best fit our observation data suggests that birds were significantly more attracted to co-members of their breeding colony from the previous year than to individuals that bred in other colonies the previous year (Figure 3). Individuals that had previously bred in a colony and then settled in a new colony increased the likelihood that an individual from the previous colony would choose the new colony ($\lambda_s = 0.85$, 95% CI: 0.7–1.2), whereas an individual that had previously bred in a different colony only marginally increased the probability of an individual choosing that colony ($\lambda_s = 0.05$, 95% CI: 0–0.25). Thus, colony choice was impacted by the presence of individuals from the colony of the previous year, with only low attraction to individuals from other colonies.

Quantifying the temporal stability of social bonds

LARs showed that associations between individuals are higher than random for two consecutive years (Figure 4). We found no evidence of stable associations between individuals longer than a two-year time span. We observed a rapid decrease in LARs over time: the larger the time span, the smaller the probability of individuals being reassociated on a breeding site.

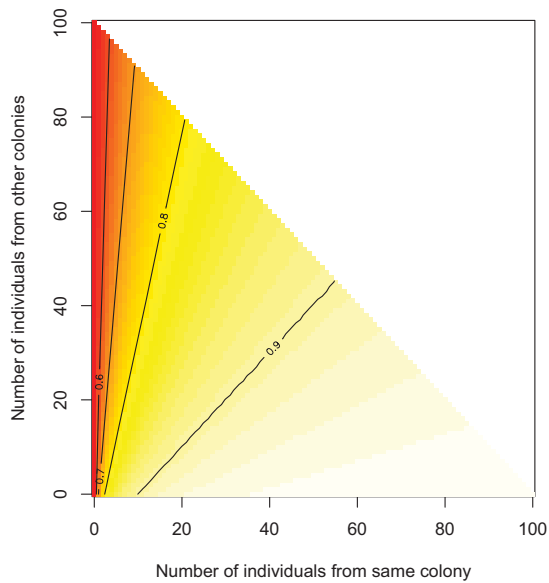


Figure 3: The probability of choosing a colony given the number of individuals from the same colony in the previous year, and the number of individuals from other colonies (or first-year breeders). The lighter colours represent a higher probability. The data assumes two colonies, each with the same number of individuals present (but the alternative colony contains only individuals that previously bred in other colonies or are unknown to the focal individual). Thus, in the case where all individuals are unfamiliar ($x=0$), the probability of choosing the focal colony (shown) is always 0.5. In the case where all individuals in the focal colony are familiar ($y=0$), the probability of choosing the focal colony ranges from 0.71 ($N=1$ in each colony) to 0.94 ($N=100$ in each colony).

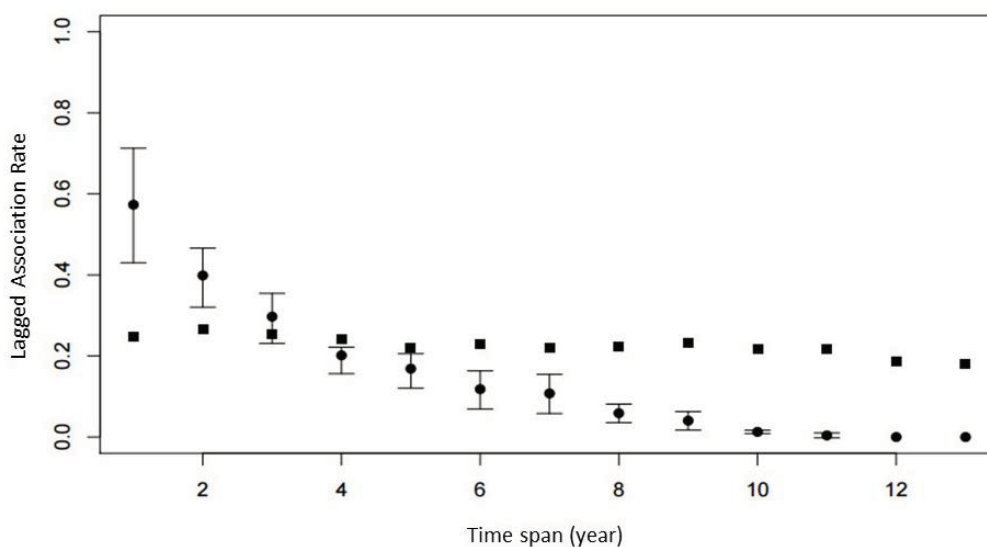


Figure 4: Lagged association rates (LAR) of individuals sighted over 2 years. Squares indicate the random association rate while points indicate the LAR associated with each time span.

Evaluating the population structure

Our models of the population structure showed that the French population formed a fully connected social network over the 14 years of study. We found that the network formed by connecting individuals that bred in the same colony only required birds observed for a maximum of three years to create a fully connected component (Figure 5). Furthermore, the network was almost fully connected when individuals observed in only two different years were included, which means that the French slender-billed gull population is almost completely connected with only the bare minimum of longevity required to create a connected network of breeding colonies.

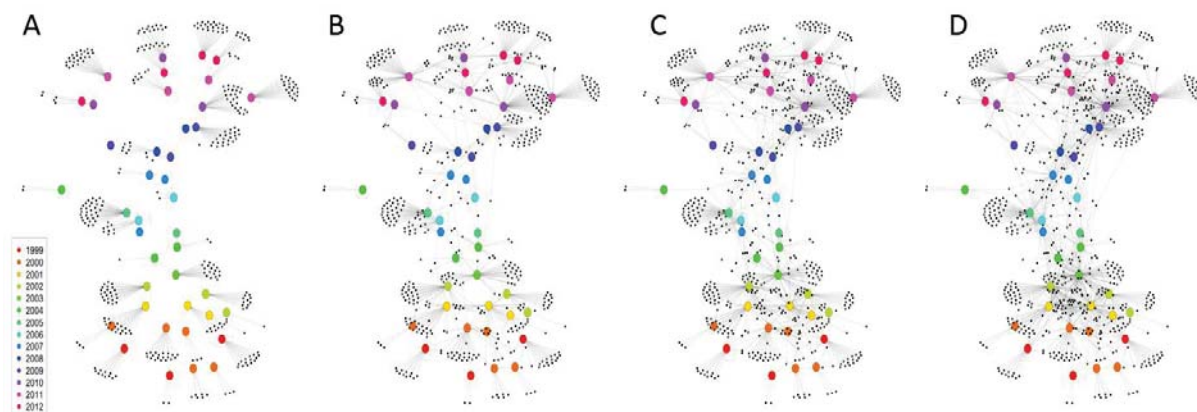


Figure 5: The bipartite network connecting individuals to their breeding colony each year. (A) 40% of all individuals were observed only in a single year, so they could not be connected to other breeding colonies. (B) However, adding individuals with two observations (21% of individuals) connected all but one colony, thus indirectly connecting most individuals in the population. (C) Adding individuals with three observations (13% of individuals) connected all colonies, and thus all individuals in the population. (D) When all individuals are included, the French population of slender-billed gulls is strongly connected.

Discussion

We found extensive evidence that the slender-billed gull, an obligate colonial species, maintains significant colony cohesion over the years despite having very low breeding site philopatry. Our results of group adherence in obligate-colonial species adapted to unstable habitats were consistent with the predictions by Siegel-Causey & Kharitonov (1990). Birds observed breeding in successive years were typically found with more co-members of their breeding colony from the previous year than would be expected by chance, even after accounting for distance between colonies. A simple simulation model suggests that birds were significantly more likely to settle in a colony with individuals of the breeding colony from the previous year than in a colony with individuals that had bred in a different colony the year before, even when this colony was much larger. These patterns resulted in a continuation of colony membership over the years despite annual colony relocation. However, the propensity to favour familiar individuals was modulated by a colony's breeding success. Notably we found that individuals breeding in colonies with failed breeding do not preferentially reassociate the following year with individuals from the same colony. Furthermore, although we observed colony fidelity, with groups of individuals significantly more likely to reassociate over time (over two consecutive years) than could be explained by random colony choice, we also observed a sufficient exchange of individuals across colonies to maintain a fully connected breeding population over 14 years, which was partly driven by weak patterns of colony co-membership over longer time periods.

For colonial breeders, the more individuals are present on a site, the more attractive it is (Tella 1996; Serrano *et al.* 2004). Moreover, the number of individuals in a bird colony is often a major factor of breeding success (Brunton 1999), due to more efficient predator defence as well as higher foraging success in large colonies than in small ones (Jovani *et al.*

2015). Yet in slender-billed gulls it seems that the presence of familiar neighbours (individuals that bred in the same colony the previous year) is more important to an individual's choice of settlement than colony size. This suggests that familiarity between individuals might have a greater consequence on fitness than colony size. To our knowledge, this is the first study to show evidence of group tenacity and familiarity over successive years in colonial breeding birds with such high dispersal capacity. Groups of slender-billed gulls need to decide where to breed, and doing so as a group may improve decision-making accuracy in terms of colony location (Simons 2004; Couzin *et al.* 2005; Couzin 2009; Berdahl *et al.* 2013). This attraction to familiar individuals appears to drive social philopatry in birds that have low site fidelity. For species that breed in unstable habitats, in which resources such as food and potential breeding sites are unpredictable from one year to the next, increased familiarity could provide significant advantages (Piper 2011), such as reducing aggressiveness (Fisher 1954) and allowing more accurate decisions for selecting appropriate habitats or identifying a good foraging patch (Aplin *et al.* 2014). Experienced or successful individuals could be identified and considered as 'leaders'. Energy saved by avoiding intraspecific aggressiveness could be used for other purposes such as defending the colony against predators. It would also allow nests to be close together on a site, a gain in time for laying eggs rather than defending a nesting territory. Slender-billed gull clutches have very high synchronised hatching (Besnard & Gimenez 2002), so groups of birds need to choose a colony location in a way that enables them to commence breeding at the same time (in philopatric species, individuals simply need to return to their colony before reproduction starts). Making decisions as a group may facilitate synchronisation in breeding times.

Our results also highlight a link between group tenacity and a colony's reproductive success. When a colony failed to produce chicks, colony members were found to distribute

themselves randomly the following year. Birds from failed colonies disbanded their breeding social networks. In several species of colonial birds, individuals leave a colony when their breeding fails (a decision based on private information) or when the breeding success of the colony is low (a decision based on public information) (Greenwood & Harvey 1982; Danchin, Boulinier & Massot 1998). This behaviour is expected when habitat quality is autocorrelated from one year to another, so that a failure one year would imply a failure the following year. The disbanding of groups observed in the slender-billed gull may be an equivalent strategy at a group scale instead of a site scale since this species changes colony location each year. If group quality is autocorrelated from one year to another (group quality could be affected for instance by a large number of individuals inexperienced in foraging or colony site selection), then individuals in a group with failed breeding may have better expected reproductive success by changing group than staying in the same group. As a good indicator of fitness prospects, the breeding success or failure of a group may thus drive the maintenance or fission of a group.

Overall patterns of individual reassociations from one year to the next sharply varied depending on the period. Over the first period of the study (1999–2002), there was little clustering in the movement of individuals between colonies and associations were low (low CV). At this time, colonies remained in the eastern part of the Rhône delta and were very close to each other, which perhaps allowed the transfer of information between colonies and thus lowered the benefit of staying in the same groups. Over the 2002–2004 period, a mass emigration occurred, with about half of the breeding pairs leaving France, and then progressively returning after 2004 (Doxa *et al.* 2013). During and after this period, the breeding pairs colonised the western part of the Rhône delta (a distance of 50 km) as well as a small saltpan at La Palme, some 200 km further west (*unpublished data*). Over this period,

the CVs were not relevant to analyse as in 2003 only one colony was monitored. In the period between 2004 and 2009, the CVs were higher than in the 1999–2002 period, meaning that group tenacity was higher after the western colonisation. Group tenacity decreased again over the 2010–2012 period, corresponding to large-scale dispersal with the settlement of a colony at the Hyères saltpans some 300 km to the east. Associations between individuals seem weak both when colonies were very close to each other and, on the contrary, when the population undertook a largescale colonization of new area. Thus, although we found that in general the distance between colonies did not influence group tenacity, massive emigration events seem to break social bonds and result in population mixing. What induces these dispersal events, and why birds do not appear to move in social groups but rather create new groups, remains unknown.

Despite evidence of group tenacity within a colony, the social network across all the colonies in the population is fully connected over the entire study period. This probably results from the fact that the time span for group tenacity is relatively short (2 or 3 years), so beyond this duration individuals change group frequently enough to be connected to the entire population. This relatively short group tenacity may be the result of the high proportion of complete breeding failure in the studied population (20%).

Our results clearly show a form of social philopatry in the slender-billed gull. Yet exactly how these reassociations are formed between individuals that migrate over long distances remains unknown. Perhaps individuals stay together during the migration to and from wintering grounds. They can also show a kind of regional philopatry (i.e. philopatry at a saltpan scale or an entire marsh scale rather than at a dyke or islet scale) that may favour group rebuilding at the beginning of the breeding season. At this time, slender-billed gulls are usually

observed in the area where colonies were observed the previous year, moving in small groups between several potential breeding sites that are only used for a few days and then abandoned. During this phase, small groups seem to progressively aggregate to form larger ones and eventually form a colony. Regional philopatry may allow familiar birds to aggregate preferentially and then settle together. The wintering season as well as the pre-colony settlement phase in this species remains unexplored and merits further investigation. Tracking the social networks of birds over winter and at the onset of breeding would yield important insights into the role of social relations in the evolution of coloniality.

Conclusion

Spatio-temporal variation in the strength of social bonds is widespread in the animal kingdom, but the links between associations of individuals and breeding colony structure remain poorly understood (Aureli *et al.* 2008; Jacobs 2010). In this study we found that colony membership tenacity (the propensity for colony members to reassociate over the years) was relatively strong in a species whose colonies are relocated every year, and that this tenacity was modulated by colony-level breeding success. This finding suggests that group philopatry may be selected via the same drivers as spatial philopatry. Yet understanding exactly what drives an individual's decision to maintain strong social bonds across years, how these bonds are maintained, and what drives individuals to change colonies between years, are promising areas of future research. Furthermore, studying how colonies form at the beginning of the breeding season or are maintained on wintering grounds would provide insight into how colony locations are chosen, which represents a potentially fascinating case of collective decision-making.

Acknowledgements

We would like to thank the team at the Tour du Valat and Les Amis du Marais du Vigueirat, who were responsible for the long-term fieldwork on this species. We are also grateful to the volunteers and students who provided assistance in the field for ringing and resightings. This project was funded by the Tour du Valat, Les Amis du Marais du Vigueirat, the MAVA Foundation and the European funds FEDER and Life+ ENVOLL (www.life-envoll.eu).

References

- Aplin, L.M., Farine, D.R., Mann, R.P., Sheldon, B.C. & B, P.R.S. (2014) Individual-level personality influences social foraging and collective behaviour in wild birds Individual-level personality influences social foraging and collective behaviour in wild birds.
- Aureli, F., Schaffner, C., Boesch, C., Bearder, S., Call, J., Chapman, C., Connor, R., Di Fiore, A., Dunbar, R., Henzi, S., Holekamp, K., Korstjens, A., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. & van Schaik, C. (2008) Fission-fusion dynamics. *Current Anthropology*, **49**, 627–654.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M. & Walker, S.C. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Beletsky, L.D. & Orians, G.H. (1991) Effects of breeding experience and familiarity on site fidelity in female red-winged blackbirds. *Ecology*, 787–796.
- Berdahl, A., Torney, C.J., Ioannou, C.C., Faria, J.J. & Couzin, I.D. (2013) Emergent sensing of complex environments by mobile animal groups. *Science (New York, N.Y.)*, **339**, 574–6.
- Besnard, A. (2001) *Evolution de L'élevage Des Poussins En Crèche Chez Les Laridés*. Université de Montpellier II Sciences et Techniques.
- Besnard, A. & Gimenez, O. (2002) A model for the evolution of creching behaviour in gulls. *Evolutionary Ecology*, **16**, 489–503.
- Besnard, A., Sadoul, N. & Lebreton, J. (2006) First quantitative comparison of aggression between crèching and non-crèching Larid species. *Waterbirds*.
- Boogert, N.J., Farine, D.R. & Spencer, K.A. (2014) Developmental stress predicts social network position. *Biology letters*, **10**, 20140561.
- Brunton, D. (1999) Optimal colony size for at least terns: an intercolony study of opposing selective pressures by predators. , 607–615.

- Burger, J. (1984) Colony stability in least terns. *The Condor*, **86**, 61–67.
- Canova, L. & Fasola, M. (1993) Foraging behaviour in a colony of common terns *Sterna hirundo* and the information centre hypothesis. *Bolletino di zoologia*, **60**, 389–392.
- Cantor, M., Wedekin, L.L., Guimarães, P.R., Daura-Jorge, F.G., Rossi-Santos, M.R. & Simões-Lopes, P.C. (2012) Disentangling social networks from spatiotemporal dynamics: the temporal structure of a dolphin society. *Animal Behaviour*, **84**, 641–651.
- Couzin, I.D. (2009) Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, **13**, 36–43.
- Couzin, I.D., Krause, J., Franks, N.R. & Levin, S. a. (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, **433**, 2–5.
- Csardi, G. & Nepusz, T. (2015) *The Igraph Software Package for Complex Network Research*.
- Danchin, E., Boulinier, T. & Massot, M. (1998) Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology*, **79**, 2415–2428.
- Danchin, E. & Wagner, R.H. (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 342–347.
- Doxa, A., Besnard, A., Bechet, A., Pin, C., Lebreton, J.-D. & Sadoul, N. (2013) Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France. *Animal Conservation*, **16**, 684–693.
- Efron, B. (1981) Nonparametric estimates of standard error: the jackknife, the bootstrap and other methods. *Biometrika*, **68**, 589–599.
- Erwin, R.M., Galli, J. & Burger, J. (1981) Colony site dynamics and habitat use in atlantic coast seabirds. *The Auk*, **98**, 550–561.
- Erwin, R.M., Nichols, D., Eyley, B., Stotts, D.B. & Truitt, B. (1998) Modeling colony-site dynamics: a case study of gull-billed terns (*Sterna Nilotica*) in coastal Virginia. *The Auk*, **115**, 970–978.
- Evans, R. (1982) Foraging-flock recruitment at a black-billed gull colony: implications for the information center hypothesis. *The Auk*, 24–30.
- Farine, D.R. (2013) Animal Social Network Inference and Permutations for Ecologists in R using asnipe. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 1187–1194.
- Farine, D.R., Montiglio, P.O. & Spiegel, O. (2015) From Individuals to Groups and Back: The Evolutionary Implications of Group Phenotypic Composition. *Trends in Ecology and Evolution*, **30**, 609–621.
- Farine, D.R. & Sheldon, B.C. (2015) Selection for territory acquisition is modulated by social network structure in a wild songbird. *Journal of Evolutionary Biology*, **28**, 547–556.

- Farine, D.R. & Whitehead, H. (2015) Constructing, conducting, and interpreting animal social network analysis. *The Journal of animal ecology*, **84**, 1144–1163.
- Fisher, J. (1954) Evolution and bird sociality. *Evolution as a Process*, Allen & Un (eds A. Huxley, A. Hardt & E. Ford), pp. 71–83. London.
- Formica, V.A., Mcglothlin, J.W., Wood, C.W., Augat, M.E., Butterfield, R.E., Barnard, M.E. & Brodie, E.D. (2011) Phenotypic assortment mediates the effect of social selection in a wild beetle population. *Evolution*, **65**, 2771–2781.
- Formica, V.A., Wood, C.W., Larsen, W.B., Butterfield, R.E., Augat, M.E., Hougen, H.Y. & Brodie, E.D. (2012) Fitness consequences of social network position in a wild population of forked fungus beetles (*Bolitotherus cornutus*). *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 130–137.
- Greenwood, B.Y.P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammal. , 1140–1162.
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **13**, 1–21.
- Haymes, G. & Blokpoel, H. (1978) Seasonal distribution and site tenacity of the Great Lakes Common Tern. *Bird-Banding*.
- del Hoyo, J.D., Elliott, A. & Sargatal, J. (1996) *Handbook of the Birds of the World Volume 3: Hoatzin to Auks*, Lynx Edici.
- Ilsenmann, P. & Sadoul, N. (1999) *Le Goéland RAILLEUR, Larus Genei. Oiseaux Menacés et à Surveiller En France, Listes Rouges et Recherche de Priorités*.
- Jacobs, A. (2010) Group cohesiveness during collective movements: Travelling apart together. *Behavioural Processes*, **84**, 678–680.
- Jovani, R., Lascelles, B., Garamszegi, Z., Mavor, R., Thaxter, C.B., Oro, D., Ecology, E., Vespucio, A.A., International, B., Court, W., Road, G., Cb, C., Programme, S.M., House, I., Street, B., Trust, B., Nunnery, T. & Avan, E. (2015) Colony size and foraging range in seabirds. *Oikos*, 001–007.
- Kharitonov, S. & Siegel-Causey, D. (1988) Colony formation in seabirds. *Current ornithology*.
- Krause, J. & Ruxton, G.D. (2002) *Living in Groups* (ed Oxford). Oxford University Press.
- Lachmann, M., Sell, G. & Jablonka, E. (2000) On the advantages of information sharing. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **267**, 1287–93.
- McKinnon, L., Gilchrist, H.G. & Scribner, K.T. (2006) Genetic evidence for kin-based female social structure in common eiders (*Somateria mollissima*). *Behavioral Ecology*, **17**, 614–621.

- McNicholl, M. (1975) Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *the Auk*, **92**, 98–104.
- Piper, W.H. (2011) Making habitat selection more “familiar”: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 1329–1351.
- Prévot-Julliard, A.-C. & Lebreton, J.-D. (1999) Spatial organization of foraging within a Black-headed gull *Larus ridibundus* colony. *Ibis, Short communications*, **141**, 140–150.
- Rolland, C., Danchin, E. & Fraipont, M. De. (1998) The Evolution of Coloniality in Birds in Relation to Food , Habitat , Predation , and Life-History Traits : , **151**, 514–529.
- Sadoul, N. (1996) *Dynamique Spatiale et Temporelle Des Colonies de Charadriiformes Dans Les Salins de Camargue : Implications Pour La Conservation*. . Université de Montpellier II Sciences et Techniques.
- Schieck, J.O. & Hannon, S.J. (1989) Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. *Oecologia*, **81**, 465–472.
- Serrano, D., Forero, M.G., Donázar, J. a. & Tella, J.L. (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology*, **85**, 3438–3447.
- Siegel-Causey, D. & Kharitonov, S.P. (1990) The evolution of coloniality. *Current ornithology*, **7**, 285–330.
- Silk, J.B., Alberts, S.C. & Altmann, J. (2003) Social Bonds of Female Baboons. *Science*, **302**, 1231–1235.
- Silk, J.B., Beehner, J.C., Bergman, T.J., Crockford, C., Engh, A.L., Moscovice, L.R., Wittig, R.M., Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. (2010) Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, **20**, 1359–1361.
- Silk, M.J., Croft, D.P., Tregenza, T. & Bearhop, S. (2014) The importance of fission – fusion social group dynamics in birds. *Ibis*, **156**, 701–715.
- Simons, A.M. (2004) Many wrongs: The advantage of group navigation. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 453–455.
- Tella, J.L. (1996) *Ecological Constraints, Costs and Benefits of Coloniality in the Lesser Kestrel*. University of Barcelona.
- Temeles, E.J. (1994) The role of neighbours in territorial systems: When are they “dear enemies”? *Animal Behaviour*, **47**, 339–350.
- Trillmich, F. & Trillmich, K.G.K. (1984) The mating systems of pinnipeds and marine iguanas: convergent evolution of polygyny. *Biological Journal of the Linnean Society*, **21**, 209–216.

- Wakefield, E.D., Bodey, T.W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., Dwyer, R.G., Green, J. a, Grémillet, D., Jackson, A.L., Jessopp, M.J., Kane, A., Langston, R.H.W., Lescroël, A., Murray, S., Le Nuz, M., Patrick, S.C., Péron, C., Soanes, L.M., Wanless, S., Votier, S.C. & Hamer, K.C. (2013) Space partitioning without territoriality in gannets. *Science*, **341**, 68–70.
- Waltz, E.C. (1987) A test of the information-centre hypothesis in two colonies of common terns, *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour*, **35**, 48–59.
- Wey, T.W., Burger, J.R., Ebensperger, L.A. & Hayes, L.D. (2013) Reproductive correlates of social network variation in plurally breeding degus (*Octodon degus*). *Animal Behaviour*, **85**, 1407–1414.
- Whitehead, H. (2008) *Analyzing Animal Societies*, University. Chicago, USA.
- Wittenberger, J. & Hunt, G. (1985) The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian biology*.

Supporting information – Disponible dans l'Annexe H de ce mémoire de thèse

Additional supporting information may be found in the online version of this article:

Table S1: A summary of all individuals older than two years old in each colony every year. Each Year the number of sites and individuals per sites are indicated. We give the name of the sites and its location.

Chapitre 5

La méta-colonie : un réseau de colonies interdépendantes



Couple de mouettes rieuses, *Chroicocephalus ridibundus*, sur leur nid avec des œufs.

Etang Vieux Ouest, Plaine du Forez (Loire, France)

Photo : Charlotte Francesiaz

« Les vaches blanches du Forez paissent en troupes, dans des champs plats bien délimités. Elles sont placides. La hâte leur est inconnue. Elles prennent leur temps. Elles le rendent aussi, le temps, au promeneur qui s'était arrêté pour les contempler. Mais elles le rendent légèrement transformé, comme ralenti, et devenu paisible. Dans leurs prés tracés au cordeau par des haies vives, les vaches blanches du Forez donnent des leçons de savoir vivre »

Blanc (2000)

Article 6: Francesiaz, Charlotte, Papaïx, Julien, Barnagaud, Jean-Yves, Lebreton, Jean-Dominique, Besnard, Aurélien. Relative contributions of local and neighbourhood breeding success on a black-headed gull metapopulations dynamics - Manuscrit en préparation

Ce travail a été mené en collaboration avec Julien Papaïx (INRA Avignon) et Jean-Yves Barnagaud (EPHE-CEFE).

Contexte : Un ensemble de colonies peut être considéré comme une métapopulation, avec des colonies qui s'éteignent, des étangs qui sont colonisés et des échanges d'individus entre les colonies, malgré des variations individuelles dans le degré de fidélité à la colonie. Nous avons, dans cet article, cherché à savoir si la dynamique d'occupation d'un étang par une colonie de mouettes dépendait simplement de sa propre qualité ou de la qualité des colonies voisines. Nous avons également cherché à déterminer à quelle échelle spatiale le voisinage pouvait influencer la dynamique d'occupation d'un étang.

Puisque nous savons que le succès de reproduction est fortement utilisé comme un indice de sélection d'habitat par les espèces coloniales, nous nous en sommes servis pour tester l'hypothèse que la persistance d'une colonie dépend de son propre succès mais également de ses voisins. Nous avons également testé l'hypothèse que la colonisation d'un site dépend du succès de reproduction des colonies dans son voisinage et à quelle échelle.

Objectif: Modéliser l'effet du succès reproducteur local et du succès reproducteur des colonies du voisinage sur la dynamique d'occupation des étangs (persistance/colonisation) par les colonies de mouettes rieuses de la plaine du Forez, à de multiples échelles spatiales.

Matériel & Méthodes: Suivi des occupations annuelles des étangs de la plaine du Forez par des colonies de mouettes rieuses entre 1976 et 2011. Modèle de métapopulation en cadre bayésien.- Annexe C- Fiche méthode bayésien

Résultats principaux: La persistance d'une colonie dépend essentiellement de son propre succès de reproduction et n'est pas impactée par le succès de reproduction des colonies du voisinage, quelle que soit l'échelle spatiale considérée. A l'inverse, la colonisation d'un étang inoccupé dépend du succès de reproduction des colonies voisines l'année précédant la colonisation. La probabilité de colonisation d'un étang inoccupé est plus forte s'il est entouré de colonies en succès, et plus faible si l'étang est entouré de colonies en échec, dans un voisinage d'une dizaine de kilomètres. Il est probable que les colonies en succès soient fortement attractives pour les mouettes qui tentent de recruter dans la population ou qui ont quitté une colonie en échec. Cependant, les colonies en succès peuvent rapidement arriver à saturation en termes d'effectifs. Les individus attirés pourraient alors décider de coloniser des étangs à proximité pour profiter d'un environnement similaire ou en s'inscrivant dans une stratégie de file d'attente pour l'accès aux meilleures colonies.

Ces résultats montrent que, dans la plaine du Forez, la dynamique d'occupation des étangs, et donc la dynamique des colonies sont largement impactées à la fois par des facteurs intrinsèques (le propre succès de reproduction des colonies) et extrinsèques (le succès de reproduction sur des colonies avoisinantes). Les colonies ne sont donc pas des entités indépendantes mais interagissent entre elles et avec les sites non occupés sous forme d'une méta-colonie. Nous montrons donc qu'il existe, chez les mouettes du Forez, un niveau d'organisation supérieur à celui de la colonie dont le fonctionnement est régi par les interactions entre colonies et qui peut par voie de conséquence rétroagir sur les colonies elles-mêmes.

Le terme méta-colonie a été employé tout au long de ce manuscrit pour aider à la compréhension de l'organisation multi-échelles des populations d'oiseaux coloniaux. Cependant, dans l'article, nous avons choisi de garder le terme de métapopulation.

Relative contributions of local and neighbourhood breeding success on a black-headed gull metapopulation dynamics.

Francesiaz, Charlotte¹, Papaïx, Julien², Barnagaud, Jean-Yves¹, Lebreton, Jean-Dominique¹, Besnard, Aurélien¹

Affiliations

12- CNRS, PSL Research University, EPHE, UM, SupAgro, IND, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France

13- UR 546 BioSP, INRA, Avignon, France

Short title: metapopulation dynamics in gulls

Key words: *Chroicocephalus ridibundus*, long-term monitoring, occupancy, spatial process, site quality

Abstract

Metapopulation dynamics is the outcome of a combination of local and regional processes that structure patch occupancy in space and time. Colonial birds form metapopulations in which dispersal between discrete population patches is driven by an interaction between individual decisions, social communication and the environmental context. However, although colonial bird dispersal has been studied at the individual scale, little is known about how it translates into spatially connected colony occupancy dynamics. We therefore investigated the relative roles of local and distant breeding success on patch persistence and colonization probability at multiple spatial scales. To this aim, we modelled the impact of breeding success on the metapopulation dynamics of black-headed gulls colonies (*Chroicocephalus ridibundus*) monitored from 1976 to 2011 in the Forez plain (Central France) in a multi-scale Bayesian framework. We showed that the persistence probability of a given colony is driven by local breeding success only. However, the colonization probability of unoccupied ponds increased when neighbouring colonies experienced breeding success in the previous year. Our study is among a few to demonstrate that patch occupancy within metapopulations is driven by an interaction between the local dynamics and the regional population context.

Introduction

Metapopulation dynamics is driven by the colonization and extinction dynamics of subpopulation patches linked together by individual dispersal (Levins 1970, MacKenzie et al. 2003, Hanski and Gaggiotti 2004). A metapopulation is therefore inherently a multiscale, spatialized system driven by a combination of regional and local demographic processes (McCullough 1996, Eaton et al. 2014). However, determining how the multiple scales and processes interact together is a complex challenge that requires scarcely available long-term monitoring of patches and dispersal data. Modelling interactions between individual dispersal, the most central process in metapopulation models, and patch-level processes such as environmental variation, is thus a critical step towards an integrative understanding of connexions between regional and local dynamics.

The colonization – extinction dynamics of a patch (which we define here as a discrete population embedded into a metapopulation) is determined, beyond demographic stochasticity, by environmental variations, density-dependent processes and dispersal (e.g. Audouin's Gull, Martínez-Abraín et al. 2003). Both local and large-scale environmental variations contribute to explain patch colonization and extinction, which ultimately translate into spatialized population dynamics and distributional changes (Fleishman et al. 2002, Sexton et al. 2009) (in butterflies Thomas and Hanski 2004, in lagomorph species Anderson et al. 2009). Because a metapopulation is ultimately structured by dispersal events, it is also largely influenced by the connectivity between patches and the matrix resistance to dispersal (Moilanen and Hanski 1998, Pellet et al. 2007). Proximally, this involves connexions between patches and their neighbours through reciprocal dispersal events (Barbraud et al. 2003,

Martínez-Abraín et al. 2003). Therefore, a patch dynamics is the outcome of interactions between local processes dominated by environmental variability and distant processes including regional variations of the environment and dispersal mediated by the dynamics of neighbouring patches. The extent to which local and neighborhood processes influence patch-level colonization, extinction and connectivity largely determines the influence of local versus regional processes on metapopulations.

Although dispersal influences both regional and local patch dynamics at the metapopulation level, it is ultimately an individual process which has essentially been investigated as such over the last 50 years (Greenwood 1980, Ronce 2007, Matthysen 2012). Dispersal is hypothesized to evolve as a response to inbreeding, competition between relatives and environmental instability, and is therefore a prominent component of population persistence in heterogeneous environments (Stamps 2001, Bowler and Benton 2005, Ronce 2007, Ronce and Clobert 2012). Evolution of dispersal is thus tightly related to the evolution of habitat selection processes that result from individual decisions regarding optimum prospecting and settlement choice. Individual decisions regarding when and where to disperse thus have a strong influence on local population and metapopulation dynamics (Johst and Brandl 1997, Dieckmann et al. 1999, Andreassen et al. 2001).

Colonial birds form discrete colonies in geographically well-delimited habitat patches (such as ponds or islands) that are connected through individual dispersal across matrices. Therefore, they are an especially well-suited model to investigate how dispersal shapes patch and metapopulation-level dynamics (Barbraud et al. 2003). If environmental quality is temporally

autocorrelated, conspecific breeding performance is a reliable predictor of incoming breeding success (Hall et al. 1997, Doligez et al. 2003). In many colonial birds, public information mediated by conspecific breeding success is therefore used by individuals for breeding site selection and is a major driver of dispersal (Boulinier and Danchin 1997, Danchin et al. 1998, Boulinier et al. 2008). High colony-scale breeding failure consequently incites individuals to disperse, favoring site abandonment while generalized breeding success mediates site persistence (Switzer 1993, 1997, Naves et al. 2006).

In this study, we tested the hypothesis that reproductive success in the neighborhood influenced the local patch dynamic in conjunction with its local conditions in metapopulations of colonial birds. We built on a 36 years monitoring of a black-headed gull (*Chroicocephalus ridibundus*) metapopulation to model the relationship between a local patch dynamics and breeding success in its neighborhood, at multiple spatial scales. We formulated three predictions (Table 1):

- i- colony persistence increases when local breeding is successful and decreases when breeding fails.
- ii- the relative influence of local and neighborhood processes on colony persistence change with local reproductive outcome. Specifically, colonies are less influenced by neighbourhood if they were successful in breeding on the previous year (Table 1, a,b) than if they failed breeding (Table 1,c,d). Information brought by the breeding success of neighbouring colonies should indeed be of lower influence if local conditions are suitable and predictable. Inversely, local failure associated with failure in the neighbourhood should incite individuals to remain on their colony

since moving would predictably not be advantageous. the colonization of an unoccupied pond at year t depends on the neighborhood reproductive output at $t-1$, which is used as a clue of environmental suitability. Colonization probability should therefore decrease in the vicinity of colonies in breeding failure and increase near colonies in breeding success (Table 1e, f).

- iii- The effect of neighbourhood on the persistence and colonization of a given patch decreases from the immediate vicinity of the patch to larger spatial scales, because individuals emphasize information gathered from their immediate surroundings and tend to favour small-scale dispersal.

Table 1. Hypothetical effects of spatial scale (σ) on colony persistence probability and colonization probability according to local and surrounding breeding success. ρ quantifies the effect of neighbouring colonies.

Local Neighborhood	Persistence (from t to $t+1$)		Colonization (from t to $t+1$)
	Success (t)	Failure (t)	
Success (t)	a) $\rho_{pers_{SS}} = 0$ 	c) $\rho_{pers_{Sf}} < 0$ 	e) $\rho_{col_S} > 0$
Failure (t)	b) $\rho_{pers_{FS}} = 0$ 	d) $\rho_{pers_{Ff}} > 0$ 	f) $\rho_{col_F} < 0$

Material and methods

Study species and site

Black-headed gull is a common and widespread larid species in France with most of its populations scattered along large rivers or pond networks (Issa and Muller 2015). We studied a metapopulation in the Forez plain (Fig. 1, Central France) where an annual monitoring of 343 ponds is conducted since 1976 (Fig. 1). This metapopulation is restricted to an area of 750 km², which promotes short-distance movements and high connectivity among the colonies (Fig. 1, right panel). Gull dispersal is therefore assumed to be unlimited within the studied area. Every year, a preliminary airborne survey is performed in April to assess and digitalize pond occupancy. Each located colony is then checked in the field at least once every two weeks until the last fledging has left its nest. This protocol annihilates the risk of missing a colony in a year. At the end of the breeding season (mid-June), breeding success is estimated from various sources (observation from the shore or floating blind, and chick-banding visits to the pond). 86 ponds have been occupied at least once since 1976 with a high turnover (median number of ponds occupied per year= 18, range= 9-34). The number of occupied ponds decreased steadily from 23 in 1976 to 9 in 2011 with a maximum of 34 in 1985. The number of breeding pairs similarly decreased from 5132 in 1976 to 3374 in 2011 with a maximum of 7553 pairs in 1983. We distinguish a colony with either a complete breeding failure, named thereafter “failure” (no chicks fledged for the entire colony, total of 111 failures over the whole period) or a “success” (presence of fledgings on the pond, whatever their number, total of 423 success over the whole period). We were not granted access to several private ponds hosting colonies, resulting in 155 missing values of breeding success over the whole period.

We used QGIS to record the position of the colonies (QGIS Vamera 2.2) and to retrieve the distances between them.

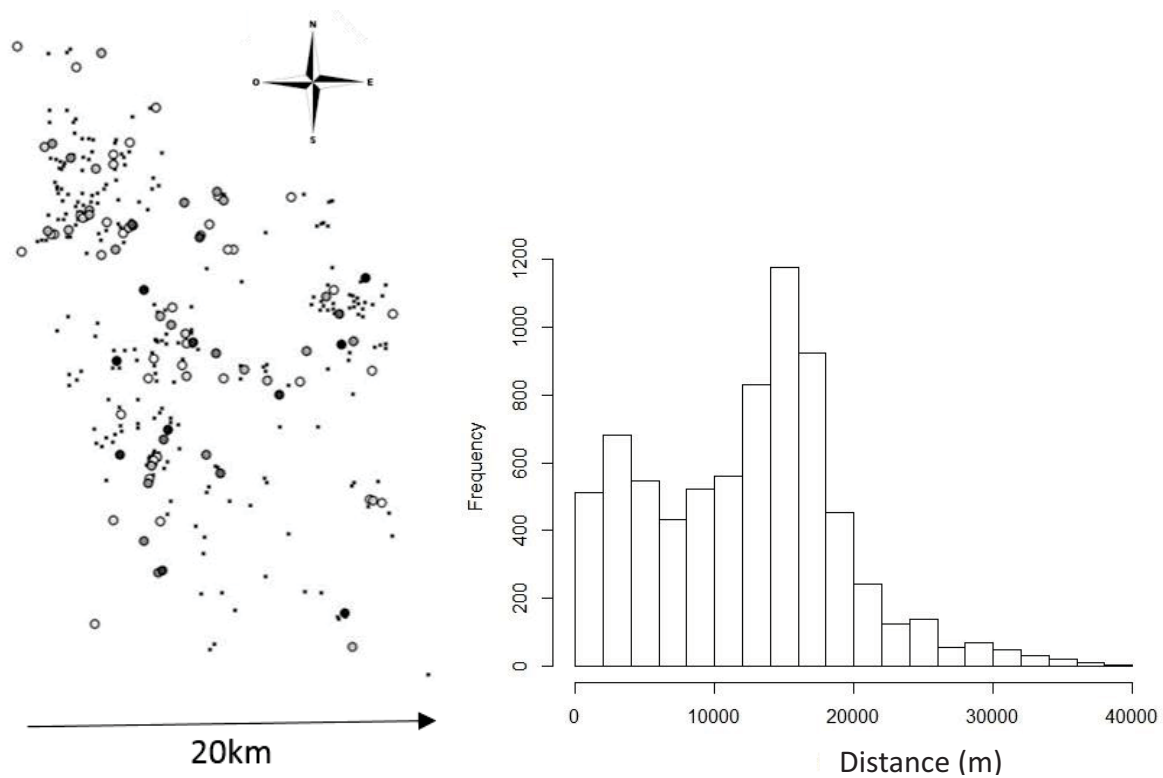


Figure 1: Left panel: Distribution of the ponds in the Forez plain (Central France). Points are ponds never used by a colony of black-headed gulls while circles are ponds used at least once by a colony of black-headed gull. The darker the point the longer the occupation. Right panel: Histogram of distances between ponds occupied at least once by a colony of black-headed gull since 1976.

