



Rapport de stage de fin d'études

Master Biodiversité-Écologie-Évolution, parcours Darwin,
Université de Montpellier et Institut Agro Montpellier

Ingénieure en sciences et ingénierie de l'environnement,
AgroParisTech - Institut national des sciences et industries du vivant et de l'environnement

Maud MENNERAT, 2025

Réponses aux changements globaux de la phénologie de migration postnuptiale des passereaux : validation de méthode par simulation et étude par traits de données multi-sites et multi-espèces.

Structures d'accueil :

PatriNat - Centre d'expertise et de données sur le patrimoine naturel
CESCO - Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation

Sous la direction de :

Manon GHISLAIN PatriNat-CRBPO
Romain LORILLIERE CESCO-CRBPO
Armelle LAJEUNESSE PatriNat

Soutenu les 10 et 11 juin 2025

Membres du jury et signataires du PV d'examen :

Emmanuel DOUZERY	Emmanuelle JOUSSELIN	Cyrille VIOLLE	Thomas LENORMAND	Vincent RANWEZ
Président du jury, Responsable du master	Directrice des Études en Évolution & Écologie	Directeur des Études en Écologie	Directeur des Études en Évolution	Responsable Institut Agro



UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER



L'INSTITUT agro Montpellier

AgroParisTech



université PARIS-SACLAY

Résumé et mots clefs

Face aux changements globaux, de nombreuses espèces de passereaux migrateurs modifient leur phénologie de migration. Comprendre ces réponses nécessite des indicateurs robustes, capables de capter les variations interannuelles et interspécifiques de migration. Dans ce travail, nous avons d'abord évalué la robustesse de différents indicateurs phénologiques dérivés des données de baguage de suivi de migration postnuptiale, à l'aide de simulations intégrant le réalisme des protocoles et des effets écologiques (e.g. phénologie, abondance, climat, effort d'échantillonnage). Ces simulations ont permis d'identifier des métriques fiables pour quantifier les changements de migration à large échelle. Nous avons ensuite appliqué ces indicateurs à une base de données de baguage couvrant plus de 10 ans de suivi et 100 espèces de passereaux européens. En mobilisant une approche par traits, nous avons montré que la variation de la phénologie postnuptiale en réponse aux variations climatiques est influencée par la distance de migration, les stratégies de reproduction et la niche thermique des espèces. Cela constitue les premiers résultats d'étude de phénologie de migration par valorisation des suivis de migration par baguage à l'échelle européenne et appelle à mieux prendre en compte les contraintes migratoires pour la conservation de l'avifaune.

Migration des oiseaux ; simulation ; phénologie ; changements globaux ; approche par traits

In response to global changes, many migratory passerine species are modifying their migration phenology. Understanding these responses requires robust indicators capable of capturing interannual and interspecific variations in migration. In this work, we first assessed the robustness of various phenological indicators derived from postnuptial migration monitoring ringing data, using simulations incorporating realistic protocols and ecological effects (e.g. phenology, abundance, climate, sampling effort). These simulations enabled us to identify reliable metrics for quantifying changes in migration on a large scale. We then applied these indicators to a bird ringing database covering several decades and species of European passerines. Using a trait-based approach, we showed that postnuptial phenology variability responding to climatic variability is influenced by migration distance, breeding strategies and the species' thermal niche. These are the first results from a study of migration phenology using ringing to monitor migration on a European scale, and call for migratory constraints to be better taken into account in the conservation of avifauna.

Bird migration ; simulation ; phenology ; global changes ; trait-based approach

Contribution personnelle :

Les 4 mois de travail qui ont permis d'aboutir aux résultats présentés ici m'ont demandé de mettre en œuvre différents aspects du métier de chercheuse.

Dans un premier temps, la prise en main d'un nouveau sujet et d'une base de données. En effet, l'étude de la migration m'était encore nouvelle lorsque j'ai débuté ce stage, j'ai donc fait un travail de bibliographie pour identifier les manques de connaissances dans ce domaine, j'ai pris en main un jeu de données de 4 millions d'observations et ai participé aux protocoles de baguage pour mieux comprendre les biais et limites associées. C'est grâce à ce travail préliminaire que j'ai pu avec mes encadrants construire les hypothèses et le cadre méthodologique présentés dans ce rapport.

Puis j'ai fait un gros travail de simulation de données de baguage. La validation de méthode par simulation était une approche nouvelle pour moi, et j'ai donc dû construire des jeux de données réalistes en estimant les biais apportés par chaque facette des comportements migratoire et d'échantillonnage, tester une méthode d'estimation, développer un jeu d'indicateurs de qualité, construire des scénarios variables et tout calculer en stockant l'ensemble des paramètres. Tout ce travail de programmation a été fait en autonomie totale et sans aide ni exemple de code à adapter. J'ai cependant eu du soutien de Romain Lorrillière pour la parallélisation des calculs. La méthode d'estimation testée avait été déjà bien conceptualisée par Armelle Lajeunesse.

J'ai ensuite construit mon étude des réponses de la phénologie aux traits des espèces. Pour cela j'ai la chance d'être dans un laboratoire qui travaille à la connaissance de l'écologie des oiseaux et j'ai pu échanger avec mes collègues pour mieux comprendre leurs approches. Cependant, la mise en œuvre de la méthode, notamment pour la cartographie et les analyses statistiques relèvent uniquement de mon travail.

J'ai travaillé à la communication de mes résultats, sous la forme présente, mais également en congrès, et pour cela je suis très reconnaissante du soutien de mon équipe encadrante pour m'aider à affiner mon travail.

Globalement, ces questions scientifiques nécessitaient de tout construire par moi-même, non seulement parce que le jeu de données n'avait jamais été exploité, mais qu'en plus les approches par simulation étaient assez nouvelles pour mon équipe, et la migration postnuptiale peu explorée scientifiquement.

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier Manon Ghislain, Romain Lorrillière et Armelle Lajeunesse qui m'encadrent lors de ce stage.

Leurs idées, retours et conseils ont été essentiels pour produire cette étude.

Leurs accompagnement, bienveillance et soutien ont été essentiels pour continuer d'animer chez moi l'envie de travailler dans un environnement de recherche en écologie épanouissant.

J'aimerais également remercier Jean Nabias, Amaury Thépault, Jérémy Dupuy et Alexandre Robert qui à différents stades d'avancée de mon travail ont pris le temps d'échanger et de partager les perspectives de leurs travaux de recherche en biologie des oiseaux.

Merci à toutes les personnes qui m'ont accompagnées au quotidien, les stagiaires, contractuels et doctorants, notamment Zoé, avec qui partager joies et peines permet d'avancer, à Charles, Anne-Christine, Jean et Clément pour m'avoir accueillie dans leur bureau, et à toutes ces personnes qui font du CESCO et de PatriNat un lieu de travail enthousiaste et ouvert.

Merci à la communauté scientifique du CESCO, qui à travers les séminaires, congrès, cafés scientis, YMCA, Cambouis et ateliers ARC ont ponctué mes semaines de découvertes de nouvelles approches scientifiques.

À toutes les personnes rencontrées en terrain de baguage qui ont pris le temps de me partager leur passion et pratiques, et qui m'ont encouragées à continuer de me former à cette forme de suivi des oiseaux.

Un grand remerciement à Baptiste et Manon pour avoir pris le temps de m'aider en faisant tourner efficacement la seconde vague de simulation.

I. Introduction

La plupart des espèces d'oiseaux confrontées à des fluctuations saisonnières de disponibilité de leurs ressources alimentaires adoptent une stratégie de migration (Somveille, Rodrigues & Manica, 2015). On observe ainsi chaque année en Europe plusieurs dizaines de millions d'oiseaux migrateurs en déplacements annuels entre les aires de reproduction et d'hivernage. Dans un contexte de déclin drastique des populations d'oiseaux en Europe (Burns, et al., 2021) et de changements environnementaux sur leurs aires de reproduction (Devictor et al., 2008), il est crucial de comprendre quels sont les traits qui contrôlent la migration postnuptiale, en particulier les variations de phénologie de migration des adultes et juvéniles en réponse aux conditions climatiques.

A. Contexte et cadre théorique

1. La migration des oiseaux, stratégies et réponses aux changements globaux

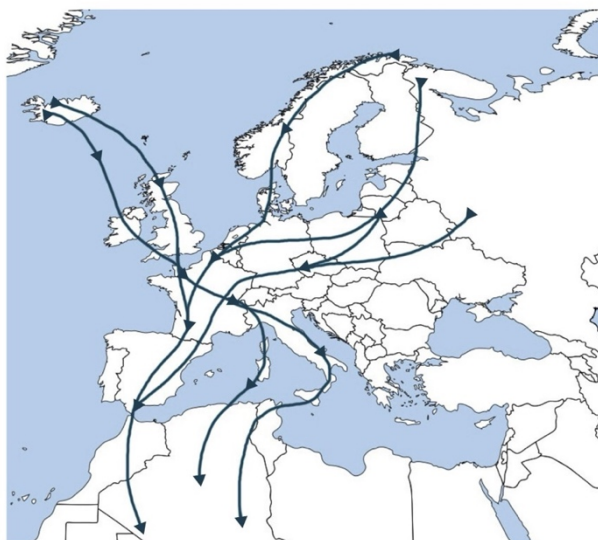
i. Stratégies de migration et voies migratoires

Les déplacements migratoires s'organisent selon des périodes bien définies au cours de l'année autour de deux grands temps : la migration prénuptiale (printanière) des adultes reproducteurs en direction des zones de reproduction, et la migration postnuptiale (automnale) des adultes et juvéniles nés l'été vers les zones d'hivernage.

Ces comportements migratoires ne sont pas fixes pour les espèces. Il s'agit plutôt d'un gradient entre des espèces totalement non migratrices, dites résidentes, à des espèces totalement migratrices. Une espèce migratrice peut l'être partiellement ou totalement selon la part de la population qui a un comportement migratoire, par exemple le merle noir, *Turdus merula*, est un migrateur partiel car les populations du nord de l'Europe migrent vers le sud, tandis que les populations d'Europe de l'Ouest peuvent rester sédentaires. Le Rougequeue à front blanc, *Phoenicurus phoenicurus*, lui, est un migrateur total, l'ensemble de la population migre entre l'Europe et l'Afrique de l'Ouest.

Selon la distance parcourue, un migrateur peut être dit courte distance s'il hiverne au sud de l'Europe, ou bien longue distance ou transsaharien s'il traverse le Sahara pour rejoindre son lieu d'hivernage. (Zucca, 2015) Dans le cadre de cette étude, on résume ces distances à 2 groupes distincts : migrateurs courte ou longue distance.

L'Europe est traversée par plusieurs grandes voies migratoires, connectant les aires de reproduction boréales et tempérées aux aires d'hivernage méditerranéennes, sahéliennes ou tropicales (figure 1). À ce titre, la France constitue un véritable carrefour migratoire : elle est le



seul pays européen à accueillir, au cours de l'année, la quasi-totalité des populations d'oiseaux migrateurs du nord et de l'est de l'Europe (EURING, *The Eurasian African Bird Migration Atlas*). Cette situation particulière implique une responsabilité scientifique majeure : celle de documenter et valoriser les données migratoires collectées, afin de mieux comprendre les dynamiques de ces populations.

Figure 1 Principales voies migratoires des captures d'espèces en migration postnuptiale à travers l'hexagone.

Le suivi de la migration postnuptiale est d'un intérêt tout particulier. D'un point de vue écologique cette période inclut non seulement les adultes survivants de la saison de reproduction, mais aussi les jeunes de l'année, futurs reproducteurs, qui entreprennent leur toute première migration. Ainsi, d'un point de vue statistique les effectifs sont plus importants qu'au printemps — environ 80 % des oiseaux capturés en migration automnale sont des juvéniles (Lajeunesse, 2023) — ce qui permet une collecte de données plus abondante et statistiquement robuste. Paradoxalement, cette phase critique du cycle de vie reste bien moins étudiée que la migration printanière, alors même qu'elle semble essentielle à la survie des jeunes et donc leur retour futur en tant que reproducteurs.

ii. Impact des changements globaux sur les espèces migratrices

Plusieurs grands changements ont été identifiés comme facteurs de déclin d'abondance et de diversité des espèces, les principaux étant les modifications d'usage des sols, les changements climatiques, la surexploitation des ressources, les pollutions et les invasions biologiques. (IPBES, 2019) Pour la migration des oiseaux, les changements de conditions climatiques induisent des changements de phénologie, dans de la littérature une avancée des dates de passage et une augmentation de l'étalement des passages lors de la migration printanière a été observée en réponse à l'augmentation des températures. (Lehikoinen, et al., 2019). Cette réponse de la migration pré-nuptiale aux changements climatiques semble être conditionnée par la stratégie migratoire (Butler, 2003), bien que cet effet ne soit pas systématiquement vérifié (Knudsen et al., 2011). En effet, les espèces migratrices transsahariennes auraient une flexibilité phénotypique moindre à cause de pressions évolutives fortes et leur dépendance à

des signaux endogènes pour déclencher la migration. À l'inverse, les espèces migratrices courte distance montrent davantage de plasticité individuelle dans le calendrier migratoire, ce qui pourrait leur conférer un avantage adaptatif face aux changements rapides des conditions environnementales (Both & Visser, 2001 ; Pulido, 2007). Malgré la diversité des études de la phénologie de migration pré-nuptiale, il n'y a cependant pas encore de consensus sur des effets d'adaptation généralisables (Knudsen et al., 2011).

En ce qui concerne la migration post-nuptiale, bien que moins documentée, les études dénotent avant tout une variabilité interannuelle, non une tendance de décalages phénologiques directionnels en réponse à l'environnement (Horton et al., 2023).

2. Étudier la migration

iii. Méthodes de suivi de migration

En France, les variations annuelles de migration sont actuellement documentées par les comptages visuels des abondances de passage à la pointe de Grave (Gironde). Cet indicateur développé par la Ligue de Protection des Oiseaux (LPO) correspond à variation des dates moyennes de passage de 16 espèces de migrateurs transsahariens observés en migration et comptés tous les ans depuis 1986 (Nature France, 2024). Cependant cette méthode présente de nombreux biais, en effet l'indicateur est fondé sur un cortège d'espèces migratrices transsahariennes facilement identifiables et dénombrables aux jumelles, en vol souvent à hautes altitudes, et de grandes tailles (e.g. rapaces et cigognes), qui sont comptés tous les ans en un unique point d'observation. Cet indicateur a l'avantage d'être calculé sur du long terme, mais les espèces sur lesquelles il se fonde ne représentent pas la diversité des migrateurs européens, il est donc nécessaire d'étudier la migration avec une méthode complémentaire qui permet de mieux prendre en compte les migrateurs de plus petites tailles migrant plus proches du sol, à distance de migrations variables et faisant des haltes migratoires, des étapes de repos et d'alimentation au cours de leur migration.

Il existe cependant d'autres méthodes pour les chercheurs et ornithologues pour suivre le déplacement des oiseaux : le baguage, c'est à dire le fait de capturer dans des filets, identifier, mesurer, et poser une bague d'identification en métal sur les oiseaux. En France, les passages migratoires sont étudiés depuis plus de 100 ans par baguage. Ces pratiques sont coordonnées depuis 1930 par le Muséum National d'Histoire Naturelle par une structure nommée depuis 1975 le Centre de Recherches pour la Biologie des Oiseaux (CRBPO), qui anime un réseau de sciences participatives rassemblant plus de 400 bagueuses et bagueurs bénévoles formés. Cette

plateforme co-portée par PatriNat et le CESCO a également la charge de la valorisation des suivis et données de baguage d’oiseaux, incluant les suivis biométriques, télémétriques et de prélèvements biologiques associés.

Le suivi de migration par baguage permet non seulement de suivre un cortège d’espèces différent sur une plus grande répartition géographique, mais également de récolter des données démographiques (âge, survie, recrutement, ...) précises. Depuis 11 ans le CRBPO a donc développé des protocoles de suivis migratoires standardisés par baguage d’oiseaux. Les oiseaux migrateurs capturés dans les filets sont presque exclusivement des passereaux (ou passeriformes, petits oiseaux chanteurs), un ordre qui regroupe plus de la moitié de la diversité aviaire européenne (BirdLife International, European Red List of Birds 2021).

iv. Estimer les variations annuelles de phénologie

Dans la littérature, il existe plusieurs métriques pour évaluer les variations de phénologie de migration (e.g., la date de première d’observation, la date moyenne, et les quartiles).

La LPO a sélectionné la moyenne annuelle des dates moyennes de passage des espèces pour décrire les variations interannuelles et retrouve pour les cortèges français les tendances décrites dans la littérature : une avancée de la date de passage printanière et de la variabilité interannuelle à l’automne. (Nature France, 2024)

Comparaison des décalages annuels de phénologie par les 2 méthodes d’estimations.

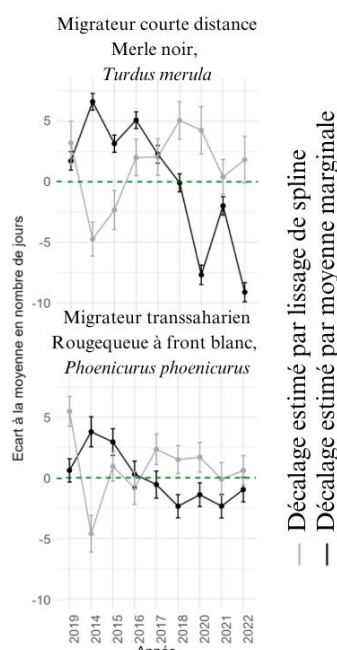


Figure 2 Comparaison de résultats de calculs de décalages interannuels par 2 méthodes distinctes, d'après Lajeunesse 2023

Dans le contexte de données de baguage, il n’y a pas de consensus méthodologique pour estimer les variations interannuelles. Moussus et al. (2010) ont comparé différentes méthodes d’estimations des variations annuelles des dates de passages, et ont montré que la date moyenne de passage (méthode LMM) ainsi que l’estimation de la répartition par lissage par splines (méthode GAMM) étaient les estimateurs les plus précis et robustes. Armelle Lajeunesse a plus récemment travaillé à la création d’un indicateur national de phénologie de migration par analyse des données de baguage en comparant ces 2 approches, moyennes marginales annuelles d’une part et lissage des courbes d’autre part (Lajeunesse, 2023). Son travail a permis de constater des différences importantes dans l’estimation des décalages annuels de phénologie de migration selon

la méthode statistique utilisée. (figure 2). Avant de pouvoir étudier les facteurs écologiques qui contrôlent les variations annuelles de phénologie de migration, il est crucial de déterminer si la méthode d'estimation des caractéristiques annuelles de passage migratoire est robuste.

B. Problématiques et hypothèses d'étude

1. Estimation des paramètres annuels de phénologie

Afin de détecter des changements interannuels dans la phénologie de migration, il est nécessaire de développer des estimateurs de dates de passage précis. Or, cette précision peut être affectée par deux sources majeures de biais : le protocole d'échantillonnage lui-même (fréquence, durée et couverture temporelle des sessions de baguage) et la taille ou la structure des jeux de données (nombre d'individus capturés, homogénéité temporelle). Il est donc essentiel de questionner la robustesse des données issues du suivi par baguage pour détecter des décalages phénologiques.

Pour répondre à cette problématique, une approche par simulation constitue un outil méthodologique pertinent. Elle permet de tester, dans un cadre contrôlé, à la fois la capacité des jeux de données français de baguage à refléter fidèlement la phénologie de migration postnuptiale des passereaux par l'évaluation des méthodes d'estimation. Deux objectifs principaux guident cette démarche : (1) Évaluer la validité du protocole d'échantillonnage actuel pour estimer les dates moyennes de passage ; (2) Déterminer pour quelles espèces les données disponibles sont adaptées pour estimer de manière fiable la variabilité interannuelle de phénologie.

Dans cette optique, nous formulons l'hypothèse suivante :

Un estimateur fondé sur la moyenne marginale (moyenne annuelle pondérée des dates de passage par espèce) permet d'obtenir une mesure robuste des variations de phénologie au cours du temps, à condition que le volume de données et la régularité d'échantillonnage soient suffisants.

Cette approche vise ainsi à identifier les conditions suffisantes et nécessaires dans lesquelles les jeux de données de baguage peuvent être mobilisés avec fiabilité pour étudier les réponses phénologiques des passereaux migrants communs aux changements environnementaux.

2. Variations interannuelles de phénologie de migration postnuptiale et traits des espèces

Comprendre comment les passereaux ajustent leur calendrier de départ en automne permet ainsi de mieux comprendre leur capacité à répondre aux changements globaux et de mieux orienter les actions de conservation à une échelle adaptée aux dynamiques migratoires.

Certaines études, comme celle de Gordo (2007), soulignent que la réponse phénologique dépend de la condition corporelle des individus au moment de la migration, laquelle est elle-même influencée par des événements précédents du cycle de vie, comme la reproduction et la mue. Les espèces dont les contraintes physiologiques ou comportementales limitent cette préparation pourraient donc présenter une plus faible plasticité phénologique.

Nous faisons ici l'hypothèse que certains traits conditionnent la variabilité interannuelle de la phénologie de migration postnuptiale en réponse

aux changements environnementaux. On considère dans cette étude deux étapes clefs du cycle de vie des espèces : la reproduction au printemps, et la prise d'indépendance des jeunes et leur départ en migration postnuptiale l'été. Les données environnementales seront donc déclinées selon ces deux périodes pour mieux discerner les fenêtres critiques du cycle de vie des passereaux qui conduisent à une réponse dans le comportement de migration, et préciser la période de l'influence des conditions climatiques sur les départs et sur la structuration temporelle du passage migratoire. Trois sous-hypothèses sont explorées dans cette étude :

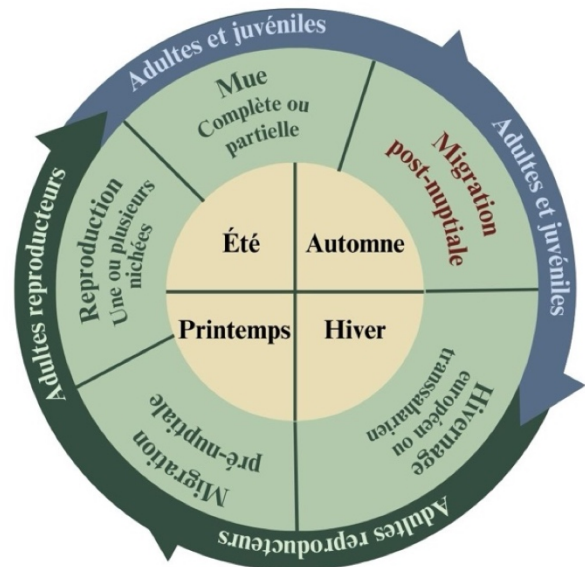


Figure 3 Cycle de vie et traits associés étudiés des espèces de passereaux migrateurs

i. Distance de migration

Les migrateurs transsahariens sont soumis à des contraintes migratoires plus rigides, en lien avec l'évolution de leur stratégie de long parcours et la nécessité de respecter des fenêtres de passage dans des conditions environnementales contraignantes (traversée du Sahara, ressources imprévisibles en Afrique tropical ; Somveille et al. (2015)). À l'inverse, les migrateurs à courte distance peuvent faire preuve d'une plus grande plasticité dans leur date de départ, car ils subissent des pressions environnementales plus prévisibles et peuvent retarder ou avancer leur migration en réponse directe aux conditions locales (Butler, 2003). On dresse ainsi l'hypothèse suivante :

Les migrateurs transsahariens ont une contrainte évolutive de la migration très forte et ont une réponse adaptative aux variations climatiques plus faible que les migrateurs courte distance.

ii. Spécialisation écologique (indice de spécialisation de niche)

Les espèces ayant une niche écologique restreinte (forte spécialisation thermique, trophique ou d'habitat) sont plus sensibles aux fluctuations environnementales (Zalewska et al., 2025). En supposant que les premiers effets des fluctuations portent sur le succès de reproduction et la survie des juvéniles, plus fragiles que les adultes (Halupka et al., 2023), on s'attend à ce qu'une plus grande variabilité de phénologie soit observée chez les espèces à niches thermiques et trophiques restreintes. Cela traduirait en effet des ajustements adaptatifs de la reproduction comme une seconde nichée chez certaines espèces ou, à l'inverse, un abandon de reproduction en cas de conditions défavorables. On pose ainsi l'hypothèse suivante :

Les espèces à fortes contraintes de niches écologiques ont un étalement de leur passage migratoire lié à deux réponses adaptatives de reproduction : une seconde nichée ou un abandon de reproduction.

iii. Stratégie de mue

La mue est un processus physiologique fondamental chez les oiseaux, consistant au remplacement des plumes devenues usées ou abîmées. Elle permet de maintenir une bonne condition de vol, une isolation thermique efficace, et parfois un plumage nuptial attrayant pour la reproduction. La mue postnuptiale, qui survient après la saison de reproduction, est généralement une mue de remplacement annuel des plumes chez les espèces adultes. Il existe différentes stratégies de mue postnuptiale selon les espèces, qui varient en fonction de leur écologie, de leur cycle annuel et de leur stratégie migratoire : une mue complète avant la migration, partielle sur les sites de reproduction, ou une mue différée à l'arrivée sur le site d'hivernage. (Zucca, 2015)

Le moment et le lieu de la mue influencent la flexibilité phénologique. Une mue complète a un coût énergétique majeur, et ainsi les espèces concernées peuvent être contraintes de retarder leur départ migratoire, réduisant ainsi leur capacité à ajuster leur phénologie. À l'inverse, les espèces qui ne font qu'une mue partielle ou pas de mue du tout sur leur site de reproduction et qui achèvent leur mue sur les sites d'hivernage peuvent adapter plus librement leur calendrier de migration postnuptiale aux conditions annuelles, ce qui pourrait se traduire par une meilleure

réponse des paramètres phénologiques aux variations climatiques et un passage migratoire plus resserré. On construit ainsi l'hypothèse suivante :

Les espèces qui muent sur leur site d'hivernage ont moins de contraintes à l'ajustement de la phénologie de migration face aux changements globaux et on observe une meilleure qualité d'ajustement des modèles d'estimation des décalages en fonction des conditions climatiques.

En examinant la variabilité interannuelle de la phénologie à l'échelle de plusieurs espèces aux traits contrastés, cette étude vise à mieux comprendre les mécanismes écologiques et évolutifs qui sous-tendent la réponse des passereaux migrateurs aux changements globaux, et à identifier les espèces ou groupes fonctionnels potentiellement plus vulnérables.

II. Matériel et méthodes

A. Les données de suivi de phénologie de migration

1. Le suivi par capture et baguage en France hexagonale : PHENO et SEJOUR

Le suivi de migration post nuptiale a été standardisé depuis 2014 par le CRBPO à travers 2 protocoles distincts. Le premier, le protocole PHENO, vise à documenter à l'échelle de l'hexagone le calendrier du passage migratoire et le second, le protocole SEJOUR, les durées de séjours locaux lors des haltes migratoires. Les oiseaux sont capturés par des filets japonais, bagués en cas de première capture, identifiés, sexés, âgés, pesés et mesurés puis relâchés. Les données de capture et de biométrie sont transmises au CRBPO avec les informations de lieu de capture et ses coordonnées géographiques, l'identité de la bagueuse ou du bagueur, et le protocole mis en place.

Ces protocoles sont mis en place du 1er juillet au 30 novembre pour suivre la migration postnuptiale et constituent une base de données de plus de quatre millions d'observations d'une centaine d'espèces en France sur ces 11 dernières années (2014 à 2024).