Metapopulation model

Occupancy model

We built a metapopulation model to quantify the dynamic of colony persistence and pond colonization as a function of its breeding success (success or failure) and that of neighboring ponds. We modeled the occupancy of pond i at year t as a Bernoulli distribution with a

probability depending on occupancy at year t-1, persistence probability, $Tpers$, from t-1 to t given the pond was occupied at t-1 and colonization probability, $Tcol$, given the pond was unoccupied at t-1:

$$Y_{i,t} \sim \text{Bern}(Tpers_{i,t-1}Y_{i,t-1} + Tcol_{i,t-1}(1 - Y_{i,t-1})).$$

Colony persistence

We modeled persistence probability $Tpers$ as an additive function of local breeding success ($Tpers0$ with two levels (*REP*) separating colonies in complete breeding failure at t-1 from colonies in breeding success at t-1) and of the proportion of colonies in a neighborhood buffer that experienced complete breeding failure (covariate $NpersF$, with slope parameter $\rho persS$) or success (covariate $NpersS$, with slope parameter $\rho persF$). We also estimated different slopes $\rho persS$ and $\rho persF$ for colonies in complete breeding failure or in success at t-1:

$$\text{logit}(Tpers_{i,t}) = Tpers0_{REP_{i,t}} + \rho persF_{REP_{i,t}} * NpersF_{i,t} + \rho persS_{REP_{i,t}} * NpersS_{i,t} + \varepsilon_t,$$

where $\varepsilon \sim N(0, \sigma^2)$

Site colonization

We modeled colonization probability with an intercept ($Tcol0$) and the effect of the proportion of colonies that succeed and failed their reproduction in the neighborhood (respectively $NcolF_{i,t}$ and $NcolS_{i,t}$ with slope parameters $\rho colF$ and $\rho colS$):

$$\text{logit}(Tcol_{i,t}) = Tcol0 + \rho colF * NcolF_{i,t} + \rho colS * NcolS_{i,t}.$$

We computed the proportion of colonies in success or failure in the neighborhood for 11 different buffers of distance (500m, 5000m, 10000m, 15000m, 20000m, 25000m, 30000m, 35000m, 40000m, 70000m, and 100000 m) around each pond. We built separate models for each buffer.

Model specifications and performances

We computed a Bayesian joint posterior distribution for inference on the parameters (Gelman et al. 2004) via a Markov Chain Monte Carlo (MCMC) method under JAGS software (Plummer 2003). We indicated non-informative priors for all the parameters (Gaussian for means and uniforms for variances) and computed three MCMC chains of 10000 iterations thinned by 10. These settings resulted in acceptable convergence for all parameters as assessed with Gelman et al (2004)' statistics (see Appendix Figure S2). A chi2 posterior Bayesian predictive check indicated an acceptable fit ($p=0.4$, see Appendix Figure S1).

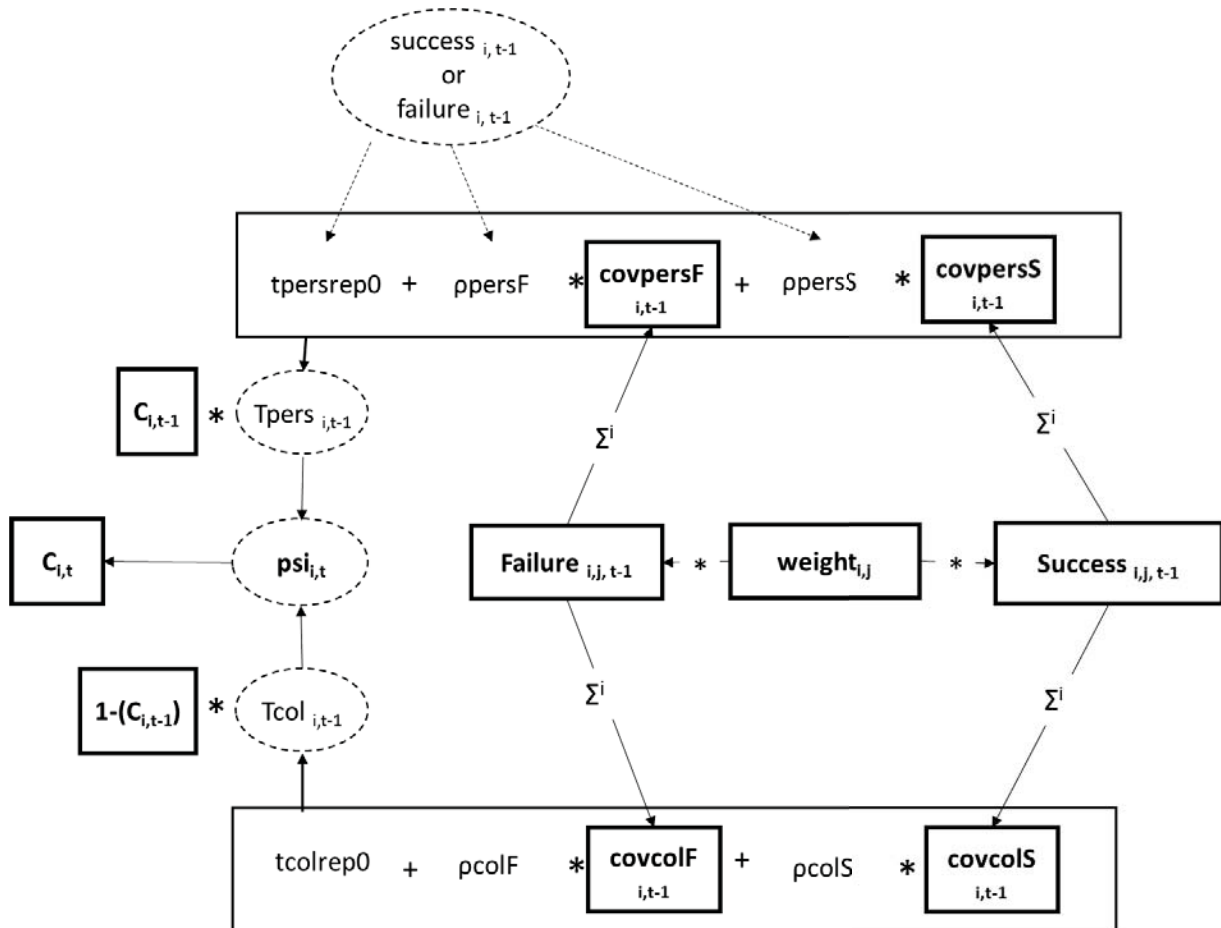


Figure 2. Schematic representation of the model. Solid squares and dashed circles represent respectively observed and latent variables. Solid and dashed arrows represent stochastic and deterministic relationships respectively. t = years, i = focal pond, j = neighbouring ponds within a given distance buffer, C = occupancy probability, $pers$ = persistence probability, col = colonization probability, Failure: a complete breeding failure of a colony with no chick produced, Success: a colony that succeed its reproduction and produces fledgings. Parameters p represent the effect of the neighborhood on either persistence probability ($ppers$) or colonization probability ($pcol$). Neighbors are colonies occupied the previous year in the buffer considered and we distinguished those that failed (F) their reproduction from those that succeed (S).

Results

We recorded 185 colonization and 198 extinction events. 19 ponds were used only one year and one pond was occupied for 34 years. In average ponds were used 8 years during the study period (median=5).

Temporal variation of persistence and colonization rates

Persistence probability varied from year to year between 0.56 (CI95%: 0.53-0.60) and 0.66 (CI95%: 0.61-0.70) during the study period (Figure 3.a). Yearly colonization probability decreased along the study period (Fig. 3.b., median colonization probability varied from 0.51 (CI95%: 0.50-0.52) to 0.53 (CI95%: 0.52-0.55)).

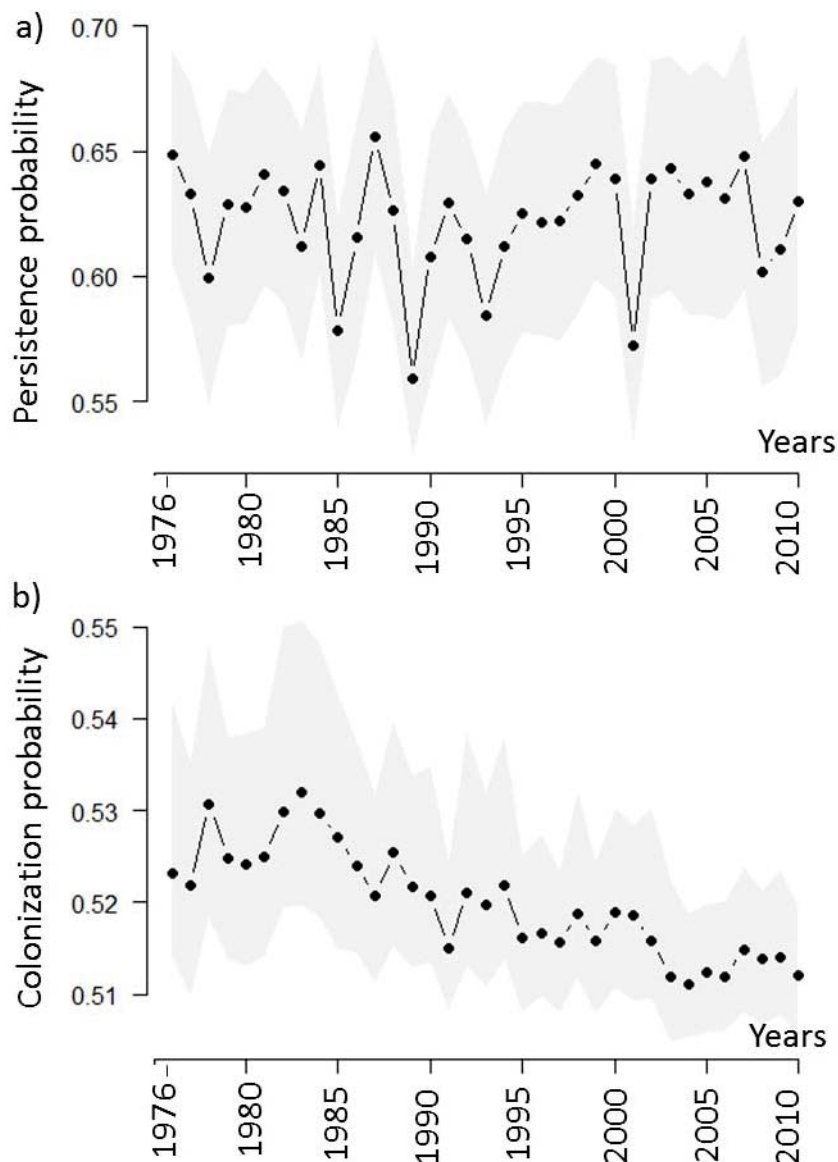


Figure 3. Median annual persistence (a) and colonization (b) probabilities of black-headed gulls' colonies along the study period (1976 to 2011). Each year indicates the persistence or colonization probability from year t to t+1. Shaded areas reflect the 95% credibility intervals (CI95%).

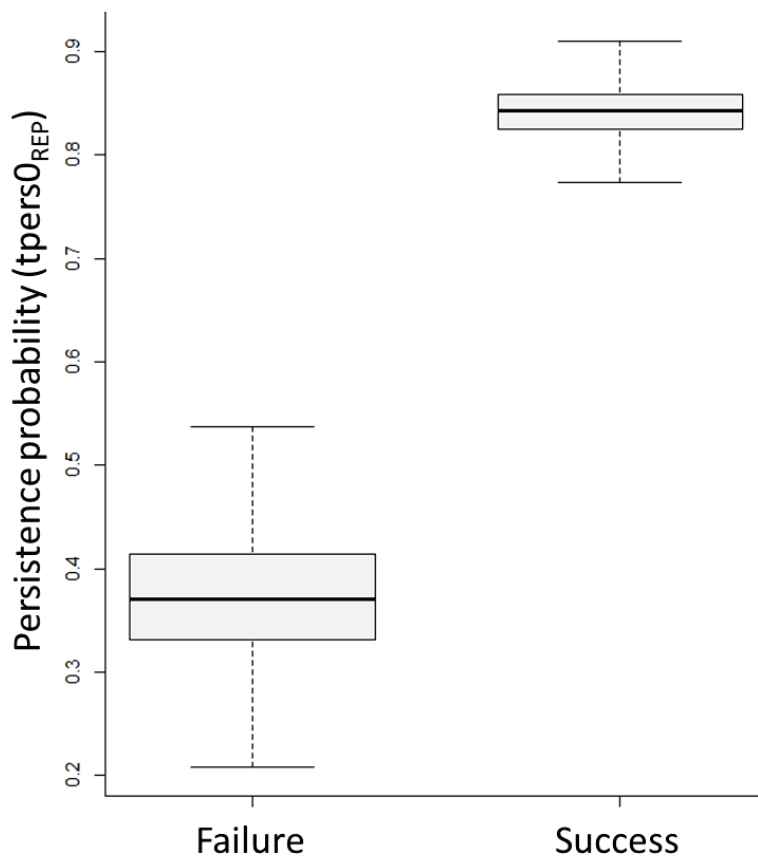


Figure 4. Posterior intercept estimates for persistence of a patch which presented a failure (tpersF0) or success (tpersS0) of reproduction at t-1

Effects of local conditions

Colonies with a successful breeding at t-1 had twice higher persistence probability (0.84 IC95% [0.79, 0.89]) than colonies that experienced complete breeding failure (0.37 [0.26-0.49]) (Figure 4).

Effects of neighborhood

- On persistence

Overall neighborhood breeding success had a low influence on the persistence probability of a given colony and whatever the buffer size, neighborhood did not affect colony persistence

probability (Fig. 5.). However, a colony experiencing breeding success has a higher persistence probability when its neighborhood shows a high proportion of breeding success (Fig. 5a) than failures (Fig. 5b). Colonies that experienced breeding failure had a higher persistence probability when surrounded by colonies in success (Fig. 5. c), as compared with colonies surrounded by neighbours in failure (Fig. 5. d), irrespective of buffer size.

- On colonization

High breeding success in the vicinity increased the colonization probability of unoccupied ponds (Fig. 5. e). However, this effect was higher for buffers above 10km, suggesting a low influence of immediate neighborhood on colonization probability. Inversely, colonization probability decreased with failures in the immediate neighborhood up to 15km, but larger buffer sizes did not support this result (Fig. 5. f).

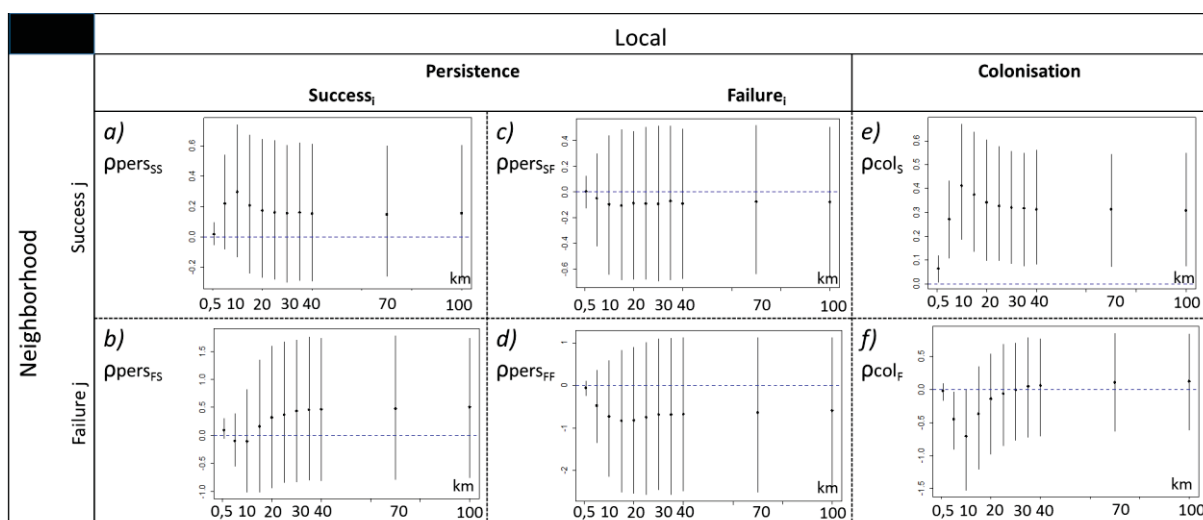


Figure 5: Effects of neighborhood on patch persistence and colonization. ρ quantifies effect of neighborhood (11 buffers from 500m to 100km). (a,c,e) show the effect of the proportion of neighboring colonies that experienced breeding success ; (b,d,f) show the effect of the proportion of neighboring colonies that experienced failure. (a,b) and (c,d) correspond respectively to a given colonies in success and failure.

Discussion

Black-headed gulls live in discrete environments that provide a unique opportunity to investigate cross-scale metapopulation processes. Here, we show that a gull metapopulation dynamics is influenced by the joint effects of local and metapopulation processes mediated by the relationships between a colony and its neighborhood. We show that while local processes are the main drivers of colony persistence, colonization of empty patches is also modulated by the breeding success in the neighborhood. Local colonization increases when the proportion of colonies in breeding success in the regional neighborhood increases while it decreases when colonies in the immediate vicinity experience breeding failures. Our results therefore support the hypothesis that metapopulation dynamics is controlled by a combination of local and regional processes which respectively influence persistence and colonization.

Modeling occupancy masks abundance-related processes which have direct consequences on patch dynamics (Royle and Dorazio 2008, Kéry and Schaub 2011). As dispersal is inherently an individual process, abundance is also a critical clue in decisions about settling on a pond or dispersing through density-dependent effects but also through conspecific attraction (Serrano et al. 2004, Péron et al. 2010b). Refinements of our model should thus incorporate abundance variations in n-mixture frameworks (Royle and Dorazio 2008). However, occupancy captures the main trajectories of both patches and the whole metapopulation (Hames et al. 2001, Barbraud et al. 2003, Martinez-solano et al. 2003), which suggests that our current model should capture the most prominent effects of both local and regional processes.

Colony persistence is mainly driven by local condition. Ponds tend to be abandoned following a complete reproductive failure and to persist after a breeding success, consistently with a previous study on black skimmers, *Rynchops niger* (Laridae, Burger 1982). This pattern is classical of metapopulations occupying habitats with spatially heterogeneous qualities and for which habitat quality is predictable from one year to another (temporal correlation) (Schmidt 2004). In environments with predictable variability, breeding success in a given year is a reliable predictor of future breeding success (Doligez et al. 2003). Individuals remaining on colonies after a successful breeding season have therefore higher average breeding success expectations than emigrants. Site fidelity also increases fitness through *e.g.* better knowledge of foraging area and neighbor acceptance (McNicholl 1975, Forero et al. 1999)(REF). Similar processes may explain why only 15% of the successful colonies were deserted the following years, possibly in combination with local environmental instability due to human-mediated changes in water or resource levels.

Contrary to success, a complete breeding failure in temporally autocorrelated environments should promote dispersal, as shown theoretically and empirical in several colonial species (Lebreton 1981, Gonzales-Davila 1994, Doligez et al. 2003). Contrary to these expectations, we found that over a third of the colonies that failed their reproduction persisted over the next breeding season. Colony age, the cause of the failure and the breeding status of neighbouring colonies could concur to explain this pattern. A colony in breeding success for several consecutive years might not be abandoned after a single failure. Furthermore, the reason of the failure may modify the outcome of a failure. For instance, predictable lack of food in the pond vicinity can lead individuals to leave a colony in failure, while nest drowning due to extreme weather events are too unpredictable to make dispersal an optimum choice.

Site fidelity may thus remain advantageous in term of fitness even after a colony-scale breeding failure in some circumstance.

We expected that colony reproductive output in the neighborhood should mediate colony persistence in breeding failure (see our predictions in Table 1 c,d). While successful birds invest energy and time in reproduction until chicks fledging, individuals that failed their reproduction have the opportunity to invest energy and time in gathering information from surrounding colonies (Cadiou et al. 1994, Boulinier et al. 1996, Ponchon et al. 2013). Our results counter this prediction as the breeding status of the neighboring colonies had no impact on colony persistence after a breeding failure.

Contrary to persistence, colonization appeared to be driven by the regional-scale neighborhood rather than local processes or immediate neighbours. Regional environmental gradients (like landscape composition) may trigger resource autocorrelation rendering information gathered over large spatial extents an accurate clue to avoid or select ponds within a given area. Gulls could thus use the proportion of breeding failures in a 10km buffer as a cue for the quality of clusters of ponds, rather than evaluating the quality of each single pond. Under such landscape-level selection, breeding failures or success in multiple neighbouring ponds could lead respectively to desertion or persistence in whole areas. Additionally, an area encompassing multiple colonies in breeding success produce higher numbers of first-time breeders that tend to recruit within or close to their natal colonies (Greenwood 1980, Balkiz et al. 2010). These individuals tend to settle first on existing colonies (Lebreton 1981, Gonzales-Davila 1994), unless they are saturated, in which case they colonize

unoccupied ponds of lower quality in a queuing process, which was incidentally demonstrated in the largest colony of the studied area (Péron et al. 2010a).

Conclusion

We showed that the occupancy dynamics of patches within a bird metapopulation is partly driven by breeding success in their regional neighborhood. Our model allows identifying and disentangling the relative influences of local and regional processes and can be adapted to a fairly wide range of similar metapopulations.

Acknowledgements

We thank Pierre-André Crochet for his long-term involvement in the Forez plain gull monitoring. J-Y. B. was partly supported by the CIRCE project under the AU-Ideas program of Aarhus University.

References

- Anderson, B. J., H. R. Akçakaya, M. B. Araújo, D. a Fordham, E. Martinez-Meyer, W. Thuiller, and B. W. Brook. 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 276:1415–1420.
- Andreassen, H., N. Stenseth, and A. Rolf. 2001. Dispersal behavior and population dynamics of vertebrates. Pages 237–256 *in* J. Bullock, R. Denward, and R. Hails, editors. *Dispersal ecology*. Ecological. London.
- Balkiz, O., A. Béchet, L. Rouan, R. Choquet, C. Germain, J. a Amat, M. Rendón-Martos, N. Baccetti, S. Nissardi, U. Ozesmi, and R. Pradel. 2010. Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. *The Journal of animal ecology* 79:1045–56.
- Barbraud, C., J. D. Nichols, J. E. Hines, and H. Hafner. 2003. Estimating rates of local extinction and colonization in colonial species and an extension to the metapopulation and community levels. *Oikos* 101:113–126.
- Boulinier, T., and É. Danchin. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology* 11:505–517.
- Boulinier, T., E. Danchin, J. Monnat, C. Doutrelant, and B. Cadiou. 1996. Timing of Prospecting and

- the Value of Information in a Colonial Breeding Bird Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *Journal of Avian ...* 27:252–256.
- Boulinier, T., K. D. McCoy, N. G. Yoccoz, J. Gasparini, and T. Tveraa. 2008. Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: kittiwakes cue on neighbours. *Biology Letters* 4:538–540.
- Bowler, D. E., and T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80:205–225.
- Burger, J. 1982. The Role of Reproductive Success in Colony-Site Selection and Abandonment in Black Skimmers (*Rynchops niger*). *The Auk* 99:109–115.
- Cadiou, B., J.-Y. Monnat, and É. Danchin. 1994. Prospecting in the kittiwake, *Rissa tridactyla*: a different behavioural patterns and the role of squatting in recruitment. *Animal Behaviour* 47:847–856.
- Danchin, E., T. Boulinier, and M. Massot. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology* 79:2415–2428.
- Dieckmann, U., B. O'Hara, and W. Weisser. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *TREE* 14:88–90.
- Doligez, B., C. Cadet, E. Danchin, and T. Boulinier. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* 66:973–988.
- Eaton, M. J., P. T. Hughes, J. E. Hines, and J. D. Nichols. 2014. Testing metapopulation concepts: Effects of patch characteristics and neighborhood occupancy on the dynamics of an endangered lagomorph. *Oikos* 123:662–676.
- Fleishman, E., C. Ray, P. E. R. Sjögren-gulve, C. L. Boggs, and D. D. Murphy. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16:1–11.
- Forero, M. G., J. a Donazar, J. Blas, and F. Hiraldo. 1999. Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance i ... *Ecology* 80:1298–1310.
- Gelman, A., J. . Carlin, H. . Stern, D. . Dunson, A. Vehtari, and D. . Rubin. 2004. Bayesian data analysis, 2nd edn. (Chapman and Hall, Eds.). CRC, New Y. New York.
- Gonzales-Davila. 1994. Démographie animale et biologie des populations: modélisation et applications pour la gestion d'espèces sauvages. Thèse de l'Université Montpellier II.
- Greenwood, B. Y. P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammal:1140–1162.
- Hall, L. S., P. R. Krausman, and M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173–182.
- Hames, R. S., K. V. Rosenberg, J. D. Lowe, and A. A. Dhondt. 2001. Site reoccupation in fragmented landscapes: Testing predictions of metapopulation theory. *Journal of Animal Ecology* 70:182–

190.

- Hanski, I., and O. E. Gaggiotti. 2004. Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. Academic P.
- Issa, N., and Y. Muller. 2015. Atlas des Oiseaux Nicheurs de France métropolitaine. Delachaux .
- Johst, K., and R. Brandl. 1997. The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecological Modelling* 104:87–101.
- Kéry, M., and M. Schaub. 2011. Bayesian Population Analysis using WinBUGS - a hierarchical perspective.
- Lebreton, J.-D. 1981. Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret. Université Claude Bernard Lyon I.
- Levins, R. 1970. Extinction. Pages 77–107 *in* M. Gersten, editor. *Some Mathematical Problems in Biology*. Providence.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. E. Hines, M. G. Knutson, and A. B. Franklin. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84:2200–2207.
- Martínez-Abraín, A., D. Oro, M. G. Forero, and D. Conesa. 2003. Modeling temporal and spatial colony-site dynamics in a long-lived seabird. *Population Ecology* 45:133–139.
- Martinez-solano, I., J. Bosch, and M. García-París. 2003. Community Stability Demographic in a Montane Amphibian Assemblage. *Conservation Biology* 17:238–244.
- Matthysen, E. 2012. Multicausality of dispersal: a review. Pages 3–18 *Dispersal ecology and evolution*.
- McCullough, D. R. 1996. Metapopulation management: what patch are we in and which corridor should we take. Pages 405–410 *Metapopulations and wildlife conservation*. Island Pre. Washington, D.C.
- McNicholl, M. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *the Auk* 92:98–104.
- Moilanen, A., and I. Hanski. 1998. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79:2503–2515.
- Naves, L. C., J. Y. Monnat, E. Cam, and E. Breeding. 2006. Breeding performance , mate fidelity , and nest site fidelity in a long-lived seabird : behaving against the current ? 2:263–276.
- Pellet, J., E. Fleishman, D. S. Dobkin, A. Gander, and D. D. Murphy. 2007. An empirical evaluation of the area and isolation paradigm of metapopulation dynamics. *Biological Conservation* 136:483–495.
- Péron, G., J.-D. Lebreton, and P.-A. Crochet. 2010a. Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *The Journal of animal ecology* 79:317–26.
- Péron, G., J.-D. Lebreton, and P.-A. Crochet. 2010b. Costs and benefits of colony size vary during the

- breeding cycle in Black-headed Gulls *Chroicocephalus ridibundus*. *Journal of Ornithology* 151:881–888.
- Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003)*:20–22.
- Ponchon, A., D. Grémillet, B. Doligez, T. Chambert, T. Tveraa, J. González-Solís, and T. Boulinier. 2013. Tracking prospecting movements involved in breeding habitat selection: Insights, pitfalls and perspectives. *Methods in Ecology and Evolution* 4:143–150.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:231–253.
- Ronce, O., and J. Clobert. 2012. Dispersal syndromes. Pages 119–138 *Dispersal ecology and evolution*. oxford uni.
- Royle, J. ., and R. M. Dorazio. 2008. Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities. Academic P.
- Schmidt, K. a. 2004. Site fidelity in temporally correlated environments enhances population persistence. *Ecology Letters* 7:176–184.
- Serrano, D., M. G. Forero, J. a. Donázar, and J. L. Tella. 2004. Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology* 85:3438–3447.
- Sexton, J. P., P. J. McNlyre, A. L. Angert, and K. J. Rice. 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits . *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:415–436.
- Stamps, J. A. 2001. Habitat selection by dispersers : intergratig proximate and ultimate approaches. Pages 230–242 *in* J. Clobert, E. Danchin, D. A, and N. JD, editors. *Dispersal*. Oxford Uni. Oxford.
- 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.
- Thomas, C. D., and I. Hanski. 2004. Metapopulation dynamics in changing environments: butterfly responses to habitat and climate change. Pages 489–514 *in* I. Hanski and F. Gaggiotti, Oscar, editors. *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. ELSEVIER A. London.

Discussion *et perspectives de recherche*



Goéland railleur, *Chroicocephalus genei*
Grand Bastit, Lansargues (Hérault, France)

Photo : © Charlotte Francesiaz

« Quand il se présente à la culture scientifique, l'esprit n'est jamais jeune. Il est même très vieux, car il a l'âge de ses préjugés »

Thomas Kuhn

L'objectif premier de cette thèse était de mieux comprendre comment la dynamique spatio-temporelle des colonies peut être influencée par de multiples facteurs : des facteurs extrinsèques, comme les **variables physiques de l'environnement** mais aussi des facteurs intrinsèques, tels que les **liens sociaux entre les individus au sein de la colonie**. Elle visait aussi à étudier si cette dynamique spatio-temporelle est influencée par un niveau d'organisation supérieur à celui de la colonie, que j'ai nommé la **méta-colonie** dans ce mémoire de thèse (et « metapopulation » dans l'article en anglais). Au cours des cinq chapitres présentés auparavant, nous avons pu en outre mettre en évidence plusieurs processus liant ces facteurs extrinsèques, intrinsèques et supra (méta-coloniaux) à la dynamique des colonies, tels que l'existence d'un niveau intermédiaire de groupes sociaux au sein des colonies ou l'action conjointe de l'environnement et de la colonie sur la condition corporelle des poussins par exemple.

La majorité des études sur les oiseaux coloniaux ont été menées à travers des approches individuelles et ont négligé l'importance de la colonie elle-même, de sa structure et de ses interactions avec l'environnement, et avec les colonies avoisinantes. Si les approches individuelles sont nécessaires pour bien comprendre les pressions de sélection que subissent ces individus et les comportements développés en réponse à ces pressions, il apparaît à présent évident que les individus d'une colonie ne peuvent être considérés comme des objets d'études indépendants les uns des autres. Mes travaux mettent en effet en évidence (i) les limites de considérer les individus d'une colonie comme des unités statistiques indépendantes, (ii) qu'il y a sans aucun doute des informations pertinentes à acquérir à des échelles supérieures à celle de l'individu pour comprendre la dynamique des populations

d'espèces coloniales et leur évolution (notamment à travers les approches de sélection multi-niveaux), (iii) qu'une meilleure compréhension des dépendances entre individus, mais aussi des dépendances entre colonies, est aujourd'hui nécessaire pour à la fois mieux comprendre l'évolution de ce mode de vie mais aussi conserver les espèces et mieux gérer leurs populations.

Toutefois, la complexité des interactions entre l'environnement, l'individu, les colonies et la méta-colonie telle qu'elle nous est apparue au cours de cette thèse, à travers quelques exemples spécifiques, appelle à de nombreuses études complémentaires qui nécessiteront le déploiement de nouvelles méthodes.

J'ai donc étudié comment certains facteurs proximaux agissent sur la dynamique coloniale de deux espèces d'oiseaux : la mouette rieuse, *Chroicocephalus ridibundus*, et le goéland railleur, *Chroicocephalus genei*. Je me suis demandé comment l'**environnement physique** pouvait agir directement sur les individus mais aussi impacter la dynamique spatio-temporelle des colonies (chapitre 3). Je me suis attachée à déterminer si on pouvait identifier un « **environnement social** » défini par les caractéristiques des individus eux-mêmes et celles de leurs congénères chez les espèces coloniales et si cet environnement pouvait affecter la dynamique des colonies, voire de la population (chapitre 2,4). Enfin, je me suis demandé si la dynamique des colonies pouvait dépendre de la dynamique des colonies voisines et s'il était donc utile, voire nécessaire, d'étudier les espèces coloniales à l'échelle des méta-colonies pour appréhender l'ensemble des facteurs impactant la dynamique de leurs populations tant pour traiter des questions d'écologie évolutive que des questions de gestion de ces populations (chapitre 5).

Les principaux résultats obtenus :

- En accord avec des résultats de nombreuses autres études sur les oiseaux (pas uniquement coloniaux), j'ai montré chez le goéland railleur que les caractéristiques propres aux individus, et plus particulièrement leur âge, leur expérience de reproduction et leur sexe, influencent les décisions de dispersion et de recrutement à l'échelle d'une méta-colonie. L'échelle individuelle est donc bien un premier niveau de variation à prendre en compte dans la dynamique des populations d'espèces coloniales. Bien que les individus d'une colonie ou d'une méta-colonie puissent subir les mêmes pressions environnementales (ressources alimentaires, climat, etc.), leurs réponses à ces pressions seront différentes et impacteront donc la structure de la colonie et donc sa dynamique. En fonction de leurs caractéristiques propres, les individus prennent des décisions (*e.g.* de recruter, de disperser) qui affectent la composition de la colonie, ce qui en retour affecte certains coûts et bénéfices de la vie en colonie, qui au final se répercutent sur les autres individus. Ces variations entre individus sont, de fait, un premier élément pouvant générer une rétroaction de la colonie sur la sélection des individus par l'environnement.
- J'ai aussi pu montrer un lien fort entre des facteurs extrinsèques et intrinsèques de la colonie à savoir les ressources alimentaires disponibles, la taille de la colonie et sa date d'installation avec la condition corporelle des poussins. Ces résultats confirment que des caractéristiques de la colonie elle-même impactent la valeur sélective des individus qui la composent. Le lien entre la taille de la colonie et la condition corporelle des poussins montre, notamment, une interaction entre individus et colonie (ce qui a déjà été bien étudié *per se* [Béchet *et al.* 2008] ou à travers les succès de reproduction en fonction de la

taille des colonies [Burger 1984; Hunt, Eppley & Schneider 1986; Brunton 1999; Brown & Brown 2004]).

- Des études menées à l'échelle des colonies comme unité statistique, permettent d'appréhender des éléments structurant de la dynamique de ces populations sans passer par des approches individuelles. Par exemple, j'ai pu montrer, par de telles approches, que la forte baisse des effectifs de mouettes rieuse dans la plaine du Forez est très certainement liée aux changements de morphologie des étangs (induits par l'abandon de la pisciculture) et de leurs alentours (intensification et mécanisation de l'agriculture induisant des contraintes sur les ressources alimentaires). Chez le goéland railleur, l'étude de la dynamique spatio-temporelle des colonies suggère que la stabilité des effectifs pourrait masquer un statut de conservation assez peu favorable en France. L'échelle « colonie » est donc une échelle d'étude pertinente pour la conservation mais aussi probablement en écologie évolutive. En outre, il apparaît que la réponse des colonies aux contraintes environnementales n'est pas une simple fonction de la réponse des individus qui la composent, ce qui suggère qu'elle peut elle-même être un niveau d'organisation soumis à sélection, en accord avec la théorie de la sélection multi-niveaux.
- En étudiant les associations récurrentes entre individus chez les goélands railleurs, qui changent de site de reproduction chaque année, j'ai pu montrer que la répartition des individus entre deux années consécutives ne se fait pas au hasard et n'est pas non plus contrainte par les distances entre les sites de reproduction occupés. Les individus tendent à nicher à nouveau avec des individus avec lesquels ils ont niché l'année précédente. Ceci n'est cependant vrai que pour les individus ayant occupé des colonies en succès de

Discussion

reproduction. Il existe plus précisément des groupes sociaux d'individus au sein des colonies, qui ne sont pas de simples juxtapositions d'individus indépendants mais bien un niveau d'organisation cohérent en soit, y compris sur plusieurs années. Au sein de ces groupes sociaux, les individus vont prendre des décisions largement dépendantes de celles des autres individus de leur groupe mais peuvent aussi moduler ces décisions selon le contexte (suivre la colonie si succès, la quitter si échec). Il y a donc bien ici un niveau d'organisation sur lequel des pressions de sélection propres aux groupes sociaux peuvent agir mais les individus restent malgré tout « libres » de s'en extraire. Ainsi, il existe un espace pour des interactions et rétroactions entre le niveau individu et un niveau supérieur d'organisation. Ces groupes sociaux représenteraient donc un niveau d'organisation intermédiaire entre l'individu et la colonie. Mes résultats sur les associations chez le goéland railleur montrent aussi que, malgré l'existence de groupes sociaux plus ou moins pérennes, les nombreux changements interannuels de sites de reproduction empêchent l'émergence d'unités indépendantes dans les méta-colonies sur le long terme. Les groupes sociaux ont une durée de vie limitée (peut-être due aux fréquents échecs de reproduction chez cette espèce) et s'associent sur des colonies, puis se retrouvent sur des colonies différentes l'année suivante, de telle sorte que les groupes interagissent fortement à l'échelle de l'ensemble de la population. L'étude des groupes sociaux comme niveau d'organisation ne se suffit pas à elle-même, ce niveau ne peut donc pas être considéré indépendamment de celui de la méta-colonie.

- Dans mes travaux sur le goéland railleur, le fonctionnement en méta-colonie apparaît relativement évident du fait que les sites occupés changent annuellement et que les échanges d'individus sont forts à l'échelle de la population française comme nous venons

de le rappeler. L'étude des interactions entre les trajectoires de colonies voisines (colonisation/extinction en lien avec le succès de reproduction) menée sur la population de mouettes rieuses montre également l'existence de ce niveau « méta-colonial » chez une espèce dont la dynamique spatio-temporelle des colonies est réduite, en comparaison à celle du goéland railleur.

Ces deux études montrent donc que la dynamique des colonies ne peut être étudiée indépendamment de celle des colonies voisines. Les colonies « interagissent » entre-elles, la méta-colonie offre donc un niveau d'organisation permettant d'éventuelles rétroactions sur la dynamique coloniale.

Bien que les travaux menés durant cette thèse ne traitent pas directement de la sélection multi-niveaux, les différents résultats obtenus démontrent que, chez les espèces coloniales, il existe potentiellement quatre niveaux d'organisation emboîtés entre lesquels des actions et rétroactions sont possibles : les individus, les groupes sociaux, les colonies, la méta-colonie. Ce constat appelle à une intégration de ces différents niveaux dans des études globales de la dynamique des espèces coloniales, ce qui représente sans aucun doute un triple challenge : conceptuel (comment bien formaliser les hypothèses sur l'ensemble de liens entre ces niveaux), méthodologique (comment concrètement modéliser ces liens dans des modèles statistiques) et opérationnel (comment obtenir des données de suivi individuel en quantité suffisante à toutes ces échelles pour alimenter les modèles statistiques).

Je vais à présent développer les résultats de mes travaux pour montrer leur pertinence, leurs limites et les perspectives de recherche qu'ils apportent. Je montrerai également que ces résultats soulignent la pertinence d'étudier les effets de l'environnement sur la colonie comme entité écologique, en accord avec les modèles évolutifs de sélection multi-niveaux présentés en introduction, qui supposent que la colonie est sélectionnée directement par l'environnement selon des processus qui lui sont propres. Enfin, je discuterai la pertinence de se diriger à présent vers les méthodes d'étude de réseaux sociaux pour mieux comprendre cette sélection multi-niveaux et ses conséquences écologiques et évolutives.

1. L'environnement physique, un facteur exogène responsable du maintien ou de la chute des populations

Les variations spatiales et temporelles de l'environnement impactent la distribution et la démographie des espèces (MacArthur 1972; Parmesan 2006). Ce constat est le résultat de la sélection d'habitat des espèces pour vivre et se reproduire. Des changements dans les conditions environnementales impactent donc les populations qui en dépendent. Or, ces changements sont aujourd'hui accélérés par l'activité humaine à travers l'urbanisation, l'agriculture ou encore la déforestation (Foley 2005; Lepers *et al.* 2005; Lotze *et al.* 2006).

Certaines espèces sont étroitement liées à l'activité humaine (Reidsma *et al.* 2006; Falcucci, Maiorano & Boitani 2007) comme nous l'avons vu dans le chapitre 2 sur la mouette rieuse. La chute des effectifs de la population de mouettes rieuses dans la plaine du Forez est probablement liée aux changements d'usages des terres agricoles et des étangs. Il n'est cependant pas évident de trouver un compromis entre les activités humaines et la conservation de la biodiversité (mais voir Xia *et al.* 2016), et les zones humides sont des

écosystèmes particulièrement représentatifs de cette difficulté (Dudgeon *et al.* 2006). L'environnement a donc un impact sur la dynamique des populations, en affectant directement la valeur sélective des individus, comme nous l'avons vu dans le cas de l'impact de la nourriture sur la condition corporelle des poussins de goélands. Il affecte de plus indirectement la structure et le fonctionnement des colonies voire de la méta-colonie. Les caractéristiques des colonies peuvent, en effet, elles-mêmes, avoir des effets sur les individus, principalement par des effets densité-dépendant. Dans les grandes colonies, par exemple, la compétition pour les ressources impose à certains individus d'aller chercher de la nourriture plus loin qu'ils n'auraient à le faire dans de plus petites colonies (Jovani *et al.* 2015). Dans les grandes colonies, les individus sont aussi plus fréquemment confrontés à la compétition ou au kleptoparasitisme (chapitre 2, [Oro & Martinez-Vilalta 1994; Oro 1996]). On peut cependant envisager que la densité-dépendance a des effets propres, comme l'existence d'individus « leaders » dans la recherche alimentaire ou l'existence d'hétérogénéité dans le degré de vigilance entre individus. Pour cela, les phénotypes qui composent la colonie ont un effet indirect sur la valeur sélective des individus. Les changements de la valeur sélective des individus induisent des modifications de composition phénotypique de la colonie, qui se répercutent sur la dynamique de la colonie et indirectement sur celle des individus qui la composent (Encadré 6). Des études ont, par exemple, montré que la condition corporelle des poussins déterminait ensuite leurs chances de survie (Olsson 1997; Kitaysky *et al.* 2009), leurs distances de dispersion (Barbraud, Johnson & Bertault 2003) ou l'âge de leurs premières tentatives de reproduction (Weimerskirch 1992). Nos résultats sur le goéland railleur démontrent que la condition corporelle est impactée à la fois par l'environnement et par des caractéristiques propres à la colonie. Ils illustrent donc particulièrement bien cette interaction entre les échelles individuelles et coloniales en termes de pression de sélection.