Le protocole PHENO impose d'effectuer à minima une session de baguage par semaine pendant 10 semaines consécutives pendant la période de migration. (CRBPO, 2025)

Répartition des stations de baguage pour le suivi de migration postnuptiale de 2014 à 2024

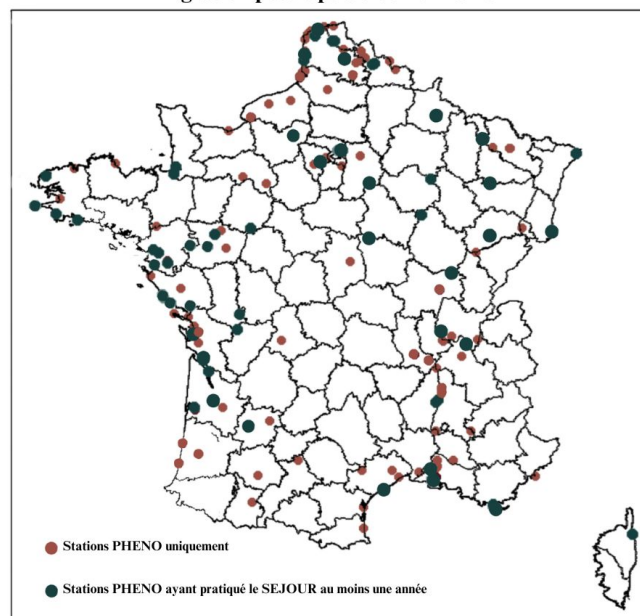


Figure 4 Carte de répartition des stations de baguage d'où les données sont issues et protocoles qui y sont pratiqués

Le protocole SEJOUR se distingue du PHENO par la fréquence de sessions de baguage. En effet, il impose d'effectuer une session de baguage par jour pendant au moins 10 jours consécutifs. Environ 20% des stations qui pratiquent le PHENO vont, aux périodes de pic de passage migratoire, cesser leur protocole PHENO pour mettre en place un suivi SEJOUR. Ainsi pour cette étude, l'ensemble des données SEJOUR des stations pratiquant également le PHENO sont conservées. Les données de stations pratiquant uniquement le SEJOUR ne sont pas considérées car les périodes restreintes d'ouverture des stations pour ce protocole ne sont pas calibrées pour le suivi de phénologie de migration (CRBPO, 2025).

2. Espèces baguées et phénologie observée

Le jeu de données de capture comptabilise plus de 100 espèces capturées. Parmi ces espèces, la plus capturée l'est en moyenne 32 000 fois par an, tandis que certaines ne peuvent l'être qu'anecdotiquement certaines années. La date de maximum de captures sur l'ensemble toutes années et espèces confondues est le 15 septembre (jour 77 depuis le 1^{er} juillet). A l'échelle des espèces, les dates de captures d'une espèce migrant à travers l'hexagone s'étendent sur une période de 20 jours en moyenne interannuelle.

3. Efforts d'échantillonnage sur sites de baguage

Depuis la création du protocole PHENO en 2014, plus de 150 stations de baguage l'ont réalisé. Cependant, ces stations sont à longévité variable, 30% d'entre elles ne pratiquent qu'un seul automne, et seules 7 stations ont bagué les 11 années consécutives, en moyenne, une station reste ouverte 5,2 ans. Ainsi, en France hexagonale, chaque année en moyenne 52 stations suivent la phénologie de migration par baguage. Ces stations ont une attractivité variable pour les espèces, en fonction de leur position géographique et de l'habitat : pour une espèce donnée, certaines grosses stations vont capturer la plupart des individus observés, tandis que d'autres n'en capturent aucun.

Selon les disponibilités des équipes de baguage et les protocoles mis en place, les efforts d'échantillonnages sont également variables en fonction des stations. La durée d'ouverture des stations est en moyenne de 87 jours (12 semaines), c'est-à-dire que les stations suivent en moyenne 3 mois des 5 mois de migration automnale, mais les dates d'ouvertures se répartissent tout au long de la période de migration. Chaque année, en moyenne 18 % des stations vont au cours de la saison faire une période de suivi SEJOUR, c'est-à-dire pendant plusieurs semaines, du baguage quotidiennement. Le protocole PHENO impose une fréquence minimale de

baguage d'une fois par semaine. Dans la pratique, en moyenne, les bagueuses et bagueurs mettent en place la capture deux fois par semaine durant la période d'ouverture des stations.

B. Estimer les paramètres de la phénologie de migration

1. Pré-traitement des données de migration

Pour notre analyse, on sélectionne uniquement les données des espèces migratrices. Dans le cadre de ces protocoles de baguage, on utilise de la repasse : ce sont des cris et chants d'oiseaux diffusés pour inciter les passereaux déjà présents sur le site à s'approcher des filets de capture, Or pour certaines espèces l'utilisation de la repasse n'est pas systématique et standardisée, ainsi les pics de capture de l'espèce témoignent plus d'un biais d'échantillonnage que du passage migratoire. Ainsi, ces espèces sont exclues du jeu de données.

On ne conserve pour chaque individu que la première observation de capture sur le territoire hexagonal. Cela permet de limiter les biais liés aux haltes migratoires et aux hivernages qui conduisent à des captures successives de mêmes individus. Ainsi, on retrouve que le phénomène de migration d'une espèce suit une distribution gaussienne au fil du temps.

Les stations d'études sont gardées si pour chaque année, au moins 8 sessions ont été réalisées, il y a au moins 6 semaines consécutives de PHENO, et il n'existe pas de période sans session de plus de 3 semaines. De plus, pour chaque espèce, on détermine s'il y a un signal de dispersion post nuptiale, c'est-à-dire si les jeunes à l'envol vont avoir tendance à être capturés sur le site avant leur départ en migration, et on s'assure de ne garder que les données de migration à proprement parler. Par une approche par modèle additif généralisé mixte (GAMM), on identifie chaque année pour les 11 espèces concernées la fin du signal de dispersion postnuptiale comme le premier minimum des valeurs prédites de la phénologie estimée. (Annexe, figure 21)

2. Modèle statistique et calcul du décalage interannuel de phénologie

Le modèle d'estimation des décalages que l'on souhaite tester ici est celui fondé sur les moyennes marginales. Les décalages interannuels sont calculés à partir des résultats d'un modèle linéaire mixte appliqué aux données de chaque espèce. Ainsi pour les espèces étudiées sur 11 ans, on modélise le jour d'observation de chaque individu en fonction de l'année et de la latitude en prenant en compte l'effet aléatoire de la station. Cela permet de prendre en compte gradient géographique continu et structurant. Plus les stations sont au Nord, plus les oiseaux migrateurs passent tôt car le passage postnuptial suit une direction générale Nord-Sud. Si on ne

prend pas en compte cet effet, on risque de confondre une tendance temporelle avec une variation spatiale.

Chaque station a ses spécificités propres (conditions locales, effort et dates de baguage, microclimat, habitats, observateurs...), qui peuvent influencer les dates de capture de manière non systématique. Plutôt que de modéliser chacune comme un effet fixe, on considère ces différences comme des variations aléatoires autour d'une moyenne globale, donc comme un effet aléatoire. Cela permet de prendre en compte la non-indépendance des observations au sein d'une même station, et d'améliorer l'estimation de l'effet d'année.

On utilise la librairie R *lme4*.

On modélise pour chaque espèce le jour de capture moyen noté Y_{ij} pour l'individu i dans la station j selon une distribution normale :

$$Y_{ij} \sim \mathcal{N}(\mu_{ij}, \sigma^2)$$

La moyenne μ_{ij} est modélisée comme :

$$\mu_{ij} = \beta_0 + \beta_1 \times \text{Année}_{ij} + \beta_2 \times \text{Latitude}_{ij} + b_j + \varepsilon_{ij}$$

Avec :

- β_0 L'ordonnée à l'origine (l'interception du modèle)
- β_1 L'effet fixe associé à l'année de capture
- β_2 L'effet fixe associé à la latitude de la station
- b_j L'effet aléatoire associé à la station j supposé suivre une loi normale centrée réduite :

$$b_j \sim \mathcal{N}(0, \sigma_{\text{Station}}^2)$$

Les résidus ε_{ij} sont également supposés indépendants et normalement distribués :

$$\varepsilon_{ij} \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$$

σ^2 Correspond à la variance résiduelle.

Ainsi, le modèle complet s'écrit :

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 \times \text{Année}_{ij} + \beta_2 \times \text{Latitude}_{ij} + b_j + \varepsilon_{ij}$$

Le second estimateur fondé sur un modèle additif généralisé qui estime les décalages par lissages de splines par GAMM n'est pas étudié dans le contexte de ce rapport.

C. Protocole de simulation

1. Simulation du passage migratoire

Pour simuler les caractéristiques des passages migratoires des passereaux, deux paramètres seront considérés, (1) la moyenne des dates de passage, qui correspond à la date du pic de

passage observé, c'est à dire au jour où on capture le plus grand nombre d'oiseaux compte tenu du plan d'échantillonnage et (2) l'écart-type, qui correspond à l'étalement du phénomène de passage, c'est à dire à l'amplitude temporelle du passage migratoire observé. La phénologie de passage migratoire d'une espèce une année est donc simulée par une loi normale de moyenne et d'écart type donnés, qui permet d'approximer la distribution gaussienne des passages observés.

Afin de prendre en compte la variabilité interannuelle de passage migratoire, on implémente des décalages annuels de date moyenne de passage, ainsi qu'une variabilité dans l'écart type.

2. Simulation du processus d'échantillonnage multi sites

Une fois ce passage migratoire caractérisé de façon temporelle, on échantillonne aléatoirement ce passage, en tirant de façon uniforme un nombre d'individus qui passent par les stations de baguage, puis on dégrade à nouveau ces observations potentielles en ajoutant un effet aléatoire environnemental, de manière à simuler l'effet des variations journalières de nombre de captures à cause des conditions biotiques et abiotiques auxquelles sont soumises les passereaux migrants (Robbins, 1981). Pour cela on réduit le nombre d'observations quotidiennes de manière aléatoire par un taux quotidien tiré dans une loi normale de moyenne 0,5 et d'écart type 0,25. On cherche ainsi à simuler les individus présents sur les stations qui pourraient potentiellement être pris dans les filets des stations de baguage sachant que seule une infime partie des effectifs d'oiseaux européens vont passer par les stations et être capturées.

Le cortège d'oiseaux qui peuvent être capturés chaque jour sont ensuite répartis entre les stations en fonction d'un score d'attractivité attribué à chaque station. Une fois toutes les observations journalières potentielles réparties au sein des stations, on ne sélectionne que les observations d'oiseaux qui ont lieu aux jours où la station va mettre en place un protocole de capture. Ces jours de captures dépendent du protocole qu'on associe à chaque station, PHENO ou SEJOUR, et des efforts d'échantillonnage associés. Ainsi chaque station va attirer une abondance différente d'oiseaux, va être ouverte à des dates différentes pendant un nombre de semaines différent, et va capturer les passereaux à une fréquence hebdomadaire différente en fonction du protocole associé. On filtre ainsi nos observations journalières d'oiseaux potentiellement capturables en ne gardant que les oiseaux présents sur les stations lors des jours où les bagueuses et bagueurs sont actifs.

Pour simuler un jeu de données pluriannuel avec des décalages, on ajoute une longévité et un renouvellement de stations (avec de nouveaux paramètres de baguage associés) et on utilise chaque année la phénologie autour d'une date moyenne variable associée.

Ainsi chaque année consécutive correspond à un rééchantillonnage aléatoire de la phénologie de l'année avec des variabilités interannuelles de date moyenne de passage paramétrées.

On obtient donc un jeu de données de baguage de passereaux communs avec une phénologie, une abondance, et un étalement variable par espèce et par année soumis à un effort d'échantillonnage qui prend en compte les paramètres des suivis par baguage en France hexagonale (figure 5).

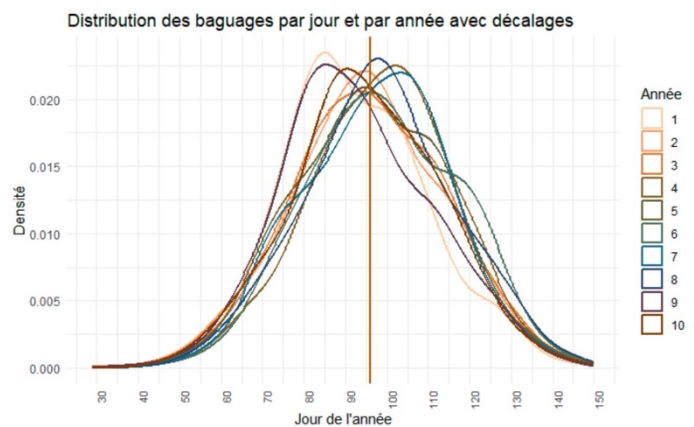


Figure 5 Exemple de simulation de 10 années de passages migratoires à variabilité interannuelle de date moyenne, avec un effort d'échantillonnage représentatif des suivis du CRBPO et des paramètres de phénologie de migration du Pouillot véloce

3. Variation des paramètres pour tester la robustesse

i. Effort d'échantillonnage

Les protocoles PHENO et SEJOUR ont donc été développés en prenant en compte les compromis entre investissement des bénévoles et effort d'échantillonnage nécessaire à la valorisation des données.

Pour déterminer si les conditions actuelles de suivi sont suffisantes, des gradients de variation d'intensité de l'échantillonnage ont été testés. Les paramètres clefs sont le nombre de stations ouvertes tous les ans, la proportion de ces stations appliquant le protocole SEJOUR, et enfin le nombre de semaines consécutives et la fréquence d'ouverture des stations.