2. Les décisions individuelles influencent la structure de l'environnement social

Nous avons vu précédemment que les individus subissent ou s'adaptent aux changements environnementaux. Nous allons à présent voir comment ces décisions individuelles sont modulées d'une part par l'individu lui-même, en fonction de son état, et d'autre part par la structure du groupe à laquelle il appartient.

Les décisions individuelles dépendent du phénotype de l'individu

De nombreuses études ont démontré que la dispersion et le recrutement varient fortement avec l'âge des individus mais dépendent aussi du sexe, de l'expérience, de la condition des individus (Julliard 1999; Barbraud & Weimerskirch 2005; Balkiz *et al.* 2010; Tern & Bay 2014). Notre étude des paramètres démographiques du goéland railleur en France (chapitre 2) confirme cette variation des taux de recrutement et de dispersion en fonction de caractéristiques individuelles notamment, ici, leur âge et leur sexe. Le premier niveau déterminant la dynamique des populations et des colonies est donc bien l'individu, dont les déplacements sont régis par des décisions individuelles répondant aux besoins physiologiques et aux contraintes environnementales. Mais le mode de vie coloniale de ces espèces s'accompagne également d'une inter-dépendance entre individus. Chez le goéland railleur, par exemple, la synchronisation des pontes et l'élevage des poussins en crèche (Tourenq, Johnson & Gallo 1995; Besnard 2001) vont moduler les paramètres démographiques individuels. Nous prédisions pour cette espèce un recrutement identique chez les mâles et les femelles du fait du relâchement de la pression liée au maintien des territoires d'une année sur l'autre chez les mâles (ce qui est en soit un effet de la colonie sur les paramètres individuels, l'âge du recrutement étant de fait modulé par le niveau de compétition). Nos résultats

montrent au contraire que les femelles recrutent plus tard et nous interprétons cela comme une réponse à la nécessité de pondre de manière synchronisée pour que les poussins puissent s'associer en crèche. Les jeunes femelles peuvent donc décider de reculer leur âge de première reproduction de manière à ne pas pondre tard en saison (les jeunes individus pondent en général plus tard chez les oiseaux) pour que leurs poussins puissent rejoindre la crèche. Il existe donc un deuxième niveau d'organisation déterminant la dynamique d'une colonie, celui de la colonie elle-même qui va impacter les décisions individuelles. La composition des colonies (en taille, en structure d'âge) sera déterminante pour ces décisions individuelles. Par exemple, Péron *et al.* (2010a) ont montré que chez la mouette rieuse les individus recrutaient plus tôt sur les petites colonies que sur la grosse colonie qui est à saturation. Chez le goéland railleur, on peut aisément envisager que la composition en âge des colonies puisse impacter la probabilité que de jeunes femelles soient synchronisées ou pas avec l'ensemble de la colonie, ce qui pourrait moduler leur décision de se reproduire une année donnée et par ailleurs affecter leur valeur sélective sur le long terme.

Dans le cas des oiseaux coloniaux, la composition phénotypique des individus au sein d'une colonie impacte sans aucun doute le devenir de la colonie (Encadré 6 pour un exemple chez les araignées sociales). Des mesures de comportements individuels associés à des descriptions de la composition phénotypique en termes de comportements des colonies semblent nécessaires pour mieux comprendre l'organisation sociale des colonies. Quoiqu'il en soit, la boucle d'actions-rétroactions entre le niveau individuel et les groupes sociaux est certainement plus importante qu'on ne le pense et reste encore largement sous-étudiée.

Encadré 6 : La colonie, une somme d'individus aux phénotypes variés

Une colonie, et plus généralement un groupe, est donc constitué d'un pool d'individus aux phénotypes différents. En fonction de leur distribution au sein du groupe, ces phénotypes peuvent être plus ou moins avantageux et donc influencer à leur tour la valeur sélective des individus. Le cas des araignées sociales illustre bien l'importance de la composition du groupe sur la valeur sélective des individus, qui influence en retour le devenir du groupe. Plusieurs études ont comparé l'influence de deux phénotypes contrastés sur la dynamique des groupes: les individus « agressifs » *versus* « dociles » (voir par exemple: Grinsted *et al.* 2013; Pruitt, Grinsted & Settepani 2013; Keiser & Pruitt 2014a). Elles ont montré que chaque phénotype apportait des avantages au groupe pour des tâches différentes. Alors que les individus agressifs défendent mieux le groupe, les individus dociles vont participer à leur maintenance. La composition du groupe va donc fortement influencer son devenir (Pruitt & Riechert 2011) mais la composition du groupe influence fortement la valeur sélective des individus en retour.

Ces résultats sont sans aucun doute complètement valides dans le contexte des espèces coloniales qui développent des comportements sociaux complexes. Ces effets restent cependant mal connus d'une manière générale comme le souligne la revue de Farine, Montiglio & Spiegel (2015). L'étude de la rétroaction de la composition du groupe en termes de phénotypes reste rare mais semble cruciale pour mieux comprendre l'évolution de la colonialité.

3. L'environnement social influence les décisions individuelles

a. Un choix collectif de l'habitat de reproduction et l'importance de la familiarité dans la prise de décisions

Chez les oiseaux coloniaux, il existe plusieurs manières d'utiliser les informations des autres individus pour choisir un site de reproduction. La présence ou le nombre de congénères sur un site est un indice simple à utiliser et largement documenté (Stamps 1988; Serrano & Tella 2003; Serrano *et al.* 2004; Mariette & Griffith 2012). Au-delà de la simple présence d'individus, dans des habitats stables et prévisibles d'une année sur l'autre, l'utilisation du succès de reproduction des congénères pour évaluer la qualité d'un site est une stratégie fréquente chez

les oiseaux coloniaux qui a certainement contribué à l'évolution de la colonialité (Wagner & Danchin 2003; Doligez *et al.* 2003; Boulinier *et al.* 2008). Dans le cas d'habitats instables cependant, il n'est plus possible de se reposer sur cette information puisque la qualité d'un habitat n'est pas corrélée d'une année sur l'autre. Dans ces types d'habitats les individus doivent utiliser des indices directs de la qualité de l'habitat, en début de saison de reproduction donc chez les espèces coloniales. On peut alors faire l'hypothèse qu'en accumulant des informations directement acquises par plusieurs individus, il devient plus aisé d'effectuer un choix pertinent dans l'habitat sélectionné.

Faire un choix à plusieurs signifie qu'il faut communiquer entre individus. L'information peut aussi être récoltée en connaissant les capacités des autres individus. Dans leur étude sur les mésanges charbonnières (*Parus major*), par exemple, Firth *et al.* (2016) ont montré expérimentalement que des individus ont tendance à suivre les congénères qui leur ont apporté des bénéfices en termes de recherche de nourriture. Chez les goélands railleurs, j'ai pu montrer que, malgré des déplacements systématiques des colonies tous les ans, les individus avaient tendance à se reproduire avec des individus ayant occupés la même colonie si l'année précédente la reproduction avait été bonne, mais que ces liens étaient rompus en cas d'échec de reproduction. Cette étude suggère donc que les individus tendent à rester associés quand la composition du groupe assure une bonne valeur sélective. Ceci peut être lié, par exemple, à l'existence d'individus dominants (« leaders ») ou de bonne qualité avec qui les autres individus ont intérêt à rester. Cette dépendance des individus au groupe et à son « efficacité » pour la reproduction montre le lien étroit qui s'établit entre les décisions individuelles et le devenir d'un groupe mais aussi entre le bilan du groupe (ici en termes de succès de reproduction) et les décisions individuelles. Il y a donc bien une interdépendance

entre l'échelle « individu » et « groupe social » chez les espèces coloniales (et plus largement chez les espèces grégaires probablement). L'étude de l'impact de la dynamique des groupes sur les décisions individuelles, sur l'évolution de la composition de la composition phénotypique du groupe et en retour l'impact de ces modifications sur la contribution du groupe à la valeur sélective des individus apparaît donc comme cruciale à nouveau pour comprendre l'évolution de la colonialité. Ces résultats illustrent bien le potentiel de la théorie de la sélection multi-niveau chez les espèces coloniales. Nous verrons plus loin (partie V.) comment l'étude des réseaux sociaux peut aider à comprendre l'évolution de la structure des colonies et l'intérêt pour un individu de bien développer son environnement social.

b. L'importance des liens entre individus au début de la saison de reproduction

Notre étude sur les goélands railleurs met également en lumière le manque de connaissance des mécanismes d'agrégation qui s'établissent en début de saison chez cette espèce. Les individus forment des petits groupes qui prospectent de nombreux sites en début de saison de reproduction. Ces petits groupes s'agrègent progressivement pour finalement s'installer massivement au moment de la ponte. Cette agrégation a été interprétée comme une adaptation aux milieux instables afin de diminuer le temps passé sur la colonie (Besnard 2001). Cependant, ce temps passé en petits groupes pourrait également servir à reconstituer les groupes d'individus s'étant reproduits avec succès l'année précédente (bien qu'on ne sache pas s'ils restent ensemble pendant l'hivernage), et/ou à évaluer les capacités des individus pendant ce début de saison et ensuite choisir de suivre les individus qui semblent être de bonne qualité. L'étude de cette période de la reproduction avant l'installation des colonies est

Discussion

difficile car les groupes se déplacent fortement et sur de grandes distances (de Perpignan à Hyères sur le territoire français). Seul le développement de méthodes de suivis plus poussées telles que celles basées sur l'utilisation de GPS (Ponchon *et al.* 2013) ou de «spatial proximity logger» (Boylund *et al.* 2013) permettrait de comprendre les mécanismes de sélection des sites de colonies et d'agrégation des individus en début de saison. Ces méthodes sont néanmoins coûteuses surtout si on souhaite équiper un grand nombre d'individus.

Encadré 7 : Des programmes de conservation à plus large échelle spatiale et temporelle pour mieux conserver les espèces mobiles

Compte-tenu des nombreux échanges d'individus au-delà des limites de nos aires d'étude, il semble donc pertinent de considérer que le niveau d'organisation supérieur, qui regrouperait des méta-colonies connectées entre elles, pourrait également apporter de nombreuses réponses à la compréhension de la dynamique des populations de ces espèces coloniales. Par exemple, la baisse des effectifs de mouettes rieuses en Forez pourrait être compensée par de l'émigration vers plusieurs autres populations et ne pose donc pas nécessairement de problème de conservation pour ces populations sur le long terme. Une meilleure compréhension de ces échanges à moyenne et large échelle permettrait de mieux prédire la résilience des espèces à la dégradation de leur environnement. La quantification de ces échanges semble particulièrement importante chez le goéland railleur, dont la colonisation en France fut certainement causée par une dégradation de ses habitats à l'est de son aire de répartition, la mer noire (Rudenko 1996). A présent il est important de comprendre les échanges ayant cours entre les différentes populations de goélands railleurs sur l'ensemble du bassin méditerranéen.

De plus, pour pleinement protéger une espèce migratrice, il faut prendre en compte tout son cycle de vie (Martin *et al.* 2007). Or les oiseaux coloniaux utilisent un ensemble de sites à préserver : les sites de reproduction, les sites d'hivernage, les sites de repos, et parfois des sites de stops migratoires. La protection d'une espèce mobile peut rapidement devenir une problématique à dimension internationale, comme l'a montré une étude sur l'impact de la chasse illégale sur les oiseaux à Malte (Raine, Gauci & Barbara 2016). Plusieurs espèces d'oiseaux protégées nichant dans le nord de l'Europe traversent Malte lors de leur migration et ont un risque élevé d'être tirées par des braconniers maltais, ce qui rend futiles tout effort de conservation dans le reste de leur aire de répartition.

Des programmes de conservation à large échelle existent déjà, à l'image de celui des flamants roses, *Phoenicopterus roseus*, (« réseau Flamant rose » porté par la tour du Valat). Les flamants roses sont aujourd'hui suivis sur tout le pourtour méditerranéen, ce qui outre l'importance pour la conservation de l'espèce, facilite l'étude de leur dispersion (Balkiz *et al.* 2007; Bouchecker *et al.* 2011; Geraci *et al.* 2012). Le développement d'un tel programme international pour le goéland railleur semble nécessaire. Le goéland railleur est un excellent modèle d'étude pour comprendre le comportement d'espèces nomades qui ont évolué dans des habitats instables (chapitre 2, chapitre 4). De plus, son expansion récente à l'ouest de son aire de répartition soulève des questions sur la responsabilité de conservation de l'espèce dans ces nouveaux pays (Sanz-Aguilar *et al.* 2014) (chapitre 2). La population française est la plus étudiée en Méditerranée mais elle est de petite taille comparée à l'ensemble de la population méditerranéenne. L'Espagne serait un partenaire évident de ce programme international puisqu'un suivi de cette espèce est en cours et que la population représente la limite ouest de son aire de répartition (Oro 2002; Ramírez *et al.* 2011, 2012; Sanz-Aguilar *et al.* 2014). Le noyau de la population semble se situer en Afrique du Nord. La Tunisie, en particulier, accueille trois sites de nidification de cette espèce (salin de Sfax, salin de Monastir et la lagune de Boughara) et les effectifs reproducteurs avoisinent les 12000 couples (contre moins de 1000 en France). Elle fait également l'objet d'un suivi depuis 2004 avec une estimation des effectifs et du succès de reproduction des principales colonies (Chokri 2008; Chokri, Hammouda & Tavecchia 2011; Chokri & Selmi 2012). Le baguage de poussins n'a pu cependant être réalisé qu'une seule année, en collaboration avec la tour du Valat. La pérennisation d'un programme de baguage en Tunisie et son intégration dans un programme international de suivi du goéland railleur apporterait en outre de précieuses informations sur le comportement et la dynamique métapopulationnelle de cette espèce et sur les facteurs environnementaux et biogéographiques à large échelle qui la gouverne.

4. L'importance d'étudier un réseau de colonies. La méta-colonie : une propriété émergente de la dispersion intercoloniale

Comme l'ont montré de nombreuses études, les échanges d'individus entre les colonies sont nombreux chez les oiseaux coloniaux (Inchausti & Weimerskirch 2002; Cam *et al.* 2004; Péron, Lebreton & Crochet 2010b). Ce constat est vrai pour nos cas d'étude également (Chapitre 4, Péron *et al.* 2010a). Cela signifie aussi qu'il est difficile de considérer qu'une colonie soit indépendante des autres colonies du système étudié. Nous avons montré que, bien que la persistance d'une colonie de mouettes rieuses dans la plaine du Forez dépende uniquement de son propre succès de reproduction, la colonisation d'un nouveau site dépend des succès de reproduction des autres colonies avoisinantes. En effet, la colonisation d'un site est plus probable à proximité des colonies ayant réussi leur reproduction l'année précédente et moins probable à proximité de colonies en échec de reproduction.

Nous avons vu dans l'introduction que beaucoup d'études sur la compréhension de l'évolution de la coopération tentaient d'identifier les bénéfices associés aux comportements altruistes. Une des solutions évoquées pour comprendre l'évolution de la coopération dans les groupes malgré l'éventuelle présence de tricheurs (*i.e.* des individus qui tirent des avantages des autres individus sans donner en retour) est la sélection multi-niveaux. Nous avons vu que dans le cas de la colonialité, on trouve une large palette d'interactions entre individus (sans qu'elles soient nécessairement altruistes). La vie en groupe permet de bénéficier d'une défense commune de la colonie et les individus peuvent aller chercher de la nourriture en groupe pour optimiser leur valeur sélective dans les milieux hétérogènes et imprévisibles. Nous pourrions alors nous demander comment cette stratégie a pu évoluer sans que des individus tricheurs profitent de ces avantages. La sélection multi-niveaux comme décrite pour la coopération semble être un cadre théorique tout à fait adapté pour explorer

ces questions. Si la composition phénotypique de la colonie a un impact sur la valeur sélective des individus qui la composent comme nous venons de le montrer à travers plusieurs études, les individus qui coopèrent pour que la colonie présente une valeur sélective importante vont alors pouvoir continuer à utiliser cette colonie qui a plus de chances de persister d'une année sur l'autre. L'intrusion de tricheurs, ne participant pas, par exemple, à la défense collective, fera baisser la « qualité globale » de la colonie et ces colonies présenteront une valeur sélective plus faible, en comparaison avec des colonies composées uniquement de « coopérateurs ». La présence de tricheurs sera donc contre-sélectionnée dans la population à travers la sélection à l'échelle de la colonie et non à l'échelle individuelle.

Encadré 8 : Méthodes de suivis pour l'étude des réseaux sociaux chez les espèces coloniales

Les bagues : un outil de départ pour l'étude des réseaux sociaux

Les oiseaux coloniaux sont pour le moment principalement suivis grâce aux lectures de bagues. Cette information nous permet de déterminer quels individus ont été vus sur la même colonie par exemple (information utilisée dans le chapitre 4). Nous avons alors une information sur son appartenance à un groupe.

Au-delà de l'appartenance à un groupe, on pourrait regarder où sont positionnés les individus dans la colonie et ainsi étudier le **choix d'un nid** en fonction de l'environnement social au sein d'une colonie.

Enfin, on pourrait relever des **comportements** sur le terrain ou utiliser toutes autres **mesures phénotypiques** pour étudier le lien entre cette proximité géographique de nidification et le phénotype des individus.

Les limites :

- Les informations récoltées dépendent de la pression d'observation et demandent un déploiement humain important pour le suivi d'un grand nombre de colonies.
- Dans le cas de la mouette rieuse, nichant dans des étangs à forte végétation, seuls les nids en périphérie de la végétation sont visibles depuis un affût flottant.
- Dans le cas du goéland railleur, nichant sur des ilots nus mais à forte densité, l'observation de tous les individus est facilitée mais dans de grandes colonies, les individus au centre de la colonie seront moins facilement observables. La densité rend aussi complexe la localisation des individus.

Au-delà des bagues :

De nouvelles méthodes de suivis (Holmberg, Norman & Arzoumanian 2009; Mennill *et al.* 2012) et de reconnaissance des individus (Kühl & Burghardt 2013) permettent d'étudier plus facilement les interactions entre les individus (voir (Krause *et al.* 2013; Kurvers *et al.* 2014).

Dans les cas de nos modèles d'études, deux méthodes pourraient être développées : la télémétrie VHF (ondes radio) et les GPS (satellite).

L'installation d'émetteurs ou de GPS sur les individus peut d'avérer difficile. Pour les mouettes rieuses, la pose des émetteurs pourrait être faite lors de captures au canon-net sur les adultes dans les champs derrière les tracteurs (méthode déjà utilisée pour du baguage). En revanche pour le goéland railleur, une réflexion sur la méthode de capture d'adulte devra d'abord être menée.

Au vu des tarifs du matériel, il faut noter que l'utilisation de GPS ne permettrait d'équiper qu'un petit nombre d'individus et est donc encore une méthode limitée, mais prometteuse, dans le cas des oiseaux coloniaux (Ponchon *et al.* 2013). Au contraire le système VHF est moins onéreux mais impose un effort de terrain important (et donc augmente le budget tout autant pour des suivis fins).

Le suivi par émetteur permettra de mieux comprendre la formation des groupes en début de saison chez le goéland railleur. On peut également utiliser ces méthodes pour étudier les associations de mouettes rieuses lors de la recherche d'alimentation en plaçant les récepteurs dans les champs alentours (suite du travail initié pendant la thèse d'Anne-Caroline Prévot-Julliard (1996)).

Les GPS, eux, permettraient, entre autres, de suivre les associations d'individus sur toute l'année. Un tel projet d'envergure serait coûteux, mais permettrait d'apporter des informations importantes dans les décennies à venir pour améliorer la compréhension de la vie en groupe et de l'impact des interactions entre individus sur la dynamique des colonies.

5. Les réseaux sociaux : une approche prometteuse pour l'étude des effets de la colonie sur la valeur sélective des individus

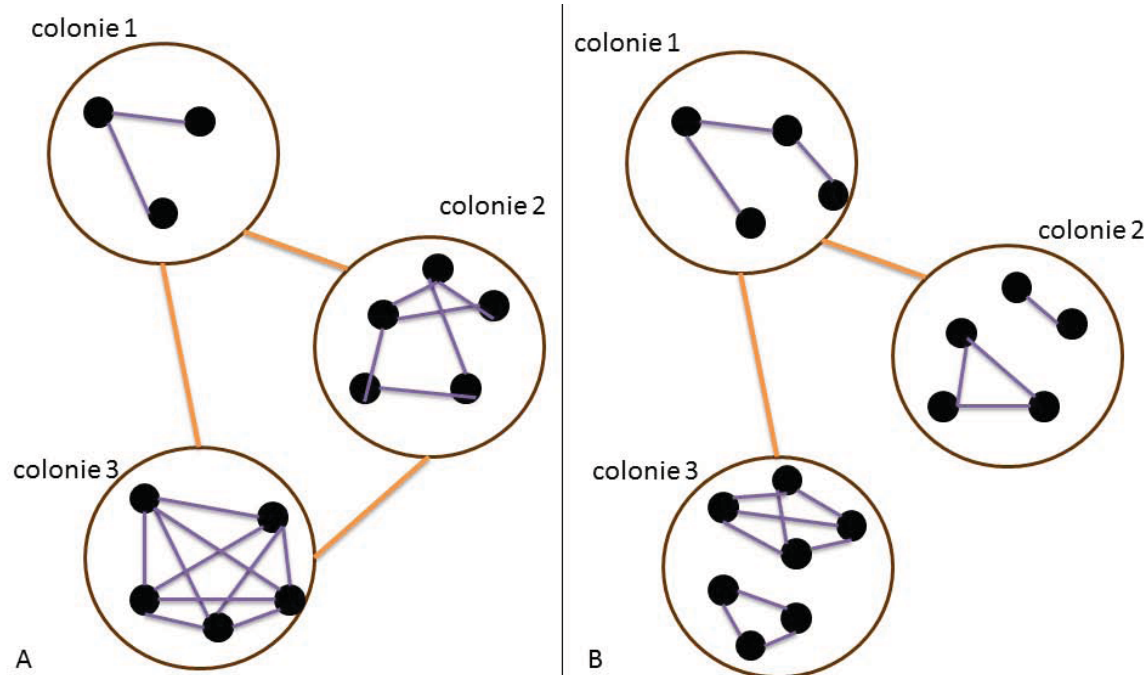
A plusieurs reprises nous avons mis en avant l'importance des relations de dépendances entre le niveau d'organisation de la colonie et les individus qui la composent, et notamment l'influence potentielle de la composition phénotypique de la colonie sur la valeur sélective d'un individu. Afin de comprendre et éventuellement prédire comment cette influence peut moduler la dynamique des populations d'oiseaux coloniaux, il est aujourd'hui important d'améliorer nos connaissances des processus qui la sous-tendent.

La colonie constitue l'environnement social qui exerce sur un individu une sélection de son phénotype déterminant sa valeur sélective (conjointement à d'autres formes de sélection). Cette forme de sélection est appelée « sélection sociale » (Wolf *et al.* 1999). Notons ici que pour comprendre comment cette sélection sociale s'opère, il peut être pertinent de séparer l'environnement social en différentes composantes. Ainsi, il serait intéressant de caractériser l'intensité de la sélection exercée soit par ses voisins proches (par exemple leur impact sur la recherche d'alimentation chez les mouettes rieuses [Prévot-Julliard 1996; Prévot-Julliard & Lebreton 1999]), soit par les partenaires d'hivernage (Firth & Sheldon 2016) ou bien encore par les partenaires de migration. Dans toutes ces situations les médiateurs de la sélection sociale sont les interactions entre individus (Silk, Alberts & Altmann 2003). Afin de comprendre comment la composition phénotypique de la colonie et la dynamique de cette composition influence la valeur sélective d'un individu, il est donc indispensable de caractériser quantitativement les interactions sociales au sein d'une colonie.

L'étude quantitative des interactions sociales a connu un essor substantiel au cours de la dernière décennie grâce au développement des approches par réseaux (et des méthodes

de suivis permettant ces analyses, voir encadré 8). Un réseau social est une représentation mathématique (ou graphique) des interactions entre individus constituant le groupe social (Encadré 9). En se basant sur un réseau social, il est possible, entre autre, de calculer des paramètres quantifiant, à partir du nombre et de la distribution des interactions entre individus, le degré d'intégration sociale d'un individu (voir par exemple Wey *et al.* 2008; Whitehead 2008; Farine & Whitehead 2015). Des descripteurs quantitatifs de la socialité des individus peuvent alors être corrélés avec des estimations de la valeur sélective de ces individus (*e.g.* survie, fécondité) pour étudier l'influence du groupe social et de sa composition sur cette valeur sélective.

Encadré 9 : Comment la structure sociale peut influencer la sélection de phénotypes ou la décision individuelle via la sélection sociale ?



Les décisions individuelles et l'évolution de certains phénotypes peuvent être modulées par la sélection sociale car les individus ont un environnement social différent même si ils partagent le même environnement physique. Les cercles représentent des colonies et les points des individus. Les individus interagissent au sein d'une colonie (traits violet) et la dispersion entre les colonies permet à des individus de différentes colonies d'interagir également (traits orange). Au sein de chaque colonie, on peut décrire les connections entre individus et identifier si tous les individus interagissent, donnant une colonie entièrement connectée (A-colonie 3) ou si des sous-groupes d'individus interagissent plus souvent entre eux qu'avec des individus d'un autre sous-groupe (B-colonie 3). La dispersion d'individus entre les colonies détermine le réseau social de la population en permettant ou en empêchant des individus d'interagir. Dans la situation B, où aucune dispersion n'est observée entre la colonie 2 et 3, les individus ont un environnement social différent de la situation A où les individus peuvent interagir avec les individus des autres colonies. Il n'est pas toujours évident de délimiter les colonies ou groupes quand la ségrégation n'est pas spatiale, on regarde alors directement des groupes d'individus qui interagissent plus souvent entre eux (Lusseau 2006; Mourier, Vercelloni & Planes 2012). Chez les espèces coloniales, un groupe est délimité par le site de sa colonie. Les individus peuvent organiser leur environnement social au sein de la colonie pour vivre ensemble. Une étude in-situ sur les mouettes rieuses dans une grande colonie a montré que les mouettes voisines ont tendance à aller chercher de la nourriture ensemble même si la colonie entière utilise la même ressource (ici une décharge) (Prévoit-Julliard & Lebreton 1999). Mais l'organisation sociale des espèces coloniales est pour le moment peu étudiée. De plus, la dispersion est un facteur clé de la dynamique des populations qui affecte fortement la survie, la reproduction et le flux de gènes (Encadré 4 de l'introduction). Évaluer comment l'environnement social peut agir sur les décisions de disperser serait une approche novatrice qui aiderait à comprendre les échanges d'individus entre les colonies ou les populations d'oiseaux coloniaux. L'environnement social crée des possibilités d'interactions et a donc un effet sur la sélection du partenaire, donc la transmission de traits à la descendance. Une compréhension de la dynamique sociale et des décisions des individus au regard de leur environnement social apporterait une vision nouvelle à la dynamique des populations, encore jamais étudié chez les oiseaux coloniaux. Je pense qu'il serait donc utile de mesurer ces échanges et interactions au niveau de la colonie et de la population et de caractériser leur contribution dans la dynamique des populations pendant la période de reproduction et tout au long de l'année. En effet, une étude récente a montré que des effets rémanents («carry-over effect» en anglais, c'est-à-dire qu'un processus pendant une saison va avoir un impact sur un individu la saison suivante, par exemple sur son succès de reproduction (Harrison *et al.* 2010)) pouvait influencer l'environnement social d'une saison sur l'autre (Firth & Sheldon 2016), et donc à long terme sûrement avoir des conséquences écologiques et évolutives importantes (Kurvers *et al.* 2014).

En résumé, les interactions au sein de la triade environnement physique, individu, groupe sociaux et colonie (et éventuellement méta-colonie) sont complexes (Croft, Darden & Wey 2016). Mais c'est seulement en s'intéressant à cette complexité qu'il deviendra possible de prédire précisément la dynamique spatio-temporelle des oiseaux coloniaux et donc d'une part de comprendre l'évolution du mode de vie colonial, et d'autre part de proposer des stratégies de conservation efficaces pour ces espèces.

Conclusion

Réponses aux trois questions évoquées en introduction :

1) Quelles informations pouvons-nous tirer de l'étude de la dynamique des colonies ?

→ Nous avons montré que l'étude de la dynamique des colonies permet d'apporter des réponses sur le fonctionnement des populations d'oiseaux coloniaux sans passer par des études à l'échelle individuelle. Alors que le suivi individuel permet de comprendre la structuration sociale d'une colonie, la dynamique coloniale peut être le témoin de changements environnementaux et de propriétés émergentes des décisions individuelles. Ces propriétés vont-elles-même agir sur la sélection de colonie par les autres individus et sur la dynamique de la population. Ces interactions reposent cependant sur des processus multi-échelles encore mal compris.

2) Le degré de socialité entre individus influence-t-il la dynamique coloniale ?

J'ai pu montrer qu'il existait certainement un niveau intermédiaire entre individu et colonie. La colonie est un rassemblement spatial d'individus. Mais au sein de chaque colonie,

des groupes sociaux peuvent se former. Ces interactions peuvent avoir des répercussions sur les individus eux-mêmes mais également sur le fonctionnement de leur sous-groupe ce qui en retour impacte la valeur sélective des individus composant le groupe.

- 3) Est-ce que les deux niveaux individus et colonies sont suffisants pour expliquer la dynamique des populations ou un troisième niveau, la méta-colonie, est-il nécessaire ?

→ Le niveau méta-colonie semble important également, notamment parce que l'extinction d'une colonie va donc amener ses individus à choisir un autre site, soit en colonisant un nouveau site, soit en rejoignant des sites existant. Et j'ai pu montrer que les processus de colonisation des sites dépendent largement de la dynamique des colonies avoisinantes.

Tous ces résultats confirment que l'étude de la dynamique des populations des espèces coloniales, mais aussi de l'évolution de ce mode de vie, impose de travailler sur l'ensemble des niveaux d'organisation : l'individu, le groupe social, la colonie, la méta-colonie qui interagissent entre eux par des boucles d'actions et de rétro-actions. L'étude de ces systèmes complexes reste sans aucun doute un challenge à relever sur le long terme mais est sans aucun doute porteur de grandes avancées conceptuelles et méthodologiques.

Bibliographie :

- Balkiz O., Béchet A., Rouan L., Choquet R., Germain C., Amat J. a, *et al.* (2010) Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. *The Journal of animal ecology* **79**, 1045–56.
- Balkiz Ö., Özesmi U., Pradel R., Germain C., Siki M., Amat J.A., *et al.* (2007) Range of the Greater Flamingo , *Phoenicopterus roseus* , metapopulation in the Mediterranean : new insights from Turkey. *Journal of Ornithology* **148**, 347–355.
- Barbraud C., Johnson A.R. & Bertault G. (2003) Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology* **72**, 246–257.
- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2005) Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in Blue Petrels. *Ecology* **86**, 682–692.
- Béchet A., Germain C., Sandoz A., Hirons G.J.M., Green R.E., Walmsley J.G., *et al.* (2008) Assessment of the impacts of hydrological fluctuations and salt pans abandonment on Greater flamingos in the Camargue, South of France. *Biodiversity and Conservation* **18**, 1575–1588.
- Besnard A. (2001) *Evolution de l'élevage des poussins en crèche chez les laridés*. Université de Montpellier II Sciences et Techniques.
- Boucheker A., Samraoui B., Prodon R., Amat J. a., Rendón-Martos M., Baccetti N., *et al.* (2011) Connectivity between the Algerian population of Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* and those of the Mediterranean basin. *Ostrich* **82**, 167–174.
- 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. *Biology Letters* **4**, 538–540.
- Boyland N.K., James R., Mlynski D.T., Madden J.R. & Croft D.P. (2013) Spatial proximity loggers for recording animal social networks: Consequences of inter-logger variation in performance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **67**, 1877–1890.
- Brown C. & Brown M. (2004) Group size and ectoparasitism affect daily survival probability in a colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**, 498–511.
- Brunton D. (1999) Optimal colony size for at least terns: an intercolony study of opposing selective pressures by predators. 607–615.
- Burger J. (1984) Colony stability in least terns. *The Condor* **86**, 61–67.
- Cam E., Oro D., Pradel R. & Jimenez J. (2004) Assessment of hypotheses about dispersal in a

- long-lived seabird using multistate capture-recapture models. *Journal of Animal Ecology* **73**, 723–736.
- Chokri M.A. (2008) *Importance de l'environnement du salin de Sfax, Tunisie, pour la reproduction des oiseaux d'eau coloniaux*. Faculté des sciences de Bizerte.
- Chokri M.A., Hammouda A. & Tavecchia G. (2011) Survival of Slender-billed Gull chicks during the crèching period. *Bird Study* **58**, 443–449.
- Chokri M.A. & Selmi S. (2012) Nesting phenology and breeding performance of the slender-billed gull *Chroicocephalus genei* in Sfax salina, Tunisia. *Ostrich* **83**, 13–18.
- Croft D.P., Darden S.K. & Wey T.W. (2016) Current directions in animal social networks. *Current Opinion in Behavioral Sciences* **12**, 52–58.
- Doligez B., Cadet C., Danchin E. & Boulinier T. (2003) When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* **66**, 973–988.
- Drewe J.A., Weber N., Carter S.P., Bearhop S., Harrison X.A., Dall S.R.X., *et al.* (2012) Performance of proximity loggers in recording intra- and inter-species interactions: A laboratory and field-based validation study. *PLoS ONE* **7**.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.-I., Knowler D.J., Lévêque C., *et al.* (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **81**, 163–82.
- Falcucci A., Maiorano L. & Boitani L. (2007) Changes in land-use/land-cover patterns in Italy and their implications for biodiversity conservation. *Landscape Ecology* **22**, 617–631.
- Farine D.R., Montiglio P.O. & Spiegel O. (2015) From Individuals to Groups and Back: The Evolutionary Implications of Group Phenotypic Composition. *Trends in Ecology and Evolution* **30**, 609–621.
- Farine D.R. & Whitehead H. (2015) Constructing, conducting, and interpreting animal social network analysis. *The Journal of animal ecology* **84**, 1144–1163.
- Firth J.A. & Sheldon B.C. (2016) Social carry-over effects underpin trans-seasonally linked structure in a wild bird population. *Ecology letters*.
- Firth J.A., Sheldon B.C., Farine D.R., Firth J.A. & Farine D.R. (2016) Pathways of information transmission among wild songbirds follow experimentally imposed changes in social foraging structure. *Biology Letters* **12**.
- Foley J.A. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science* **309**, 570–574.
- Geraci J., Béchet A., Cézilly F., Ficheux S., Baccetti N., Samraoui B., *et al.* (2012) Greater flamingo colonies around the Mediterranean form a single interbreeding population

- and share a common history. *Journal of Avian Biology* **43**, 341–354.
- Grinsted L., Pruitt J.N., Settepani V. & Bilde T. (2013) Individual personalities shape task differentiation in a social spider. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **280**, 20131407.
- Harrison X.A., Blount, Jonathan D., Inger R., Norris R.D. & Bearhop S. (2010) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* **79**, 974–982.
- Holmberg J., Norman B. & Arzoumanian Z. (2009) Estimating population size, structure, and residency time for whale sharks *Rhincodon typus* through collaborative photo-identification. *Endangered Species Research* **7**, 39–53.
- Hunt G., Eppley Z.A. & Schneider D.C. (1986) Reproductive-performance of seabirds: the importance of population and colony size. *Auk* **103**, 306–317.
- Inchausti P. & Weimerskirch H. (2002) Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology* **71**, 765–770.
- Jovani R., Lascelles B., Garamszegi Z., Mavor R., Thaxter C.B., Oro D., *et al.* (2015) Colony size and foraging range in seabirds. *Oikos*, 001–007.
- Julliard R. (1999) Sex-specific dispersal in spatially varying environments leads to habitat-dependent evolutionarily stable offspring sex ratios. *Behavioral Ecology* **11**, 421–428.
- Keiser C.N. & Pruitt J.N. (2014) Personality composition is more important than group size in determining collective foraging behaviour in the wild. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **281**, 20141424.
- Kitaysky A.S., Piatt J.F., Hatch S.A., Kitaiskaia E. V., Benowitz-Fredericks Z.M., Shultz M.T., *et al.* (2009) Food availability and population processes: severity of nutritional stress during reproduction predicts survival of long-lived seabirds. *Functional Ecology* **24**, 625–637.
- Krause J., Krause S., Arlinghaus R., Psorakis I., Roberts S. & Rutz C. (2013) Reality mining of animal social systems. *Trends in Ecology and Evolution* **28**, 541–551.
- Kühl H.S. & Burghardt T. (2013) Animal biometrics: Quantifying and detecting phenotypic appearance. *Trends in Ecology and Evolution* **28**, 432–441.
- Kurvers R.H.J.M., Krause J., Croft D.P., Wilson A.D.M. & Wolf M. (2014) The evolutionary and ecological consequences of animal social networks: emerging issues. *Trends in ecology & evolution* **29**, 326–35.
- Lepers E., Lambin E.F., Janetos A.C., DeFRIES R., Achard F., Ramankutty N., *et al.* (2005) A

- Synthesis of Information on Rapid Land-cover Change for the Period 1981–2000. *BioScience* **55**, 115.
- Lindstrom J., Kokko H. & Lindström J. (2002) Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters* **5**, 338–344.
- Lotze H.K., Lenihan H.S., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke G., Kay M.C., *et al.* (2006) Depletion, Degredation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science* **312**, 1806–1809.
- Lusseau D. (2006) Evidence for social role in a dolphin social network. *Evolutionary Ecology* **21**, 357–366.
- Lusseau D. & Newman M.E.J. (2004) Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**, S477–S481.
- MacArthur R.H. (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*, Princeton .
- Mariette M.M. & Griffith S.C. (2012) Conspecific attraction and nest site selection in a nomadic species , the zebra finch. *Oikos* **121**, 823–834.
- Martin T.G., Chadès I., Arcese P., Marra P.P., Possingham H.P. & Norris D.R. (2007) Optimal conservation of migratory species. *PLoS ONE* **2**, 3–7.
- Mcperson M., Smith-Lovin L. & Cook J.M. (2001) Birds of a Feather: Homophily in Social Networks. *Annual Review of Sociology* **27**, 415–444.
- Mennill D.J., Doucet S.M., Ward K.A.A., Maynard D.F., Otis B. & Burt J.M. (2012) A novel digital telemetry system for tracking wild animals: A field test for studying mate choice in a lekking tropical bird. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 663–672.
- Mourier J., Vercelloni J. & Planes S. (2012) Evidence of social communities in a spatially structured network of a free-ranging shark species. *Animal Behaviour* **83**, 389–401.
- Olsson O. (1997) Effects of food availability on fledging condition and post-fledging survival in king penguin chicks. *Polar Biology* **18**, 161–165.
- Oro D. (2002) Breeding Biology and Population Dynamics of Slender-billed Gulls at the Ebro Delta (Northwestern Mediterranean). *Waterbirds* **25**, 67–77.
- Oro D. (1996) Interspecific kleptoparasitism in Audouin’s Gull *Larus audouinii* at the Ebro Delta, northeast Spain: a behavioural response to low food availability. *Ibis* **138**, 218–221.
- Oro D. & Martinez-Vilalta A. (1994) Factors Affecting Kleptoparasitism and Predation Rates Upon a Colony of Audouins Gull (*Larus-Audouinii*) By Yellow-Legged Gulls (*Larus-Cachinnans*) in Spain. *Colonial Waterbirds* **17**, 35–41.

- Parmesan C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual of Ecology, Evolution and Systematics* **37**, 637–669.
- Péron G., Crochet P.-A., Doherty P.F. & Lebreton J.-D. (2010a) Studying dispersal at the landscape scale : efficient combination of population surveys and capture – recapture data. *Ecology* **91**, 3365–3375.
- Péron G., Lebreton J.-D. & Crochet P.-A. (2010b) Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *The Journal of animal ecology* **79**, 317–26.
- Ponchon A., Grémillet D., Doligez B., Chambert T., Tveraa T., González-Solís J., *et al.* (2013) Tracking prospecting movements involved in breeding habitat selection: Insights, pitfalls and perspectives. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 143–150.
- Prévot-Julliard A.-C. (1996) *Rôle de la dispersion dans la dynamique d'une population de mouette rieuse "Larus ridibundus."* Université de Montpellier.
- Prévot-Julliard A.-C. & Lebreton J.-D. (1999) Spatial organization of foraging within a Black-headed gull *Larus ridibundus* colony. *Ibis, Short communications* **141**, 140–150.
- Pruitt J.N., Grinsted L. & Settepani V. (2013) Linking levels of personality: Personalities of the “average” and “most extreme” group members predict colony-level personality. *Animal Behaviour* **86**, 391–399.
- Pruitt J.N. & Riechert S.E. (2011) How within-group behavioural variation and task efficiency enhance fitness in a social group. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **278**, 1209–15.
- Raine A.F., Gauci M. & Barbara N. (2016) Illegal bird hunting in the Maltese Islands: an international perspective. *Oryx* **50**, 597–605.
- Ramírez F., Abdennadher A., Sanpera C., Jover L., Wassenaar L.I. & Hobson K.A. (2011) Assessing waterbird habitat use in coastal evaporative systems using stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and δD) as environmental tracers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **92**, 217–222.
- Ramírez F., Navarro J., Afán I., Hobson K. a, Delgado A. & Forero M.G. (2012) Adapting to a changing world: unraveling the role of man-made habitats as alternative feeding areas for slender-billed gull (*Chroicocephalus genei*). *PloS one* **7**, e47551.
- Reidsma P., Tekelenburg T., van den Berg M. & Alkemade R. (2006) Impacts of land-use change on biodiversity: An assessment of agricultural biodiversity in the European Union. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **114**, 86–102.
- Rudenko A.G.. (1996) Present Status of Gulls and Terns Nesting in the Black Sea Biosphere Reserve Source. *Colonial Waterbirds* **19**, 41–45.