On dégrade et améliore donc les paramètres d'efforts d'échantillonnage de notre jeu de données.

ii. Phénologie de migration

Pour déterminer les espèces pour lesquelles il est possible d'estimer des décalages phénologiques robustes on teste également des gradients de phénologie. Plus précisément, on fait varier les paramètres d'abondance des oiseaux qui traversent les stations, ainsi que l'étalement et l'intensité des décalages annuels. Les seuils de sélection portant sur la répartition des individus *capturés*, (un sous échantillon de la population globale paramétrée qui dépend

des aléas de l'échantillonnage), pour chaque année de chaque simulation, les abondances d'individus capturés et les écarts types des phénologies calculées à partir des captures sont également mesurés. Pour déterminer ces paramètres, on utilise les observations du jeu de données réel pour les paramètres moyens de migration et la littérature pour l'intensité des décalages postnuptiaux (Horton et al., 2023) pour prendre en compte la variabilité de comportements migratoires des espèces capturées.

iii. Combinaison des paramètres et scénarios

Les 7 gradients d'échantillonnages et de phénologie ainsi définis, on renseigne ensuite l'ensemble des combinaisons de chaque niveau de paramètres afin de tester l'ensemble des possibilités (figure 6). Cela correspond à 10 800 scénarios.

SIMULATIONS À 7 PARAMÈTRES VARIABLES AVEC COMBINAISONS			
Effort d'échantillonnage		Phénologie de migration	
Nombre de stations	4 niveaux de moyenne de stations ouvertes 25 - 50 - 100 - 200	Abondance des oiseaux	5 niveaux d'abondance moyenne 34 - 340 - 3 400 - 34 000 - 340 000
Proportion de SEJOUR	4 niveaux de part de stations en SEJOUR 0 - 0.2 - 0.5 - 1	Étalement du passage	3 niveaux d'écart type moyen de phénologie 10 jours - 20 jours - 30 jours
Fréquence de baguage PHENO	3 niveaux d'intensité moyenne de PHENO 1/semaine - 2/semaine - 3/semaine	Intensité de la variabilité interannuelle	5 niveaux de décalages annuels min/max 0 - +/-1 - +/-2 - +/-3 - +/-4
Durée du protocole	3 niveaux durée moyenne ouverture stations 7 semaines - 12 semaines - 20 semaines		

Figure 6 Paramètres des scénarios de test de méthode d'estimation par simulation

4. Étude de la qualité des scénarios

i. Estimateur de décalage par moyenne marginale

L'estimateur de décalage est adapté aux données simulées. Il n'y a pas d'effet de latitude dans nos simulations, il s'agit d'un effet fixe que nous ne cherchons pas à tester, nous cherchons à tester l'effet de l'année. De plus, implémenter ces effets de latitude dans les simulations complexifierait l'évaluation de la qualité de l'estimateur puisqu'il s'agit d'un effet complexe à paramétrer dans les simulations car difficilement décorrélable des variabilités observées entre les stations. Ainsi, le modèle LMM présenté en II.B.2 est adapté pour modéliser les captures simulées au jour i dans la station j $Y_{ij}^{Simulation}$ comme :

$$Y_{ij}^{Simulation} = \beta_0 + \beta_1 \times Année_{ij}^{Simulée} + b_j + \varepsilon_{ij}$$

- β_0 L'ordonnée à l'origine (l'interception du modèle)
- β_1 L'effet fixe associé à l'année de capture simulée

- b_j L'effet aléatoire associé à la station j simulée supposé suivre une loi normale centrée réduite : $b_j \sim \mathcal{N}(0, \sigma_{Station}^2)$

Les résidus ε_{ij} sont également supposés indépendants et normalement distribués :

$\varepsilon_{ij} \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$, avec σ^2 la variance résiduelle.

Puis on calcule le décalage annuel comme les moyennes marginales pour chaque année simulée par rapport à la date moyenne de passage.

ii. Indicateurs de qualité d'estimation

Afin de comparer les résultats d'estimation des variations interannuelles avec les valeurs simulées, 4 indicateurs complémentaires ont été développés. Le plus crucial est la distance entre le décalage simulé et le décalage estimé, que l'on estime par la moyenne et la médiane sur les 10 années consécutives (indicateur 1). La taille d'intervalle de confiance (moyenne et médiane, indicateur 3) ainsi que l'inclusion dans cet intervalle du décalage paramétré (indicateur 2) sont des paramètres complémentaires caractérisant la précision de l'estimation. Enfin, le biais d'estimation moyen permet de s'assurer qu'il n'y a pas de sur- ou sous-estimation des décalages.

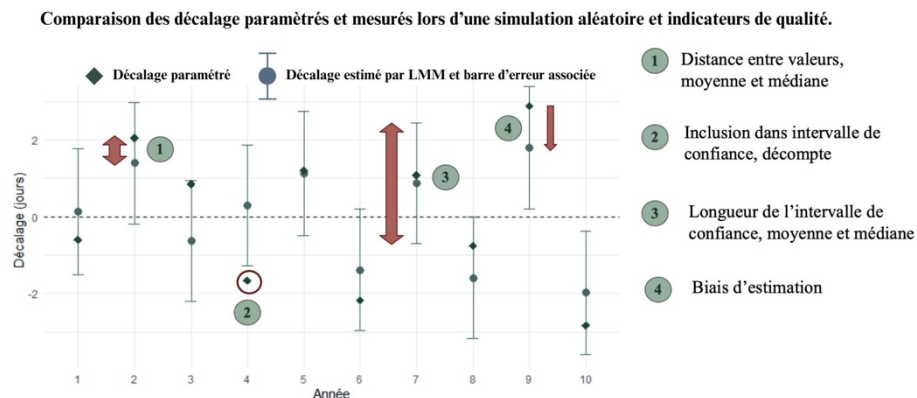


Figure 7 Indices de qualité de l'estimation des décalages interannuels

iii. Test des scénarios

Afin de tester l'ensemble des 10 800 combinaisons de scénarios sur 10 années consécutives, on calcule les estimations des variations interannuelles et les 4 estimateurs de qualité pour 100 répliquions de simulation par scénario. Chaque scénario est numéroté et stocké avec l'ensemble des paramètres d'échantillonnage, et de phénologie de l'espèce (abondance, étalement, et décalage paramétré) ainsi que son observation (nombre d'oiseaux moyen capturés sur les 10 années, écart type moyen du signal et décalage estimé) associé. Les résultats de qualité d'estimation de chaque simulation sont rattachés à chaque répliquion du scénario associé. En

initialisant la graine de tirage aléatoire à la valeur de chaque numéro de réplication, l'ensemble de nos données de simulation sont reproductibles.

iv. Sélection des seuils

Pour sélectionner des seuils de validité de nos données, on recherche les facteurs déterminants pour la qualité des estimations via des arbres de partition (Debeljak & Džeroski, 2011). Six arbres de partition ont été tracés sur R avec la librairie *rpart*, ils permettent ainsi de déterminer quelles sont les conditions d'échantillonnage et de phénologie des espèces qui permettent la meilleure qualité d'estimation.

D. Analyse des traits des espèces, du climat et de variabilité de phénologie de migration

1. Les traits des espèces

Les distances de migration, les familles phylogénétiques, et le nombre de nichées sont tirés de l'atlas Birds of the World (2021). La stratégie de mue est renseignée quant à elle dans le *Guide d'identification des oiseaux en main* (Demongin 2020).

Deux indices de niche sont couramment utilisés pour caractériser les espèces d'oiseaux.

Le Species Thermal Index, autrement dit l'indice thermique des espèces, est un indicateur de la température moyenne des aires de reproduction des espèces, calculé à partir des données de répartition spatiale croisées avec des variables climatiques telles que la température moyenne annuelle (Devictor et al., 2008). Un STI faible correspond généralement à une espèce à affinité boréale, tandis qu'un STI élevé caractérise plutôt une espèce thermophile, typiquement méditerranéenne. Les données de STI pour cette étude sont tirées de Lehikoinen et al., 2021.

Le Species Specialization Index quant à lui est un indice de mesure du degré de spécialisation écologique d'une espèce. Il est généralement calculé à partir de la diversité des habitats occupés, les espèces généralistes ont un SSI faible et les espèces spécialistes un SSI élevé (Julliard et al., 2006). Cet indice permet ainsi de mieux comprendre la sensibilité des espèces face aux modifications de leur environnement. Les données de SSI pour cette étude sont tirées de Morelli, et al., 2019.

 Rousserolle turdoïde, <i>Acrocephalus arundinaceus</i> , ACROCEPHALIDAE ACRARU ↔	 Rousserolle verderolle, <i>Acrocephalus palustris</i> , ACROCEPHALIDAE ACRRIS ↔	 Phragmite des joncs, <i>Acrocephalus schoenobaenus</i> , ACROCEPHALIDAE ACRSCH ↔	 Rousserolle effarvatte, <i>Acrocephalus scirpaceus</i> , ACROCEPHALIDAE ACRSCI ↔
 Hypolaïs polyglotte, <i>Hippolais polyglotta</i> , ACROCEPHALIDAE HIPPOL ↔	 Mésange à longue queue, <i>Aegithalos caudatus</i> , AEGITHALIDAE AEGCAU ↔	 Martin-pêcheur d'Europe, <i>Alcedo atthis</i> , ALCEDINIDAE ALCATT ↔	 Bouscarle de Cetti, <i>Cettia cetti</i> , CETTIIDAE CETCET ↔
 Bruant des roseaux, <i>Emberiza schoeniclus</i> , EMBERIZIDAE EMBSCH ↔	 Chardonneret élégant, <i>Carduelis carduelis</i> , FRINGILLIDAE CARLIS ↔	 Verdier d'Europe, <i>Chloris chloris</i> , FRINGILLIDAE CARCHL ↔	 Pinson des arbres, <i>Fringilla coelebs</i> , FRINGILLIDAE FRICOE ↔
 Linotte mélodieuse, <i>Linia cannabina</i> , FRINGILLIDAE CARINA ↔	 Hirondelle rustique, <i>Hirundo rustica</i> , HIRUNDINIDAE HIRRUS ↔	 Hirondelle de rivage, <i>Riparia riparia</i> , HIRUNDINIDAE RIPRIP ↔	 Locustelle lusciniôide, <i>Locustella luscinioides</i> , LOCUSTELLIDAE LOCLUS ↔
 Locustelle tachetée, <i>Locustella naevia</i> , LOCUSTELLIDAE LOCNAE ↔	 Pipit farlouse, <i>Anthus pratensis</i> , MOTACILLIDAE ANTPRA ↔	 Pipit des arbres, <i>Anthus trivialis</i> , MOTACILLIDAE ANTTRI ↔	 Bergeronnette printanière, <i>Motacilla flava</i> , MOTACILLIDAE MOTFLA ↔
 Rougegorge familier, <i>Erithacus rubecula</i> , MUSCICAPIDAE ERIRUB ↔	 Gobemouche noir, <i>Ficedula hypoleuca</i> , MUSCICAPIDAE FICUCA ↔	 Rossignol philomèle, <i>Luscinia megarhynchos</i> , MUSCICAPIDAE LUSMEG ↔	 Gorgebleue à miroir, <i>Luscinia svecica</i> , MUSCICAPIDAE LUSSVE ↔
 Rougequeue à front blanc, <i>Phoenicurus phoenicurus</i> , MUSCICAPIDAE PHOPHO ↔	 Tarier des prés, <i>Saxicola rubetra</i> , MUSCICAPIDAE SAXRUB ↔	 Tarier pâtre, <i>Saxicola rubicola</i> , MUSCICAPIDAE SAXTOR ↔	 Panure à moustaches, <i>Panurus biarmicus</i> , PANURIDAE PANBIA ↔
 Mésange bleue, <i>Cyanistes caeruleus</i> , PARIDAE PARCAE ↔	 Mésange charbonnière, <i>Parus major</i> , PARIDAE PARMAJ ↔	 Mésange noire, <i>Periparus ater</i> , PARIDAE PARATE ↔	 Moineau domestique, <i>Passer domesticus</i> , PASSERIDAE PASDOM ↔
 Pouillot véloce, <i>Phylloscopus collybita</i> , PHYLLOSCOPIDAE PHYCOL ↔	 Pouillot fitis, <i>Phylloscopus trochilus</i> , PHYLLOSCOPIDAE PHYLUS ↔	 Torcol fourmilier, <i>Jynx torquilla</i> , PICIDAE JYNTOR ↔	 Accenteur mouchet, <i>Prunella modularis</i> , PRUNELLIDAE PRUMOD ↔
 Roitelet triple-bandeau, <i>Regulus ignicapilla</i> , REGULIDAE REGIGN ↔	 Roitelet huppé, <i>Regulus regulus</i> , REGULIDAE REGREG ↔	 Rémiz penduline, <i>Remiz pendulinus</i> , REMIZIDAE REMPEN ↔	 Étourneau sansonnet, <i>Sturnus vulgaris</i> , STURNIDAE STUVUL ↔
 Fauvette grisette, <i>Curruca communis</i> , SYLVIIDAE SYLCOM ↔	 Fauvette babillarde, <i>Curruca curruca</i> , SYLVIIDAE SYLCUR ↔	 Fauvette à tête noire, <i>Sylvia atricapilla</i> , SYLVIIDAE SYLATR ↔	 Fauvette des jardins, <i>Sylvia borin</i> , SYLVIIDAE SYLBOR ↔
 Grive mauvis, <i>Turdus iliacus</i> , TURDIDAE TURILI ↔	 Merle noir, <i>Turdus merula</i> , TURDIDAE TURMER ↔	 Grive musicienne, <i>Turdus philomelos</i> , TURDIDAE TURPHI ↔	 Troglodyte mignon, <i>Troglodytes troglodytes</i> , TROGLODYTIDAE TROTRO ↔
LÉGENDE  aspect CODE ESPECE Nom vernaculaire, Nom latin, FAMILLE  Migration Courte distance Transaharienne  Nichées Simple Multiples  Mue postnuptiale Partielle Complète			

Figure 8 Traits des espèces de passereaux étudiées, illustrations des espèces tirées d'atlas Birds of the world

2. Variables climatiques et météorologiques

La base de données climatiques est construite pour étudier finement deux étapes clefs du cycle de vie des espèces. On décline donc pour chaque année et chaque espèce les données météorologiques selon ces deux périodes distinctes : la reproduction au printemps (mois de mai et juin), et le départ en migration en été (mois de juillet et août).

v. Températures des aires de reproduction

Afin de mieux prendre en compte l'effet des températures spécifiques aux espèces, on calcule les températures mensuelles moyennes des mois de printemps et été sur leurs lieux de reproduction. Pour cela, les aires de distribution du cortège de passereaux étudiés issues de l'atlas *Birds of the World* (2021), sont tout d'abord restreintes aux aires de nidifications des oiseaux migrant à travers la France uniquement (figure 1). Puis les données de température de l'ensemble de l'Europe à une résolution fine (5x5 km) issues de la librairie *climateExtract* sont extraites pour toutes les journées des mois de mai, juin, juillet et août pour les années étudiées.