- Sanz-Aguilar A., Tavecchia G., Afan I., Ramirez F., Doxa A., Bertolero A., *et al.* (2014) Living on the edge: Demography of the Slender-billed gull in the Western Mediterranean. *PLoS ONE* **9**, e92674.
- Serrano D., Forero M.G., Donazar J. a. & Tella J.L. (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology* **85**, 3438–3447.
- Serrano D. & Tella J.L. (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.
- Silk J.B. (2007) Social components of fitness in primate groups. *Science (New York, N.Y.)* **317**, 1347–1351.
- Silk J.B., Alberts S.C. & Altmann J. (2003) Social Bonds of Female Baboons. *Science* **302**, 1231–1235.
- Stamps J.A. (1988) Conspecific Attraction and Aggregation in Territorial Species. *The American Naturalist* **131**, 329–347.
- Tarnita C.E., Ohtsuki H., Antal T., Fu F. & Nowak M.A. (2009) Strategy selection in structured populations. *Journal of theoretical biology* **259**, 570–581.
- Tern C. & Bay B. (2014) Age-dependent breeding dispersal and adult survival within a metapopulation of Common Terns *Sterna hirundo*. 534–547.
- Tourenq C., Johnson A.R. & Gallo A. (1995) Adult Aggressiveness and Crèching Behavior in the Greater Flamingo , *Phoenicopterus ruber roseus*. *Colonial Waterbirds* **18**, 216–221.
- Wagner R.H. & Danchin E. (2003) Conspecific copying: a general mechanism of social aggregation. *Animal Behaviour* **65**, 405–408.
- Weimerskirch H. (1992) Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* **64**.
- Wey T., Blumstein D.T., Shen W. & Jordán F. (2008) Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour* **75**, 333–344.
- Whitehead H. (2008) *Analyzing animal societies*, University. Chicago, USA.
- Wolf J.B., Brodie III E.D. & Moore A.J. (1999) Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process. II. Selection Resulting from Social Interactions. *The American Naturalist* **153**, 254–266.
- Xia S., Liu Y., Wang Y., Chen B., Jia Y., Liu G., *et al.* (2016) Wintering waterbirds in a large river floodplain: Hydrological connectivity is the key for reconciling development and conservation. *Science of The Total Environment* **573**, 645–660

Discussion

Annexes



Le plus joli nom de lieu-dit qu'il m'ait été donné de voir (Loire, France)

Photo : © Charlotte Francesiaz

Annexe A

FICHE METHODE : Capture-Marquage-Recapture

Le principe en bref

Les méthodes de Capture-Marquage-Recapture ont été développées pour permettre de suivre et d'identifier les individus (marquage individuel unique ou marquage par cohorte). Le principe est d'identifier un individu lors de sa première capture à l'aide d'une marque (voir section suivante) et de noter toutes les recaptures ou ré-observations au cours de la vie de l'individu, parfois avec des informations complémentaires comme son site ou son comportement au moment de la ré-observation. Ce type de données permet l'utilisation d'analyses statistiques prenant en compte la probabilité de détection des individus pour estimer les paramètres démographiques (abondance, taux de survie, de reproduction, etc.).

Le début de la CMR

L'indice de Lincoln-Peterson est le plus ancien et le plus connu des estimateurs d'abondance par capture-recapture (Williams, Nichols & J. 2002). Il permet d'estimer une taille de population à partir de deux occasions de capture grâce à la relation suivante :

$$\frac{N}{M} = \frac{C}{R} \quad \text{donc} \quad N = (M * C)/R$$

Avec:

N = Taille de la population

M = Nombre d'individus initialement marqués (1^{ère} occasion)

C = Nombre d'individus capturés ou observés (2^{ème} occasion)

R = Nombre d'individus marqués initialement et retrouvés lors de la deuxième (2^{ème} occasion)

Cependant les méthodes d'estimations de taille de populations ont fortement évolué depuis et la capture-recapture a permis une grande diversité d'utilisation.

Les types de marques

Une marque permet d'identifier un individu. Elle peut être **naturelle** ou **artificielle**. Pour la première, il s'agit par exemple de signatures de pelage chez le lynx (Blanc 2014) ou de nageoire dorsale chez le grand dauphin (Nicholson *et al.* 2012). Ces marques-là sont souvent « recapturées » par photographies (pièges photos automatiques ou photos lors de prospections). On emploie alors le terme de « réobservation » quand un individu n'est pas capturé physiquement. Dans le cas de marques artificielles, un panel de choix est disponible. Ce choix est fait en fonction de l'espèce que l'on souhaite suivre. En effet selon la longévité de l'espèce, son milieu de vie, sa corpulence et d'autres facteurs qui lui sont propres, le type de marquage doit être adapté.

Ainsi les oiseaux sont suivis principalement à l'aide de bagues à la patte, les libellules par des marques de couleurs, les tortues par des marques sur leur carapace etc. Le coût du marquage ainsi que les conditions de relectures conditionnent également le choix des bagues. Par exemple, pour une espèce d'oiseau dont on souhaite connaître les migrations en dehors du site de suivi où les efforts de relectures sont concentrées, il est primordial d'ajouter des bagues facilement lisibles à l'aide de longue vue comme les bagues Darvic (ou éventuellement des combinaisons de bagues couleurs mais moins lisible et plus susceptible d'avoir des erreurs). Pour des oiseaux d'eau, si les pattes sont facilement lisibles hors de l'eau les bagues Darvic conviennent, sinon des colliers ou marques nasales sont utilisées, par exemple pour les canards (Fabião, Rodrigues & Figueiredo 2001).

Une marque doit durer la vie d'un individu afin de ne pas fausser les méthodes (voir paragraphe suivant). Elle doit être unique pour identifier l'individu et le marquage et la recapture doivent être le moins invasifs possibles. Dans le cas des baguages de mouettes rieuses et de goélands railleurs de ma thèse, le baguage est rapide et se fait sur les poussins. Les relectures sont ensuite non-invasives puisque les individus ne sont pas à proprement recapturés, les réobservations se font à la longue vue.

Les méthodes statistiques de Capture-Marquage-Recapture (CMR)

- *Que permettent-elles d'exprimer ?*

→ *Abondance*

→ *Estimation de paramètres démographiques*

- *Survie, Dispersion, Recrutement (accès à la reproduction)*

→ *Estimation de probabilités de changements d'états*

- *Transition de non-reproducteurs à reproducteurs, Transition d'un individu malade à un individu sain (et vice-versa), etc.*

→ *Estimation de la probabilité de détection d'un individu*

- *C'est-à-dire la probabilité d'observer un individu sachant qu'il est présent dans la zone d'étude*

- *Les histoires de capture*

Chaque individu a son histoire de capture. C'est un résumé de ces rencontres tout le long de l'étude. Une succession de 1 et de 0 : 1 signifie que l'individu a été vu, 0 qu'il n'a pas été vu (voir Figure A1). Une probabilité de détection est calculée pour prendre en compte la détection imparfaite.

Le pas de temps du protocole de suivi dépend à la fois du cycle de vie de l'individu et de son comportement. Pour les espèces longévives, le pas de temps est généralement annuel et les occasions de recapture se déroulent souvent lors de la saison de reproduction. Donc, pour une étude de 5 ans, un individu ayant pour histoire de vie 10011 est un individu marqué la première année, pas revu durant les 2 années suivantes, puis revus les 2 dernières années. Le zéro peut signifier deux situations : (i) l'individu était dans la zone présente mais n'a pas été revu, (ii) l'individu n'était pas dans la zone d'étude (émigration). Si l'histoire de vie d'un individu se termine par un 0 (pour la dernière année), alors une troisième possibilité s'ouvre quant à la signification de ce 0 : l'individu peut être mort. C'est ainsi qu'émigration et mortalité peuvent être confondus (Nichols *et al.* 1987; Lebreton *et al.* 1992).

On peut ajouter de l'information aux individus revus et leur attribuer un **état** (« state » en anglais). On peut alors imaginer ce que l'on souhaite : l'individu est vu *sur le site A, sur le site B etc.* ou l'individu est vu *malade, en bonne santé etc.*

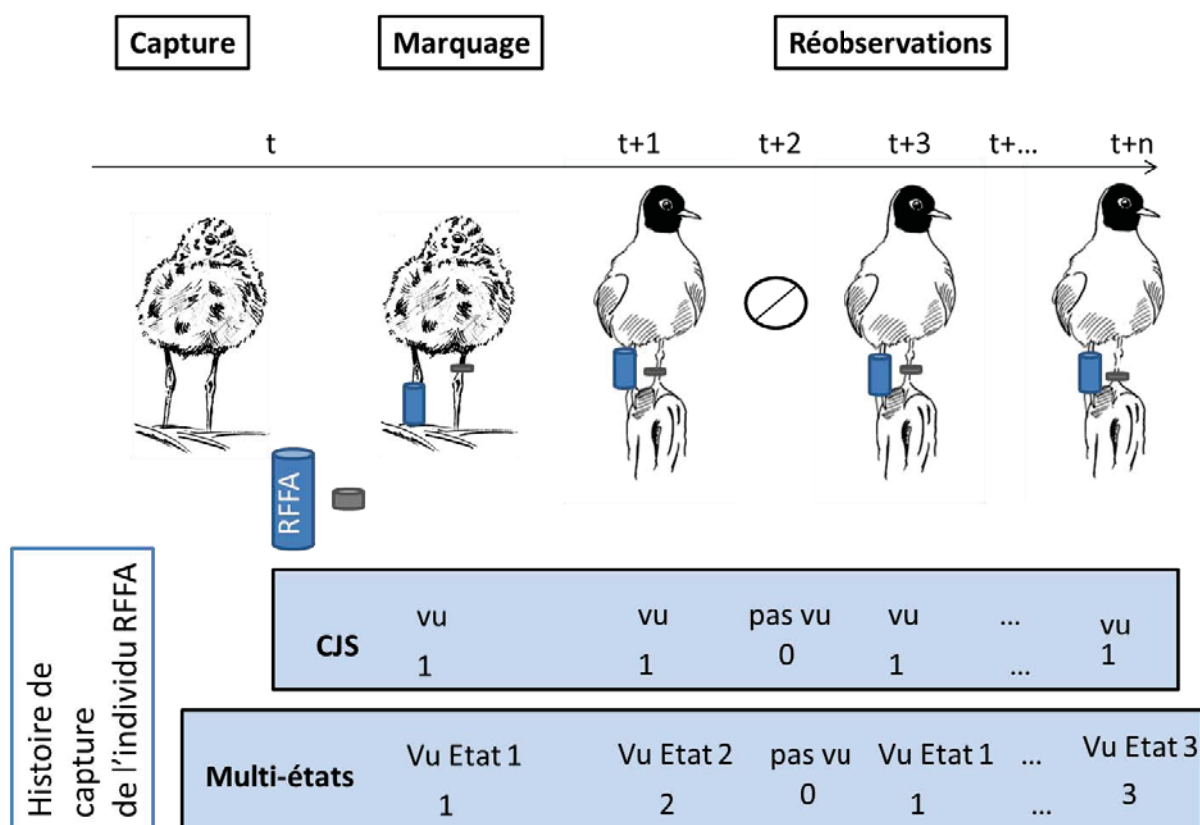


Figure A1 : Illustration des méthodes de CMR et écriture des histoires de capture (aussi appelé histoire de vie) d'un individu.

- *L'évolution des modèles de CMR*

Modèle CJS (Cormack-Jolly-Seber) : Avec un seul état (vivant) qui peut être détecté ou pas tout au long de sa vie (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965)

Modèle multisites : Un individu peut être vivant mais les individus peuvent être vus sur des sites différents (Brownie *et al.* 1993; Schwarz, F. & Arnason 1993)

Modèle multi-états : Etre sur un site est un état particulier, et le concept a donc été généralisé où un état peut être un site, un état physiologique ou n'importe quelle autre information que l'on souhaite assigner à l'individu (Lebreton *et al.* 2009)

Modèle multi-événements : Finalement ici au lieu d'assigner l'état d'un individu directement dans le codage des histoires de vie, (Pradel 2005) suggère de coder des événements, c'est-à-dire des observations directes sur le terrain. Ensuite ces événements peuvent être reliés à un

ou plusieurs états. Les modèles multi-états sont donc simplement des modèles multi-événements où 1 événement est relié à un seul état sans incertitude.

Les modèles multi-événements en détails

Dans les modèles multi-événements, les observations sur le terrain sont des « **événements** » dont on est certain et qui fournissent de l'information sur les « **états** » sous-jacents des individus. Par exemple, un événement peut être une observation d'un individu x sur une colonie y (chose certaine car observée), et un état sous-jacent peut être l'individu x est nicheur sur la colonie y (chose dont on n'est pas certain car le statut reproducteur peut être difficile à évaluer). Ces modèles considèrent que les individus passent indépendamment d'un état à un autre parmi un jeu d'états préalablement défini (exemple : nicheur ; non nicheur). Les transitions d'un état à un autre se font selon une chaîne de Markov entre deux observations successives (deux années de reproduction successives). Les états successifs occupés par un individu ne sont pas observés directement, ce sont les événements qui sont observés directement, et à chaque occasion de capture, un événement parmi un jeu d'événements est attribué et la probabilité d'être dans un état est estimée. Les modèles multi-événements sont construits autour de trois paramètres : le vecteur de probabilités d'être dans un certain état initial (il s'agit de l'état des individus à la première capture), la matrice de probabilités de transition entre états, et la matrice de probabilité d'observer sur le terrain les « événements » sachant les « états » des individus.

Bibliographie

Blanc L. (2014) *Dynamique des populations d'espèces rares et élusives: Le lynx boréal en Europe*. Université de Montpellier.

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

Cormack R.M. (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* **51**, 429–438.

Fabião A., Rodrigues D. & Figueiredo M. (2001) The use of nasal markers for monitoring Mallard populations. In: *International Wildlife Management Congress, 2nd, Bethesda (USA)*, The Wildli. pp. 316–318.

Jolly G.M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and

- immigration-stochastic model. *Biometrika* **52**, 225–247.
- Lebreton J., Burnham K.P., Clobert J. & Anderson D.R. (1992) Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals : A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* **62**, 67–118.
- Lebreton J.D., Nichols J.D., Barker R.J., Pradel R. & Spindelov J.A. (2009) *Chapter 3 Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture-Recapture Models*, 1st edn. Elsevier Ltd.
- Nichols J.D., Hepp G.R., Pollock K.H. & Hines J.E. (1987) The Husting dilemma: a methodological note. *Ecology* **68**, 213–217.
- Nicholson K., Bejder L., Allen S.J., Krtzen M. & Pollock K.H. (2012) Abundance, survival and temporary emigration of bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) off Useless Loop in the western gulf of Shark Bay, Western Australia. *Marine and Freshwater Research* **63**, 1059–1068.
- Pradel R. (2005) Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* **61**, 442–7.
- Schwarz C.J., F. S.J. & Arnason A.N. (1993) Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics* **49**, 177–193.
- Seber G.A.F. (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* **52**.
- Williams B.K., Nichols J.D. & J. C.M. (2002) Estimating Abundance for Closed Populations with Capture-Recapture Methods. In: *Analysis and Management of Animal Populations, 1st Edition*, Academic P. .

Annexe B

FICHE METHODE : Sélection de l'habitat

Ecological Niche Factor Analysis ENFA

A quoi servent les modèles de sélection de l'habitat ?

- ➔ A définir les conditions d'habitat d'une espèce
- ➔ A définir l'habitat utilisé par une espèce
- ➔ A décrire la distribution d'une espèce

Niche écologique

Hutchinson (1957) définit la niche écologique comme un hypervolume où chaque dimension de l'espace représente une ressource ou une condition de l'environnement.

Comment fonctionnent les ENFA ?

Les analyses de niche de type ENFA caractérisent le lien entre l'occupation d'un site par une espèce et ses caractéristiques par rapport à celles de l'habitat disponible (Figure B1) (Hirzel, Helfer & Metral 2001; Calenge 2006).

Basées sur le principe de la niche écologique de Hutchinson (Hutchinson 1957), elles utilisent seulement des **données de présence** (Hirzel *et al.* 2006) et mesurent la **niche réalisée** (sites occupés) à l'intérieur de **l'habitat disponible** (totalité des sites). Elles permettent d'identifier les variables pertinentes pour la sélection de l'habitat par une espèce (Hirzel & Guisan 2002) grâce à deux mesures spécifiques :

- la **marginalité** identifie les variables qui contribuent le plus à l'ensemble. Elle correspond à l'écart entre le barycentre des conditions utilisées et l'ensemble des conditions disponibles. Elle définit l'excentricité de la niche par rapport aux conditions réelles du milieu. Plus la niche est excentrée, plus la marginalité est forte et plus les conditions moyennes utilisées par l'espèce s'écartent des conditions moyennes disponibles.
- la **spécialisation** mesure la dispersion de la niche (Basille *et al.* 2008)

Cette métrique est une mesure de largeur de niche. Elle se mesure par le rapport de variance des conditions disponibles sur les conditions utilisées. Plus une espèce est spécialiste, plus sa niche écologique sera étroite. La spécialisation correspond ainsi à la tolérance d'une espèce par rapport aux conditions environnementales.

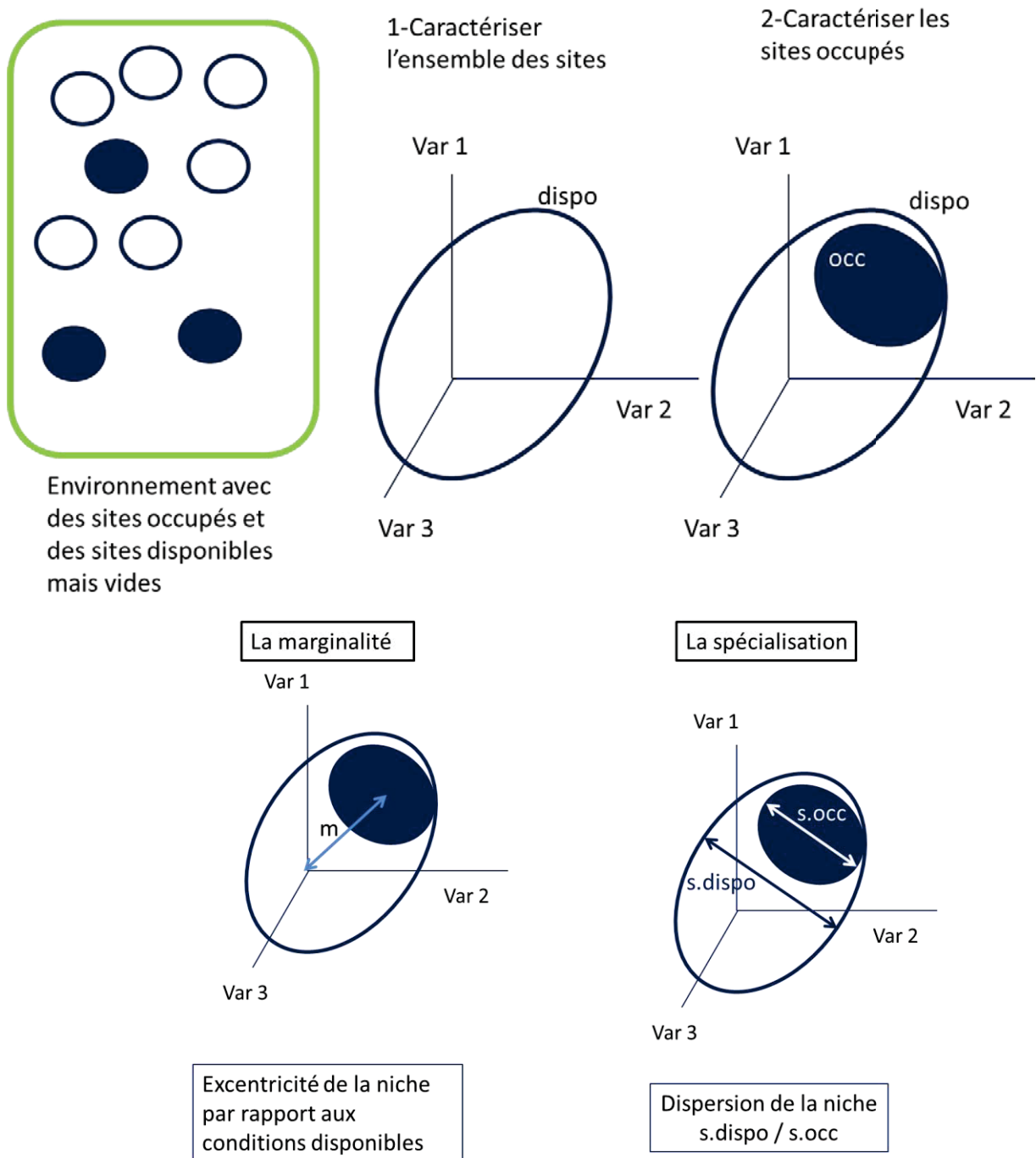


Figure B1 : Les cercles vides représentent l'habitat disponible dans l'espace multidimensionnel défini à partir des variables environnementales considérées. Les cercles pleins représentent l'habitat utilisé par l'espèce. Figure inspirée de Basille *et al* 2008

Bibliographie :

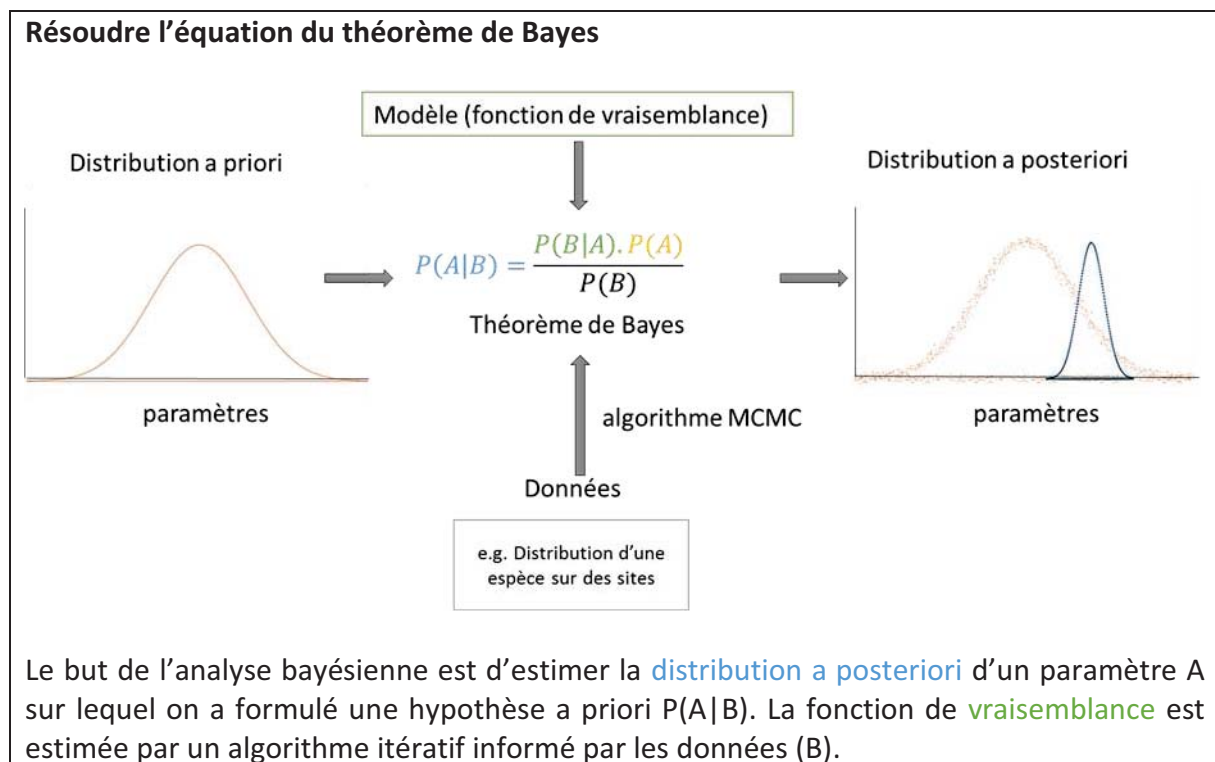
- Basille M., Calenge C., Marboutin É., Andersen R. & Gaillard J.-M. (2008) Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* **211**, 233–240.
- Calenge C. (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**, 516–519.
- Hirzel a. H., Helfer V. & Metral F. (2001) Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* **145**, 111–121.
- Hirzel A. & Guisan A. (2002) Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* **157**, 331–341.
- Hirzel A.H., Le Lay G., Helfer V., Randin C. & Guisan A. (2006) Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* **199**, 142–152.
- Hutchinson B.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia of Quantitative Biology* **22**, 415–427.

Annexe C

FICHE METHODE : Modèles bayésiens

Le principe

Le but de l'analyse statistique est de tester de manière probabiliste une hypothèse sur les processus qui génèrent un jeu de données. En analyse fréquentiste, on ne fait aucune hypothèse sur la distribution des paramètres à estimer. L'analyse bayésienne consiste à utiliser des données et une fonction de vraisemblance pour mettre à jour des distributions de paramètres définies a priori.



Fonctionnement de la méthode MCMC:

- 1/ Prendre une valeur de paramètre initiale
- 2/ Tirer aléatoirement une autre valeur (selon l'algorithme utilisé)
- 3/ Evaluer si la nouvelle valeur de paramètre est meilleure ou moins bien que la première sachant le modèle et les valeurs de paramètres choisies.

→ Cela revient à comparer la **distribution a posteriori** de l'itération n+1 à la distribution a posteriori de l'itération n. On compare alors les vraisemblances du modèle de l'itération n+1 au modèle de l'itération n, sachant les données.

4/ Si la probabilité du modèle de l'itération n+1 est supérieure à celle de l'itération n, on accepte ces nouvelles valeurs de paramètre; sinon on décide de les rejeter ou de revenir aux précédentes avec une probabilité de 50%.

Quand ne peut plus améliorer les valeurs de paramètres, l'**état stationnaire** (chaîne de Markov) est alors atteint. Les valeurs des paramètres sont interprétées à l'état stationnaire, que l'on vérifie par des tests de convergence comme le test de Gelman et al (2004).

L'intérêt du bayésien

- Possible d'ajuster des modèles complexes dont les solutions asymptotiques sont inaccessibles aux statistiques fréquentistes.
- Profiter de la connaissance acquise a priori sur le système d'étude.
Cela permet, en particulier, d'ajuster des modèles avec des jeux de données de petites tailles ou hétérogènes.
- « Faire des stats comme on pense ».

Kery & Schaub (2012) défendent la logique du bayésien en argumentant que c'est la façon dont on pense et dont on apprend au quotidien. On dispose d'une information et d'une connaissance, et à chaque nouvelle expérience à laquelle nous sommes confrontés, nous réévaluons la connaissance.

C'est une sorte de mise à jour de la connaissance face à l'expérience.

Le Bayésien en pratique :

1) Construire le modèle

Enjeu : définir les variables et les distributions a posteriori des paramètres

2) Mettre à jour les distributions en les confrontant aux données via la fonction de vraisemblance et un algorithme de type MCMC

3) Vérifier la convergence et le fit du modèle

5) Interprétations des résultats: Densités a posteriori des paramètres, pvalues bayésiennes

Un exemple d'utilisation sous R

On cherche à estimer la tendance d'une population quelconque (simulée pour les besoins de l'exposé). Nous comparerons les résultats de l'estimation **fréquentiste** et **bayésienne**.

1- Simulation des données sous R

```
# ordonnée à l'origine et variation populationnelle
# simulées (paramètres à estimer)
a=5
b=-0.05

# variable années
x=1:100

# modèle
y=a+b*x
y1=exp(y)
y2=rpois(n=x, lambda=y1)
```


2- Ecriture du modèle sous R																																		
Régression linéaire fréquentiste	Régression linéaire bayésienne																																	
<pre># régression m1=glm(y2~x, family="poisson") summary(m1)</pre>	<pre># mod.R model{ # priors a~dnorm(0,0.0001) b~dnorm(0,0.0001) # vraisemblance for(i in 1:nx){ y2[i]~dpois(lambda[i]) # modèle log(lambda[i])<-a+b*x[i] } } ylist=list(y2=y2,x=x,nx=length(x)) params=c("a","b") mbays=jags.model(file="mod.R",data=ylist,n.chains= update(mbays,n.iter=1000) mb2=coda.samples(mbays,variable.names=params,n.ite summary(mb2)</pre>																																	
3- Résumé des résultats																																		
<pre>> summary(m1)</pre> <p>Call: glm(formula = y2 ~ x, family = "poisson")</p> <p>Deviance Residuals: Min 1Q Median 3Q Max -2.2395 -0.7518 -0.0492 0.6043 3.6102</p> <p>Coefficients: Estimate Std. Error z value Pr(> z) (Intercept) 5.021234 0.027422 183.11 <2e-16 *** x -0.050641 0.001029 -49.23 <2e-16 *** --- Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1</p> <p>(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)</p> <p>Null deviance: 3936.07 on 99 degrees of freedom Residual deviance: 104.53 on 98 degrees of freedom AIC: 530.13</p> <p>Number of Fisher Scoring iterations: 4</p>	<pre>> summary(mb2)</pre> <p>Iterations = 2001:3000 Thinning interval = 1 Number of chains = 3 Sample size per chain = 1000</p> <p>1. Empirical mean and standard deviation for each variable, plus standard error of the mean:</p> <table border="1"> <thead> <tr> <th></th> <th>Mean</th> <th>SD</th> <th>Naive SE</th> <th>Time-series SE</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>a</td> <td>5.02154</td> <td>0.027393</td> <td>5.001e-04</td> <td>1.138e-03</td> </tr> <tr> <td>b</td> <td>-0.05066</td> <td>0.001062</td> <td>1.938e-05</td> <td>4.494e-05</td> </tr> </tbody> </table> <p>2. Quantiles for each variable:</p> <table border="1"> <thead> <tr> <th></th> <th>2.5%</th> <th>25%</th> <th>50%</th> <th>75%</th> <th>97.5%</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>a</td> <td>4.96517</td> <td>5.00386</td> <td>5.02165</td> <td>5.04086</td> <td>5.07237</td> </tr> <tr> <td>b</td> <td>-0.05273</td> <td>-0.05135</td> <td>-0.05066</td> <td>-0.04997</td> <td>-0.04848</td> </tr> </tbody> </table>		Mean	SD	Naive SE	Time-series SE	a	5.02154	0.027393	5.001e-04	1.138e-03	b	-0.05066	0.001062	1.938e-05	4.494e-05		2.5%	25%	50%	75%	97.5%	a	4.96517	5.00386	5.02165	5.04086	5.07237	b	-0.05273	-0.05135	-0.05066	-0.04997	-0.04848
	Mean	SD	Naive SE	Time-series SE																														
a	5.02154	0.027393	5.001e-04	1.138e-03																														
b	-0.05066	0.001062	1.938e-05	4.494e-05																														
	2.5%	25%	50%	75%	97.5%																													
a	4.96517	5.00386	5.02165	5.04086	5.07237																													
b	-0.05273	-0.05135	-0.05066	-0.04997	-0.04848																													
4- Sorties graphiques par défaut																																		
Vérification des résidus du modèle	Vérification de la convergence des chaînes et densités de probabilités des paramètres																																	

Paramètres estimés et
erreur associée

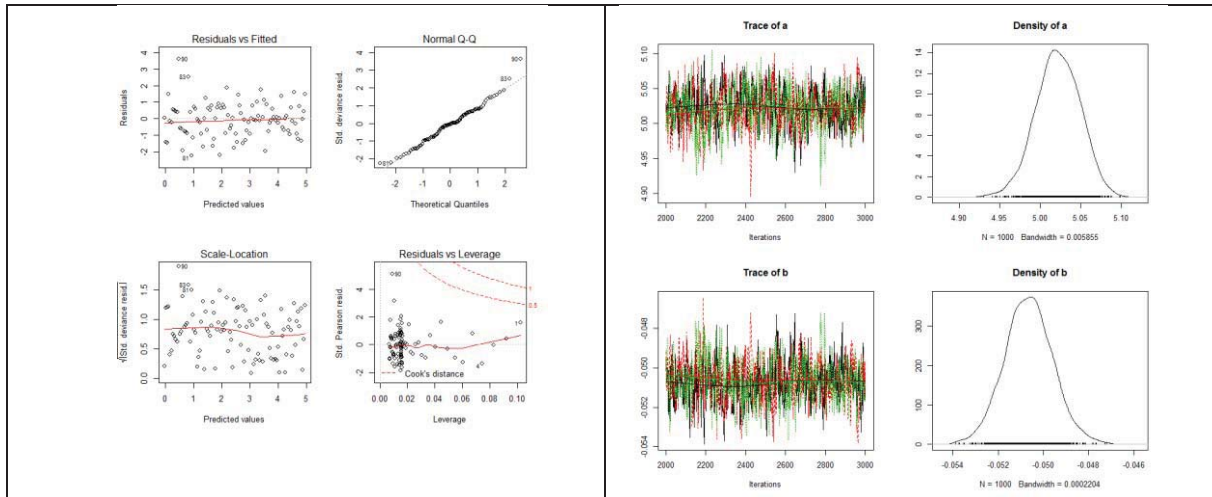
Call:
glm(formula = y2 ~ x, family = "poisson")

1. Empirical mean and standard deviation for each variable,
plus standard error of the mean:

	Mean	SD	Naive SE	Time-series SE
a	5.02154	0.027393	5.001e-04	1.138e-03
b	-0.05066	0.001062	1.938e-05	4.494e-05

2. Quantiles for each variable:

	2.5%	25%	50%	75%	97.5%
a	4.96517	5.00386	5.02165	5.04086	5.07237
b	-0.05273	-0.05135	-0.05066	-0.04997	-0.04848



Logiciels utilisés : JAGS (Martyn Plummer Initial release 2007, Plummer 2003) avec l'interface

R (package rjags, Plummer 2016)

Références utiles :

Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., & Rubin, D. B. (2004). Bayesian data analysis. Texts in statistical science series.

Kéry, M. (2010). Introduction to WinBUGS for ecologists: Bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses. Academic Press.

Kéry, M., & Schaub, M. (2012). Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press.

Plummer, M. (2003). JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing (Vol. 124, p. 125).

Plummer, M. (2016). rjags: Bayesian graphical models using MCMC. R package version, 3.

Royle, J. A., & Dorazio, R. M. (2008). Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities. Academic Press.

Site web : Nice R Code Markov Chain Monte Carlo <https://nicercode.github.io/guides/mcmc/>

Table S1: Mean, minimum, maximum, median distances (km) between Slender-billed gulls colonies, and number of colonies in France between 1967 and 2015

Distance (km)	Mean	Min	Max	Standard deviation	Mediane	Number of colonies
1967	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
1973	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
1976	9.57	9.57	9.57	0.00	9.57	2
1979	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1
1982	1.06	0.12	1.58	0.81	1.47	3
1985	39.97	39.97	39.97	0.00	39.97	2
1988	26.60	0.10	48.53	22.10	41.48	9
1991	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0
1993	1.89	0.20	4.49	1.49	1.06	9
1994	25.59	0.43	47.79	19.67	23.62	11
1995	26.36	0.43	51.47	19.50	24.39	7
1997	49.74	49.74	49.74	0.00	49.74	2
1998	32.04	1.90	49.64	22.32	43.98	4
1999	22.93	0.79	44.89	23.04	23.01	4
2000	27.05	1.00	50.37	19.97	36.88	7
2001	6.34	0.71	11.27	4.41	8.18	5
2002	12.93	0.12	24.79	8.47	14.67	7
2003	15.98	8.39	21.57	6.81	17.99	3
2004	77.25	8.88	146.08	67.72	76.98	4
2005	99.27	25.85	146.08	64.38	125.88	3
2006	41.06	21.18	71.78	19.59	37.18	4
2007	35.70	0.25	86.10	25.72	33.41	8
2008	29.78	0.53	45.17	21.81	42.60	4
2009	69.55	0.21	248.73	60.33	46.43	10
2010	78.44	0.28	177.16	72.55	37.21	5
2011	54.09	0.53	193.47	59.91	27.29	10
2012	61.02	0.05	193.58	67.98	28.78	8
2013	26.37	10.40	44.86	13.28	26.58	4
2014	71.95	0.05	177.15	74.13	64.20	6

ANNEXE D – ARTICLE 1

2015	52.61	0.18	177.15	58.03	29.88	10
2016	23.67	2.69	45.95	22.41	23.12	4

Table S2: Mean, medians, minimums, maximum distances (km) and standard deviation between Slender-billed Gull colonies in France between 1993 and 2015

Distance (km)	Mean	Min	Max	Median	Standard deviation
1993-1994	23.98	0.00	50.45	23.62	21.45
1994-1995	23.99	0.00	49.64	23.49	19.87
1995-1996	NA	NA	NA	NA	NA
1996-1997	NA	NA	NA	NA	NA
1997-1998	24.92	0.00	49.74	24.94	24.82
1998-1999	23.79	0.00	49.64	23.98	22.77
1999-2000	24.44	0.00	47.83	37.72	20.07
2000-2001	21.57	0.00	52.59	9.77	19.86
2001-2002	11.20	0.00	27.32	8.82	8.58
2002-2003	11.85	0.10	24.87	12.04	8.34
2003-2004	41.35	2.89	134.39	18.71	51.75
2004-2005	61.97	0.00	146.08	23.30	62.67
2005-2006	62.52	0.00	165.31	37.18	58.35
2006-2007	34.33	0.00	86.10	31.84	22.08
2007-2008	28.78	0.00	76.30	33.43	22.80
2008-2009	46.41	1.41	165.48	27.56	47.12
2009-2010	66.67	0.00	249.00	34.37	63.06
2010-2011	59.64	0.18	193.58	26.66	64.16
2011-2012	53.06	0.00	193.58	26.77	60.94
2012-2013	51.14	4.40	158.00	43.57	38.46
2013-2014	54.21	0.00	157.94	47.69	42.15
2014-2015	55.61	0.00	177.15	21.62	63.58
2015-2016	34.14	0	166.98	15.4	44.38

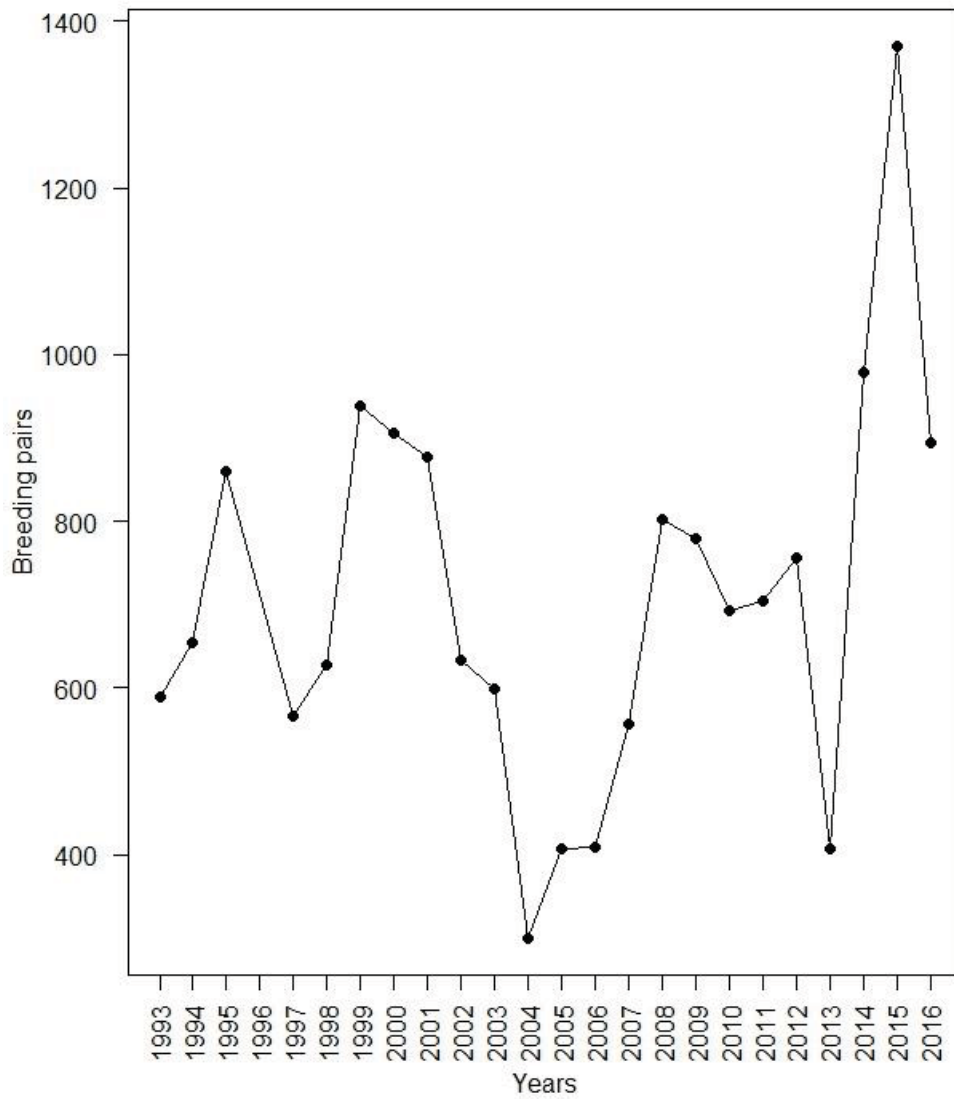


Figure S1. Maximum number of breeding pairs of Slender-billed gulls in France between 1993 and 2016

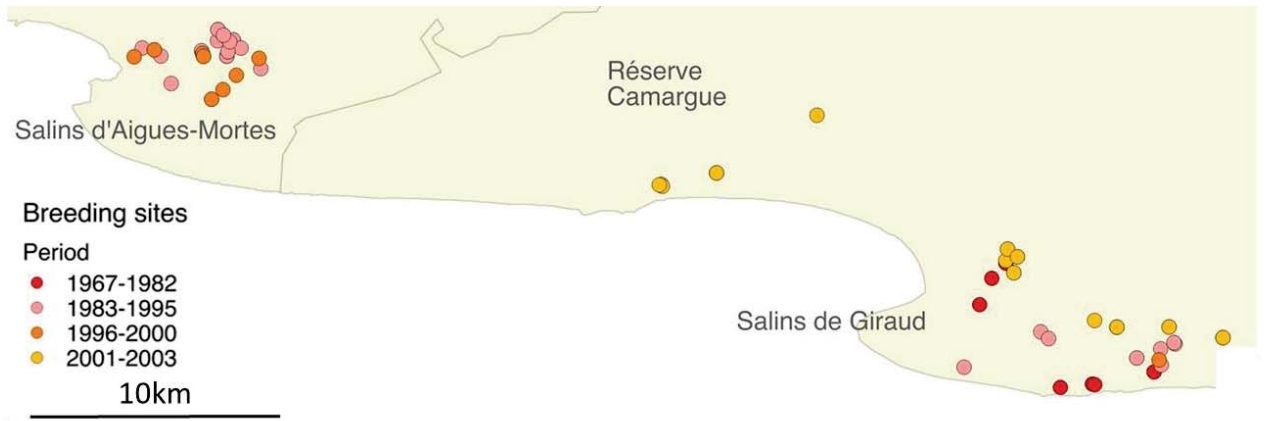
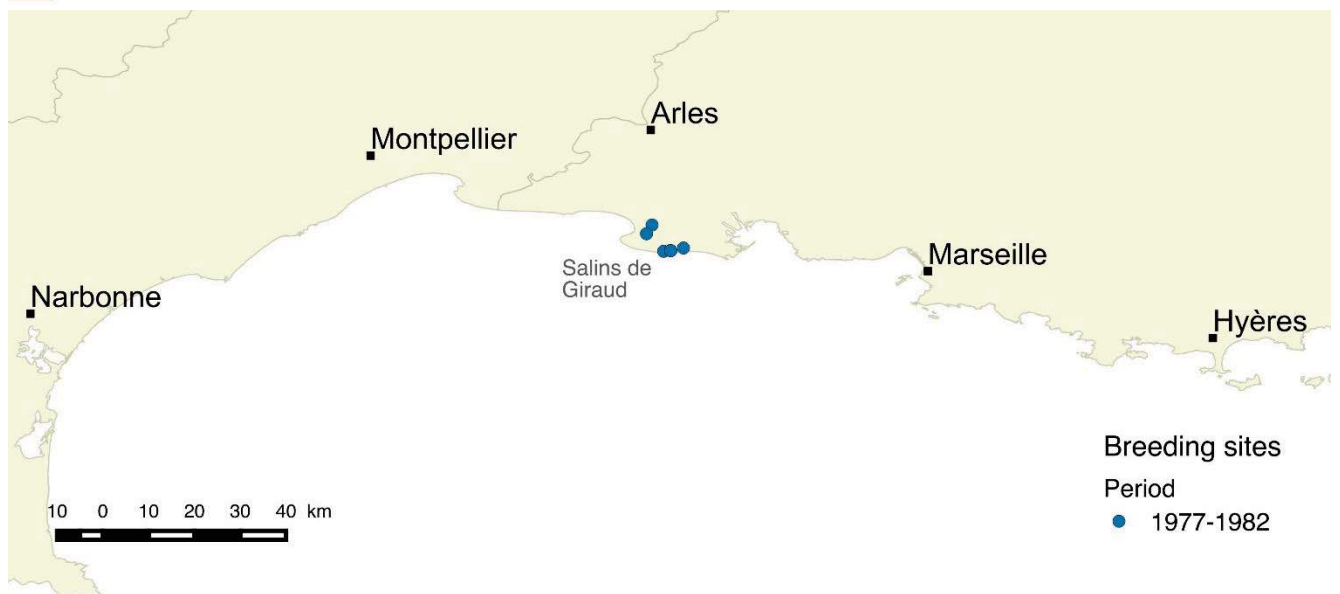
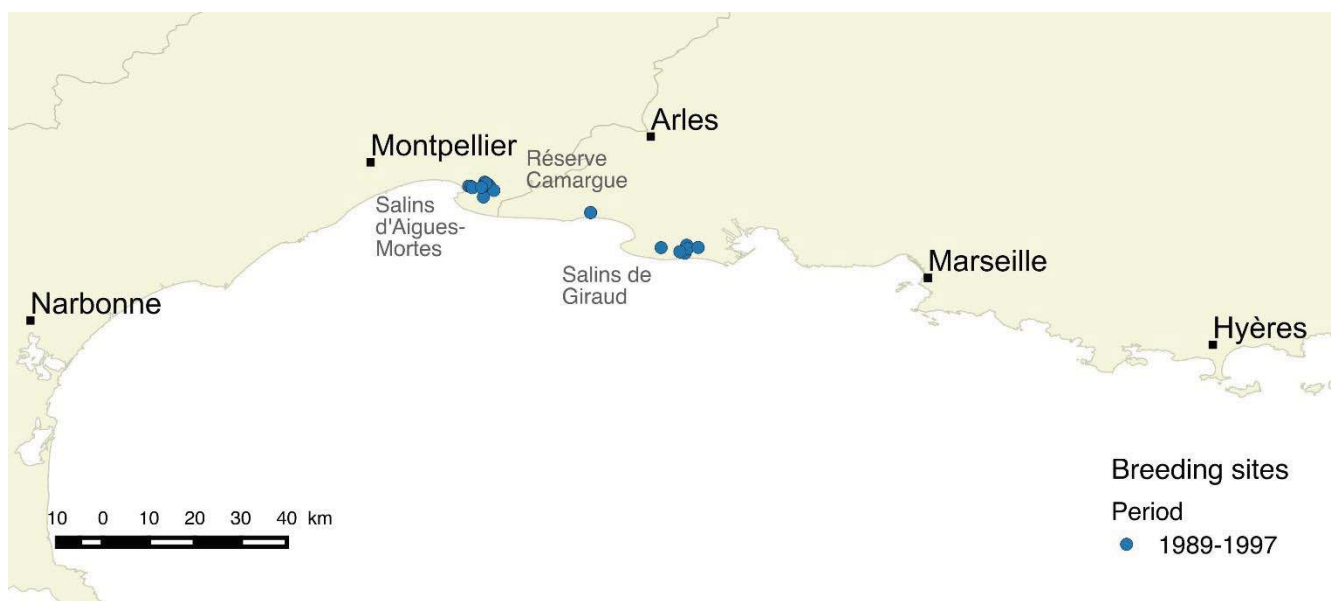


Figure S2. Colonies distribution in Camargue from 1967 to 2003, when their breeding area was restricted to the Camargue





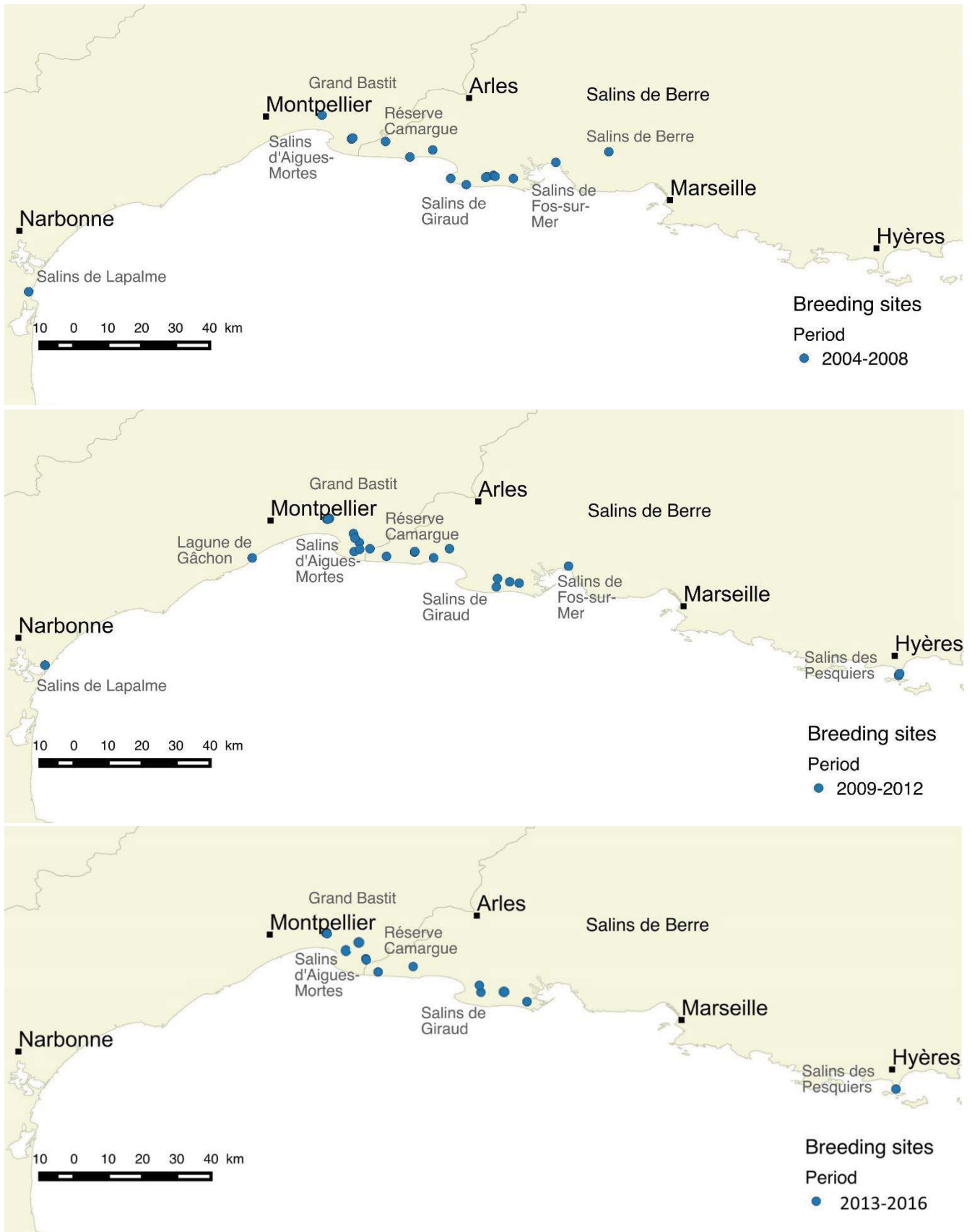


Figure S3. Slender-billed gull colonies distribution along the Mediterranean coast by period from 1967 to 2015

Appendix S1. Population dynamics in the study area

To characterize the population dynamics, we calculated breeding-site turnover rates over the study period (1998-2010) at the scale of the colony site - dike or islet often shared with other species - (i.e. colony-site turnover rates, see below). We also present annual breeding population sizes and breeding success at the scale of the study area over the study period (Fig. S1).

Following Erwin, Galli & Burger (1981), the annual colony-site turnover rate T was defined as:

$$T = \frac{1}{2} \left(\frac{S_1}{N_1} + \frac{S_2}{N_2} \right)$$

where S_1 is the number of sites occupied only at first census, N_1 is the total number of sites occupied at first census, S_2 is the number of sites occupied only at second census, N_2 is the total number of sites occupied at second census. This measure is thus comprised between 0 and 1 and expresses how many breeding sites, in average, are abandoned from one year to the next. Its complement ($1-T$) expresses how many breeding sites, in average, are still occupied from one year to the next.

From 1998 to 2010, in ascending year order, the study area comprised 4 colonies, then 4, 7, 5, 4, 2, 3, 3, 4, 6, 3, 10 and finally 5 colonies. The number of reoccupied colony sites was 2 in 1999, then 1, 1, 1, 1, 0, 1, 1, 1, 0, 0, and finally 1 in 2010. Accordingly, $S_1=45$ and $N_1=55$, $S_2=46$ and $N_2=56$. Thus, the colony-site turnover rate T calculated across years was 0.84. In each year from 1999 to 2010, it was respectively 0.50, 0.80, 0.83, 0.78, 0.63, 1.00, 0.67, 0.71, 0.79, 1.00, 1.00, 0.85 (mean = 0.80 ± sd = 0.16).

REFERENCES

Erwin, R.M., Galli, J. & Burger, J. (1981) Colony site dynamics and habitat use in Atlantic coast seabirds. *The Auk*, **98**, 550–561.

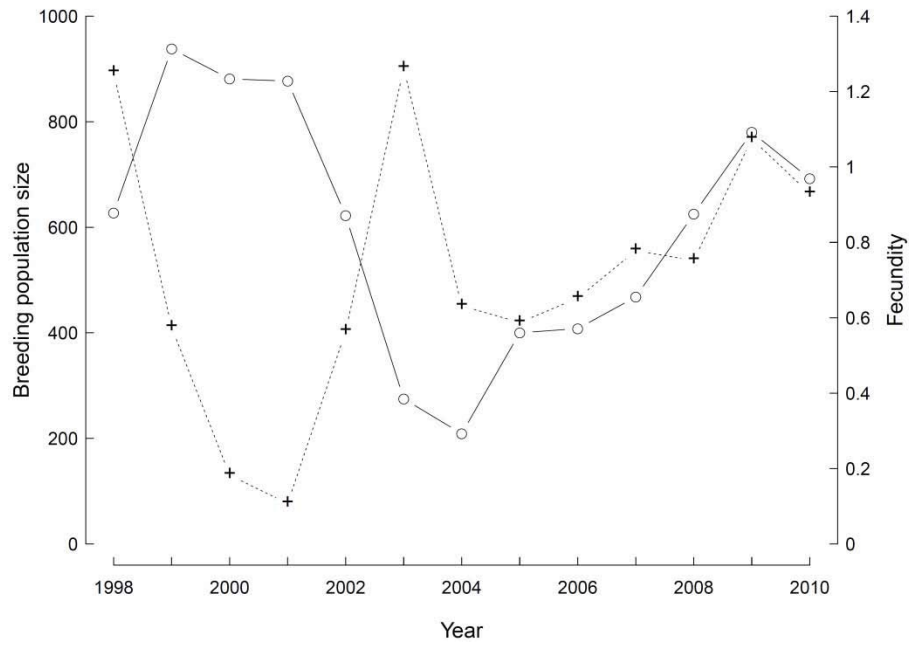


Figure S1. Breeding population size and breeding success of slender-billed gulls in France between 1998 and 2010. Annual breeding population sizes (open circles) were approximated by nest counts at the peak of laying activity. Annual fecundity rates (plus signs) were estimated as the number of chicks in the crèche (just before fledging) divided by the number of nests counted in the colony at the peak of laying.

Appendix S2. Details on the multi-event models

To complement the information given in *Methods*, hereafter are given the matrix patterns of state and event transitions for the multievent capture-recapture models (Pradel 2005) developed in this paper. These matrices were used in E-SURGE (Choquet, Rouan & Pradel 2009) as a general specification for the structure of all models considered in the capture-recapture analyses of our study (summarized graphically in Fig. 2). Statistical and software details can be found in E-SURGE manual (Choquet & Nogue 2011). In these matrices, rows correspond to the previous states (or transitory states) and columns correspond to the next states (or transitory states). Each element of the matrices contains the probability to be in the corresponding next state (given by the column) for an individual that was in the corresponding previous state (given by the row). Transitions that cannot occur have a probability of 0, obligate transitions (or stagnations) have a probability of 1.

We used the following abbreviations of the individual states: PI for "pre-breeder inside the study area", PO for "pre-breeder outside the study area", BI for "breeder inside the study area", BO for "breeder outside the study area", D for "dead". The five possible observation events are coded as follow: 0 for "not seen", 1 for "certain pre-breeder", 2 for "uncertain breeder", 3 for "possible breeder", 4 for "certain breeder" (see also Table S1 hereafter).

INITIAL STATE

At the initial state (capture) all individuals are pre-fledging chicks. Hence the probability to be in state PI is 1. No individual can be dead at that point. The matrix pattern is thus:

	PI	PO	BI	BO
PI	1	0	0	0

STATE TRANSITIONS

Survival

The first transition step is local survival, the corresponding parameter is denoted by ϕ . SPI, SPO, SBI and SBO are transitory states for alive individuals before the next transition step. The matrix pattern is thus:

	SPI	SPO	SBI	SBO	D
PI	ϕ	0	0	0	$1-\phi$
PO	0	ϕ	0	0	$1-\phi$
BI	0	0	ϕ	0	$1-\phi$
BO	0	0	0	ϕ	$1-\phi$
D	0	0	0	0	1

Movement

The second transition step is movement, the corresponding parameter is denoted by δ . MPI, MPO, MBI and MBO are transitory states for alive individuals that moved/stay inside or outside the population before the next transition step. However, at that point pre-breeder remain pre-

breeders and breeders remain breeders. Their breeding status does not change, but they can move. The matrix pattern is thus (for the sake of simplicity, we specify the sense of the movement using straightforward subscripts after δ , see below and also Fig. 2):

	MPI	MPO	MBI	MBO	D
SPI	$1-\delta_{io}$	δ_{io}	0	0	0
SPO	δ_{oi}	$1-\delta_{oi}$	0	0	0
SBI	0	0	$1-\delta_{io}$	δ_{io}	0
SBO	0	0	δ_{oi}	$1-\delta_{oi}$	0
D	0	0	0	0	1

Recruitment

The last transition step is local recruitment, the corresponding parameter is denoted by r . Only pre-breeders inside the population can recruit (those that remained or moved to the study area at the preceding step). Thus only those in the transitory state MPI have a recruitment probability, and the matrix pattern is as follows:

	PI	PO	BI	BO	D
MPI	$1-r$	0	r	0	0
MPO	0	1	0	0	0
MBI	0	0	1	0	0
MBO	0	0	0	1	0
D	0	0	0	0	1

OBSERVATION EVENTS

Detection

The first step of observation events is detection (i.e. resighting, denoted by p). An individual is detectable only if it is present in the study area, and dead individuals are not detectable. Individuals may be not encountered (NE), encountered as they were pre-breeders (EP) or breeders (EB). The matrix pattern is thus as follow:

	NE	EP	EB
PI	$1-p$	p	0
PO	1	0	0
BI	$1-p$	0	p
BO	1	0	0
D	1	0	0

Assignment

The second step of observation events is assignment (i.e. the evaluation of the breeding status by the observer, with a probability to be assigned to one of the four categories of observations denoted α). Every alive individual is assigned to one of the observational classes (Table S1), or not observed if it was not resighted. Pre-breeder individuals cannot be identified as "certain breeder". Conversely, breeder individuals cannot be identified as "certain pre-breeder". Note that transitions (i.e. matrix elements) expressed as the complement of parameters of sum of parameters (e.g. $1 - \alpha_c^P - \alpha_p^P$) are not estimated. When some constraints might be implemented in the model, it is important to carefully choose which transition is expressed as the complement of the others in order to be able to fix certain parameters to constrained values before estimation. This is only possible for parameters which are not expressed as a complement of others. Here, the matrix pattern used was as follows (see parameter constraints below; we specify the assignment probabilities using straightforward subscripts after α , see also Fig. 2):

	0	1	2	3	4
NE	1	0	0	0	0
EP	0	α_c^P	$1 - \alpha_c^P - \alpha_p^P$	α_p^P	0
EB	0	0	α_u^B	α_p^B	$1 - \alpha_u^B - \alpha_p^B$

IMPOSSIBLE TRANSITIONS

When age was included as a covariate in our models, several parameters were not estimable or had to be constrained to fixed values. Indeed, given the biology of the slender-billed gull some transitions were impossible at certain ages, or at least never observed on the field and thus considered as impossible in our capture-recapture analyses.

Survival was not constrained. Pre-breeder immigration (δ_{oi}^P) was impossible at age 1 because all the individuals were born and marked inside the study area ($\delta_{oi,1}^P = NA$). Recruitment at age 1 was not allowed, and thus constrained to 0 ($r_1 = 0$). Breeder emigration (δ_{io}^B) was impossible before age 3 because individuals can become breeders (i.e. they recruit) only at age 2 and only in the study area, it was thus constrained to 0 ($\delta_{io,\leq 2}^B = NA$). For the same reasons, breeder immigration (δ_{oi}^B) was impossible before age 4 ($\delta_{oi,\leq 3}^B = NA$). Here the initial state was capture at ringing, thus encounter probability at the initial state was 1 for every individual ($p_0 = 1$). For the same reason, at initial state individuals could only be observed as "certain pre-breeder" and thus assigned to the corresponding category ($\alpha_{c,0}^P = 1$). After that, pre-breeders could not be observed as "certain pre-breeder" anymore, the corresponding assignment probability was thus constrained to 0 for all the following age classes ($\alpha_{c,\geq 1}^P = 1$).

REFERENCES

Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009) Program E-Surge: a software application for fitting multievent models. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, Environmental and Ecological Statistics (eds D.L. Thomson, E.G. Cooch & M.J. Conroy), pp. 845–865. Springer, New York, New York, USA.

Choquet, R. & Nogue, E. (2011) E-SURGE user's manual. CEFE, Montpellier, France.

Pradel, R. (2005) Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442–447.

Table S1. Behavioural observations for each observation event

Observation event	Behaviour
1: "certain pre-breeder"	Pre-fledging chick (at capture)
2: "uncertain breeder"	No specific behaviour Courtship Resting Feeding Hurt or ill
3: "possible breeder"	Accompanying a chick Begging another adult Begged by a chick Feeding another adult Fed by another adult Manipulating nest material Copulating
4: "certain breeder"	Incubating Feeding a chick Replacing its mate on the nest

Appendix S3. Analyses of goodness of fit

We could not use the goodness-of-fit (GOF) test designed for Jolly Move and variants multi-event models because states did not correspond to events (Pradel, Gimenez & Lebreton 2005). We grouped the observable events to obtain binary capture histories with observed and unobserved individuals. To test the GOF to our data we used the Cormack-Jolly-Seber model (software U-CARE v2.3.2, Choquet *et al.* 2009; Pradel, Gimenez & Lebreton 2005). This step allows to compare our data with the assumptions supported by the Cormack-Jolly-Seber model. All tests were highly significant (Global Chi2 = 1543.35, $P < 0.001$; TEST2CT indicated trap-happiness $N(0,1)$ signed statistic = -7.02, Chi2 = 128.09, $P < 0.001$; TEST 3.SR for transience: Chi2 = 738.76, $P < 0.001$).

Because the transience effect was very likely to be due to a lower (local) survival at the early life of birds (Pradel, Cooch & Cooke 1995; Schmidt, Schaub & Anholt 2002; Choquet *et al.* 2009), we thus removed first encounters from the dataset to perform the GOF test once again. The tests were still significant (Global Chi2 = 130.57, $P < 0.001$; TEST2CT indicated trap-happiness $N(0,1)$ signed statistic = -5.13, Chi2 = 35.74, $P < 0.001$; TEST 3.SR for transience: Chi2 = 65.43, $P < 0.001$). We then removed the second encounters from the dataset (thus the first and second encounters were removed). The GOF test was just below the 5% level of significance and did not indicate transience anymore but was still indicating “trap-happiness” (Global Chi2 = 44.04, $P = 0.036$. TEST2CT indicated trap-happiness $N(0,1)$ signed statistic = -3.29; Chi2 = 19.60, $P = 0.007$; TEST 3.SR for transience : Chi2 = 12.23, $P = 0.20$).

By putting an age effect on survival and through age-dependent emigration, we explicitly accounted for transience caused by the lower local survival at the early life of birds (Pradel, Cooch & Cooke 1995; Schmidt, Schaub & Anholt 2002; Choquet *et al.* 2009). The trap-happiness was likely to be due to the high mobility of slender-billed gulls which we expected to cause much temporal emigration in the study population. Other possible explanations were unlikely because they suppose that capture sites are the same from one year to another, or that capture methods and/or devices induce trap-dependence (Pradel, Gimenez & Lebreton 2005, Choquet *et al.* 2009, Pradel and Sanz-Aguilar *et al.* 2012). This was not the case for our population: locations of the colonies change every year, birds are caught only once with all the crèche of chicks before fledgling and resightings are carried out from a floating blind which does not disturb the birds (Besnard, Gimenez & Lebreton 2002, Besnard, Sadoul & Lebreton 2006, Doxa *et al.* 2013). By modelling temporal emigration with a ghost site (see previous section) our model explicitly handled this phenomenon.

Since all these departure from modelling hypotheses highlighted by the GOF tests were explicitly handled by the structure of our model, we did not use an overdispersion factor (i.e. variance inflation factor or \hat{c}) to correct the estimated (co)variances and deviance (Pradel, Gimenez & Lebreton 2005, Choquet *et al.* 2009).

REFERENCES

- Besnard, A., Gimenez, O. & Lebreton, J.-D. (2002) A model for the evolution of crèching behaviour in gulls. *Evolutionary Ecology*, **16**, 489–503.
- Besnard, A., Sadoul, N. & Lebreton, J.-D. (2006) First quantitative comparison of aggression between crèching and non-crèching larid species. *Waterbirds*, **29**, 481–488.

- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. (2009) U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating capture-recapture data. *Ecography*, **32**, 1071–1074.
- Doxa, A., Besnard, A., Bechet, A., Pin, C., Lebreton, J.-D. & Sadoul, N. (2013) Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France: Inferring dispersal from local demography. *Animal Conservation*, **16**, 684–693.
- Pradel, R., Cooch, E. & Cooke, F. (1995) Transient animals in a resident population of snow geese: local emigration or heterogeneity? *Journal of Applied Statistics*, **22**, 695–710.
- Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.-D. (2005) Principles and interest of GOF tests for multistate capture- recapture models. *Animal Biodiversity Conservation*, **2**, 189–204.
- Pradel, R. & Sanz-Aguilar, A. (2012) Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PLoS ONE*, **7**, e32666.
- Schmidt, BR., Schaub, M. & Anholt, B.R. (2002) Why you should use capture-recapture methods when estimating survival and breeding probabilities: on bias, temporary emigration, overdispersion, and common toads. *Amphibia-Reptilia*, **23**, 375–388

Appendix S4. Complete summary of model selection**Table S2.** Summary of capture-recapture models for slender-billed gulls regional demography on the French Mediterranean coast, using a first set of data containing all the individuals marked as chicks (sexed and unsexed; see notes below).

Mo	St	Model formulation												
		Survival	Movement	Recruitment	Encounter	Assignment	K	Deviance	AICc	Δ AICc (with n steps)	wAICc (with n steps)	Δ AICc (among steps)	wAICc (among steps)	
12	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	78	12927.1	13085.3	2	0.00	0.99	0.00	0.99
13	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1,2,3,4:12)+a(2:3).t	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	88	12916.9	13095.7	0	10.38	0.01	10.38	0.01
14	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1,2,3,4:12)+a(2:12).t	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	88	12918.9	13097.6	6	12.35	0.00	12.35	0.00
15	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1)+a(2).t+a(3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	88	12919.4	13098.1	9	12.88	0.00	12.88	0.00
16	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1,2,3)+a(4:12).t	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	86	12925.5	13100.1	3	14.81	0.00	14.81	0.00
17	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1)+a(2,3,4:12)+a(3:12).t	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	87	12923.6	13100.3	4	15.02	0.00	15.02	0.00
18	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1)+a(2,3).t+a(4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	97	12908.5	13105.8	6	20.54	0.00	20.54	0.00
19	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(2:12).t]	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	77	12950.7	13106.8	6	21.54	0.00	21.54	0.00
20	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(3:12).t]	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	75	12961.7	13113.7	6	28.44	0.00	28.44	0.00
21	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1)+a(2,3,4:12).t	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	10	12906.9	13120.8	7	35.55	0.00	35.55	0.00
22	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).t]	a(1)+a(2)+a(3,4:12).t	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	95	12934.1	13127.3	3	42.01	0.00	42.01	0.00
23	II	a(1,2:12).t	f.a(1,2,3,4:12).t	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	12	12870.1	13129.8	4	44.52	0.00	44.52	0.00
24	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2)+a(3,4:12).t]	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	99	12930.9	13132.3	6	47.04	0.00	47.04	0.00

ANNEXE E – ARTICLE 2

25	II	a(1,2;12).t	f[a(1)+a(2,3,4;12).t]	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	11 8	1292.13	13133.8 4	48.52	0.00	48.52	0.00
26	II	a(1,2;12).t	f[a(1,2,3,4;12)+a(1;3).t]	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	70	13025.1 9	13166.9 1	81.60	0.00	81.60	0.00
27	II	a(1,2;12).t	f[a(1).t+a(2,3,4;12)]	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	50	13066.1 3	13167.0 2	81.70	0.00	81.70	0.00
28	II	a(1,2;12).t	f[a(1,2,3,4;12)+a(1;2).t]	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	61	13045.2 2	13171.5 4	86.22	0.00	86.22	0.00
29	II	a(1,2;12).t	f[a(1,2).t+a(3,4;12)]	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	69	13041.4 5	13181.1 3	95.82	0.00	95.82	0.00
30	II	a(1,2;12).t	f[a(1,2,3).t+a(4;12)]	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	96	12993.0 6	13188.3 1	102.99	0.00	102.99	0.00
31	II	a(1,2;12).t	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	40	13108.9 6	13189.5 3	104.21	0.00	104.21	0.00
32	II	a(1).t+a(2;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	30	13157.5 8	13217.9 0	132.58	0.00	132.58	0.00
33	II	a(1,2;12).t	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	30	13172.8 2	13233.1 4	147.83	0.00	147.83	0.00
34	II	a(1)+a(2;12). t	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	29	13261.4 6	13319.7 7	234.45	0.00	234.45	0.00
1	I	a(1,2;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	19	13346.7 2	13384.8 5	0.00	0.23	299.53	0.00
2	I	a(1,2;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4,5;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	20	13346.0 3	13386.1 7	1.32	0.12	300.85	0.00
3	I	a(1,2;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne.f	Fe.[fto]+Ne.[fto]	20	13346.1 3	13386.2 7	1.43	0.11	300.96	0.00
4	I	a(1,2,3;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	19	13348.5 0	13386.6 3	1.78	0.10	301.32	0.00
5	I	a(1,2,3;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	20	13346.6 9	13386.8 4	1.99	0.09	301.52	0.00
35	I	a(1,2,3;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne.f	Fe.[fto]+Ne.[fto]	20	13347.4 1	13387.5 6	2.71	0.06	302.24	0.00
36	I	a(1,2,3;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4;12)	Fe+Ne.f	Fe.[fto]+Ne.[fto]	21	13345.8 4	13388.0 0	3.15	0.05	302.69	0.00
37	I	a(1,2,3;12)	f.a(1,2,3,4;12)	a(1,2,3,4,5;12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	21	13345.9 5	13388.1 0	3.26	0.05	302.79	0.00

ANNEXE E – ARTICLE 2

38	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13348.0 0	13388.1 5	3.30	0.05	302.83	0.00
39	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13346.0 3	13388.1 8	3.34	0.04	302.87	0.00
40	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13346.7 7	13388.9 3	4.08	0.03	303.62	0.00
41	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13347.7 8	13389.9 4	5.09	0.02	304.62	0.00
42	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13345.9 4	13390.1 2	5.27	0.02	304.80	0.00
43	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13346.0 6	13390.2 4	5.39	0.02	304.92	0.00
44	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13346.1 0	13390.2 7	5.42	0.02	304.95	0.00
45	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13346.0 2	13392.2 1	7.36	0.01	306.90	0.00
46	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13391.0 5	13427.1 7	42.32	0.00	341.85	0.00
47	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13391.0 5	13429.1 8	44.33	0.00	343.86	0.00
48	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13393.0 8	13429.1 9	44.34	0.00	343.88	0.00
49	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13391.1 5	13431.3 0	46.45	0.00	345.98	0.00
50	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13391.9 2	13432.0 7	47.22	0.00	346.75	0.00
51	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13402.3 5	13438.4 7	53.62	0.00	353.15	0.00
52	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13402.1 0	13440.2 3	55.38	0.00	354.91	0.00
53	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13404.3 7	13440.4 9	55.64	0.00	355.17	0.00
54	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13435.4 6	13469.5 6	84.71	0.00	384.24	0.00
55	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to]	13436.9 1	13471.0 2	86.17	0.00	385.70	0.00

ANNEXE E – ARTICLE 2

56	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	18	13435.2	13471.3	86.50	0.00	386.03	0.00
57	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	19	13435.4	13473.6	88.77	0.00	388.30	0.00
58	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	18	13441.0	13477.2	92.35	0.00	391.88	0.00
59	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	17	13443.9	13478.0	93.21	0.00	392.74	0.00
60	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	19	13440.0	13478.2	93.35	0.00	392.88	0.00
61	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	19	13440.3	13478.5	93.66	0.00	393.19	0.00
62	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	18	13443.2	13479.3	94.48	0.00	394.01	0.00
63	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	20	13439.2	13479.3	94.54	0.00	394.07	0.00
64	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	16	13447.6	13479.7	94.92	0.00	394.46	0.00
65	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	15	13450.4	13480.5	95.72	0.00	395.26	0.00
66	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	17	13446.5	13480.6	95.76	0.00	395.30	0.00
67	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	17	13447.6	13481.7	96.86	0.00	396.39	0.00
68	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	18	13446.2	13482.3	97.53	0.00	397.06	0.00
69	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	16	13450.4	13482.5	97.68	0.00	397.21	0.00
70	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,3:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	17	13450.1	13484.2	99.41	0.00	398.95	0.00
71	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3,3:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	18	13449.5	13485.6	100.80	0.00	400.34	0.00
72	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	15	13456.6	13486.7	101.92	0.00	401.46	0.00
73	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f]to]+Ne.[f]to	16	13456.6	13488.7	103.93	0.00	403.46	0.00

ANNEXE E – ARTICLE 2

74	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	16	13475.8 0	13507.9 0	123.05	0.00	422.58	0.00
75	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	17	13474.6 4	13508.7 4	123.90	0.00	423.43	0.00
76	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	17	13474.9 0	13509.0 1	124.16	0.00	423.69	0.00
77	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	17	13475.0 5	13509.1 5	124.30	0.00	423.84	0.00
78	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	18	13473.3 0	13509.4 2	124.57	0.00	424.10	0.00
79	II	a(1,2:12).t	f.[a(1,2,3)+a(4:12).t]	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	73	13361.6 4	13509.5 2	424.21	0.00	424.21	0.00
80	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	14	13482.0 2	13510.0 9	125.24	0.00	424.78	0.00
81	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	18	13474.2 1	13510.3 3	125.48	0.00	425.01	0.00
82	I	a(1,2:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	16	13478.7 2	13510.8 1	125.96	0.00	425.49	0.00
83	I	a(1,2:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	15	13480.9 1	13510.9 9	126.14	0.00	425.68	0.00
84	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	15	13481.4 1	13511.4 9	126.64	0.00	426.17	0.00
85	I	a(1,2:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	16	13479.8 1	13511.9 1	127.06	0.00	426.59	0.00
86	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	15	13482.0 2	13512.1 0	127.25	0.00	426.78	0.00
87	I	a(1,2:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5,6,7:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	17	13478.5 4	13512.6 5	127.80	0.00	427.33	0.00
88	I	a(1,2:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	13	13486.7 5	13512.8 1	127.96	0.00	427.49	0.00
89	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	16	13481.3 7	13513.4 6	128.61	0.00	428.14	0.00
90	I	a(1,2:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	14	13486.4 8	13514.5 6	129.71	0.00	429.24	0.00
91	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne	Fe.[f.to]+Ne.[f.to]	15	13491.1 2	13521.2 1	136.36	0.00	435.89	0.00

92	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5,6:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	16	13490.3	13522.4	4	137.60	0.00	437.13	0.00
93	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4,5:12)	Fe+Ne.f	Fe.[fto]+Ne.[fto]	16	13490.6	13522.7	8	137.93	0.00	437.46	0.00
94	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	13	13497.5	13523.6	0	138.76	0.00	438.29	0.00
95	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2,3,4:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	14	13497.3	13525.4	1	140.56	0.00	440.09	0.00
96	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	16	13495.8	13527.9	2	143.07	0.00	442.60	0.00
97	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	15	13502.1	13532.2	7	147.42	0.00	446.96	0.00
98	I	a(1,2:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	14	13505.4	13533.4	9	148.64	0.00	448.17	0.00
99	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2,3:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	14	13508.9	13537.0	3	152.18	0.00	451.71	0.00
100	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	13	13541.9	13568.0	0	183.16	0.00	482.69	0.00
101	I	a(1,2:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	12	13544.4	13568.5	3	183.68	0.00	483.21	0.00
102	I	a(1,2,3,4:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	14	13541.6	13569.7	4	184.90	0.00	484.43	0.00
103	I	a(1,2,3:12)	f.a(1,2:12)	a(1,2:12)	Fe+Ne	Fe.[fto]+Ne.[fto]	12	13559.6	13583.7	0	198.85	0.00	498.38	0.00

Mo. is model numbering, which follows numbering in Table 1 of our paper. St. is the step of model selection (see Appendix S6 for details). In step I we ran 73 models to select the best model structure and pattern of variation with age. In step II we ran 21 models to select the best pattern of variation with time. For the sake of simplicity, we used the GEPAT phrases from E-SURGE to indicate model formulation (see precise explanations in E-SURGE Manual, Choquet & Nogue 2011) rather than the *ad hoc* notation proposed in Tables. "a" designates age classes, f stands for "from" and to for "to" (i.e. establishes dependency to the previous or next state or event), "t" is time (here in years). "." is for multiplicative effects and "+" for additive effects, within parentheses are specified how classes are divided (by a comma) or combined (by a colon). For instance, "a(x,y)+a(x,y).t" specifies different intercept for the age classes x and y, but a similar (i.e. additive) effect of time among age classes (i.e. each year, the parameter for each age classes is affected in the same way, though there is a constant difference between age classes). "Fe" is used here to abbreviate "firste" which, in GEPAT phrases, indicates first event. "Ne" is used here to abbreviate "nexte" which, in GEPAT phrases, indicates all

events following the first one. As exposed before, some parameters are not estimable because the corresponding transition does not exist, or constrained to a given value : they are included in model formulation and then set to a fixed value (e.g. recruitment at age 1 is fixed at 0, i.e. $a(1)$ according to GEPAT phrase formulation). K is the number of parameters. Deviance is $-2 \times \log(\text{likelihood})$. AIC, the Akaike Information Criteria is $\text{Deviance} + 2K$. AICc, the corrected AIC, is $AIC + 2K(K + 1)/(n - K - 1)$, where n is the effective sample size. $\Delta AICc$ the difference in AICc, $wAICc$ is the AICc weights. Both are given with respect to all models tested ("among steps") or only the models in the corresponding step ("within steps"). Extended explanations on the models and selection procedure are given in Materials & Methods.

Table S3. Summary of capture-recapture models for slender-billed gulls regional demography on the French Mediterranean coast, using a second set of data containing only the sexed individuals marked as chicks (see note below).