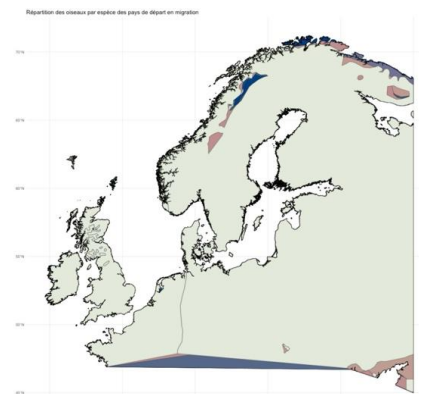


Figure 9 Aires de nidification des espèces capturées en migration en hexagone

Ces données sont ensuite jointes aux aires de nidification des oiseaux capturés. Cela permet ainsi de calculer les températures moyennes annuelles de la période de reproduction et de départ en migration précisément pour chaque espèce selon sa répartition géographique. La cartographie et les calculs de températures ont été réalisés sur R via la librairie *terra*.

vi. Vents et pluies en Europe

Pour considérer de façon globale les précipitations et vents sur la façade atlantique, l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) est utilisée comme proxy. Elle mesure la différence de pression atmosphérique qui régit les circulations d'air en Europe, et donc les précipitations et la direction des vents sur l'ensemble du continent.

Les valeurs positives de la NAO au printemps et en été sont associées à une augmentation des températures et des précipitations en Europe du Nord, ainsi qu'à des conditions plus sèches et chaudes dans le bassin méditerranéen. Elles s'accompagnent également de vents dominants d'ouest à sud-ouest en Europe occidentale, susceptibles de favoriser la migration postnuptiale vers le sud-ouest. À l'inverse, une phase négative de la NAO durant le printemps ou l'été est généralement liée à un affaiblissement des vents d'ouest, des températures plus basses en Europe du Nord, et des conditions plus humides dans le sud de l'Europe, pouvant ainsi affecter la disponibilité des ressources ou modifier les conditions de vol pour les oiseaux migrateurs. (Forchhammer & Post, 2004)

Elle est déterminée en moyenne pour la période de reproduction et post nuptiale via les données du *National Centers for Environmental Information*.

3. Paramètres de phénologie de migration annuelle

Les décalages annuels de phénologie sont estimés par la méthode présentée en II.B.2, et l'étalement du passage migratoire est estimé par l'écart type annuel du passage migratoire de chaque espèce étudiée.

4. Méthodes d'analyses pour les hypothèses

Dans un premier temps, l'ensemble des hypothèses sont explicités par des effets des variables sur la phénologie auxquels on pourrait s'attendre (Cf Annexe, table des effets prédits). Puis ces effets potentiels sont étudiés par optimisation de modèles LMM prenant en compte les variables pertinentes pour expliquer la variabilité des phénologies annuelles pour toutes les espèces. Pour cela, les analyses sont faites avec la librairie *MuMIn* qui permet de produire l'ensemble des combinaisons de modèles à partir d'un modèle de complexité maximale et de déterminer quelle combinaison de paramètres permet d'optimiser le critère d'information d'Akaike.

Sachant la quantité parfois conséquente de modèles testés (plus de 10 000 pour certaines hypothèses), l'incertitude de l'estimation du meilleur modèle est prise en compte par une approche par *model averaging*. L'ensemble des modèles avec une différence d'AIC de moins de 4 par rapport à l'AIC le plus bas sont considérés et on considère les facteurs présents dans plus de 75% des meilleurs modèles comme d'autant plus significatifs dans l'étude. (Fletcher, 2018)

III. Résultats

A. Simulation et test de modèles d'estimation

1. Arbres de partitions

La simulation des 100 réplifications sur 10 années des 10 800 scénarios a permis d'estimer la qualité des estimations en fonction des paramètres de phénologie observée et d'échantillonnage. Ces calculs ont pris plus d'un mois et demi à aboutir. Les arbres de partition (figure 9 et Annexes figure 25) permettent de conclure que les données de baguage permettent d'estimer à 0,65 jour près les paramètres

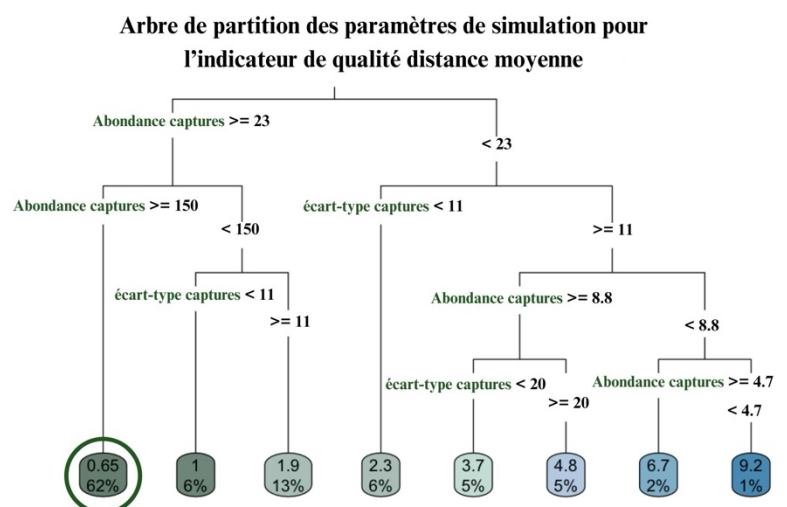


Figure 10 Arbre de partition pour la distance moyenne

de phénologie de migration des espèces de passereaux capturées plus 150 fois par an. En outre il n'y a pas de biais d'estimateur, les décalages sont en moyenne ni surestimés ni sous-estimés. Les différents paramètres d'échantillonnage testés (figure 6) des 11 années de suivi ne limitent donc pas la qualité des estimations tant que les captures sont suffisamment abondantes. Les phénologies de migration des 48 espèces baguées avec plus de 150 observations annuelles peuvent ainsi être étudiées en estimant leur décalage phénologique par la moyenne marginale du modèle LMM (II.B.2). Il s'agit là de l'ensemble des espèces présentées en figure 8.

B. Analyse des hypothèses

1. Décalages interannuels

Lorsque le décalage est modélisé en fonction de l'ensemble des variables climatiques, des traits et de leurs interactions, le meilleur modèle sélectionné est le modèle null. Cette variable ne répond donc pas aux variations climatiques ni aux traits que l'on a décidé de tester.

2. Étalement de passage migratoire

i. Sélection du meilleur modèle

Effets fixes du meilleur modèle			
Étalement du passage migratoire			
Predictors	Estimates	std. Error	p
(Intercept)	-65.33	14.70	<0.001
distance migration [Longue]	-3.98	0.65	<0.001
nichees [simple]	-2.57	0.56	<0.001
SSI	-0.93	1.91	0.625
STI	6.28	1.23	<0.001
TempMoyRepro	5.72	0.97	<0.001
STI × TempMoyRepro	-0.41	0.08	<0.001
Random Effects			
σ^2	6.94		
τ_{00} Famille	35.62		
τ_{00} year	0.49		
ICC	0.84		
N Famille	20		
N year	10		
Observations	397		
Marginal R ² / Conditional R ²	0.155 / 0.864		

Figure 11 Résumé du modèle sélectionné

temporelle des migrations, en effet, les espèces résidentes à hautes latitudes ont une forte sensibilité aux augmentations de températures tandis que les espèces de basses latitudes ont une sensibilité moindre (figure 11).

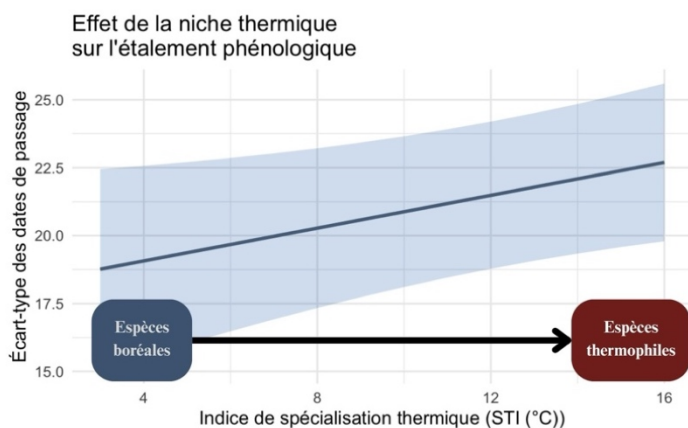


Figure 15 Effet de la niche thermique sur l'étalement phénologique

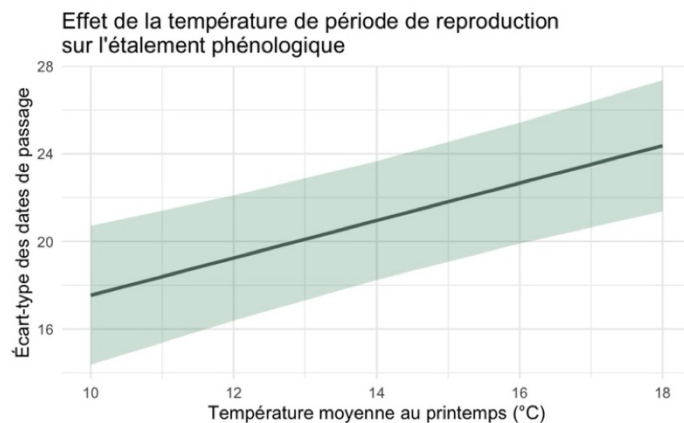


Figure 14 Effet de la température de période de reproduction sur l'étalement du passage phénologique

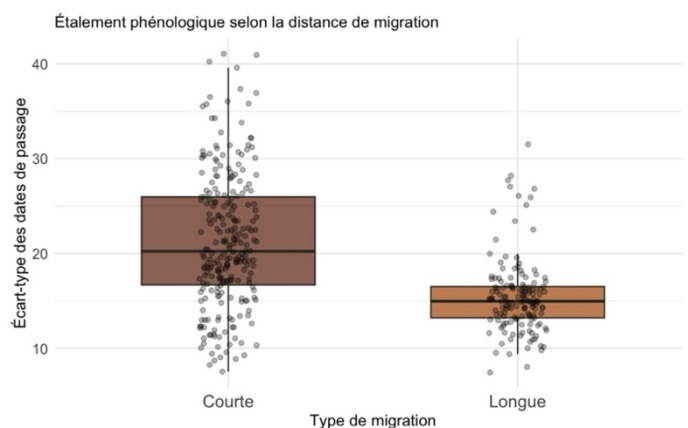


Figure 12 Effet de la distance de migration sur l'étalement phénologique

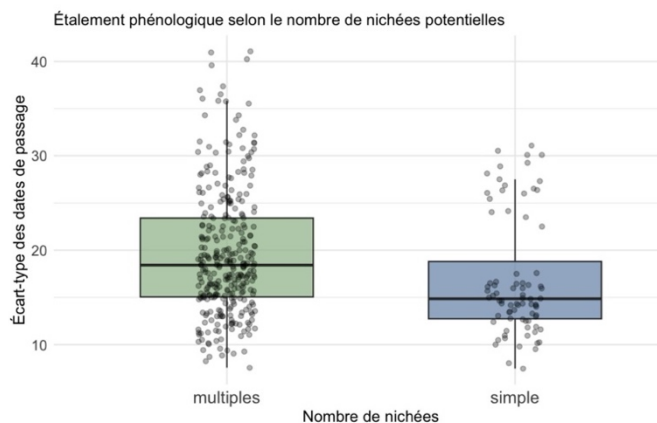


Figure 13 Effet du nombre de nichées sur l'étalement phénologique

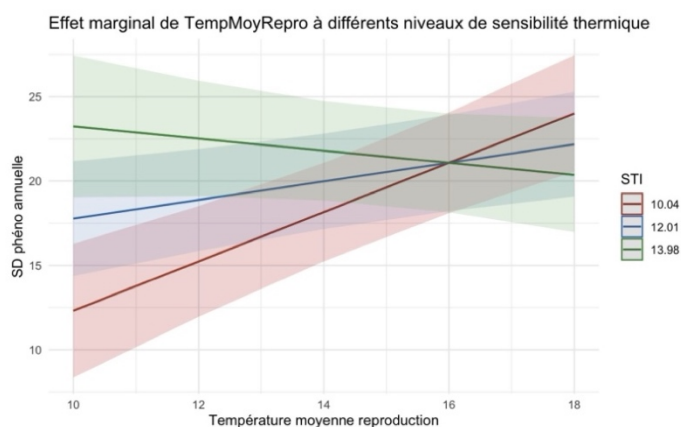


Figure 16 Effet de l'interaction entre niche thermique et température sur l'étalement phénologique

Les variables significatives structurent bien la répartition des données d'étalement migratoire postnuptial. Dans la figure 17, les espèces à nichées simples qui se distinguent par leur fort étalement phénologique sont les mésanges bleues et les mésanges à longue queue, ce sont des espèces à migration dite éruptive, une migration très variable avec des passages par vagues successives d'individus.

ii. Model averaging

L'approche par *model averaging* confirme bien les importances (figure 12.b) et les effets des variables explicatives significatives (figure 12.a) dans le modèle d'optimisation de l'AIC. On

peut également marginalement considérer l'interaction entre la distance de migration et la température postnuptiale comme significative. De plus le SSI, ie. la spécialisation d'habitat, a un léger effet sur l'étalement de passage migratoire, estimé à -0,78, erreur standard 1,93, cet effet est donc négligeable.

Effets moyens des meilleurs modèles (AAICc < 4)				
Etalement du passage migratoire				
Predictors	Estimates	std.	Error std.	Beta standardized std. Error
(Intercept)	-71.49	17.89	-71.49	17.89
distance migration [Longue]	0.60	5.55	0.60	5.55
nichees [simple]	-2.30	1.66	-2.30	1.66
SSI	-0.78	1.93	-0.78	1.93
STI	6.40	1.43	6.40	1.43
TempMoyRepro	5.54	1.38	5.54	1.38
STI × TempMoyRepro	-0.39	0.09	-0.39	0.09
distance migration [Longue] × TempMoyRepro	-0.56	0.34	-0.56	0.34
NAOMoyRepro	-0.42	0.33	-0.42	0.33
NAOMoyPostNup	-0.30	0.23	-0.30	0.23
TempMoyPostNup	1.55	1.97	1.55	1.97
nichees [simple] × STI	-0.16	0.33	-0.16	0.33
STI × TempMoyPostNup	-0.28	0.14	-0.28	0.14
distance migration [Longue] × TempMoyPostNup	-0.28	0.47	-0.28	0.47
N Famille	20			
N year	10			
Observations	397			

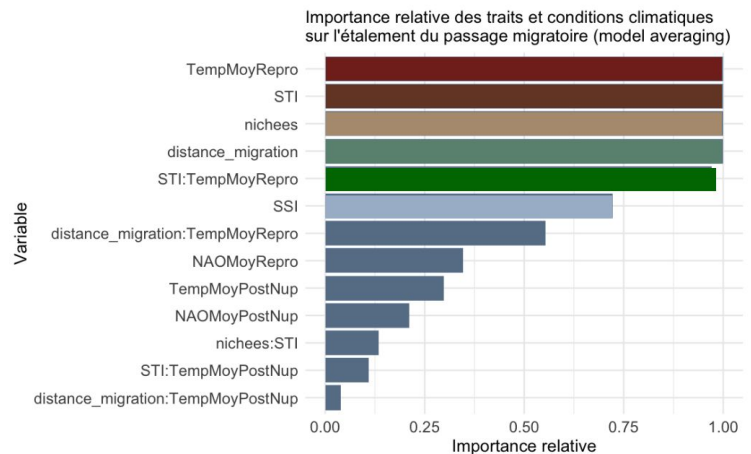


Figure 17 Résumé du model averaging (a) et importances relatives des variables explicatives (b)

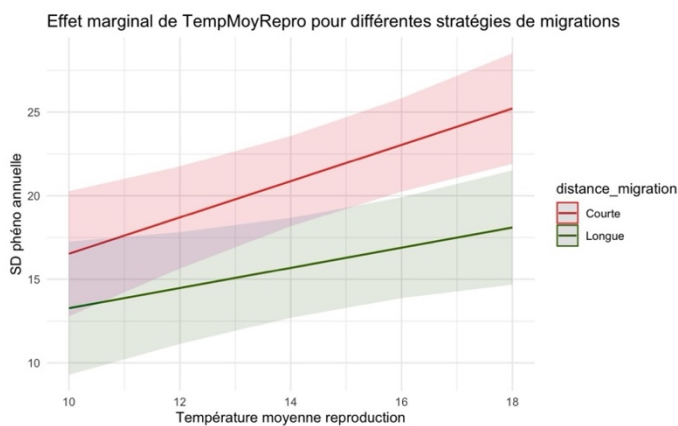


Figure 19 Effet de l'interaction entre distance de migration et température en période de reproduction sur l'étalement phénologique

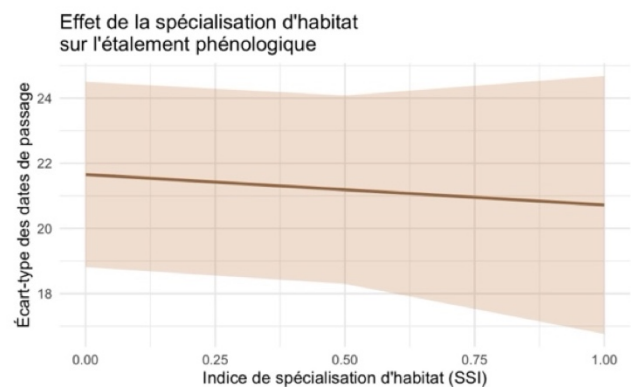


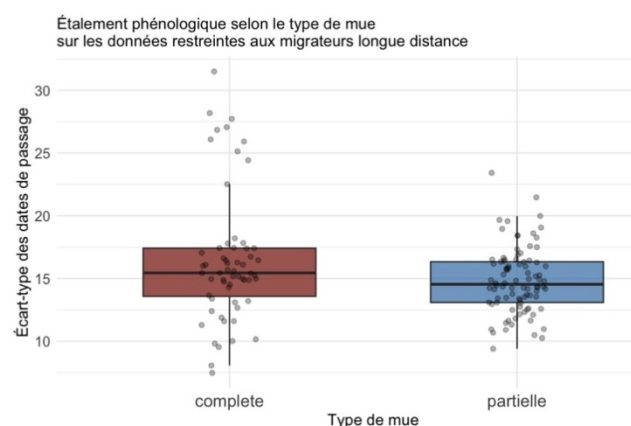
Figure 18 Effet de la niche d'habitat sur l'étalement phénologique

3. Effets de la mue postnuptiale

Toutes les espèces à mue partielle ou absente sur leur lieu de reproduction dans nos données sont des migratrices longues distances. Or, d'après les résultats précédents, ces espèces ont un étalement de migration significativement plus faible que les espèces migratrices courte distance. Ainsi, pour étudier les effets de la mue, le jeu de données est restreint aux espèces transsahariennes. Le modèle LMM pour étudier les effets des différents traits et variables

climatiques sur l'étalement phénologique est à nouveau testé et on trouve que la mue n'a pas d'effet significatif ($p\text{-value} = 0.27$) sur l'étalement phénologique.

Figure 20 Effet de la stratégie de mue sur l'étalement phénologique sur un jeu de données restreint aux migrateurs transsahariens



IV. Discussion

A. Bagueage et étude de la phénologie de migration

Horton et al. ont publié en 2023 la première large étude par données de bagueage à long terme de la plasticité de migration de passereaux américains en fonction des variations climatiques. En Europe, notamment en France, l'étude de la migration par bagueage a pour le moment fait assez peu objet de publications scientifiques. Pourtant le cadre conceptuel est bien développé (Moussus et al., 2010) et les protocoles sont standardisés depuis plus de 10 ans. Cette étude permet donc d'établir que les protocoles de bagueage standardisés par le CRBPO en 2014, et issus de sciences participatives sont pertinents pour étudier la phénologie de migration.

1. Qualité des protocoles de bagueage pour le suivi de la migration

Ce stage a permis de mener la première étude concrète sur la précision d'estimation des mesures de dates de migration par bagueage des oiseaux. Les données de suivi de phénologie de migration par bagueage permettent d'estimer avec une précision de 0,65 jours la variabilité interannuelle du jour moyen de migration des 48 passereaux capturés plus de 150 fois par an en moyenne. Cela permet donc non seulement de mener cette étude, mais également d'ouvrir des perspectives de recherche pour valoriser les 4 millions de issues des protocoles PHENO et SEJOUR.

Compte tenu du seuil de sélection des espèces pour l'étude de leur phénologie de migration, les bénévoles sont encouragés à poursuivre leurs efforts afin de continuer d'enrichir la connaissance de la migration des passereaux. Si d'avantages de moyens humains et financiers sont mis en œuvre pour renforcer ces suivis, de nouvelles espèces pourraient être étudiées : plus les efforts d'échantillonnage sont intenses, plus il y a de chances de capturer suffisamment d'individus des espèces plus rares pour les inclure dans les études. Une étude supplémentaire sur les stratégies adéquates à mettre en place pour augmenter les abondances capturées serait pertinente. Vaut-il mieux ouvrir de nouvelles stations ou bien augmenter les efforts sur les stations existantes ?

2. L'étalement phénologique comme mesure de la variabilité des réponses

L'approche par simulation et les 10800 scénarios ont permis de mettre en évidence que l'estimation des décalages interannuels de migration postnuptiale via moyenne marginale est précise dès lors que l'espèce concernée est capturée plus de 150 fois lors de sa migration postnuptiale. Cependant, bien que la date moyenne soit utilisée pour estimer des tendances de phénologie dans la littérature, Knudsen et al. (2011) encouragent à également étudier la plasticité individuelle et inter populations du passage migratoire. Dans le cadre de cette étude, prendre également en compte l'amplitude de la fenêtre de passage migratoire permet d'étudier la répartition des dates de passages de populations européennes migratrices. Deux métriques sont ainsi utilisées pour décrire la phénologie annuelle de chaque espèce : la moyenne marginale et l'écart-type du passage migratoire.

B. Réponses des espèces migratrices aux changements et implications pour leur conservation

1. Traits et phénologie de migration

Dans cette étude, aucune interaction significative n'est trouvée entre les traits sélectionnés et la variation des dates de passage moyennes. Cela peut être dû à une absence de réponse directionnelle des espèces, ou bien un manque de puissance statistique dû à l'approche espèce centrée.

i. Distance de migration

Bien que l'affirmation que les contraintes évolutives plus élevées des migrateurs transsahariens liées au métabolisme et aux conditions environnementales de la traversée conduisent à une plasticité migratoire moindre par rapport aux migrateurs courtes distance est solidement conceptualisée (Somveille, Rodrigues & Manica, 2015 ; Klaassen, 1996), ces effets ne sont pas systématiquement observés. Notamment, les études portant sur les oiseaux nicheurs en Europe montrent des effets de la distance de migration sur l'adaptation aux variations climatiques plus inconsistantes que dans les études américaines (Gienapp et al., 2007 ; Rubolini et al., 2007).

Dans notre étude, on observe chez les migrateurs transsahariens une plasticité phénologique de passage migratoire moindre par rapport aux migrateurs courte distance, en effet, les populations de migrateurs longue distance ont une fenêtre temporelle de passage migratoire plus resserrée de 5 jours en moyenne (figure 18). De plus, il y a une réponse aux variations environnementales des espèces migratrices : l'interaction longue distance et températures est estimée à -0,56 (erreur standard = 0,34), ie. 2 fois moins fort que pour les courtes distance, donc les migrateurs

longue distance vont avoir une réponse phénologique moindre aux variations de températures de reproduction par rapport aux longue distance (figure 15). Cette différence a également été mise en évidence lors de la migration prénuptiale par Gienapp et al. (2007) qui documentent des décalages de phénologie au printemps en réponse aux augmentations de températures 6 fois moins prononcées pour les migrateurs longue distance par rapport aux courtes distances.

La première hypothèse de travail est donc validée : Les migrateurs transsahariens ont une contrainte évolutive de la migration très forte et ont une réponse phénologique aux variations climatiques plus faible que les migrateurs courte distance. L'approche des réponses aux variations climatiques par étude de l'étalement du passage migratoire est assez originale. Horton et al. (2023) n'avaient pas observé en automne chez les passereaux américains bagués de réponse de la date moyenne de passage migratoire aux contraintes climatiques, mais dénote une forte variabilité annuelle des dates moyennes (jusqu'à 6 jours). L'étude de l'étalement de passage permet ici d'envisager une nouvelle métrique pour l'étude de la phénologie automnale.

ii. Spécialisation écologique

L'hypothèse selon laquelle les espèces à fortes contraintes de niches écologiques ont un étalement de leur passage migratoire lié à deux réponses adaptatives de reproduction : une seconde nichée ou un abandon de reproduction, est partiellement vérifiée.

Pour chaque degré de spécialisation thermique, l'étalement augmente de 6,28 jours (erreur standard 1,23), donc la niche thermique des espèces a un fort effet sur l'étalement : plus une espèce est thermophile, plus les passages migratoires vont être étalés dans le temps (figure 13). De plus, la niche thermique conditionne la réponse migratoire aux variations de températures sur l'aire de nidification : les espèces à niche froide vont avoir une très forte réponse d'étalement de passage migratoire alors que les espèces neutres et thermophiles vont avoir pas ou peu de réponse aux variations météorologiques (figure 16). Les effets de la spécialisation de l'habitat est négligeable (-0,78, erreur standard 1,93, figure 19).