Mo.	St.	Model formulation		K	Deviance	AICc	Δ AICc (within steps)	wAICc (within steps)	Δ AICc (among steps)	wAICc (among steps)
		Survival	Movement							
104	VI	a(1,2:12).t	f:[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).f]+ g(1,2)	80	11446.37	11609.25	0.00	1.00	0.00	0.99
105	V	a(1,2:12).t	f:[a(1,2,3,4:12)+a(1:12).f]	78	11459.34	11618.08	0.00	1.00	8.83	0.01
7	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	21	11802.88	11845.09	0.00	0.39	235.84	0.00
8	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	22	11802.52	11846.74	1.66	0.17	237.49	0.00
9	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	21	11805.45	11847.65	2.57	0.11	238.40	0.00
10	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	23	11801.89	11848.13	3.05	0.08	238.89	0.00
11	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	21	11806.50	11848.70	3.61	0.06	239.45	0.00
106	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	21	11806.55	11848.75	3.67	0.06	239.50	0.00
107	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	22	11805.86	11850.09	5.00	0.03	240.84	0.00
108	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	20	11811.64	11851.83	6.74	0.01	242.58	0.00
109	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	21	11809.82	11852.03	6.94	0.01	242.78	0.00
110	IV	a(1,2:12)	f:[a(1,2,3,4:12)]+a(1:3).g(1,2)	20	11811.94	11852.13	7.04	0.01	242.88	0.00
111	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+ a(1:2).g(1,2)	20	11812.64	11852.82	7.74	0.01	243.57	0.00
112	IV	a(1,2:12)	f:[a(1,2,3,4 :12)+a(2:4).g(1,2)]	27	11798.67	11853.00	7.92	0.01	243.75	0.00
113	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(1,2)	21	11811.13	11853.34	8.25	0.01	244.09	0.00
114	IV	a(1,2:12)	f:[a(1,2,3,4:12)+a(3:4).g(1,2)]	27	11799.28	11853.61	8.52	0.01	244.36	0.00
115	IV	a(1,2:12)	f:[a(1).g(1,2)+ a(2,3,4 :12)]	20	11814.15	11854.34	9.25	0.00	245.09	0.00
116	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+a(1).g(1,2)	20	11814.15	11854.34	9.25	0.00	245.09	0.00
117	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+a(2:3).g(1,2)	20	11814.35	11854.53	9.45	0.00	245.29	0.00
6	III	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)	19	11816.41	11854.57	0.00	1.00	245.32	0.00
118	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+g(2).g(1,2)	20	11815.03	11855.21	10.13	0.00	245.96	0.00
119	IV	a(1,2:12)+g(1,2)	f.a(1,2,3,4:12)	20	11815.26	11855.44	10.35	0.00	246.19	0.00
120	IV	a(1)+a(2:12).g(1,2)	f.a(1,2,3,4:12)	20	11815.26	11855.44	10.35	0.00	246.19	0.00
121	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+a(3).g(1,2)	20	11815.44	11855.63	10.54	0.00	246.38	0.00
122	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+a(4:12).g(1,2)	20	11816.06	11856.24	11.16	0.00	246.99	0.00
123	IV	a(1).g(1,2)+a(2:12)	f.a(1,2,3,4:12)	20	11816.18	11856.37	11.28	0.00	247.12	0.00

124	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2).g(1,2)+a(3,4:12)]	a(1,2,3,4:12)	22	11812.44	11856.67	11.58	0.00	247.42	0.00
125	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+a(2:4).g(1,2)	a(1,2,3,4:12)	21	11814.66	11856.87	11.78	0.00	247.62	0.00
126	IV	a(1,2:12)	f[a(1)+a(2).g(1,2)+a(3,4:12)]	a(1,2,3,4:12)	21	11814.88	11857.08	11.99	0.00	247.83	0.00
127	IV	a(1,2:12).g(1,2)	f.a(1,2,3,4:12)	a(1,2,3,4:12)	21	11815.26	11857.46	12.37	0.00	248.21	0.00
128	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12)+a(3:4).g(1,2)	a(1,2,3,4:12)	21	11815.74	11857.94	12.85	0.00	248.69	0.00
129	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2,3,4:12)+a(2:3).g(1,2)]	a(1,2,3,4:12)	22	11814.34	11858.56	13.48	0.00	249.31	0.00
130	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2)+a(3).g(1,2)+a(4:12)]	a(1,2,3,4:12)	22	11815.10	11859.32	14.24	0.00	250.07	0.00
131	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2,3)+a(4:12).g(1,2)]	a(1,2,3,4:12)	23	11814.29	11860.53	15.44	0.00	251.28	0.00
132	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2,3).g(1,2)+a(4:12)]	a(1,2,3,4:12)	25	11811.32	11861.61	16.52	0.00	252.36	0.00
133	IV	a(1,2:12)	f[a(1)+a(2,3).g(1,2)+a(4:12)]	a(1,2,3,4:12)	24	11813.76	11862.02	16.94	0.00	252.77	0.00
134	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2)+a(3,4:12).g(1,2)]	a(1,2,3,4:12)	26	11812.98	11865.29	20.21	0.00	256.04	0.00
135	IV	a(1,2:12)	f.a(1,2,3,4:12).g(1,2)	a(1,2,3,4:12)	29	11809.22	11867.60	22.51	0.00	258.35	0.00
136	IV	a(1,2:12)	f[a(1)+a(2,3,4:12).g(1,2)]	a(1,2,3,4:12)	28	11811.65	11868.01	22.92	0.00	258.76	0.00
137	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2,3,4:12)+a(1:2).g(1,2)]	a(1,2,3,4:12)	20	11862.43	11902.62	57.53	0.00	293.37	0.00
138	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2,3,4:12)+a(1:3).g(1,2)]	a(1,2,3,4:12)	20	12192.80	12232.99	387.90	0.00	623.74	0.00
139	IV	a(1,2:12)	f[a(1,2,3,4:12)+g(1,2)]	a(1,2,3,4:12)	22	12600.02	12644.24	799.16	0.00	1034.99	0.00

Specifications are the same as for Table S2. In subset III we only ran one model with the same structure as selected in subset I of model selection using the dataset containing all the individuals (sexed and unsexed, Table 1). In subset IV, 39 models were compared by adding sex as a covariate with the different demographic parameters. In subset V we only ran one model containing time-variation with the same structure as selected in subset II of model selection using the dataset containing all the individuals (Table 1). In subset VI we only ran one model containing time-variation and sex, by adding sex as a covariate in the same way as the best model selected in subset IV. GEPAT phrase for encounter step was "firste+nexte" in all models. GEPAT phrase for assignment was "firste.[f.to]+nexte.[f.to]" for all models. "g" (i.e. groups) designate sex classes (males and females)

REFERENCES

Choquet, R. & Nogue, E. (2011) E-SURGE user's manual. CEFE, Montpellier, France.

Appendix S5. Time-varying models

METHODS

At each step of model selection we also selected time-varying models to check whether temporal variations revealed major differences that would have questioned results from time-constant models. After having first selected the best time-constant structure of age-dependency with the complete data set (step I), we started from this best age-dependency structure and selected the best time-varying model (step II). Then, using the reduced dataset containing only sexed individuals, we fitted the time-constant model structure previously selected (step III) and started from this model to select sex effects (step IV). We finished by fitting the time-varying structure previously selected (step V) and added sex effects as just selected (step VI). The complete list of models involved is given in Appendix S4: Table S1 and S2.

In step II, we first selected the best structure of temporal variation on survival, then on movements and finally on recruitment. In each step, we compared all possible models that were biologically relevant. Moreover, we noted that detection probability was overestimated at this step (see 'Results' hereafter). We thus ran a model in which detection was fixed at the value obtained with the best time-constant model to inspect the consequences on other estimations.

RESULTS

Complete dataset containing all individuals

The best time-constant model (Model 1, Table 1, Appendix S4: Table S1) had around 300 AICc points less than the best time-varying model (Model 12, Appendix S4: Table S1). Time-variation on movements accounted for around 100 AICc points in this decrease. In Model 12, there was temporal variation on survival and movements but not on recruitment. Time-dependence was multiplicative for survival and additive between age classes but not between states for movements (Appendix S4: Table S1).

Juvenile survival was greatly affected by time-dependence. The annual estimates varied between 0.27 [0.15,0.43] and 0.94 [0,1] but confidence intervals were large, especially around high values (Fig. S1, Table S1) and when reproductive success was low the preceding year (Fig. S1). Adult survival showed much smaller fluctuations and remained always higher than 0.70 (Fig. S1).

Estimations for breeders movements were difficult or impossible in many years (Fig. S2,

Table S1). Detection was overestimated in the best time-varying model ($p=0.94$ [0.91,0.96]; Model 12, Appendix S4: Table S1). However, we observed coherent compensations between survival and movements: survival and immigration probabilities increased whereas emigration probabilities decreased when detection was fixed (Table S2) at 0.86 (estimate from Model 1). This warned us on biases, but the variations themselves were not questioned.

Reduced dataset containing only sexed individuals

The time-varying model without sex-dependence (Model 105, Table S3, Appendix S4: Table S1) had 236.49 AICc points less than the time-constant model without sex-dependence (Model 6, Table 1, Appendix S4: Table S1). Adding sex-dependence offered an even better fit (Model 104, Table S4, Appendix S4: Table S2) with 8.83 AICc points less.

DISCUSSION

Juvenile survival was much more variable than adult survival, which is usual in long-lived species due to evolutionary canalization and lower juvenile ability to face adverse conditions (Pardo *et al.* 2013). It might also have arisen from a difference in temporal variability of permanent emigration (Balkiz *et al.* 2010; Sanz-Aguilar *et al.* 2014). However, the large confidence intervals make these changes difficult to comment. More data would be needed to get proper estimates.

In species from stable habitats, the strong colony-site philopatry should induce less temporal variations in dispersal (Burger 1982, McNicholl 1975, Erwin 1981). Here survival and movements varied strongly between years. This seems to contrast with the results of models without time-variations that suggest that breeders showed high regional philopatry. In fact, our results suggest that breeder emigration was null in most years but relatively high in some years followed by high immigration back. Such temporal changes in dispersal rates are particularly likely given the arbitrariness of our study boundaries, the mobility of slender-billed gulls and the instability and patchy distribution of potential breeding locations. Necessarily, locations of any new colony within or without the study area are, to some extent, apparently stochastic. Nonetheless, such strong variability also makes sense given that dispersal is highly context-dependent and might be partly triggered by temporally varying factors (or related cues) influencing habitat quality (e.g. food abundance, presence of predators; Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005). Investigating how candidate variables correlate with local survival and movements would help understanding these temporal variations.

REFERENCES

- Balkiz, Ö., A. Béchet, L. Rouan, C. Rémi, C. Germain, J.A. Amat, M. Rendon-Martos, N. Baccetti, S. Nissardi, U. Özesmi, and R. Pradel. 2010. Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. *Journal of Animal Ecology* 79:1045–1056.
- Bowler, D. E., and T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80:205–225.

- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhont, and J. D. Nichols. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Burger, J. 1982. The role of reproductive success in colony-site selection and abandonment in black skimmers (*Rynchops niger*). *The Auk* 99:109–115.
- Erwin, R. M., J. Galli, and J. Burger. 1981. Colony site dynamics and habitat use in atlantic coast seabirds. *The Auk* 98:550–561.
- McNicholl, M. K. 1975. Larid Site Tenacity and Group Adherence in Relation to Habitat. *The Auk* 92:98–104.
- Pardo, D., C. Barbraud, M. Authier, and H. Weimerskirch. 2013. Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology* 94:208–220.
- Sanz-Aguilar, A., G. Tavecchia, I. Afán, F. Ramírez, A. Doxa, A. Bertolero, C. Gutiérrez-Expósito, M. G. Forero, and D. Oro. 2014. Living on the edge: demography of the slender-billed gull in the western mediterranean. *PLoS ONE* 9:e92674.

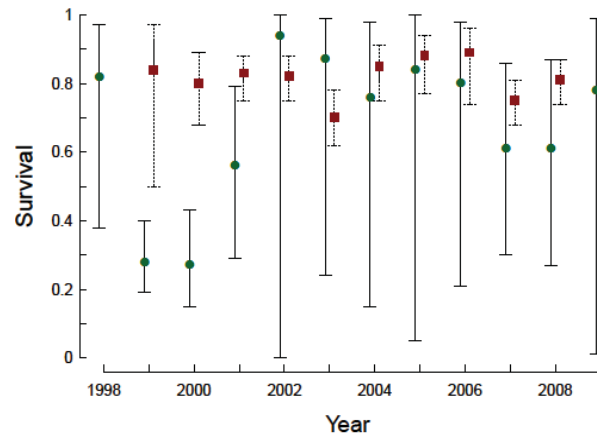


Figure S1. Annual age-dependent survival rates of slender-billed gulls over 1998-2010. Estimates for first year of life are plotted with circles, estimates for older individuals are plotted with squares. Segments indicate 95% confidence intervals. Estimates are derived from the best time-dependent model using the complete dataset (Model 12, Table S1).

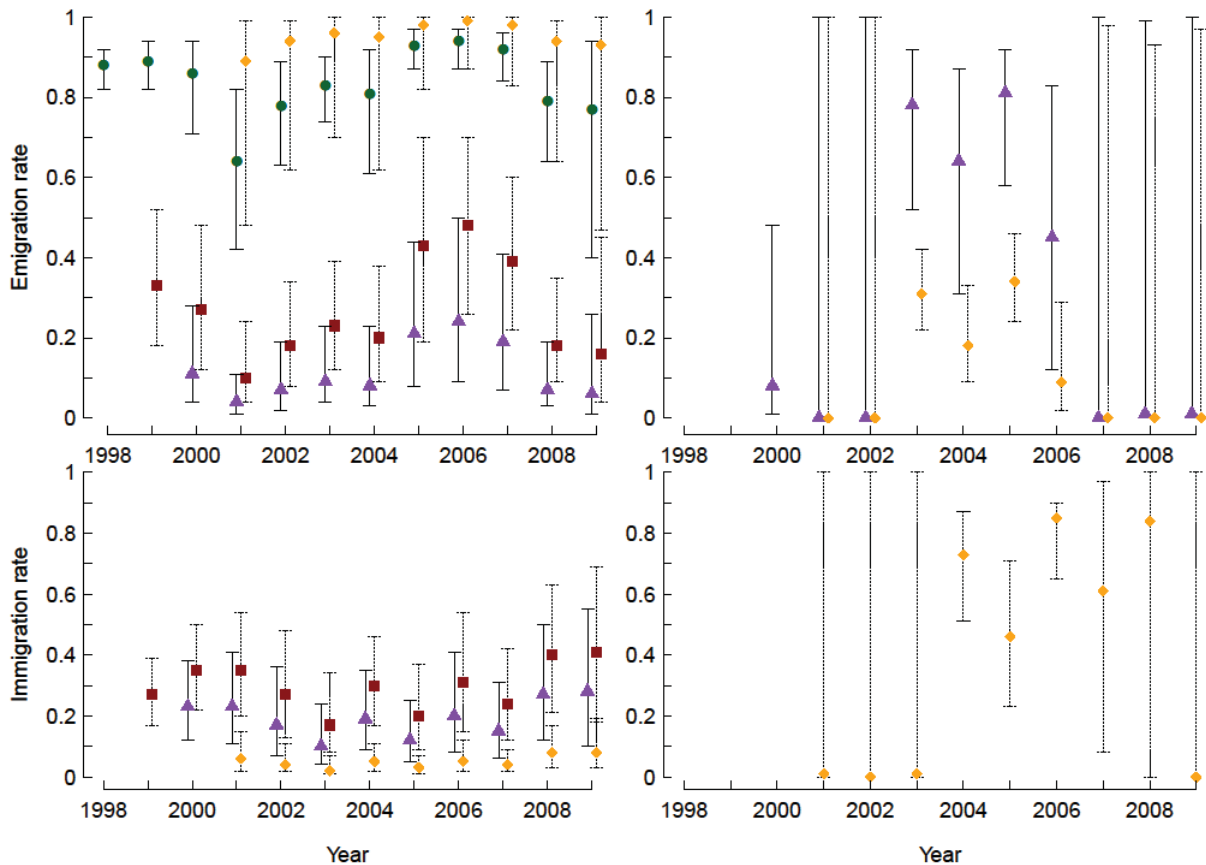


Figure S2. Annual age-dependent movement rates of slender-billed gulls over 1998-2010. Movement rates are the probabilities to change location from one breeding season to the next, conditional on survival. Four types of movements were considered: emigration outside the study area (a) in pre-breeders and (b) in breeders, and immigration to the study area (c) in pre-breeders and (d) in breeders. Movements are plotted with circles at 1, with squares at 2, with triangles at 3 and with diamonds at 4 and older. Segments indicate the 95% confidence intervals. Estimates were obtained with the best time-varying model using the complete dataset (Model 12, Table S1).

Table S1. Estimates of transition parameters obtained with the best model using the complete dataset (containing sexed and unsexed individuals) with temporal variation (Model 12, **Appendix S4: Table S1**). This model was selected to define the best pattern of variation with time for the capture-recapture data of the slender-billed gull on the French Mediterranean coast.

Transition step	Parameter	Estimates											
		1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Survival	ϕ_1	0.82 (0.38,0.97)	0.28 (0.19,0.40)	0.27 (0.15,0.43)	0.56 (0.29,0.79)	0.94 (0.00,1.00)	0.87 (0.24,0.99)	0.76 (0.15,0.98)	0.84 (0.05,1.00)	0.80 (0.21,0.98)	0.61 (0.30,0.86)	0.61 (0.27,0.87)	0.78 (0.01,0.99)
	$\phi_{z=2}$	-	0.84 (0.50,0.97)	0.80 (0.68,0.89)	0.83 (0.75,0.88)	0.82 (0.75,0.88)	0.70 (0.62,0.78)	0.85 (0.75,0.91)	0.88 (0.77,0.94)	0.89 (0.74,0.96)	0.75 (0.68,0.81)	0.81 (0.74,0.87)	0.78 (0.70,0.85)
Movement	$\delta_{10,1}^P$	0.88 (0.82,0.92)	0.89 (0.82,0.94)	0.86 (0.71,0.94)	0.64 (0.42,0.82)	0.78 (0.63,0.89)	0.83 (0.74,0.90)	0.81 (0.61,0.92)	0.93 (0.87,0.97)	0.94 (0.87,0.97)	0.92 (0.84,0.96)	0.79 (0.64,0.89)	0.77 (0.40,0.94)
	$\delta_{01,2}^P$	-	0.27 (0.17,0.39)	0.35 (0.22,0.50)	0.35 (0.20,0.54)	0.27 (0.13,0.48)	0.17 (0.08,0.34)	0.30 (0.17,0.46)	0.20 (0.09,0.37)	0.31 (0.15,0.54)	0.24 (0.12,0.42)	0.40 (0.21,0.63)	0.41 (0.18,0.69)
	$\delta_{10,2}^P$	-	0.33 (0.18,0.52)	0.27 (0.12,0.48)	0.10 (0.04,0.24)	0.18 (0.08,0.34)	0.23 (0.12,0.39)	0.20 (0.09,0.38)	0.43 (0.19,0.70)	0.48 (0.26,0.70)	0.39 (0.22,0.60)	0.18 (0.09,0.35)	0.16 (0.04,0.45)
	$\delta_{10,3}^P$	-	-	0.23 (0.12,0.38)	0.23 (0.11,0.41)	0.17 (0.07,0.36)	0.10 (0.04,0.24)	0.19 (0.09,0.35)	0.12 (0.05,0.25)	0.20 (0.08,0.41)	0.15 (0.06,0.31)	0.27 (0.12,0.50)	0.28 (0.10,0.55)
	$\delta_{10,3}^P$	-	-	0.11 (0.04,0.28)	0.04 (0.01,0.11)	0.07 (0.02,0.19)	0.09 (0.04,0.23)	0.08 (0.03,0.23)	0.21 (0.08,0.44)	0.24 (0.09,0.50)	0.19 (0.07,0.41)	0.07 (0.03,0.19)	0.06 (0.01,0.26)
	$\delta_{10,3}^B$	-	-	0.08 (0.01,0.48)	0.00 (0.00,1.00)	0.00 (0.00,1.00)	0.78 (0.52,0.92)	0.64 (0.31,0.87)	0.81 (0.58,0.92)	0.45 (0.12,0.83)	0.00 (0.00,1.00)	0.01 (0.00,0.99)	0.01 (0.00,1.00)
	$\delta_{01,z=4}^P$	-	-	-	0.06 (0.02,0.15)	0.04 (0.02,0.11)	0.02 (0.01,0.07)	0.05 (0.02,0.11)	0.03 (0.01,0.07)	0.05 (0.02,0.12)	0.04 (0.02,0.09)	0.08 (0.03,0.17)	0.08 (0.03,0.19)
	$\delta_{10,z=4}^P$	-	-	-	0.89 (0.48,0.99)	0.94 (0.62,0.99)	0.96 (0.70,1.00)	0.95 (0.62,1.00)	0.98 (0.82,1.00)	0.99 (0.87,1.00)	0.98 (0.83,1.00)	0.94 (0.64,0.99)	0.93 (0.47,1.00)
	$\delta_{01,z=4}^B$	-	-	-	0.01 (0.00,1.00)	0.00 (0.00,1.00)	0.01 (0.00,1.00)	0.73 (0.51,0.87)	0.46 (0.23,0.71)	0.85 (0.65,0.90)	0.61 (0.08,0.97)	0.84 (0.00,1.00)	0.00 (0.00,1.00)
		-	-	-	0.00 (0.00,1.00)	0.00 (0.00,1.00)	0.31 (0.00,0.99)	0.18 (0.00,0.99)	0.34 (0.00,0.99)	0.09 (0.00,0.99)	0.00 (0.00,1.00)	0.00 (0.00,1.00)	0.00 (0.00,1.00)

	$\delta_{i_0, \geq 4}^B$	(0.00,1.00) (0.00,1.00) (0.22,0.42) (0.09,0.33) (0.24,0.46) (0.02,0.29) (0.00,0.98) (0.00,0.93) (0.00,0.97)
Recruitment	r_2	0.32 (0.24,0.40)
	r_3	0.87 (0.79,0.92)
	$r_{\geq 4}$	0.32 (0.20,0.48)
	p	0.94 (0.91,0.96)
Assignment	α_u^B	0.45 (0.43,0.48)
	α_p^P	0.06 (0.04,0.10)
	α_p^B	0.13 (0.11,0.15)

Parameter super- and subscripts indicate what class of individuals the probability applies on. When absent, this means that the parameter of interest do not vary among individuals according to the expected super- or subscript (e.g. age, breeding state, location, event). ϕ_i is survival at age i . $\delta_{i_0, i}^S$ is the probability that surviving individuals move from inside to outside the study area (i.e. emigration) for individuals at age i in breeding state S (i.e. either PB for "pre-breeder" or B for "breeder"). $\delta_{oi, i}^S$ is the probability that surviving individuals move from outside to inside the study area (i.e. immigration) for individuals at age i in breeding state S. Obviously, the probability to stay inside the study area is $1 - \delta_{i_0, i}^S$, and the probability to stay outside is $1 - \delta_{oi, i}^S$. r_i is the probability that surviving pre-breeders that moved to or stayed inside the study area recruit into the breeding part of the population in the current breeding season. p is the detection (i.e. encounter) probability. α_j^S is the probability for an individual in breeding state S to be assigned to the observational category j (i.e. either u for "uncertain breeder" or p for "possible breeder" or c for "certain breeder"). Pre-breeders are never observed as "certain pre-breeder" after capture and never observed as "certain breeder", thus $\alpha_u^P = 1 - \alpha_p^P$. Breeders can be assigned to one of the three observational categories mentioned above, thus $\alpha_c^B = 1 - \alpha_u^B - \alpha_p^B$. Estimates are given with the lower and upper boundaries of the 95% confidence interval between parentheses. Further details on the model are given in the manuscript and previous supplementary material. All capture-recapture histories started at birth, therefore for several parameters that were both age- and time-dependent

there was no estimation in the very first years. Indeed, there were no individuals in the corresponding age classes yet. Large confidence intervals covering all the $[0, 1]$ probability space (or almost) clearly indicate a lack of data for precise inference. In this model, this is particularly symptomatic of the inference on breeders' movements at advanced ages. Indeed, at several occasions very few individuals were available in the corresponding classes.

	r_3	0.85 (0.77,0.9)
	$r_{\geq 4}$	0.24 (0.13,0.4)
Detection	p	0.86 (0.86,0.86)
Assignment	α_u^B	0.45 (0.42,0.47)
	α_p^P	0.07 (0.05,0.11)
	α_p^B	0.12 (0.11,0.14)

Specifications are the same as for Table S1. Detection probability was fixed at 0.86 and the model was fitted with the structure of the best time-varying model (Model 12, Appendix S4: Table S1).

Table S3. Estimates of transition parameters obtained with the best model using only sexed individuals, with temporal variation but without sex-dependent variations (Model 105, Appendix S4: Table S2). This model has the same structure as the model that was selected to define the best pattern of variation with time for the capture-recapture data of the slender-billed gull on the French Mediterranean coast (Model 12, Appendix S4: Table S1).

Transition step	Parameter Estimates												
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Survival	1.00	0.67	0.25	0.48	0.73	0.70	1.00	1.00	0.69	0.53	0.54	0.64	
	(1.00,1.00)	(0.49,0.82)	(0.16,0.38)	(0.31,0.66)	(0.45,0.90)	(0.52,0.84)	(1.00,1.00)	(1.00,1.00)	(0.42,0.87)	(0.35,0.70)	(0.33,0.74)	(0.03,0.99)	
	ϕ_1	0.92	0.78	0.82	0.81	0.69	0.85	0.88	0.93	0.75	0.81	0.79	
	$\phi_{\geq 2}$	(0.51,0.99)	(0.67,0.85)	(0.75,0.88)	(0.74,0.87)	(0.60,0.76)	(0.75,0.91)	(0.76,0.95)	(0.12,1.00)	(0.68,0.82)	(0.74,0.87)	(0.65,0.88)	
Movement	0.84	0.88	0.81	0.58	0.72	0.79	0.67	0.90	0.93	0.90	0.74	0.72	
	(0.80,0.87)	(0.81,0.93)	(0.66,0.90)	(0.38,0.75)	(0.58,0.83)	(0.71,0.86)	(0.42,0.85)	(0.74,0.97)	(0.87,0.96)	(0.82,0.95)	(0.61,0.84)	(0.30,0.94)	
	$\delta_{io,1}^P$	0.36	0.43	0.41	0.36	0.26	0.39	0.29	0.44	0.32	0.51	0.54	
	$\delta_{oi,2}^P$	(0.28,0.45)	(0.32,0.55)	(0.27,0.57)	(0.21,0.54)	(0.14,0.43)	(0.27,0.51)	(0.17,0.46)	(0.27,0.63)	(0.20,0.47)	(0.33,0.69)	(0.29,0.77)	
	$\delta_{io,2}^P$	0.37	0.26	0.10	0.17	0.24	0.14	0.42	0.52	0.42	0.19	0.17	
	$\delta_{oi,3}^P$	(0.23,0.54)	(0.12,0.46)	(0.04,0.23)	(0.08,0.32)	(0.13,0.39)	(0.05,0.32)	(0.18,0.71)	(0.30,0.73)	(0.25,0.62)	(0.09,0.34)	(0.04,0.54)	
	$\delta_{oi,3}^P$	0.34	0.32	0.32	0.28	0.20	0.30	0.22	0.35	0.25	0.42	0.44	
	$\delta_{oi,3}^P$	(0.23,0.48)	(0.20,0.48)	(0.15,0.46)	(0.10,0.37)	(0.19,0.45)	(0.12,0.36)	(0.20,0.55)	(0.13,0.41)	(0.24,0.62)	(0.21,0.70)		
	$\delta_{io,3}^P$	0.12	0.04	0.07	0.07	0.11	0.06	0.22	0.29	0.22	0.08	0.07	
	$\delta_{io,3}^P$	(0.05,0.27)	(0.01,0.12)	(0.03,0.19)	(0.04,0.25)	(0.02,0.19)	(0.08,0.47)	(0.12,0.56)	(0.09,0.45)	(0.03,0.21)	(0.01,0.34)		
	$\delta_{io,3}^B$	0.00	0.00	0.00	0.02	0.77	0.66	0.80	0.56	0.00	0.00	0.11	
	$\delta_{io,3}^B$	(0.00,0.00)	(0.00,0.00)	(0.00,1.00)	(0.49,0.92)	(0.34,0.88)	(0.57,0.92)	(0.06,0.96)	(0.00,1.00)	(0.00,0.00)	(0.00,0.96)		
	$\delta_{oi,\geq 4}^P$	0.09	0.07	0.05	0.08	0.05	0.05	0.10	0.06	0.06	0.12	0.13	
	$\delta_{oi,\geq 4}^P$	(0.04,0.18)	(0.03,0.15)	(0.02,0.11)	(0.04,0.15)	(0.02,0.11)	(0.02,0.11)	(0.05,0.19)	(0.03,0.12)	(0.06,0.23)	(0.06,0.29)		
	$\delta_{io,\geq 4}^P$	0.86	0.92	0.95	0.90	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98	0.93	0.92	
	$\delta_{io,\geq 4}^P$	(0.51,0.97)	(0.65,0.99)	(0.74,0.99)	(0.54,0.99)	(0.83,1.00)	(0.90,1.00)	(0.86,1.00)	(0.86,1.00)	(0.67,0.99)	(0.45,0.99)		
	$\delta_{oi,\geq 4}^B$	0.01	0.01	0.00	0.76	0.52	0.87	0.51	0.50	0.00			
	$\delta_{oi,\geq 4}^B$	(0.00,0.96)	(0.00,0.96)	(0.00,0.56)	(0.52,0.90)	(0.27,0.76)	(0.41,0.99)	(0.01,0.99)	(0.00,1.00)	(0.00,0.10)			
	$\delta_{oi,\geq 4}^B$	0.00	0.00	0.29	0.20	0.34	0.14	0.00	0.00	0.00	0.02		

ANNEXE E – ARTICLE 2

		$\delta_{i_0, \geq 4}^B$
Recruitment	r_2	0.33 (0.25,0.42)
	r_3	0.86 (0.78,0.92)
	$r_{\geq 4}$	0.31 (0.18,0.47)
Detection	p	0.94 (0.91,0.96)
Assignment	α_u^B	0.45 (0.42,0.48)
	α_p^P	0.06 (0.04,0.10)
	α_p^B	0.13 (0.11,0.15)

Specifications are the same as for Table S4. Further notes are the same as for Table S6.

Table S4. Estimates of transition parameters obtained with the best model using only sexed individuals, with temporal and sex-related variation (Model 104, Appendix S4: Table S2). This model has the same structure as the model that was selected to define the best pattern of variation with time (Model 12, Appendix S4: Table S1) and the same structure of variation with sex as the model was selected to define the best pattern of variation with sex (Model 105, Appendix S4: Table S2) for the capture-recapture data of the slender-billed gull on the French Mediterranean coast.

Transition step	Sex	Parameter	Estimates												
			1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Survival	Both	ϕ_1	1.00	0.68	0.26	0.49	0.73	0.70	1.00	1.00	0.67	0.51	0.52	0.68	0.68
			(1.00,1.00)	(0.49,0.83)	(0.16,0.39)	(0.31,0.67)	(0.45,0.90)	(0.51,0.84)	(1.00,1.00)	(1.00,1.00)	(0.42,0.85)	(0.35,0.67)	(0.33,0.71)	(0.01,1.00)	(0.01,1.00)
		$\phi_{\geq 2}$	–	0.94	0.78	0.82	0.81	0.69	0.84	0.88	0.90	0.75	0.82	0.81	
				(0.40,1.00)	(0.67,0.86)	(0.75,0.88)	(0.74,0.87)	(0.60,0.76)	(0.75,0.91)	(0.77,0.95)	(0.80,0.96)	(0.68,0.82)	(0.74,0.87)	(0.50,0.95)	
Movement	Males	$\delta_{io,1}^P$	0.85	0.89	0.83	0.60	0.73	0.81	0.67	0.91	0.93	0.90	0.75	0.76	
			(0.81,0.88)	(0.82,0.93)	(0.69,0.92)	(0.40,0.77)	(0.60,0.84)	(0.72,0.87)	(0.43,0.85)	(0.76,0.97)	(0.87,0.97)	(0.83,0.95)	(0.62,0.85)	(0.22,0.97)	
			0.37	0.45	0.43	0.37	0.28	0.41	0.31	0.47	0.35	0.55	0.57	0.57	
			(0.28,0.47)	(0.33,0.57)	(0.28,0.59)	(0.21,0.57)	(0.15,0.45)	(0.29,0.54)	(0.17,0.48)	(0.30,0.65)	(0.23,0.50)	(0.37,0.72)	(0.31,0.79)	(0.31,0.79)	
			0.41	0.29	0.11	0.19	0.26	0.15	0.45	0.54	0.44	0.20	0.20	0.21	
			(0.25,0.58)	(0.14,0.51)	(0.04,0.26)	(0.09,0.35)	(0.14,0.43)	(0.06,0.33)	(0.20,0.72)	(0.32,0.75)	(0.26,0.65)	(0.10,0.37)	(0.03,0.72)	(0.03,0.72)	
			–	–	0.35	0.33	0.29	0.21	0.32	0.23	0.38	0.27	0.45	0.47	
					(0.24,0.49)	(0.20,0.50)	(0.15,0.48)	(0.10,0.38)	(0.19,0.47)	(0.13,0.38)	(0.22,0.57)	(0.15,0.44)	(0.27,0.64)	(0.23,0.72)	
			–	–	0.13	0.05	0.08	0.12	0.06	0.23	0.31	0.23	0.09	0.09	
					(0.05,0.31)	(0.01,0.14)	(0.03,0.21)	(0.04,0.27)	(0.02,0.19)	(0.09,0.49)	(0.12,0.59)	(0.09,0.47)	(0.03,0.22)	(0.01,0.51)	
		$\delta_{io,3}^B$	–	–	0.00	0.00	0.03	0.76	0.66	0.80	0.47	0.00	0.26		
				(0,0)	(0,0)	(0,0.98)	(0.47,0.92)	(0.32,0.89)	(0.56,0.93)	(0.15,0.82)	(0,0.02)	(0,0)	(0,0.96)		
		$\delta_{oi,\geq 4}^P$	–	–	–	0.09	0.07	0.05	0.08	0.05	0.10	0.14	0.15		
						(0.04,0.18)	(0.03,0.15)	(0.02,0.11)	(0.04,0.16)	(0.02,0.12)	(0.05,0.19)	(0.03,0.13)	(0.07,0.24)		
		$\delta_{oi,\geq 4}^P$	–	–	–	0.87	0.93	0.95	0.90	0.98	0.98	0.93	0.93		
						(0.54,0.98)	(0.66,0.99)	(0.75,0.99)	(0.55,0.99)	(0.84,1.00)	(0.91,1.00)	(0.86,1.00)	(0.69,0.99)		
		$\delta_{oi,\geq 4}^B$	–	–	–	0.04	0.03	0.00	0.77	0.54	0.90	1.00	0.00		
						(0.00,1.00)	(0.00,1.00)	(0.00,0.00)	(0.54,0.91)	(0.29,0.77)	(0.71,0.97)	(0.31,0.92)	(0.10,1.00)		
			–	–	–	0.00	0.00	0.31	0.21	0.36	0.11	0.00	0.05		
						(0.00,1.00)	(0.00,1.00)	(0.31,0.92)	(0.10,1.00)	(0.36,0.92)	(0.11,0.92)	(0.00,1.00)	(0.00,0.87)		

ANNEXE E – ARTICLE 2

Detection	Both	p	(0.19,0.47)
			0.94
			(0.91,0.96)
Assignment	Both	α_u^B	0.45
			(0.42,0.48)
		α_p^P	0.07
			(0.04,0.10)
		α_p^B	0.13
			(0.11,0.15)

Specifications are the same as for Appendix S5: Table S1. Further notes are the same as for Table S1.

Appendix S6: Parameter estimates from time-constant models

Table S8. Estimates of transition parameters obtained (i) with the best model using the complete dataset (including unsexed and sexed individuals) without temporal variation (Model 1, Table 1, Appendix S4: Table S2), (ii) with the same model using only sexed individuals (Model 6, Table 1, Appendix S4: Table S3), and (iii) with the best model using only sexed individuals with sex-related variations and without temporal variation (Model 7, Table 1, Appendix S4: Table S3).

Transition step	Parameter	Estimates			
		(i) Model 1	(ii) Model 6	(iii) Model 7	
				Males	Females
Survival	ϕ_1	0.77 (0.30,0.96)	1.00 (0.00,1.00)	1.00 (1.00,1.00)	
	$\phi_{\geq 2}$	0.83 (0.79,0.86)	0.82 (0.79,0.85)	0.82 (0.80,0.85)	
Movement	$\delta_{i0,1}^P$	0.87 (0.80,0.92)	0.87 (0.84,0.89)	0.88 (0.86,0.89)	0.85 (0.83,0.87)
	$\delta_{oi,2}^P$	0.25 (0.14,0.41)	0.27 (0.23,0.31)	0.29 (0.25,0.32)	0.25 (0.22,0.28)
	$\delta_{i0,2}^P$	0.20 (0.12,0.30)	0.16 (0.09,0.28)	0.18 (0.10,0.30)	0.15 (0.08,0.26)
	$\delta_{oi,3}^P$	0.13 (0.06,0.27)	0.17 (0.13,0.22)	0.18 (0.14,0.22)	0.15 (0.12,0.19)
	$\delta_{i0,3}^P$	0.07 (0.02,0.20)	0.07 (0.02,0.20)	0.07 (0.02,0.21)	0.06 (0.02,0.18)
	$\delta_{i0,3}^B$	0.05 (0.00,0.57)	0.00 (0.00,0.00)	0.00 (0.00,0.00)	0.00 (0.00,0.00)
	$\delta_{oi,\geq 4}^P$	0.03 (0.01,0.07)	0.04 (0.03,0.06)	0.05 (0.03,0.07)	0.04 (0.03,0.06)
	$\delta_{i0,\geq 4}^P$	0.95 (0.36,1.00)	0.95 (0.38,1.00)	0.94 (0.62,0.99)	0.92 (0.57,0.99)
	$\delta_{oi,\geq 4}^B$	0.19 (0.03,0.61)	0.25 (0.04,0.72)	0.30 (0.07,0.69)	0.26 (0.06,0.65)
	$\delta_{i0,\geq 4}^B$	0.05 (0.02,0.11)	0.04 (0.02,0.10)	0.05 (0.02,0.10)	0.04 (0.02,0.08)
Recruitment	r_2	0.24 (0.18,0.32)	0.24 (0.18,0.33)	0.31 (0.22,0.42)	0.16 (0.10,0.25)
	r_3	0.89 (0.81,0.96)	0.89 (0.80,0.94)	0.92 (0.84,0.96)	0.83 (0.72,0.90)
	$r_{\geq 4}$	0.24 (0.13,0.41)	0.25 (0.13,0.43)	0.24 (0.13,0.41)	
Detection	p	0.86 (0.83,0.88)	0.86 (0.83,0.88)	0.86 (0.83,0.88)	
Assignment	α_u^B	0.45 (0.42,0.48)	0.45 (0.42,0.48)	0.45 (0.42,0.47)	
	α_p^P	0.08 (0.06,0.11)	0.08 (0.06,0.11)	0.08 (0.06,0.11)	
	α_p^B	0.12 (0.10,0.14)	0.12 (0.11,0.14)	0.12 (0.11,0.14)	

Parameter super- and subscripts indicate what class of individuals the probability applies on. When absent, this means that the parameter of interest do not vary among individuals according to the expected super- or subscript (e.g. age, breeding state, location, event). ϕ_i is survival at age i . $\delta_{i0,i}^S$ is the probability that surviving individuals move from inside to outside the study area (i.e. emigration) for individuals at age i in breeding state S (i.e. either PB for "pre-breeder" or B for "breeder"). $\delta_{oi,i}^S$ is the probability that surviving individuals move from outside to inside the study area (i.e. immigration) for individuals at age i in breeding state S . Obviously, the probability to stay inside the study area is $1-\delta_{i0,i}^S$, and the probability to stay outside is $1-\delta_{oi,i}^S$. r_i is the probability that surviving pre-breeders that moved to or stayed inside the study area recruit into the breeding part of the population in the current breeding season. p is

the detection (i.e. encounter) probability. α_j^S is the probability for an individual in breeding state S to be assigned to the observational category j (i.e. either u for "uncertain breeder" or p for "possible breeder" or c for "certain breeder"). Pre-breeders are never observed as "certain pre-breeder" after capture and never observed as "certain breeder", thus $\alpha_u^P = 1 - \alpha_p^P$. Breeders can be assigned to one of the three observational categories mentioned above, thus $\alpha_c^B = 1 - \alpha_u^B - \alpha_p^B$. Estimates are given with the lower and upper boundaries of the 95% confidence interval between parentheses. Further details on the model are given in the manuscript and previous supplementary material.

Table S9. Parameter estimates from time-constant models with fixed values.