L'effet énoncé en hypothèse entre contraintes de niches, stratégie de reproduction et réponses aux pressions environnementales n'est cependant pas explicitement vérifié. Il y a un effet de la stratégie de reproduction sur les largeurs de fenêtres migratoires, avec un passage plus resserré pour les espèces à nichée simple (-2,57 jours, erreur standard 0,56, p-value <0,001), mais les interactions entre nombre de nichées, niches thermiques et d'habitat, et variations climatiques ne sont pas significatives dans les modèles. Cela peut être dû à une absence réelle d'effets, ou bien d'un manque de puissance statistique à cause de la prévalence des stratégies de nichées multiples dans le cortège d'espèces étudié. Aucun lien explicite n'a pu être fait entre les niches,

la sensibilité aux variations climatiques et l'adaptation de la reproduction et la réponse phénologique. On a cependant bien explicité que ce sont les conditions climatiques de reproduction qui influencent les étalements migratoires, or la durée de saison de reproduction, et le déclenchement de nichées supplémentaires dépendent aussi des conditions environnementales. Mingozi et al. (2022) documentent ainsi chez les moineaux souches (*Petronia petronia*) une augmentation de 14% à 25% de seconde nichées en relation à l'adoucissement des températures dans les Alpes italiennes entre 1991 et 2013, conjointement à un retard d'environ 1,5 jour par an de date de première ponte, prolongeant ainsi la saison de reproduction de ce passereau. Une étude sur les liens entre succès de reproduction et phénologie de migration postnuptiale apparaît donc comme nécessaire pour mieux discerner les effets de la température sur chacune de ces étapes du cycle de vie.

iii. Stratégie de mue

Les résultats des analyses statistiques sur l'effet de la stratégie de mue sur la phénologie migratoire ne permettent pas de valider clairement l'hypothèse selon laquelle les espèces qui muent sur leur site d'hivernage ont moins de contraintes à l'ajustement de la phénologie de migration face aux changements globaux que les espèces qui renouvellent entièrement leur plumage avant la migration. En effet, les 12 espèces concernées par la mue partielle ou absente, sont comprises dans les 18 migrateurs transsahariens de l'étude. Cela crée un fort déséquilibre structurel dans le jeu de données, limitant ainsi la capacité à tester statistiquement l'effet isolé de la stratégie de mue sur la réponse phénologique aux contraintes environnementales.

Cette question s'inscrit néanmoins dans un cadre plus général d'étude des facteurs limitant l'ajustement de la phénologie migratoire face aux changements climatiques, tels que synthétisés dans la revue de Gordo (2007). Il y est souligné que, parmi les contraintes potentielles à la plasticité des dates de migration, les exigences physiologiques et comportementales associées à la mue peuvent jouer un rôle important mais encore peu exploré empiriquement. L'auteur mentionne notamment que la mue complète postnuptiale est une phase énergétiquement coûteuse et souvent incompatible avec la migration active, ce qui pourrait retarder le départ en migration si elle intervient après la reproduction. Cependant, Flinks et al. (2008) ont montré chez le Tarier pâle (*Saxicola rubicola*) que la mue et la reproduction peuvent faire preuve d'une certaine plasticité, permettant un chevauchement partiel des deux événements selon les contraintes écologiques rencontrées. Ce résultat suggère que les liens entre mue et migration peuvent varier selon les espèces et les contextes, mais nos données disponibles ne permettent

pas encore de quantifier précisément l'amplitude ni la direction de ces effets sur la réponse phénologique aux variations climatiques.

2. Phénologie de migration et conservation

Les variations interannuelles de phénologie de la migration postnuptiale ont été étudiées ici pour 48 espèces de passereaux migrateurs communs fréquemment capturés. Ces espèces sont les plus communes, toutes classées en préoccupation mineure par l'UICN (BirdLife International, European Red List of Birds 2021) mais malgré tout placées sous statut de protection via la directive oiseaux de 2009 – bien que les grives, merles et étourneaux étudiées soient chassables. Si ces espèces ne sont pour l'instant pas les plus menacées, l'approche par traits fonctionnels et d'histoire de vie permet d'élargir la portée des résultats. En effet, cette approche rend possible une extrapolation des tendances phénologiques à des espèces plus rares, plus spécialisées ou moins capturées, pour lesquelles les jeux de données sont insuffisants.

Par exemple, le Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*), espèce classée « vulnérable » sur la liste rouge de l'UICN (BirdLife International, European Red List of Birds 2021) et faisant l'objet de nombreux programmes de conservation en Europe, est peu capturé dans les données issues des protocoles PHENO et SEJOUR (81 captures par an en moyenne). Toutefois, les traits de cette espèce sont bien connus. Il serait donc envisageable d'émettre des hypothèses sur sa phénologie de migration postnuptiale à partir de ce que l'on observe chez d'autres espèces migratrices transsahariennes à mue partielle et nichées potentiellement multiples, notamment les deux Acrocephalidae étudiés à traits identiques. On pourrait donc s'attendre à une plasticité phénologique réduite pour cette espèce à enjeux.

Or, il est maintenant bien établi que les réponses phénologiques de la migration prénuptiale aux changements climatiques sont liées à la dynamique des populations. Møller, et al. (2008) ont montré, à partir de l'analyse de la migration prénuptiale de 100 espèces de passereaux européennes, que celles qui ne modifiaient pas leur date de migration en réponse aux changements climatiques présentaient un déclin d'abondance plus marqué. À l'inverse, les espèces montrant une plasticité phénologique affichaient des tendances plus stables. Il serait donc pertinent d'étudier également s'il y a un lien entre déclin des espèces et ajustement de phénologie postnuptiale car ces résultats suggèrent que l'ajustement du calendrier migratoire pourrait être un facteur clé de résilience démographique face aux perturbations globales, et donc mieux estimer ces ajustements est essentiel pour la conservation des passereaux européens.

C. Limites

Aucun indicateur direct de la fitness ou du succès à long terme des stratégies phénologiques n'a pu être mesuré. On ne peut donc pas encore relier les décalages ou les étalements migratoires à des stratégies d'adaptation. Cela limite la portée des résultats en termes de conservation. L'étude ne permet pas non plus de détecter une directionnalité claire de la réponse aux pressions environnementales, faute d'effet net sur les décalages interannuels dans la période étudiée.

Une force de cette étude est son approche à l'échelle continentale, mais contrairement à l'approche de Horton et al. (2023), les températures ne sont pas transposées en anomalies. Sans connaissance précise de l'origine géographique des individus bagués, cela limite la capacité à distinguer la variabilité interannuelle des individus d'une même population de la variabilité entre populations soumises à des contextes environnementaux différents et de prendre en compte plus précisément les anomalies climatiques auxquelles sont exposées les individus.

En outre, les analyses ne prennent que partiellement en compte la structure phylogénétique des espèces, pour cette étude, seul un effet aléatoire de la famille est utilisé pour considérer la distance évolutive entre espèces. Or les modèles font ressortir un fort effet famille, ce qui suggère que la phénologie migratoire et les réponses des espèces à l'environnement sont en partie structurées par leur histoire évolutive. Il serait donc pertinent de mieux intégrer des distances phylogénétiques dans les études de phénologie de migration, cet effet étant également bien documenté comme structurant les réponses aux changements climatiques dans la littérature (Usui et al., 2017).

Cette étude constitue donc une première approche macroécologique de compréhension de la phénologie de migration postnuptiale chez les passereaux européens communs, en s'appuyant sur un large jeu de données (par sa taille, et ses échelles spatiales et temporelles) issues de dispositifs standardisés de baguage. Néanmoins, plusieurs limites doivent être prises en compte pour interpréter les résultats, et ouvrir des pistes d'amélioration méthodologique.

V. Conclusions et perspectives

Cette étude met en lumière l'intérêt d'une approche multi espèces et multi sites par traits pour comprendre les variations de phénologie migratoire postnuptiale chez les passereaux européens. Grâce à des simulations robustes et une base de données de baguage à larges échelles temporelle, spatiale et spécifique, elle montre que certaines caractéristiques écologiques, telles

que la distance de migration, les stratégies de reproduction ou la niche thermique, influencent fortement la réponse migratoire des espèces face aux variations de températures sur leur aire de reproduction. Les effets d'interactions entre stratégie de reproduction, conditions climatiques et phénologie restent encore difficiles à isoler statistiquement. Néanmoins, ces premiers résultats encouragent à explorer plus en détail les mécanismes physiologiques et comportementaux sous-jacents à la migration postnuptiale, en particulier dans les liens complexes entre reproduction, démographie et migration.

La migration postnuptiale revêt ainsi une importance majeure dans le cycle de vie des espèces : elle concerne non seulement les adultes reproducteurs, mais aussi les jeunes de l'année, qui constituent la future population reproductrice. Ces structures démographiques des populations migratrices sont renseignées dans les données de baguage et mériteraient d'être exploitées.

Cette étude constitue une première étape vers une compréhension des réponses migratoires postnuptiale des passereaux européens face aux changements globaux. Pour aller plus loin, intégrer aux variations de phénologie migratoire les notions de phénologie de reproduction (Doxa et al., 2012), de succès de reproduction, de survie des juvéniles jusqu'à l'envol et de survie en migration permettrait de mieux comprendre les effets croisés des changements globaux sur la démographie des passereaux européens. Mieux comprendre les enjeux de la migration dans le cycle de vie des passereaux permettrait d'estimer les limites adaptatives des espèces. L'étude des liens entre migration et reproduction face aux changements est donc un enjeu central pour anticiper et atténuer les impacts des changements environnementaux sur l'avifaune migratrice européenne.

VI. Bibliographie

- BirdLife International. (2021). *European Red List of Birds 2021*.
Birds of the World. (2021). Cornell Lab of Ornithology.
- Both, C., & Visser, M. E. (2001). Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411(6835), 296–298.
- Burns, F., Eaton, M. A., Burfield, I. J., Klvaňová, A., Šilarová, E., Staneva, A., & Gregory, R. D. (2021). Abundance decline in the avifauna of the European Union reveals cross-continental similarities in biodiversity change. *Ecology and Evolution*, 11(23), 16647–16660.
- Butler, C. J. (2003). The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short-distance migratory birds in North America. *Ibis*, 145(3), 484–495.
- Debeljak, M., & Džeroski, S. (2011). Decision trees in ecological modelling. In *Modelling Complex Ecological Dynamics: An Introduction into Ecological Modelling for Students, Teachers & Scientists* (pp. 197–209). Springer Berlin Heidelberg.

Demongin, L., 2020. Guide d'identification des oiseaux en main. 2e édition, Les 305 espèces les plus baguées en Europe de l'Ouest. Laurent Demongin (privately published), Beauregard-Vendon, France.

Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., & Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1652)

Doxa, A., Robert, A., Crivelli, A., Catsadorakis, G., Naziridis, T., Nikolaou, H., Jiguet, F., & Theodorou, K. (2012). Shifts in breeding phenology as a response to population size and climatic change: A comparison between short- and long-distance migrant species. *The Auk*,

Fletcher, D. (2018). *Why Model Averaging?* (pp. 1–29).

Flinks, H., Helm, B., & Rothery, P. (2008). Plasticity of moult and breeding schedules in migratory European Stonechats *Saxicola rubicola*. In *Ibis* (Vol. 150).

Forchhammer, M. C., & Post, E. (2004). Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. In *Population Ecology* (Vol. 46, Issue 1, pp. 1–12). Springer Japan.

Gienapp, P., Leimu, R., & Merilä, J. (2007). Responses to climate change in avian migration time - Microevolution versus phenotypic plasticity. *Climate Research*, 35(1–2), 25–35.

Halupka, L., et al. (2023). The effect of climate change on avian offspring production: A global meta-analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(19).

Hanzelka, J., et al. (2024). Climatic Predictors of Long-Distance Migratory Birds Breeding Productivity Across Europe. *Global Ecology and Biogeography*.

*Horton, K. G., Morris, S. R., Van Doren, B. M., & Covino, K. M. (2023). Six decades of North American bird banding records reveal plasticity in migration phenology. *Journal of Animal Ecology*, 92(3), 738–750.

Une première analyse américaine des données de baguage pour explorer les liens entre températures et migration pré- et postnuptiale.

Ian T Nisbet, B. C., & Drury, W. H. (1968). *short-term effects of weather on bird migration : a field study using multivariate statistics*(Vol. 16).

Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9(11), 1237–1244.

Klaassen, M. (1996). Metabolic constraints on long-distance migration in birds. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 57–64.

*Knudsen, E., et al. (2011). Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biological Reviews*, 86(4), 928–946.

Une revue très complète des connaissances et leurs remises en question, de l'écologie de la migration en contexte de changements climatiques.

*Lajeunesse, A., (2023). *Création d'un indicateur national sur la phénologie de migration des passereaux communs de France par l'analyse de données de baguage*.

Le premier travail français d'exploration des données de baguage en période migratoire pour créer un indicateur phénologique. Ce rapport et ses conclusions ont donnés suite à ce stage.

Lehikoinen, A., et al (2019). Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: Asymmetric advancement in time and increase in duration. *Ecological Indicators*, 101, 985–991.

Lehikoinen, A., et al (2021). Wintering bird communities are tracking climate change faster than breeding communities. *Journal of Animal Ecology*, 90(5), 1085–1095.

LPO France, NatureFrance. service public d'informations sur la biodiversité. (2024). *Décalage de la date de passage moyenne des oiseaux migrants transsahariens au printemps à la Pointe de Grave*.

Mingozzi, T., Storino, P., Venuto, G., Massolo, A., & Tavecchia, G. (2022). Climate warming induced a stretch of the breeding season and an increase of second clutches in a passerine breeding at its altitudinal limits. *Current Zoology*, 68(1), 9–17.

*Pape Møller, A., Rubolini, D., & Lehikoinen, E. (2008). *Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining*.

Étude qui montre que l'adaptation de la migration aux changements climatiques est lié au déclin de l'abondance des populations européennes.

Morelli, F., Benedetti, Y., Møller, A. P., & Fuller, R. A. (2019). Measuring avian specialization. *Ecology and Evolution*, 9(14), 8378–8386.

Moussus, J., Julliard, R., & Jiguet, F. (2010). Featuring 10 phenological estimators using simulated data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2), 140–150.

Pulido, F. (2007). The genetics and evolution of avian migration. In *BioScience* (Vol. 57, Issue 2, pp. 165–174).

Robbins', C. S. (1981). Bird activity levels related to weather. In *Studies in Avian Biology* (Issue 6).

Rubolini, D., Møller, A. P., Rainio, K., & Lehikoinen, E. (2007). Intraspecific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among european bird species. *Climate Research*, 35(1–2), 135–146.

Søderdahl, A. S., & Tøttrup, A. P. (2023). Consistent delay in recent timing of passerine autumn migration. *Ornis Fennica*, 100(4), 159–169.

*Somveille, M., Rodrigues, A. S. L., & Manica, A. (2015). Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 664–674.

Cadre théorique large sur la migration des oiseaux.