Transition step	Parameter	Estimates			
		(i) Model 1B	(ii) Model 1C	(iii) Model 7B	
				Males	Females
Survival	ϕ_1	0.50	0.95 (0.95,0.95)	0.77	
	$\phi_{\geq 2}$	0.83 (0.79,0.86)	0.83 (0.79,0.87)	0.82 (0.79,0.85)	
Movement	$\delta_{i0,1}^P$	0.81 (0.78,0.83)	0.90 (0.88,0.91)	0.84 (0.82,0.86)	0.81 (0.78,0.84)
	$\delta_{oi,2}^P$	0.41 (0.37,0.45)	0.19 (0.17,0.22)	0.39 (0.34,0.43)	0.34 (0.30,0.38)
	$\delta_{i0,2}^P$	0.20 (0.12,0.31)	0.19 (0.12,0.30)	0.18 (0.10,0.31)	0.15 (0.08,0.27)
	$\delta_{oi,3}^P$	0.28 (0.21,0.35)	0.10 (0.08,0.12)	0.27 (0.22,0.34)	0.23 (0.18,0.29)
	$\delta_{i0,3}^P$	0.06 (0.02,0.20)	0.07 (0.02,0.20)	0.07 (0.02,0.21)	0.06 (0.02,0.18)
	$\delta_{i0,3}^B$	0.06 (0.00,0.61)	0.05 (0.00,0.54)	0.00 (0.00,0.00)	0.00 (0.00,0.00)
	$\delta_{oi,\geq 4}^P$	0.07 (0.05,0.11)	0.02 (0.01,0.03)	0.08 (0.05,0.12)	0.06 (0.04,0.10)
	$\delta_{i0,\geq 4}^P$	0.93 (0.59,0.99)	0.96 (0.18,1.00)	0.93 (0.65,0.99)	0.92 (0.60,0.99)
	$\delta_{oi,\geq 4}^B$	0.18 (0.02,0.67)	0.18 (0.03,0.61)	0.30 (0.07,0.71)	0.26 (0.06,0.66)
	$\delta_{i0,\geq 4}^B$	0.05 (0.02,0.11)	0.05 (0.02,0.11)	0.05 (0.02,0.10)	0.04 (0.02,0.08)
Recruitment	r_2	0.24 (0.18,0.32)	0.24 (0.18,0.32)	0.31 (0.23,0.42)	0.16 (0.09,0.25)
	r_3	0.90 (0.81,0.95)	0.89 (0.81,0.94)	0.93 (0.85,0.96)	0.84 (0.72,0.91)
	$r_{\geq 4}$	0.25 (0.13,0.41)	0.24 (0.12,0.42)	0.25 (0.13,0.42)	
Detection	p	0.86 (0.83,0.88)	0.85 (0.83,0.88)	0.86 (0.83,0.88)	
Assignment	α_u^B	0.45 (0.42,0.48)	0.45 (0.42,0.48)	0.45 (0.42,0.47)	
	α_p^P	0.08 (0.06,0.11)	0.08 (0.06,0.11)	0.08 (0.06,0.11)	
	α_p^B	0.12 (0.10,0.14)	0.12 (0.10,0.14)	0.12 (0.11,0.14)	

Specifications are the same as for Table S8. (i) Model 1B had juvenile survival fixed at 0.5, (ii) Model 1C had juvenile survival fixed at 0.95. Except these fixed values, both were fitted with the structure of the best time-constant model (Model 1, Table 1, Appendix S4: Table S2) and using the complete dataset. (iii) Model 7B had juvenile survival fixed at 0.77 (estimate from Model 1) and was fitted with the structure of the best time-constant model with sex-dependence (Model 7, Table 2, Appendix S4: Table S3) using the reduced dataset containing only sexed individuals.

Appendix S7. Life-history probabilities from time-constant models

In order to provide a better understanding of life-history differences according to age, sex and breeding status, we calculated some specific life-history probabilities offering relevant views on dispersal and recruitment. Indeed, in our models the emigration and immigration probabilities at time t are conditional on survival between $t-1$ and t , and the local recruitment probability is conditional on being inside the population at time t after movement (i.e. having stayed or come back to the study area at time t). We thus computed at all possible ages for both sex and for each sex separately: (i) the probabilities for alive pre-breeders to be inside or outside the study area, (ii) the probabilities to recruit in the birth area for any alive pre-breeder, (iii) the probabilities to be alive and recruit in the birth area for any (pre-breeder) individual, and (iv) the probabilities for alive breeders to be inside or outside the study area. To do so, we used the maximum-likelihood estimates of survival, movement and recruitment parameters from the best time-constant model fitted with the complete dataset (Model 1, Table 1, Appendix S6: Table S8), and the best time-constant but sex-dependent model fitted with the reduced dataset (Model 7, Table 1, Appendix S6: Table S8).

Probability of being inside or outside the study area for alive pre-breeders

At any age i the probability for alive individuals (noted A_i) to be inside the study area ($\Pr(I_i|A_i)$) is the complement of their probability to be outside the study area: $\Pr(O_0|A_i) = 1 - \Pr(I_i|A_i)$. At birth (i.e. capture for ringing; age 0), the probability to be inside the study area ($\Pr(I_0)$) is 1 and the probability to be outside the study area is:

$$\Pr(O_0) = 1 - \Pr(I_0) = 0.$$

After that, and for pre-breeders (noted P), at age i , the probability to be inside the study area is a function of the previous probabilities of localisation, emigration probability ($\delta_{i0,i}^P$) and immigration probability ($\delta_{oi,i}^P$) which are conditional on being alive (A_i):

$$\Pr(I_i|P, A_i) = \Pr(I_{i-1}|P, A_i) \cdot (1 - \delta_{i0,i}^P) + \Pr(O_{i-1}|P, A_i) \cdot \delta_{oi,i}^P,$$

$$\Pr(O_i|P, A_i) = \Pr(I_{i-1}|P, A_i) \cdot \delta_{i0,i}^P + \Pr(O_{i-1}|P, A_i) \cdot (1 - \delta_{oi,i}^P) = 1 - \Pr(I_i|P, A_i).$$

The complete formulas rapidly becomes very long and complex when age increases. In order to gain time and avoid the potential formulating errors it is prone to produce, we used a calculation loop over possible ages in ascendant order (results are provided in Table S10, Fig. 3c and S4a). This "for" loop was coded with R 3.1.2 as follows:

```
## Compute localisation probabilities for alive pre-breeders at different ages ##
# define the sex classes for the parameters
sexes <- c('all','males','females')

# define the age classes for the parameters
ages <- c(1:3,'4+')

# em.AP[i] is pre-breeder emigration probability at age class i
# estimates are from Model 1 (first row, both sexes)
# and Model 12 (second row: males, third row: females)
em.AP <- rbind(c(0.87,0.2,0.07,0.95),c(0.88,0.18,0.07,0.94),c(0.85,0.15,0.06,0.92))
colnames(em.AP) <- ages
rownames(em.AP) <- sexes
```

```

# im.AP[i] is pre-breeder immigration probability at age class i
# estimates are from Model 1 (first row, both sexes)
# and Model 12 (second row: males, third row: females)
im.AP <- rbind(c(0,0.25,0.13,0.03),c(0,0.29,0.18,0.05),c(0,0.25,0.15,0.04))
colnames(im.AP) <- ages
rownames(im.AP) <- sexes

# pI.AP[i] is the probability to be inside the area at age i-1 for alive pre-breeders
# first row: both sexes, second row: males, third row: females
pI.AP <- matrix(nrow=3,ncol=11)
colnames(pI.AP) <- 0:10 # we'll compute pI.P[i] from age 1 to 10
rownames(pI.AP) <- sexes

# and pO.AP[i] the probability to be outside the area at age i for alive pre-breeders
pO.AP <- matrix(nrow=3,ncol=11)
colnames(pO.AP) <- 0:10 # we'll compute pO.P[i] from age 1 to 10
rownames(pO.AP) <- sexes

# compute pI.AP and pO.AP using the for loop over ages
for (s in 1:3) { # for the three sex classes
  pI.AP[s,1] <- 1 # at capture (i.e. birth, age 0) all individuals are inside the area
  pO.AP[s,1] <- 0
  for (i in 2:11) { # for age 1 to age 10
    if (i<=5) {
      pI.AP[s,i] <- pI.AP[s,i-1]*(1-em.AP[s,i-1]) + pO.AP[s,i-1]*im.AP[s,i-1]
      pO.AP[s,i] <- pI.AP[s,i-1]*em.AP[s,i-1] + pO.AP[s,i-1]*(1-im.AP[s,i-1])
    }
    if (i>5) {
      pI.AP[s,i] <- pI.AP[s,i-1]*(1-em.AP[s,4]) + pO.AP[s,i-1]*im.AP[s,4]
      pO.AP[s,i] <- pI.AP[s,i-1]*em.AP[s,4] + pO.AP[s,i-1]*(1-im.AP[s,4])
    }
  }
}

print(round(pI.AP,2))
print(round(pO.AP,2))

```

Annual probability of recruiting in the birth area for any alive pre-breeder

In our models, the local recruitment probability at age i (r_i) is conditional on being alive (A_i) and present in the study area (see *Methods*, Appendix S2, Fig. 2 and S5a hereafter). Therefore,

at any age $i \geq 2$ the probability to recruit in the birth area for any alive (pre-breeder) individual ($\Pr(R_i|P, A_i)$) is a function of the probability to be inside the study area:

$$\Pr(R_i|P, A_i) = \Pr(I_i|P, A_i) \cdot r_i .$$

We thus computed probabilities of recruiting in the birth area for any alive pre-breeder considering the probabilities $\Pr(I_i|P, A_i)$ computed as exposed above (results are provided in Table S11, Fig. S5b), using a "for" loop coded with R 3.1.2 as follows:

```
## Compute probabilities of recruiting in the birth area for any alive pre-breeder ##
# the following code uses R variables defined in the R code exposed in previous section:
# sexes, ages and pI.AP

# r[i] is local recruitment probability at age class i
# estimates are from Model 1 (first row, both sexes) and Model 12 (second row: males, third
# row: females)
r <- rbind(c(0,0.24,0.89,0.24),c(0,0.31,0.92,0.24),c(0,0.16,0.83,0.24))
colnames(r) <- ages
rownames(r) <- sexes

# pRA[i] is the probability to recruit at age i for any pre-breeder (first row: both sexes, second
# row: males, third row: females)
pRA <- matrix(nrow=3,ncol=10)
colnames(pRA) <- 1:10      # we'll compute pRA[i] from age 1 to 10
rownames(pRA) <- sexes

# compute pRA using the for loop over ages
for (s in 1:3) {          # for the three sex classes
  for (i in 1:10) {      # for age 1 to age 10
    if (i<4) {
      pRA[s,i] <- pI.AP[s,i+1]*r[s,i]
    }
    if (i>=4) {
      pRA[s,i] <- pI.AP[s,i+1]*r[s,4]
    }
  }
}
print(round(pRA,2))
print(round(pRA,2))
```

Probability to be alive and recruit in the birth area for any (pre-breeder) individual

At any age i , the probability for any individual in the dataset to be alive ($\Pr(A_i)$) is the product of age-dependent survival probabilities (ϕ_i) until age i :

$$\Pr(A_i) = \Pr(A_{i-1}) * \phi_i = \prod_{k=1}^i \phi_k .$$

Following the same reasoning as above, at any age $i \geq 2$ the probability to recruit in the birth area for any individual that had not recruited yet (i.e. any pre-breeder actually alive or not;

$\Pr(R_i|P)$) is a function of the probability to be alive and the probability to recruit in the birth area for any alive individual:

$$\Pr(R_i|P) = \Pr(R_i|P, A_i) \cdot \Pr(A_i) .$$

Again, we used a "for" loop to compute these probabilities (results are provided in Table S12, Fig. S5c), coded with R 3.1.2 as follows:

```
## Compute probabilities of recruiting in the birth area for any pre-breeder (alive or not) ##
# the following code uses R variables defined in the R code exposed in previous section:
sexes, ages and pRA
# define survival probabilities
phi <- rbind(c(0.77,0.83),c(1,0.82),c(1,0.82))
colnames(phi) <- c(1,'2+')
rownames(phi) <- c(sexes)

# pA[i] is the probability to be alive at age i for any individual
pA <- matrix(nrow=3,ncol=10)
colnames(pA) <- 1:10      # we'll compute pA[i] from age 1 to 10
rownames(pA) <- sexes

# pR[i] is the probability to recruit at age i for any pre-breeder (alive or not) (first row: both
sexes, second row: males, third row: females)
pR <- matrix(nrow=3,ncol=10)
colnames(pR) <- 1:10      # we'll compute pR[i] from age 1 to 10
rownames(pR) <- sexes

# compute pRA using the for loop over ages
for (s in 1:3) {          # for the three sex classes
  for (i in 1:10) {      # for age 1 to age 10
    if (i==1) {
      pA[s,i] <- phi[s,1]
    }
    else {
      pA[s,i] <- pA[s,i-1]*phi[s,2]
    }
    pR[s,i] <- pRA[s,i]*pA[s,i]
  }
}
print(round(pA,2))
print(round(pR,2))
```

Annual probability of being inside or outside the study area for alive breeders

At recruitment, because it occurs only locally, the probability to be inside the study area is 1 and the probability to be outside is 0. After that, at age $i \geq 2$ the probability for breeders (noted B) to be inside the study area is a function of the previous probabilities of localisation, emigration probability ($\delta_{i0,i}^B$) and immigration probability ($\delta_{oi,i}^B$):

$$\Pr(I_i|B, A_i) = \Pr(I_{i-1}|B, A_i) \cdot (1 - \delta_{i0,i}^P) + \Pr(O_{i-1}|B, A_i) \cdot \delta_{oi,i}^P,$$

$$\Pr(O_i|B, A_i) = \Pr(I_{i-1}|B, A_i) \cdot \delta_{i0,i}^P + \Pr(O_{i-1}|B, A_i) \cdot (1 - \delta_{oi,i}^P) = 1 - \Pr(I_i|B, A_i).$$

Accordingly, because individuals may recruit at different ages, $\Pr(I_i|B, A_i)$ et $\Pr(O_i|B, A_i)$ will depend on age at first reproduction. However because emigration and immigration probabilities do not change from 4 years old, the probabilities for alive breeders to be inside or outside the study area will be same at any age $j+k$ (where j is the age at recruitment and k is the number of years after first reproduction).

Again, we used a "for" loop to compute these probabilities (results are provided in Table S13, Fig 3c and S4b), coded with R 3.1.2 as follows:

```
## Compute localisation probabilities for alive breeders at different ages ##

# define the sex classes for the parameters
sexes <- c('all','males','females')

# define the age classes for the parameters
ages.B <- c(3,'4+')
# define age classes for first breeding
agesFB <- c(2,'3+')
# because emigration and immigration are the same after 3 years old, we define only two
# classes for age at first breeding (indeed, the probability to inside or outside will be the
# same for individuals that first reproduce at 3, 4 and older.

# em.BA[i] is breeder emigration probability at age class i
# estimates are from Model 1 (first row, both sexes)
# and Model 12 (second row: males, third row: females)
em.BA <- rbind(c(0.05,0.05),c(0,0.05),c(0,0.04))
colnames(em.BA) <- ages.B
rownames(em.BA) <- sexes

# im.BA[i] is pre-breeder immigration probability at age class i
# estimates are from Model 1 (first row, both sexes)
# and Model 12 (second row: males, third row: females)
im.BA <- cbind(c(NA,NA,NA),c(0.19,0.30,0.26))
colnames(im.BA) <- ages.B
rownames(im.BA) <- sexes

# pI.BA[[j]][i], for alive breeders that recruited at age k (age class j),
# is the probability to be inside the area at age k+i-1
# first row: both sexes, second row: males, third row: females
pI.BA <- list(matrix(nrow=3,ncol=24),matrix(nrow=3,ncol=24))
names(pI.BA) <- agesFB
colnames(pI.BA[[1]]) <- 2:25 # we'll compute pI.BA[i] from age k+1 to k+23
colnames(pI.BA[[2]]) <- paste(c('k',rep('k+',23)),c("",1:23),sep=")
```

```

rownames(pI.BA[[1]]) <- rownames(pI.BA[[2]]) <- sexes

# and pO.BA[[j]][i], for alive breeders that recruited at age k (age class j),
# is the probability to be outside the area at age k+i-1
pO.BA <- list(matrix(nrow=3,ncol=24),matrix(nrow=3,ncol=24))
names(pO.BA) <- agesFB
colnames(pO.BA[[1]]) <- 2:25          # we'll compute pO.B[i] from age k+1 to k+23
colnames(pO.BA[[2]]) <- paste(c('k',rep('k+',23)),c("1:23",sep="))
rownames(pO.BA[[1]]) <- rownames(pO.BA[[2]]) <- sexes

# compute pI.B and pO.B using the for loop over ages
# first element of the lists are probabilities for individuals that recruited at age k=2
# second element are probabilities for individuals that recruited at age k>2
for (s in 1:3) {
  for (j in 1:2) {
    pI.BA[[j]][s,1] <- 1
    pO.BA[[j]][s,1] <- 0
    pI.BA[[j]][s,2] <- pI.BA[[j]][s,1]*(1-em.BA[s,j])
    pO.BA[[j]][s,2] <- pI.BA[[j]][s,1]*em.BA[s,j]
    for (i in 3:24) {
      pI.BA[[j]][s,i] <- pI.BA[[j]][s,i-1]*(1-em.BA[s,2]) + pO.BA[[j]][s,i-1]*im.BA[s,2]
      pO.BA[[j]][s,i] <- pI.BA[[j]][s,i-1]*em.BA[s,2] + pO.BA[[j]][s,i-1]*(1-im.BA[s,2])
    }
  }
}
rd.pI.BA <- rd.pO.BA <- list()
rd.pI.BA[[1]] <- round(pI.BA[[1]],2)
rd.pI.BA[[2]] <- round(pI.BA[[2]],2)
rd.pO.BA[[1]] <- round(pO.BA[[1]],2)
rd.pO.BA[[2]] <- round(pO.BA[[2]],2)
print(rd.pI.BA)
print(rd.pO.BA)

```

REFERENCES

R Development Core Team (2011) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria : the R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>

Table S10. Annual probability of being inside the study area (I) for alive (A) pre-breeders (P) at any age i ($\Pr(I_i|A_i, P)$).

Sex	Age					
	0	1	2	3	4	≥ 5
All	1	0.13	0.32	0.39	0.04	0.03
Males	1	0.12	0.35	0.45	0.05	0.05
Females	1	0.15	0.34	0.42	0.06	0.04

Calculations were based on estimates from Model 1 (Table 1, Appendix S4: Table S2, Appendix S6: Table S8) for both sexes together, and estimates from Model 7 (Table 1, Appendix S4: Table S3, Appendix S6: Table S8) for males and females separately.

Table S11. Annual probability of recruiting (R) in the birth area for alive (A) pre-breeders (P) at any age i ($\Pr(\mathbf{R}_i|\mathbf{P}, \mathbf{A}_i)$).

Sex	Age			
	1	2	3	≥ 4
All	0	0.08	0.34	0.01
Males	0	0.11	0.41	0.01
Females	0	0.05	0.35	0.01

Specifications are the same as for Table S10.

Table S12. Annual probability to be alive and recruit (R) in the birth area for any (pre-breeder, P) individual in the dataset at any age i ($\Pr(R_i|P)$).

Sex	Age					
	1	2	3	4	5	≥ 6
All	0	0.05	0.18	0.00	0.00	0.00
Males	0	0.09	0.28	0.01	0.01	0.00
Females	0	0.04	0.23	0.01	0.00	0.00

Specifications are the same as for Table S10.

Table S13. Annual probability of being inside the study area (I) for alive (A) breeders (B) that recruited at age k , at any age i ($\Pr(\mathbf{I}_i|\mathbf{A}_i, \mathbf{B})$).

Sex	k	Age										
		$k+1$	$k+2$	$k+3$	$k+4$	$k+5$	$k+6$	$k+7$	$k+8$	$k+9$	$\frac{\geq(k+10)}{\leq(k+15)}$	$\geq k+16$
All	≥ 2	0.95	0.91	0.88	0.86	0.84	0.83	0.82	0.82	0.81	0.80	0.79
Males	2	1.00	0.95	0.92	0.90	0.88	0.87	0.87	0.86	0.86	0.86	0.86
	≥ 3	0.95	0.92	0.90	0.88	0.87		0.86				
Females	2	1.00	0.96	0.93	0.91	0.90	0.89	0.88	0.88	0.87	0.87	0.87
	≥ 3	0.96	0.93	0.91	0.90	0.89	0.88		0.87			

Specifications are the same as for Table S10. Here the age-dependent probabilities depend on the recruitment age (k).

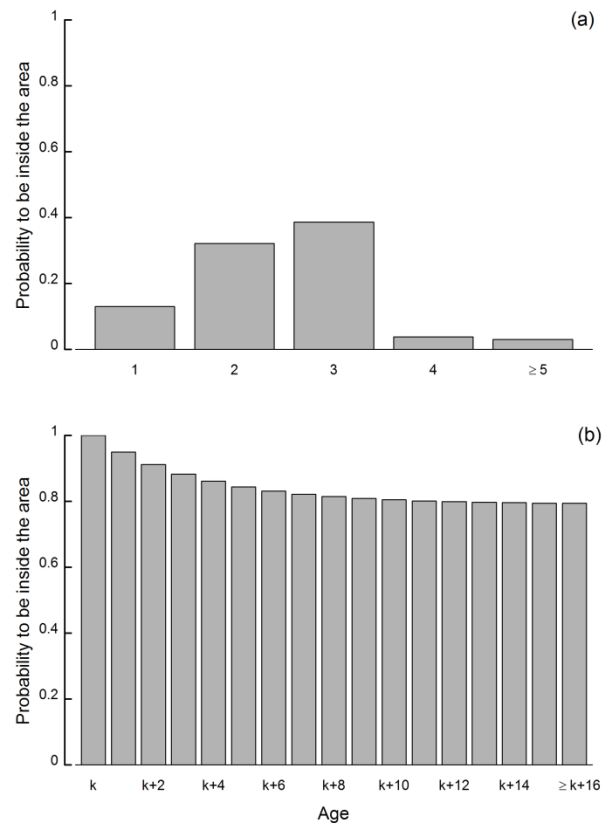


Figure S4. Age-dependent annual probability of being inside the study area (a) for alive pre-breeders, and (b) for alive breeders that recruited at age k . Values were derived from Model 1 (see details in Table S10, S11).

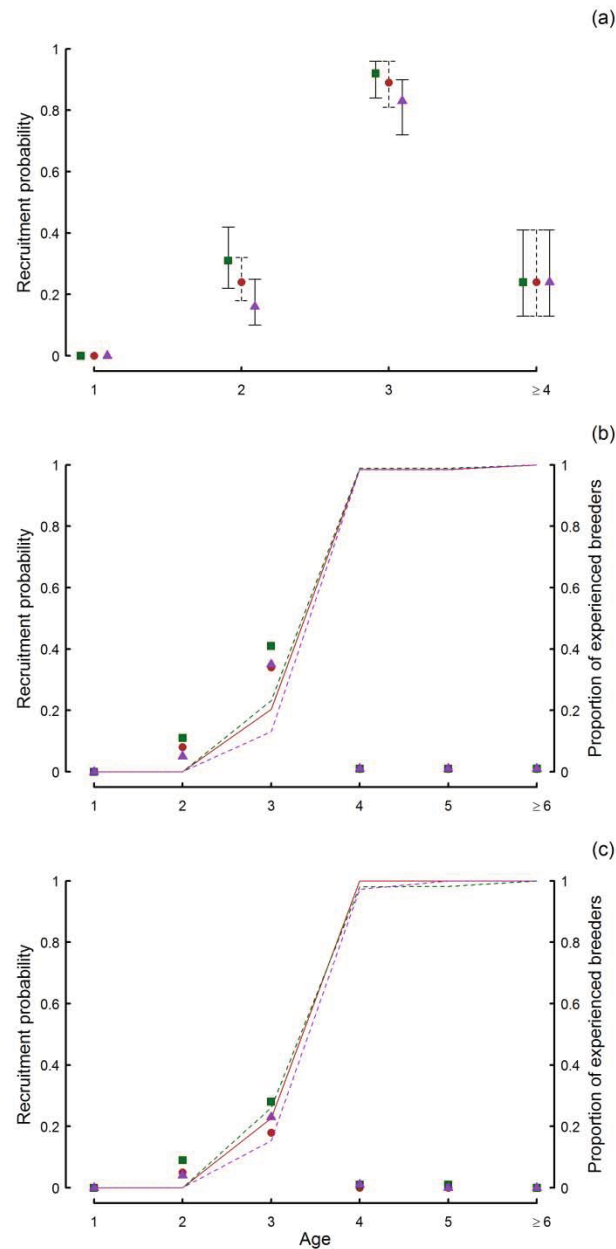


Figure S5. Age-dependent recruitment probability (a) for alive pre-breeders inside the study area, (b) for alive breeders (inside or outside the area), (c) for any (pre-breeder) individual (alive or not). Values for both sexes together (circles) were derived from Model 1; male (squares) and female (triangles) values were derived from Model 7 (see Appendix S6: Table S8). In (b) and (c), lines indicate the proportion of experienced breeder among breeders in each age class (i.e. the probability that a breeder in the considered age class has recruited previously – is not a first-time breeder).

Appendix S8. State assignment probabilities

In the best time-constant model with the complete dataset (Model 1, Table 1, Appendix S4: Table S2), the probability of pre-breeders of being assigned to the observational category "possible breeder" was 0.08 (95%CI = [0.06,0.11]). Thus, their probability of being assigned to the category "uncertain breeder" was 0.92. The probability of breeders (either nesting or sabbatical breeders) of being assigned to "uncertain breeder" was 0.45 (95%CI = [0.42,0.48]), and their probability of being assigned to "possible breeder" was 0.12 (95%CI = [0.10,0.14]). Thus, their probability of being assigned to "certain breeder" was 0.43.

Behavioural clues are rarely completely sure but are often the only option to assess an individual's state (Pradel 2009). We faced two problems in the reproductive status evaluation in our recruitment study. First, individuals might attempt to breed but not be seen performing activities that can only relate to breeding (*e.g.* incubating eggs, feeding chicks). Second, once recruited individuals might skip breeding attempts. Multievent models allowed us to take uncertainty in assignment into account and make use of available information without taking arbitrary decisions concerning observational assessments (Pradel 2005, 2009).

Individuals in the pre-breeder state were mostly assigned to the category "uncertain breeder" and rarely to the category "possible breeder". This indicates that sometimes they express behaviours associated with breeding but this could also reflect observational errors (Genovart, Pradel & Oro 2012). Individuals in the breeder state were equally assigned to the categories "uncertain breeder" and "certain breeder" and sometimes to the category "possible breeder". Breeders assigned to "uncertain breeder" and "possible breeder" could be either individuals that skipped a breeding attempt but were present at the study colonies, or individuals that failed early in the season and for which being certain they attempted to breed was difficult. These results comfort our modelling choices. They show that arbitrary decisions on status assignment would have yielded spurious results and misleading conclusions.

REFERENCES

- Genovart, M., Pradel, R. & Oro, D. (2012) Exploiting uncertain ecological fieldwork data with multi-event capture–recapture modelling: an example with bird sex assignment. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 970–977.
- Pradel, R. (2005) Multievent: an extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442–447.
- Pradel, R. (2009) The stakes of capture–recapture models with state uncertainty. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, Environmental and Ecological Statistics (eds D.L. Thomson, E.G. Cooch & M.J. Conroy), pp. 791–795. Springer, New York, New York, USA.

Appendix 1

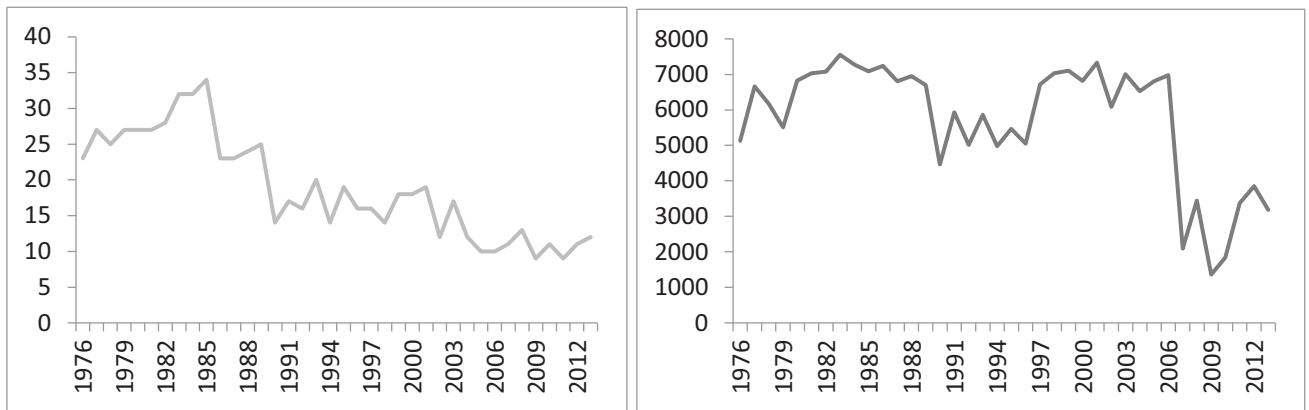


Figure S1a: The graph on the left shows the number of black-headed gull colonies, and the graph on the right the number of black-headed gull breeding pairs, from 1976 to 2013 in the Forez plain in France.



Figure S1b: The number of years of occupation of the 89 ponds of the Forez plain occupied for at least one year by a colony of black-headed gulls. Of these, 67 ponds were colonized for 10 years or less (mean occupancy in years = 3.8), and 22 were colonized for more than 10 years (mean occupancy in years = 20).

Appendix 2

A conditional Multiple Correspondence Analysis (MCA) was conducted on the pond variables obtained in 1983–84 (Trouvilliez, 1988) in order to class ponds into four categories: S1 = small ponds with low vegetation cover, S2 = small ponds with high vegetation cover, L1 = large ponds with low vegetation cover, and L2 = large ponds with high vegetation cover. This helped us determine if the four categories changed in different ways over the study period. We used the package ade4 (Dray & Dufour, 2007; Thioulouse, Dole, & Olivier, 1997) in the software R 3.0.2. The analysis is conditional on the total surface area of the pond. Indeed this is the major criteria distinguishing ponds. First, ponds were separated into small (<3.4ha) and large (>3.4ha) ponds.

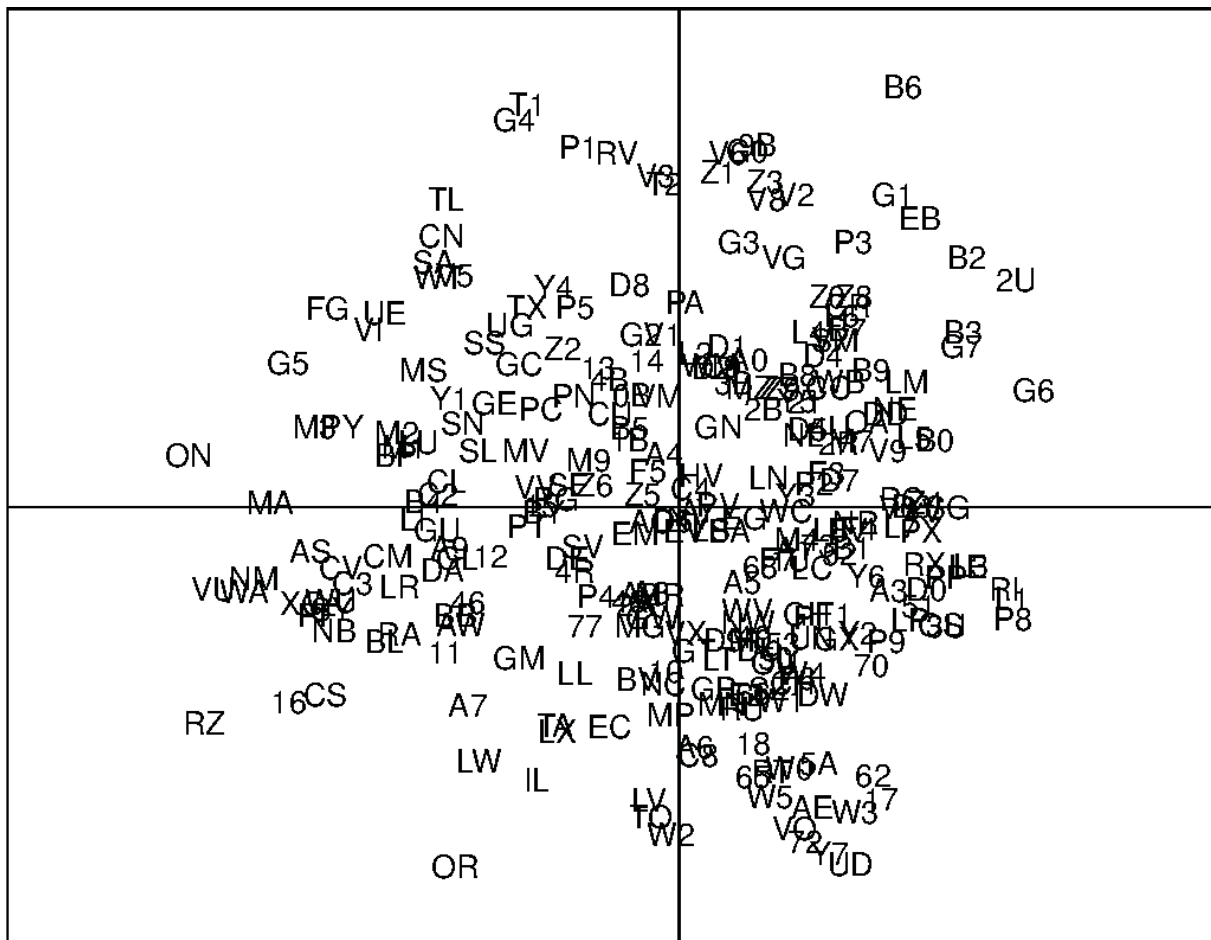


Figure S2a: Site positions on the MCA axis. These were well partitioned so we could easily define separate categories according to these two axes.

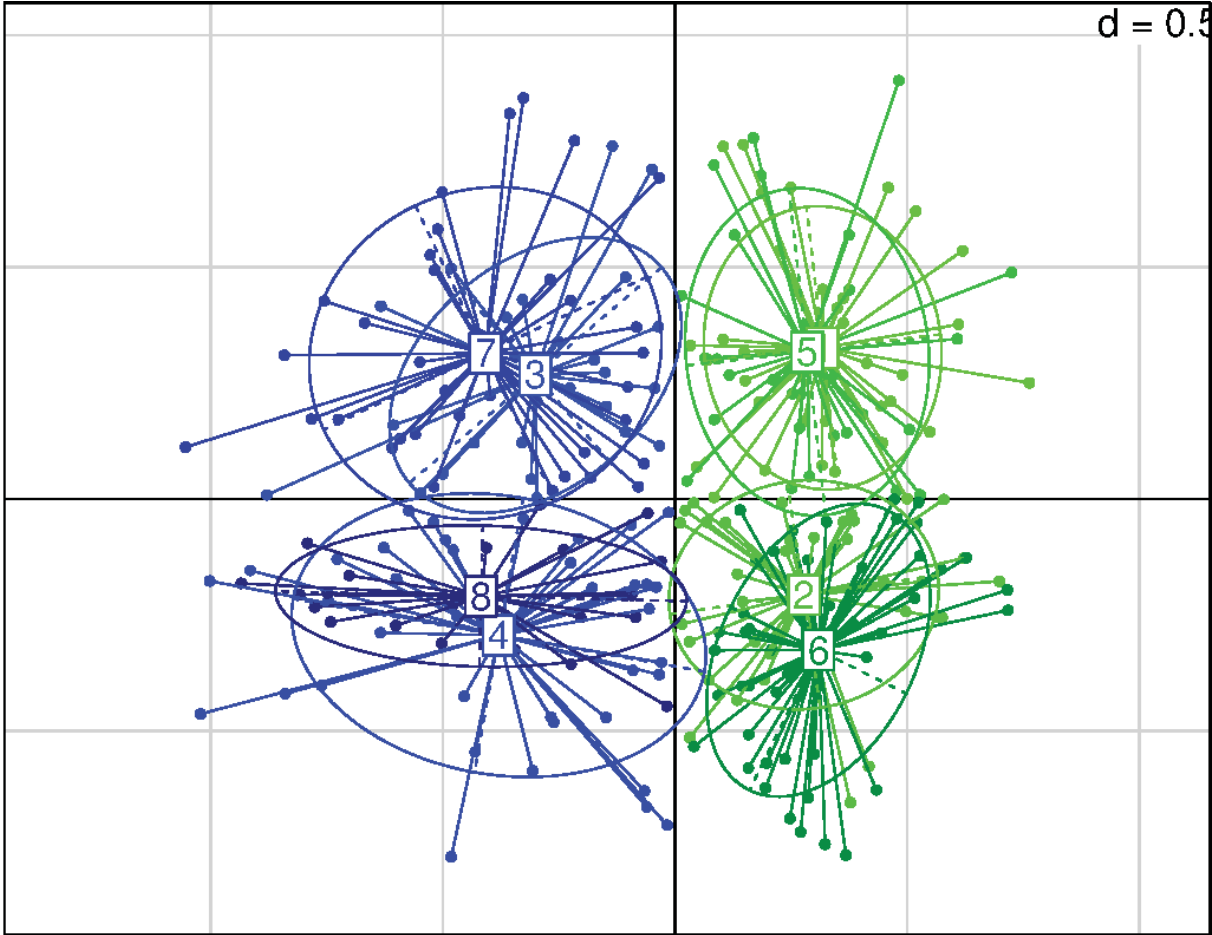


Figure S2b: MCA with size as the conditional axis and two factorial axes representing vegetation cover and disturbance. Of these eight categories, we only kept four; only size and vegetation were considered to distinguish groups.

Appendix 3

Table S1: Turnover of black-headed gull colonies on ponds of the Forez plain from 1977 to 2013 (Y=population size, PI= 1977–94, PII= 1995–2013). Abandoned and Colonized respectively correspond to the number of sites that were occupied at t-1 but not occupied anymore at t) and to the number of sites that were not occupied at t-1 but welcomed a colony at t.