Spina, F. ; B. S. R. ; B. F. ; F. W. ; T. K. (2022). *The Eurasian African Bird Migration Atlas*.

Zalewska, K., Gilroy, J. J., Catry, I., Atkinson, P. W., Klvaňová, A., & Franco, A. M. A. (2025). European Breeding Bird Declines Associated With Narrower Climatic Niches. *Journal of Biogeography*.

Usui, T., Butchart, S. H. M., & Phillimore, A. B. (2017). Temporal shifts and temperature sensitivity of avian spring migratory phenology: a phylogenetic meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 250–261.

Zucca, M. (2015). *La migration des oiseaux: Comprendre les voyageurs du ciel* (Editions Sud Ouest).

VII. Annexes

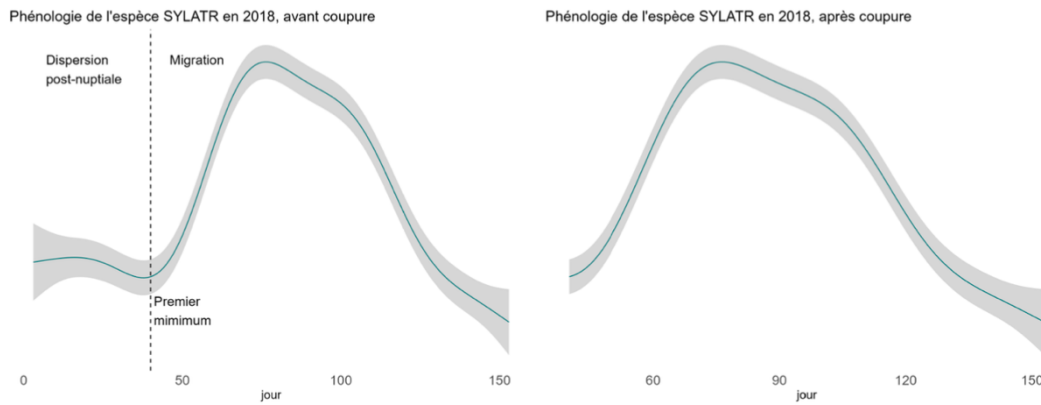


Figure 3 : Identification et suppression du signal de dispersion post-nuptiale (exemple de l'espèce SYLATR en 2018)

Figure 21 Méthode de traitement du signal de dispersion juvénile, d'après Lajeunesse 2023

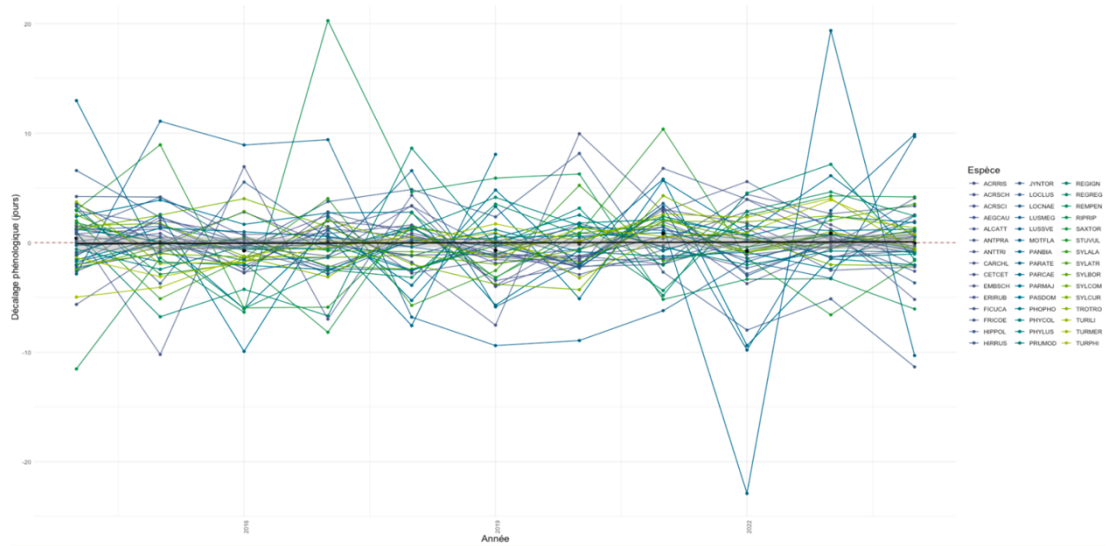


Figure 22 Décalages interannuels estimés par méthode LMM pour les espèces étudiées

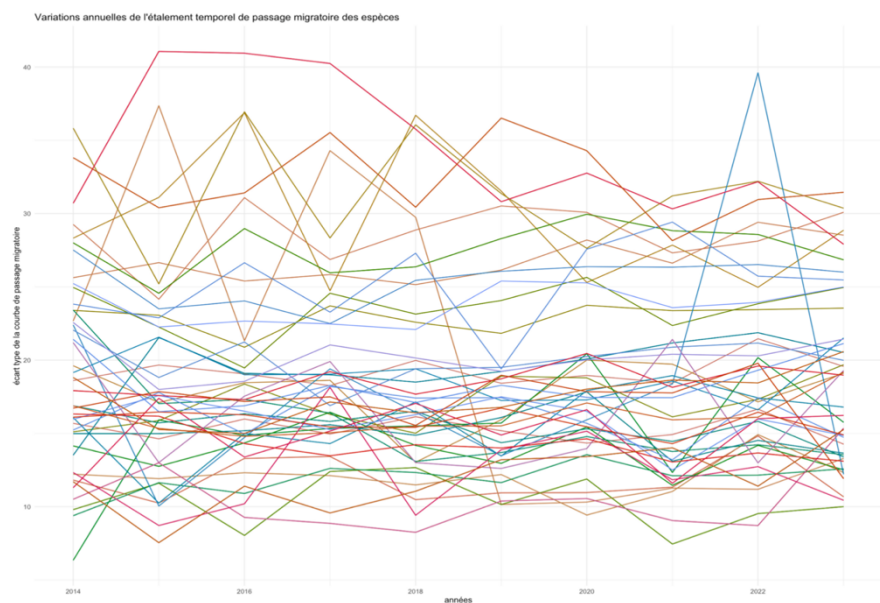


Figure 23 Calcul des étalements des passages migratoires annuels des espèces étudiées

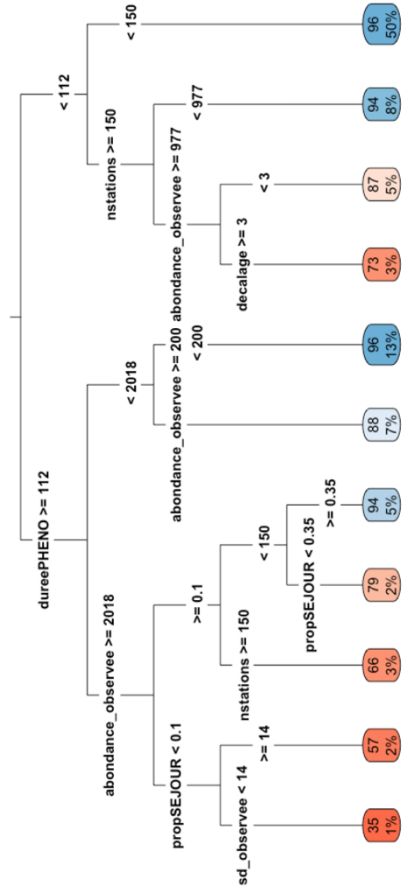
Table des effets prédits

EFFETS FIXES									
PHÉNOLOGIE	Météo et climat			Stratégie de migration		Reproduction	Sensibilité		Hypothèses
	Temp	NAO	Distance	MuePostNup	Multi-nichées	SSI	STI		
	Repro	PostNup	Repro	PostNup					
Décalage	- *** Effet fort de la température lors du départ en migration, avec étés chauds les oiseaux partent plus tôt. Des printemps plus chauds il y a une ponte précoce donc la reproduction est finie plus tôt et les jeunes autonomes plus tôt.	- *** + Un NAO élevé traduit une saison pluvieuse en Europe du Nord et sèche en Méditerranée. On s'attend donc qu'un été pluvieux retardera le passage migratoire et qu'une période de reproduction pluvieuse n'aura pas d'effet sur la date de départ.	*** Les migrateurs courte distance vont avoir une plasticité phénologique plus importante que les transsahariens.	*** Interaction avec température : les espèces qui ont moins de contraintes énergétiques en migrant sur lieu d'hivernage vont plus répondre aux variations de températures.	/	/	* * - Interaction avec les espèces sensibles vont plus répondre aux variations.		I. Les migrateurs transsahariens ont une contrainte évolutive de la migration très forte et ont une réponse adaptative aux variations climatiques plus faible que les migrateurs courte distance.
Etalement	- / Peut-être une réponse secondaire des populations européennes aux variations de températures.	* + / Peut-être une réponse secondaire des populations européennes aux variations de précipitations.	* Grosse contrainte évolutive sur la migration pour les transsahariens donc dates beaucoup plus fixes.	*** Les espèces qui muent sur le site d'hivernage ont moins de contraintes au départ en migration et de variabilités individuelles.	* * + Les juvéniles sont les premiers impactés par les changements, donc espèces sensibles multiples nichées peuvent avoir 2 réponses : abandon et départ précoce ou bien nouvelle tentative et retard.	* + Dispersion des dates de départ pour les espèces sensibles, comportements individuels plus variables.	* + Dispersion des dates de départ pour les espèces sensibles, comportements individuels plus variables.		II. Les espèces à fortes contraintes de niches écologiques ont un étalement de leur passage migratoire lié à deux réponses adaptatives de reproduction : une seconde nichée ou un abandon de reproduction.
									III. Les espèces qui muent sur leur site d'hivernage ont moins de contraintes à l'ajustement de la phénologie de migration face aux changements globaux et on observe une meilleure qualité d'ajustement des modèles d'estimation des décalages.

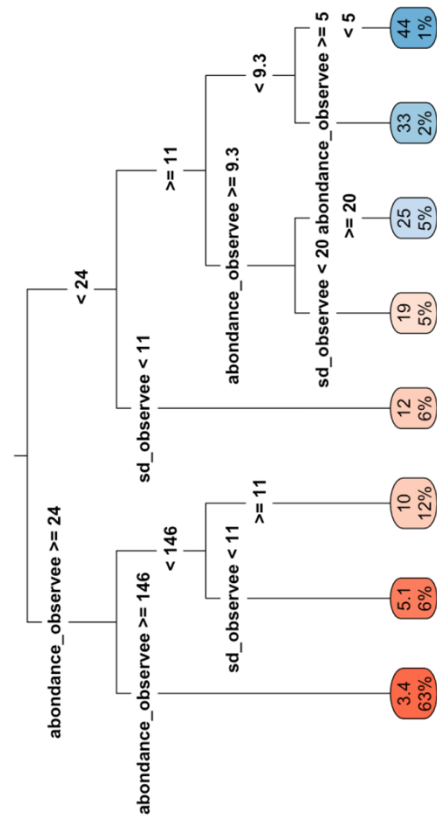
EFFETS ALÉATOIRES		EFFET FIXE	
Décalage	Famille Année	*** Effet très significatif	+ Effet positif
Etalement	Famille Année	* Effet significatif	- Effet négatif
		* * Effet significatif en interaction	Effet vérifié

Figure 24 Table des effets prédits lors de la conceptualisation des hypothèses avant étude statistique

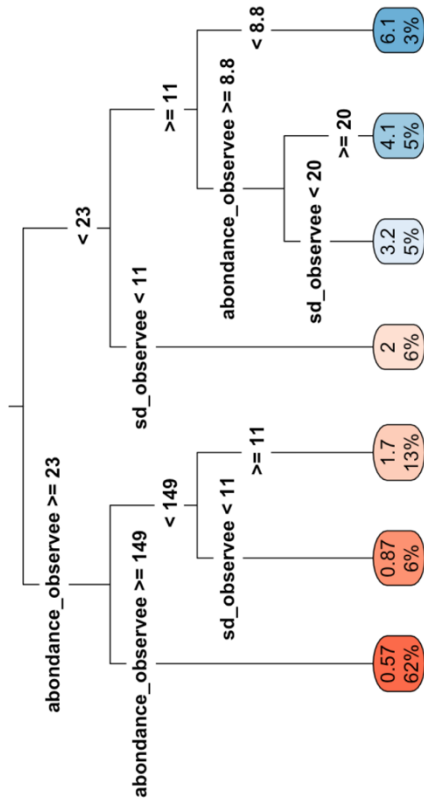
arbre de partition pour l'indicateur taux d'inclusion



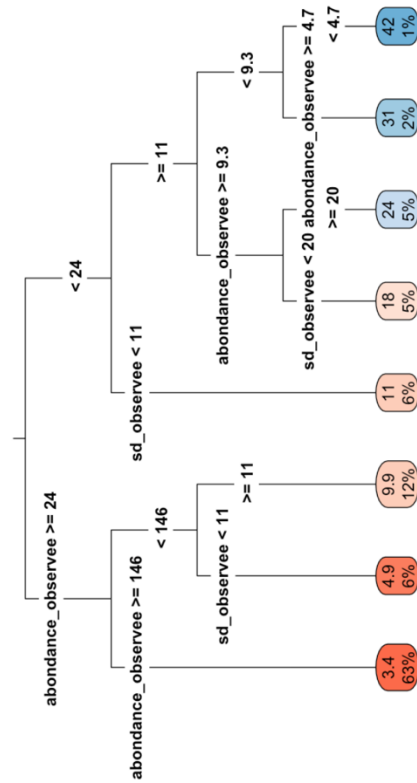
arbre de partition pour l'indicateur taille intervalle moyenne



arbre de partition pour l'indicateur distance médiane



arbre de partition pour l'indicateur taille intervalle médiane



arbre de partition pour l'indicateur biais estimateur

69% 6
100%

Figure 25 Arbres de partition des indicateurs de qualités non présentés dans le corps du texte