Year	Abandoned $Y_{t-1}>0, Y_t=0$	Colonized $Y_{t-1}=0, Y_t>0$	Number of ponds at t-1
1977	6	10	23
1978	4	2	27
1979	5	9	23
1980	5	5	27
1981	4	5	26
1982	5	6	27
1983	5	10	26
1984	7	8	29
1985	6	7	31
1986	15	5	33
1987	6	6	24
1988	3	4	18
1989	6	7	19
1990	15	5	24
1991	5	8	14
1992	5	4	16
1993	5	10	15
1994	11	5	20
1995	5	10	14
1996	5	3	18
1997	5	5	16
1998	5	3	16
1999	3	7	14
2000	3	3	18
2001	4	5	18
2002	10	3	19
2003	3	9	12
2004	7	1	18
2005	4	2	12
2006	2	2	10
2007	3	4	10
2008	2	4	11
2009	6	2	13
2010	4	4	9
2011	3	2	7
2012	2	4	9
2013	2	2	8
Mean (PI)	6.56 (28%)	6.44 (27.5%)	23.44
Mean (PII)	4.11 (31%)	3.95 (29.8%)	13.26
Total mean	5.33	5.20	18.35

Appendix 4

Table S2: Marginality and first specialization axis variables for each ENFA: m=global marginality

Variables	Occupied vs All available ponds				Long-term occupancy vs All available ponds			
	Period 1		Period 2		Period 1		Period 2	
	Marginality	Specialization	Marginality	Specialization	Marginality	Specialization	Marginality	Specialization
Pond	m =1.017 , pvalue<0.001		m=0.882 , pvalue=0.002		m=1.576 , pvalue=<0.001		m=1.092 , pvalue=0.101	
TA	0.09	0.12	0.19	0.14	0.26	-0.20	0.29	0.25
TL	0.17	0.38	0.19	-0.25	0.33	-0.02	0.35	-0.30
PH	0.15	0.12	0.27	-0.00	-0.06	-0.10	0.32	-0.02
SC	0.54	-0.23	0.34	-0.23	0.50	-0.16	0.39	-0.42
JC	0.09	0.20	-0.16	-0.07	0.01	0.36	-0.20	-0.70
SA	-0.05	0.56	0.09	0.04	-0.21	0.41	0.20	-0.04
TS	0.72	-0.20	0.50	-0.27	0.58	-0.02	0.56	0.29
opW_TS	-0.19	-0.52	-0.12	0.33	-0.25	-0.34	-0.91	0.07
CFO	0.12	0.16	0.47	0.79	0.27	0.68	0.01	-0.08
ISL	0.16	0.07	0.31	-0.20	0.16	-0.04	0.33	-0.14
ISO	0.21	0.30	0.36	-0.13	-0.16	0.20	-0.17	0.25
Surrounding	m =0.29 , pvalue=0.011		m=0.481 , pvalue=0.023		m=0.517 , pvalue=0.074		m=0.644 , pvalue=0.012	
FM	0.73	0.20	0.29	-0.19	0.30	-0.48	0.20	0.24
FA	-0.14	0.12	-0.07	-0.35	0.38	-0.34	0.50	-0.29
FW	-0.44	0.71	-0.34	0.08	-0.66	-0.45	-0.53	0.02
FAL	-0.35	-0.50	0.64	0.34	-0.34	0.06	0.58	0.14
T	0.35	-0.05	0.24	0.65	0.32	0.49	0.10	-0.84
T80	0.06	0.44	0.57	-0.55	0.35	-0.45	0.29	0.38
All	m =1.31 , pvalue<0.001		m=1.36 , pvalue=0.002		m=2.093 , pvalue<0.01		m=1.74 , pvalue=0.055	
TA	0.08	0.09	0.15	0.03	0.23	0.01	0.23	0.14
TL	0.15	0.04	0.15	-0.06	0.28	-0.08	0.27	0.06
PH	0.13	-0.22	0.22	-0.01	-0.05	0.09	0.26	0.00
SC	0.47	0.21	0.27	-0.03	0.44	0.05	0.31	0.04
JC	0.08	-0.03	-0.13	-0.04	0.01	-0.07	-0.16	0.18
SA	-0.05	0.03	0.07	0.01	-0.19	-0.32	0.16	-0.21
TS	0.64	0.00	0.41	0.01	0.50	-0.19	0.45	-0.27
opW_TS	0.16	0.18	-0.10	0.02	-0.21	0.01	-0.07	0.06
CFO	0.10	0.15	0.38	0.51	0.23	0.03	-0.00	0.05
ISL	0.14	0.05	0.25	-0.03	0.14	0.05	0.26	0.12
ISO	0.19	0.00	0.29	-0.02	-0.14	0.04	-0.13	0.08
FM	0.35	0.18	0.17	-0.14	0.15	0.32	0.12	0.26
FA	-0.07	0.12	-0.04	0.01	0.19	0.62	0.30	0.77
FW	-0.21	0.60	-0.20	0.31	-0.33	0.48	-0.32	0.21
FAL	-0.17	-0.24	0.38	-0.06	-0.17	-0.31	0.35	-0.28
T	0.17	-0.37	0.14	0.64	0.16	-0.18	0.06	0.12
T80	0.03	0.49	0.34	-0.45	0.17	0.03	0.18	0.02

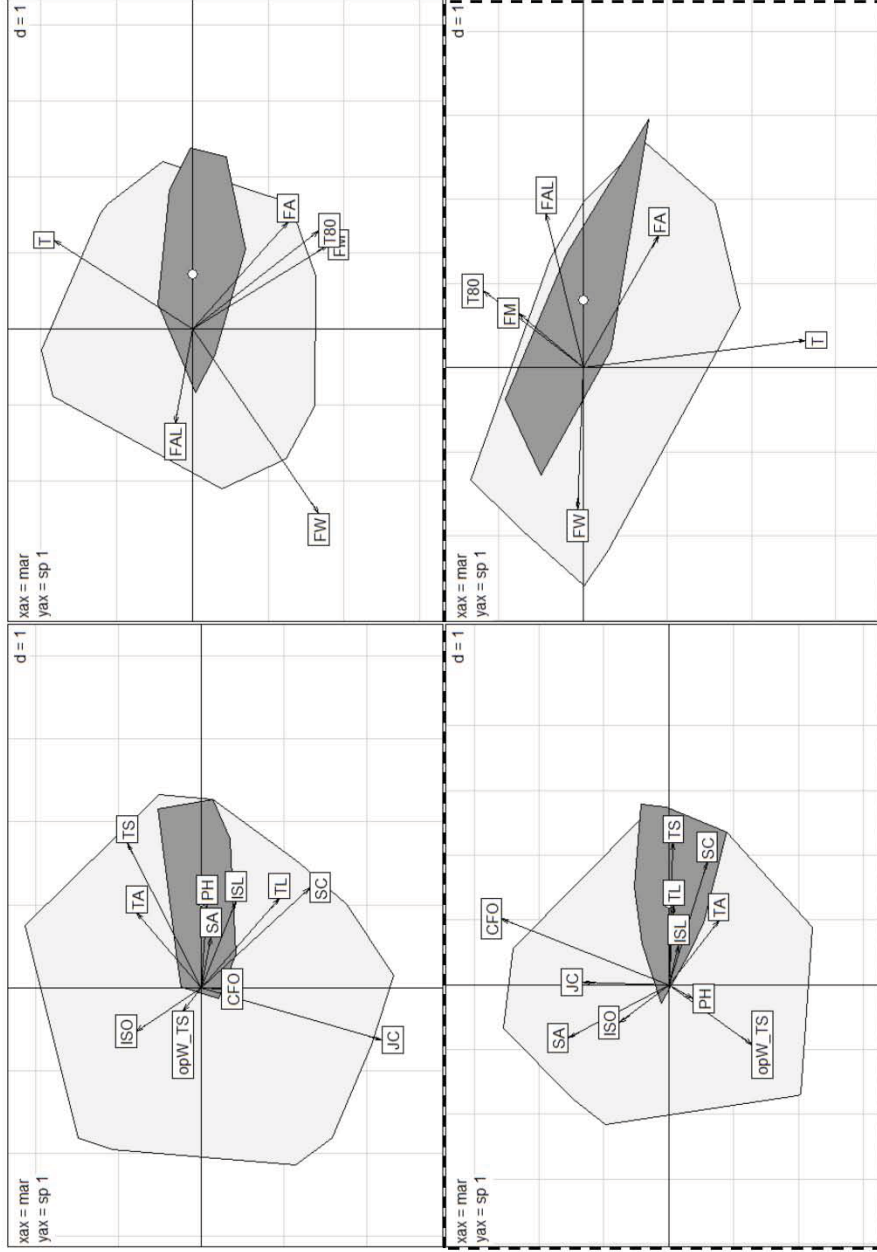


Figure S3: Results of the Ecological Niche Factorial Analyses (ENFA) of ponds occupied by black-headed gulls for at least 10 years (dark grey) (PI=18, PII=12) versus all available ponds (light grey) (PI=270, PII=143) (solid-border graph corresponds to the first period and dotted-border graph to the second period): Graphs on the left correspond to pond variables, while those on the right correspond to surrounding landscape variables. Up left: Marginality = 1.576 (pvalue<0.001), Up right: Marginality = 0.517 (pvalue=0.074), Down left: Marginality = 1.092 (pvalue=0.101), Down right: Marginality = 0.644 (pvalue=0.012). TA = *Typha angustifolia*, TL = *Typha latifolia*, PH = *Phragmite australis*, SC = *Scirpus lacustris*, JC = *Juncus spp*, SA = *Salix spp*, CFO = shape coefficient, ISL = islands, opW_ST = open water/total surface area, ST = total surface area, ISO = isolation, FW = woodland within a 2500m radius, FAL = fallow land within a 2500m radius, T = tractors, T80= powerful tractors (>80 whp), FM = meadow within a 2500m radius, FA= agricultural land within a 2500m radius.

Bibliography

- Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1 – 20. doi:10.1.1.177.8850
- Thioulouse, J., Dole, S., & Olivier, J. (1997). ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7, 75–83.
- Trouvilliez, J. (1988). *Contribution à l'étude des relations interspécifiques chez les oiseaux aquatiques. L'association entre le Grèbe à cou noir, Podiceps nigricollis, et la Mouette rieuse, Larus ridibundus, en période de nidification*. Université Claude Bernard - Lyon 1.

Supplementary Information 1

Table S1. Data on the 23 colonies of slender-billed studied in this article. Colony size is given in a number of pairs. A colony Repro Success= reproductive success (number of chicks per pair), Phenology= number of day after the first of May, Habitat= habitat type, iso15N= mean value of the stable isotope 15N, iso13C= mean value of the stable isotope 13C

Locality	Site	Year	Colony	Colony size	Repro Success	Phenology	iso15N	iso13C	Habitat	Camargue	SEAc	Mass	Tars
Salin d'Aigues-Mortes	54	1998	199854	241	1,26	14	13,11	-14,47	salin	True	1,88	281,55	52,54
Salin de Giraud	98	1998	199898	148	1,3	21	11,83	-16,51	salin	True	11,79	258,86	52,13
Salin d'Aigues-Mortes	124	1998	1998124	146	1,96	14	12,28	-13,19	salin	True	2,11	278,58	51,78
Salin de Giraud	50	1999	199950	141	0,76	21	11,76	-12,75	salin	True	3,51	246,5	49,12
Salin d'Aigues-Mortes	54	1999	199954	635	0,68	7	13,18	-15,39	salin	True	8,99	281,08	52,61
Salin de Giraud	7	2000	20007	267	0,3	7	12,37	-12,56	salin	True	3,07	247,81	49,59
Salin de Giraud	76	2000	200076	183	0,45	7	12,25	-12,7	salin	True	2,84	260,75	50,27
Salin de Giraud	105	2001	2001105	47	1,4	7	12,65	-14,66	salin	True	3,89	279,8	51,03
Lagune des Impériaux	128	2002	2002128	90	1,29	14	12,61	-15,34	lagune	True	2,81	288,54	52,19
Réserve de Camargue	161	2003	2003161	260	1,33	14	12,94	-14,24	lagune	True	4,05	240,02	48,79
salin de Lapalme	175	2004	2004175	25	1,5	21	11,54	-15,63	salin	False	2,2	230,16	48,48
Etang des Launes	189	2005	2005189	57	0,72	7	12,96	-13,71	lagune	False	2,41	302,5	51,82
Grand Bastit	197	2006	2006197	205	1,3	14	14,73	-15,85	lagune	False	2,37	264,09	50,67
Salin d'Aigues-Mortes	216	2007	2007216	24	1,2	42	12,89	-13,78	salin	True	2,19	270,56	49,77
Salin d'Aigues-Mortes	210	2008	2008210	617	0,59	1	12,87	-14,44	salin	True	1,84	285,73	51,12
Salin d'Aigues-Mortes	248	2009	2009248	68	0	1	13,54	-13,91	salin	True	1,44	269,57	49,93
Grand Bastit	261	2010	2010261	437	1,2	1	14,31	-16,29	lagune	False	5,61	265,82	49,82
Salin des Pesquiers	264	2010	2010264	63	1,25	14	13,02	-14,16	salin	False	1,02	270,09	50,91
Salin d'Aigues-Mortes	216	2011	2011216	132	1,03	49	13,99	-15,61	salin	True	6,83	268,62	50,05
Salin des Pesquiers_Hyères	243	2011	2011243	181	1,36	20	15,62	-14,5	salin	False	2,41	245,18	51,74
Gachon	320	2011	2011320	123	1,27	7	16,93	-15,81	lagune	False	2,94	297,83	51,24
Salin des Pesquiers	330	2012	2012330	49	1,55	30	14,01	-17,06	salin	False	2,02	297,87	53,07
Hyères	243	2013	2013H	310	1,2	7	13,31	-16,23	salin	False	2,8	271,96	51,01

Data sets:

Colonies: 23 colonies with their characteristics (see Table S1)

Individuals:

- Global datasets comprises all chicks of the 23 colonies with a measure of tarsus and mass: 3883 individuals
- Reduced datasets comprises all chicks with a measure of their isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$)

Table S2. Reduced datasets, reduced datasets plus individuals with their body condition measures, global dataset.

Year	Site	DATA	DATA2	DATA1
		(isotopes)	(isotopes+CC)	
		Nb of individuals		
1998	site124	16	16	292
1998	site54	16	16	314
1998	site98	15	15	85
1999	site50	16	14	107
1999	site54	16	16	552
2000	site7	16	13	79
2000	site76	16	16	108
2001	site105	16	16	65
2002	site128	16	16	112
2003	site161	16	6	128
2004	site175	16	16	31
2005	189(launes)	16	16	28
2006	197	10	10	258
2007	216(SAM)	16	16	240
2008	210	10	10	402
2009	243(Pes_H)	16	16	82
2010	261	10	8	294
2010	264	10	9	55
2011	216(SAM)	16	16	138
2011	243(Pes_H)	16	16	248
2011	320(Gachon)	16	16	136
2012	330_(Cap_H)	16	13	54
2013	H	16	14	74

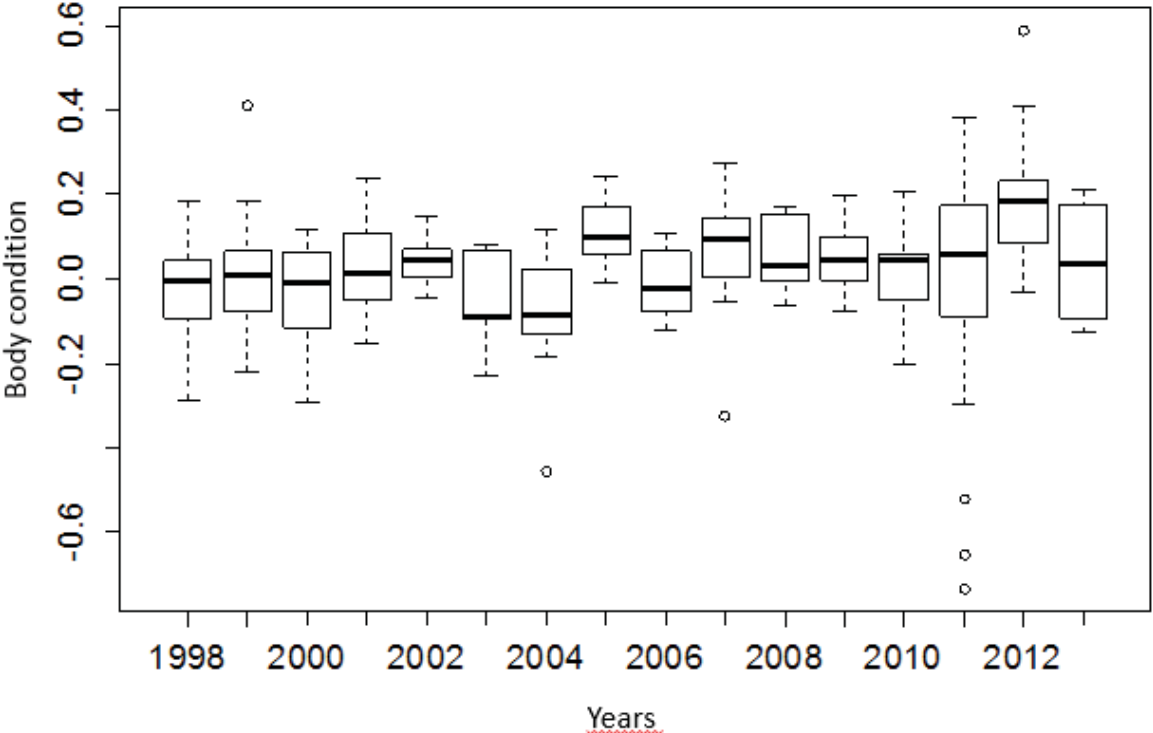
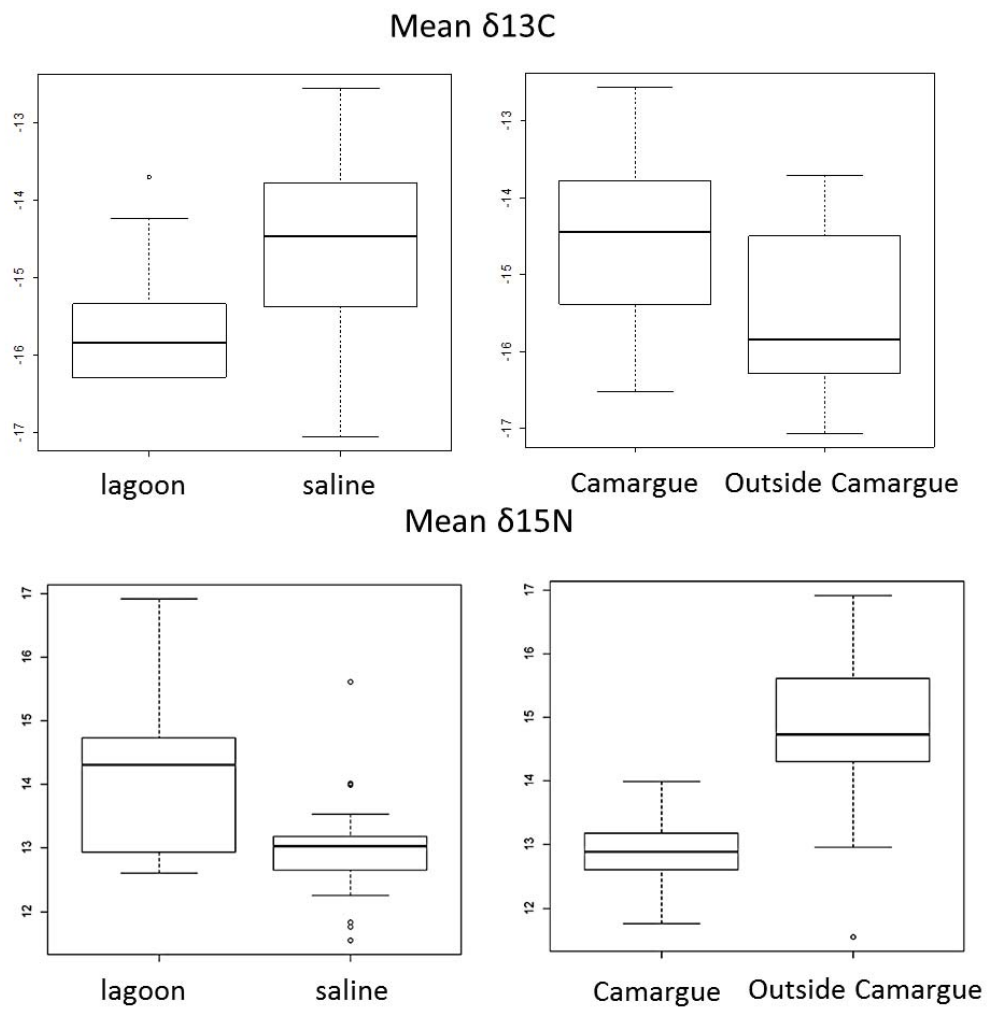


Figure S2 : Body condition using only the individuals with stable isotopes results.



Figures S3. Boxplot to compare the mean stable isotope of ^{13}C (top line) and ^{15}N (bottom line) in lagoon and salines (left) and in Camargue and outside Camargue (right).

Supplementary Information 3

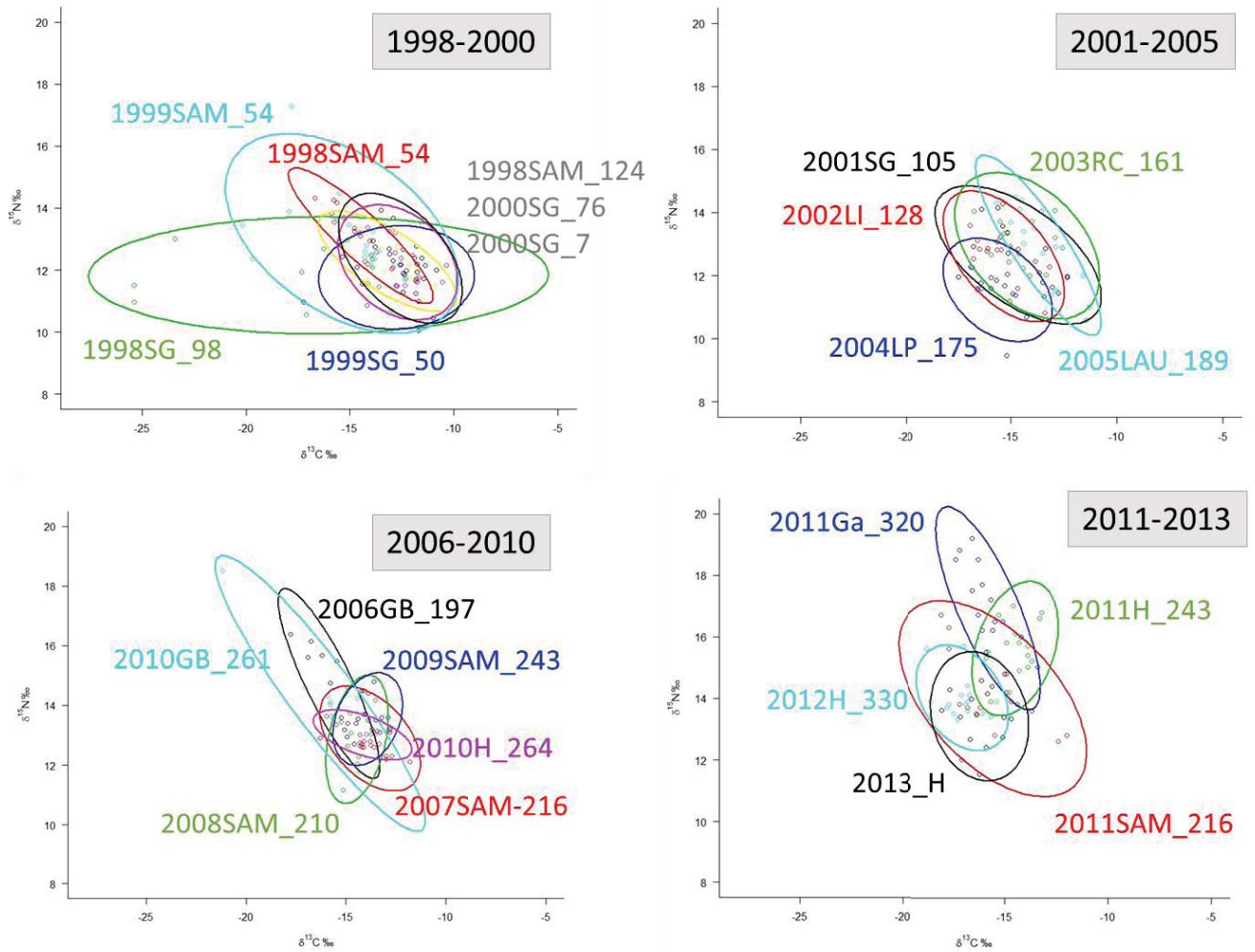


Figure S4: Standard Ellipse Area (SEAc) of slender-billed gull colonies in four periods

Supplementary Information 4

Table 3: Effects of colony characteristics on body condition. Habitat type and Locality are categorical variables. Habitat type can either be saline or lagoon. Locality can either be “Camargue” for colonies situated inside Camargue and “out” for colonies outside Camargue. Bold indicates a significant effect. “:” indicates interaction between two explanatory variables.

	Estimate	Std. Error	2.5 %	97.5 %	Pr(> z)
(Intercept)	-1,38	0,60	-2,5637464	-0,19286395	0,022677
Colony size	1,13	0,28	0,5691979	1,68316394	7,40E-05
Mean $\delta^{13}\text{C}$	-0,96	0,25	-1,4434511	-0,47771527	9,66E-05
Mean $\delta^{15}\text{N}$	-0,01	0,10	-0,2629459	0,22364149	0,895646
Tarsus	1,78	0,15	1,4732338	2,08060302	< 2e-16
Phenology	1,03	0,28	0,4867116	1,56755569	0,000195
SEAc	-0,93	0,24	-1,3896302	-0,46209942	9,12E-05
Reproductive success	-0,04	0,08	-0,1981292	0,12045809	0,632767
Habitat type salin	0,73	0,69	-0,1481927	2,20464574	0,29131
Colony size : Tarsus	-0,29	0,07	-0,4286532	-0,14511594	7,30E-05
Mean $\delta^{13}\text{C}$: Tarsus	0,24	0,06	0,1123524	0,35816067	0,000176
Phenology: Tarsus	-0,27	0,07	-0,4061325	-0,1298345	0,000144
SEAc : Tarsus	0,23	0,06	0,1094535	0,34462118	0,000154
Habitat type salin: Tarsus	-0,19	0,18	-0,5392395	-0,07861828	0,284123
Locality Out	-0,02	0,13	-0,4424677	0,33551658	0,869297
Mean $\delta^{15}\text{N}$: Tarsus	0,00	0,03	-0,1376013	0,14235108	0,990293
Reproductive success : Tarsus	0,00	0,02	-0,0816053	0,11500174	0,900846
Locality Out: Tarsus	0,00	0,03	-0,2119172	0,30797732	0,93921

Supplementary Materials

Tableau S1 : Summary of all individuals older than two years old in each colony every year. Each Year the number of sites and individuals per sites are indicated. We give the name of the sites and its location.

Year	Nb of sites	Site Code	Nb of individuals per site	Breeding Failure (0) or Success (1)	Location
1999	3	EPR6	50	1	Aigues_Morte
		EFA3	32	1	Giraud
		RO8A-1	24	0	Aigues_Morte
2000	5	BRI8	63	1	Giraud
		JNO27	14	0	Giraud
		RP80-1	13	0	Aigues_Morte
		RP80-10	17	0	Aigues_Morte
		FAN11	86	1	Giraud
2001	3	FAN14	169	1	Giraud
		MUL6	20	0	Giraud
		PEB2	141	1	Giraud
2002	3	EFA3	229	1	Giraud
		JCO7	22	1	Giraud
		SALQ4	106	1	Camargue
2003	1	MON	234	1	Camargue
2004	3	STA4	79	1	Giraud
		MERG	26	0	Camargue
		F29	33	1	Lapalme
2005	2	LAUN1	157	1	Camargue
		JDM	38	1	Giraud
2006	2	F36	100	1	Lansargues
		LAUN1	22	0	Camargue
2007	3	RO36_4	95	1	Aigues_Morte
		RO36_3	24	1	Aigues_Morte
		F36	39	1	Lansargues
2008	2	RO36-3	157	1	Aigues_Morte
		RO36-5	45	1	Aigues_Morte

ANNEXE H – ARTICLE 5

2009	3	F50	165	1	Lansargues
		F52	23	1	Pesquiers
		GAU-2	44	1	Camargue
2010	3	F36-60	194	1	Lansargues
		F61	32	1	Pesquiers
		GAU-4	55	0	Camargue
2011	4	F100	83	1	Aresquiers
		F52	93	1	Pesquiers
		F81	25	1	Lansargues
		RO36-5	67	1	Aigues_Morte
2012	4	F108	40	1	Lansargues
		F36	87	1	Lansargues
		F60	74	1	Lansargues
		F61	90	1	Pesquiers

Supporting Information**APPENDIX 1: Model check up**

Table S1: Convergence of model parameters as revealed by Gelman’s Rhat (Gelman et al 2004). Values must be close to 1 to be considered as well estimated.

<i>param</i>	<i>Rhat</i>
<i>fit</i>	1.000
<i>fit.new</i>	1.000
<i>rhocolE</i>	1.000
<i>rhocolS</i>	1.000
<i>rhosurvE[1]</i>	NA
<i>rhosurvE[2]</i>	0.999
<i>rhosurvE[3]</i>	0.999
<i>rhosurvE[4]</i>	NA
<i>rhosurvS[1]</i>	NA
<i>rhosurvS[2]</i>	0.999
<i>rhosurvS[3]</i>	0.999
<i>rhosurvS[4]</i>	NA
<i>sigcolt</i>	1.000
<i>sigsurvt</i>	0.999
<i>tcolrep0</i>	0.999
<i>tsurvrep0[1]</i>	NA
<i>tsurvrep0[2]</i>	0.999
<i>tsurvrep0[3]</i>	1.000
<i>tsurvrep0[4]</i>	0.999

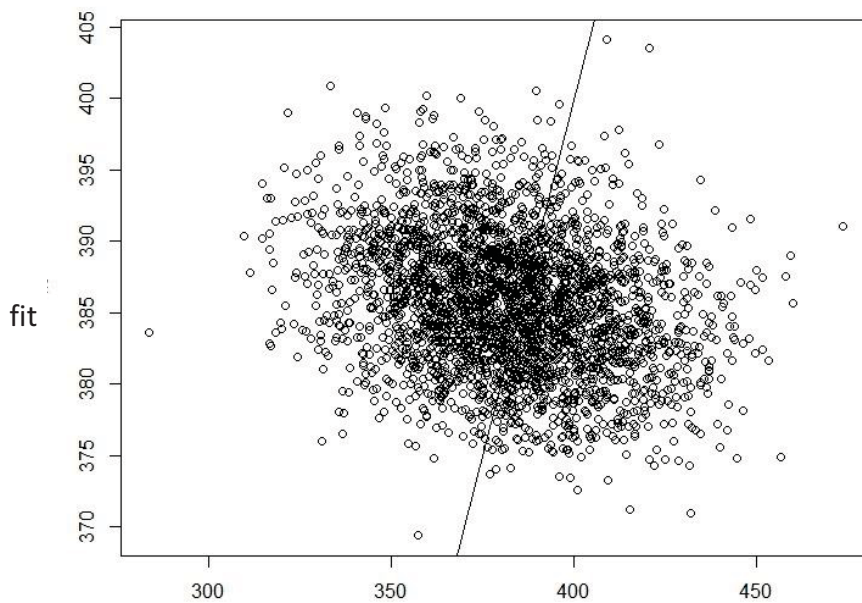


Figure S1: Bayesian posterior predictive check of the model ($p=0.4$). *fit.new* compares fitted and replicated values. The (1,1) line is represented as a reference.

APPENDIX 2: pvalues of the effect of the neighbourhood scale

Table S2: pvalues (pv) calculated as the probability that the parameter is above zero over the 10000 iterations. These values refer to Figure 5 and parameters are the effect of the neighborhood on persistence (ppers) and colonization (pcol). First index indicate the reproductive output of the colonies in the neighborhood and second (only for persistence) indicate the reproductive output of the focal colony. For example ppers_{SFS} is the effect of colonies that failed their reproduction in the neighborhood of a colony that succeed its reproduction. We give a pvalue for each parameter and each neighborhood scale.

Distances (km)	pv(ppers _{SS})	pv(ppers _{SFS})	pv(ppers _{SF})	pv(ppers _{FF})	pv(pcol _S)	pv(pcol _F)
0.5	0.686	0.868	0.529	0.294	0.985	0.409
5	0.919	0.337	0.383	0.131	0.999	0.016
10	0.903	0.405	0.375	0.145	1.000	0.020
15	0.840	0.6	0.358	0.163	0.998	0.157
20	0.801	0.681	0.374	0.181	0.997	0.348
25	0.770	0.726	0.368	0.210	0.996	0.450
30	0.77	0.742	0.393	0.210	0.998	0.507
35	0.757	0.760	0.373	0.220	0.996	0.535
40	0.751	0.773	0.383	0.239	0.995	0.577
70	0.758	0.778	0.398	0.252	0.995	0.626
100	0.745	0.791	0.393	0.254	0.995	0.642

APPENDIX 3: R code for occupancy modelisationModel specifications

3 chains

10000 iterations

Thin of 10

```
#####
##-- Neighbors weight --##

# covariates, F= colonies in complete reproductive failure, S= colonies
# that succeed their reproduction
# matdist = distance matrix

for(buffer in
c(500,5000,10000,15000,20000,25000,30000,35000,40000,70000,100000)){
weight <- (1/(buffer*sqrt(2*3.14)))*exp(-(1/2)*((matdist/buffer)^2))
diag(weight) <- 0
sum. weight <- apply(weight,1,sum)
for (i in 1:nrow(matdist)){
  weight [i,] <- weight [i,]/sum. weight [i]
}
covpersF <- array(NA,dim=c(nrow(d),nrow(d),ncol(d)-1))
covpersS <- array(NA,dim=c(nrow(d),nrow(d),ncol(d)-1))
covcolF <- array(NA,dim=c(nrow(d),nrow(d),ncol(d)-1))
covcolS <- array(NA,dim=c(nrow(d),nrow(d),ncol(d)-1))
for (t in 1:(ncol(d)-1)){
  for(i in 1:(nrow(d)-1)){
    for (j in (i+1):nrow(d)){
      covpersF[i,j,t] <- weight [i,j]*failure[j,t]
      covpersS[i,j,t] <- weight [i,j]*success[j,t]
      covcolF[i,j,t] <- weight [i,j]* failure [j,t]
      covcolS[i,j,t] <- weight [i,j]* success [j,t]
    }
  }
  for(i in 1:nrow(d)){
    for (j in 1:i){
      covpersF[i,j,t] <- weight [i,j]* failure [j,t]
      covpersS[i,j,t] <- weight [i,j]* success [j,t]
      covcolF[i,j,t] <- weight [i,j]* failure [j,t]
      covcolS[i,j,t] <- weight [i,j]* success [j,t]
    }
  }
}
covpersF.sum <- NULL
covpersS.sum <- NULL
covcolF.sum <- NULL
covcolS.sum <- NULL
for (t in 1:(ncol(d)-1)){
  covpersF.sum <- cbind(covpersF.sum,apply(covpersF[, , t],1,sum)*10)
  covpersS.sum <- cbind(covpersS.sum,apply(covpersS[, , t],1,sum)*10)
  covcolF.sum <- cbind(covcolF.sum,apply(covcolF[, , t],1,sum)*10)
  covcolS.sum <- cbind(covcolS.sum,apply(covcolS[, , t],1,sum)*10)
}

covpersF.sum <- covpersF.sum-mean(covpersF.sum)
covpersS.sum <- covpersS.sum-mean(covpersS.sum)
```

```

covcolF.sum <- covcolF.sum-mean(covcolF.sum)
covcolS.sum <- covcolS.sum-mean(covcolS.sum)

#####
##-- Model building --##
# [1]: Pond not occupied
# [2]: Colony that failed its reproduction, i.e. no chick produced
# [3]: Colony that succeed its reproduction
# [4]: NA : data of reproductive success not available

model{

# Priors

  rhopersF[1] <- 0
  rhopersF[2] ~ dnorm(0,0.001)
  rhopersF[3] ~ dnorm(0,0.001)
  rhopersF[4] <- 0
  rhopersS[1] <- 0
  rhopersS[2] ~ dnorm(0,0.001)
  rhopersS[3] ~ dnorm(0,0.001)
  rhopersS[4] <- 0
  rhocolF ~ dnorm(0,0.001)
  rhocolS ~ dnorm(0,0.001)
  tpersrep0[1] <- 0
  tpersrep0[2] ~ dnorm(0,0.001)
  tpersrep0[3] ~ dnorm(0,0.001)
  tpersrep0[4] ~ dnorm(0,0.001)
  tcolrep0 ~ dnorm(0,0.001)
  tauperst <- 1/(sigperst*sigperst)
  sigperst ~ dunif(0,10)
  taucolt <- 1/(sigcolt*sigcolt)
  sigcolt ~ dunif(0,10)
  for(t in 1:(Ntime-1)){
    espers [t] ~ dnorm(0,tauperst)
    espcol[t] ~ dnorm(0,taucolt)
  }

  for(i in 1:Nsites){

    for(t in 2:Ntime){

# Persistence intercept regression
      tpersrep[i,t-1]<- tpersrep0[srep[i,t-1]]+rhopersvF[srep[i,t-1]]*covpersF[i,t-1]+rhopersS[srep[i,t-1]]*covpersS[i,t-1]

# Colonization intercept regression
      tcolrep[i,t-1] <- tcolrep0 + rhocolF*covcolF[i,t-1] +
rhocolS*covcolS[i,t-1]

# Likelihood presence/absence (Occupancy)
      C[i,t]~dbern(psi[i,t])
      Cnew[i,t] ~ dbern(psi[i,t])
      eval[i,t-1] <- psi[i,t]
      F[i,t-1] <- pow(C[i,t]-eval[i,t-1],2)/(eval[i,t-1]+0.5)
      Fnew[i,t-1] <- pow(Cnew[i,t]-eval[i,t-1],2)/(eval[i,t-1]+0.5)

# Presence probability
      psi[i,t]<-tpers [i,t-1]*C[i,t-1]+tcol[i,t-1]*(1-C[i,t-1])

# Persistence and colonization regression

```

```
        logit(tpers [i,t-1])<- tpersrep[i,t-1] + espers [t-1]
        logit(tcol[i,t-1])<-tcolrep[i,t-1] + espcol[t-1]
    }
}
fit<-sum(F[,])
fit.new<-sum(Fnew[,])
}
```

Annexe J : Communication scientifique

Participation à des comités

Comité de la plaine du Forez, porté par Conseil Général de la Loire pour Natura 2000

Comité des étangs du Forez, porté par Conseil Général de la Loire pour Natura 2000

Comité de l'étang de la Ronze, arrêté préfectoral sur l'étang

Comité LIFE+ENVOLL, programme de conservation européen

Comité scientifique pour la 3^{ème} conférence « jeunes chercheurs » de la tour du Valat sur les sciences de la conservation en région méditerranéenne

Présentations effectuées pendant la thèse

Journée des doctorants du CEFE (3 mai 2016): *Social networks in population dynamics ?*

Comités de pilotage :

- *Le programme mouettes rieuses dans la plaine du Forez*

- *Etude sur la dispersion du goéland railleur et encadrement des stagiaires LIFE*

Conférences :

- Poster à l'**ICCB** (août 2015, Montpellier): *Surrounding agriculture practices may impact pond biodiversity: the example of Black-headed gull colonies*

- Présentation à la **conférence jeunes chercheurs pour la conservation en Méditerranée** de la Tour du Valat (mars 2016) : *New insights on the dispersal dynamics of the Slender-billed gull along the French Mediterranean coastline*

- Présentation à venir à la **SFE** (octobre 2016): *Evidence of group tenacity in a colonial breeder with weak site philopatry*

Annexe K

Encadrement de stages

- Janvier à Juin 2014 **Charlotte Laforge** (M1 EPHE)
*Permanence des associations d'individus chez le goéland railleur en Méditerranée.
L'adhérence au groupe est-elle une règle chez une espèce non philopatrique?*
- Avril à Août 2014 **Emy Guilbault** (Césure Supagro)
*Etude de l'influence de l'environnement et des facteurs sociaux sur le succès de reproduction d'une espèce coloniale, la mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus**
- Mars à Juillet 2015 **Eva Tankovic** (Césure AgroParisTech)
Distance de dispersion intra et inter-annuelle chez le goéland railleur
- Mars à Aout 2015 **Nicolas Giraud** (M2 BEE, Grenoble)
Disponibilité alimentaire: influence sur les paramètres reproducteurs et démographiques de la mouette rieuse
- Mars à Aout 2015 **Fanny Santucci** (M1 IEGB, Montpellier)
Evaluation de l'efficacité des îlots artificiels pour l'accueil et la reproduction de colonies de laro-limicoles sur le pourtour méditerranéen
- Juin 2015 **Amandine Doré** (L1) stage de découverte de terrain en écologie
Lecture de bagues des mouettes rieuses dans la plaine du Forez
- Janvier à Juin 2016 **Lucie Aulus** (Césure SupAgro):
Développement d'un modèle individu-centré pour une mise en compétition de stratégies de sélection de l'habitat et de partage d'information chez les laridés
- Mai-Juin 2016 **Théo Chateaugiron** (L3) stage de découverte de terrain en écologie
Lecture de bagues des mouettes rieuses dans la plaine du Forez, SIG pour les quadras de la récolte des vers de terre.

INTERACTIONS AVEC DES STAGIAIRES D'AUTRES STRUCTURES

Anahid Simon (M2 Géomatique): stage au CEN Languedoc-Roussillon sur la mise en place de la BDD laro-limicoles PACA et LR.

Maria Igual (M2 IEGB) : stage au CEN Languedoc-Roussillon sur l'évaluation de l'occupation des îlots de nidification de laro-limicoles de la structure de l'habitat dans les étnags Palavasiens et le lido de Thau

Yann (IUT Informatique) : Mise en place de la nouvelle base de données mouettes rieuses et migration d'access sous QGIS

Résumé : La dynamique des populations vise à étudier les processus qui déterminent les fluctuations spatio-temporelles des effectifs d'organismes vivants. Ma thèse vise à caractériser les relations entre trois niveaux d'organisation des populations d'oiseaux coloniaux, l'individu, la colonie et la méta-colonie, et à étudier l'influence de l'environnement physique et social sur cette organisation. A cette fin, je me suis concentrée sur deux espèces de laridés coloniaux aux dynamiques de populations contrastées: la mouette rieuse, *Chroicocephalus ridibundus*, et le goéland railleur, *Chroicocephalus genei*. J'ai décrit, dans un premier temps, la dynamique spatio-temporelle des colonies de goélands railleurs en France, dont la répartition tend à s'étendre le long de la côte Méditerranéenne. Malgré cette expansion, les individus nés en France restent fidèles à leur région natale, mais leur âge et leur sexe modulent leur recrutement et leur comportement de dispersion. J'ai affiné ce premier travail en montrant que la condition corporelle des poussins, paramètre majeur du recrutement, est modulée par la taille des colonies, sa date d'installation et la stratégie d'alimentation des parents. Mes travaux ont de plus permis de montrer l'existence de groupes sociaux chez le goéland railleur, dont la stabilité est modulée par le succès de reproduction de la colonie. Ainsi, le degré de relations entre les individus d'une colonie est modulé par les caractéristiques intrinsèques de la colonie et son contexte environnemental. J'ai en particulier montré, chez la mouette rieuse, que la persistance des colonies dépend du succès de reproduction local, mais que la colonisation de nouveaux sites dépend plutôt du succès de reproduction dans les colonies avoisinantes. Mes travaux montrent ainsi que l'ensemble des niveaux d'organisation des populations d'oiseaux coloniaux, de l'individu à la méta-colonie, doivent être étudiés à travers de nouvelles approches intégratives qui représentent des challenges conceptuels, méthodologiques et techniques à l'interface entre dynamique des populations et étude des réseaux sociaux.

Mots clefs : colonialité, dispersion, dynamique des populations, *Chroicocephalus ridibundus*, *Chroicocephalus genei*, ressources alimentaires, sélection multiniveaux

Abstract: Population dynamics addresses the processes that underpin the spatio-temporal fluctuations of organism counts. My PhD dissertation aims at characterizing the connections between three organization levels in colonial bird populations, the individual, the colony, and the meta-colony, and at investigating the influence of the physical and social environments on this organization. To this aim, I focused on two colonial larid species that exhibit contrasted population dynamics: the black headed gull, *Chroicocephalus ridibundus*, and the slender-billed gull, *Chroicocephalus genei*. I first described the population dynamics of french slender-billed gull colonies, which are currently spreading along the Mediterranean coast. In spite of this expansion, individuals born in France return to their natal area to breed, but their age and sex modulate their recruitment and dispersal behaviours. I added-up to this first results by showing that nestling body condition, a major factor for recruitment, is affected by colony size, arrival date and parental foraging strategy. I further showed that slender-billed gulls gather into social groups whose stability is modulated by colony breeding success. The strength of inter-individual relationships within a colony is thus modulated by its intrinsic properties and its environmental context. Furthermore, I showed that, in black-headed gulls, colony persistence varies with local breeding success while colonization of new sites is mainly related to breeding success in neighbouring colonies. I conclude overall that the multiple organization levels of colonial bird populations, from the individual to the meta-colony, should be studied within integrative frameworks that represent novel conceptual, methodological and technical challenges at the crossroad between population dynamics and the study of social networks.

Keywords : coloniality, dispersal, population dynamics, *Chroicocephalus ridibundus*, *Chroicocephalus genei*, food resources, multilevel selection