Académie Universitaire Wallonie – Europe
Université de Liège
Faculté des Sciences
Département des Sciences et
Gestion de l'Environnement
Unité de Recherches en Zoogéographie

Impacts des changements climatiques passés et présents sur la génétique et la démographie du Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)

Frédéric Hourlay

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de

Docteur en Sciences Biologiques

Année académique 2010-2011

Académie Universitaire Wallonie – Europe
Université de Liège
Faculté des Sciences
Département des Sciences et
Gestion de l'Environnement
Unité de Recherches en Zoogéographie

Impacts des changements climatiques passés et présents sur la génétique et la démographie du Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)

Frédéric Hourlay

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de

Docteur en Sciences Biologiques

Année académique 2010-2011

Résumé

Le réchauffement climatique apparaît, dans les décennies à venir, comme la plus grande menace pesant sur les communautés d'espèces peuplant la plupart, si pas tous, les écosystèmes présents à travers le monde. De nombreuses études ont révélé les conséquences actuelles, ainsi que les probables conséquences futures du changement climatique sur de nombreuses espèces animales et végétales. Selon diverses études, les oiseaux pourraient être affectés de diverses façons, la plupart du temps de façon négative, par ce changement climatique : changements de distribution, d'abondance, phénologie, comportement …

L'objectif du présent travail est de déterminer comment le cincle plongeur (*Cinclus cinclus*), un passereau de la région paléarctique vivant uniquement sur les cours d'eau rapides et bien oxygénés, a réagi aux changements climatiques qui eurent lieu durant le pléistocène, et quelle est l'influence du changement climatique actuel sur cette espèce :

- Pour cela, nous avons réalisé une étude phylogéographique de cette espèce. Nous avons analysé trois fragments de l'ADN mitochondriales (*i.e*. les fragments codant pour le cytochrome b, la ND2 et les domaines II et III de la région contrôle) à partir de 106 échantillons de tissus provenant de 24 populations de cincles localisées essentiellement dans la région paléarctique occidentale.
- La seconde partie de ce travail consistait en l'analyse des données de baguage et de fréquentation des nichoirs d'une population de cincles établie sur la Syre et ses affluents (GD de Luxembourg) et suivie de 1979 à 2001. Des recensements de populations ont également été effectués su différents cours d'eau luxembourgeois, afin de déterminer les préférences de cette espèce en matière d'habitats.

1. *Etude de la Phylogéographie du Cincle plongeur dans la région Paléarctique occidentale*

En dépit d'une faible variabilité génétique, nos résultats révèlent une structure phylogéographique complexe pour cette espèce avec au moins cinq lignées distinctes pour la région paléarctique occidentale. Comme pour de nombreuses espèces appartenant à la faune et à la flore de la région paléarctique, cette structuration génétique est probablement liée à l'isolement de populations dans différents refuges méridionaux pendant les périodes glaciaires. De plus, l'isolement de populations en Scandinavie et/ou dans des régions situées plus à l'est, mais également au Maroc et probablement en Corse, fut accentué par l'existence de barrières écologiques et biogéographiques durant les périodes interglaciaires du Quaternaire. Durant les périodes glaciaires, l'Italie, la Sicile et la région balkano-carpatique constituèrent des zones refuges majeures pour le cincle. A la fin du dernier âge glaciaire, l'Europe occidentale fût recolonisée par des cincles provenant d'un refuge situé en Italie et probablement dans le sud-est de le France, alors que l'Europe orientale fut recolonisée par des oiseaux provenant de la région balkano-carpatique. Une importante zone de contact entre ces deux lignées, s'étendant du Grand-Duché de Luxembourg à la Hongrie, a été mise en évidence. Enfin, nos résultats soulignent la nécessité de clarifier le statut taxonomique du cincle plongeur, particulièrement en ce qui concerne les sous-espèces européennes dont la validité apparaît incertaine.

2. *Démographie du Cincle plongeur – Influence des changements climatiques et des autres perturbations d'origine anthropique*

Les résultats obtenus à partir de l'analyse des variables démographiques et morphologiques sont en accord avec les résultats obtenus pour d'autres populations européennes. Les différences observées entre ces populations sont essentiellement dues à des différences de climat et de qualité de l'habitat. Cependant, d'autres facteurs pourraient également expliquer en partie ces différences. Comme cela fût le cas dans d'autres régions en Europe, l'installation de nichoirs permit d'augmenter de façon importante la taille de la population de cincles établie sur la Syre. L'installation de ces nichoirs pourrait

également avoir une certaine influence sur certaines variables démographiques et morphologiques, probablement en raison de l'augmentation de la taille de la population. Mais, avant tout, nos résultats pointent l'influence plus ou moins importante de la température et des précipitations sur ces variables, et particulièrement sur les dates de ponte. Les changements climatiques observés durant les dernières décennies ont ainsi entraîné des dates de ponte plus précoces. Alors qu'aucun changement significatif n'est observe dans les tailles des couvées et des nichées, un déclin de la population luxembourgeoise a toutefois été observé dans le courant des années nonantes, comme cela a également été observé pour d'autres populations européennes. La cause principale de ce déclin serait une augmentation de l'instabilité de l'environnement, entraînant notamment une réduction des ressources alimentaires pour cette espèce. La diminution significative du poids des femelles que nous avons observée durant cette période serait une des conséquences de cette instabilité.

Le changement climatique aura très certainement un impact important sur la diversité génétique du cincle plongeur, conduisant à la disparition des populations les plus méridionales et, probablement, de certaines lignées. Les résultats obtenus pour les volets phylogéographiques et démographiques de ce travail pourraient donc s'avérer utile pour la mise en place d'un programme de conservation de cette espèce, si cela s'avérait nécessaire. Dans cette optique, le développement d'outils de prédiction des capacités d'accueil des cours d'eau pour le cincle plongeur, tels que celui développé dans ce travail, pourrait également être intéressant.

Abstract

Climate change is emerging as the greatest threat to natural communities in many, if not most, of the world's ecosystems in coming decades. Numerous studies have revealed present and probable future consequences that climate change will have on many animal and vegetal species. According to these studies, birds could be affected, mostly negatively, in various ways : distribution, abundance, phenology, ethology ...

The purpose of this work is to determine how the White-throated Dipper (*Cinclus cinclus*), a Palearctic, temperate, passerine bird that is exclusively associated with flowing water, reacted to the climate changes that occurred during the Pleistocene, and how climate change currently affects this species :

- For this purpose, we conducted a phylogeographic study : we analysed three fragments of mtDNA (*i.e*. fragments coding for cytochrome *b*, ND2 and domains II and III of the controle region) from 106 tissue samples originating from 24 dipper populations, mostly located in the Western Palearctic.
- The second part of this work consisted in analysing ringing recoveries and nest-boxes frequentation from a dippers population settled on the river Syre and its tributaries (Luxemburg) and followed from 1979 to 2001. Populations census were also conducted on different water courses in Luxemburg, in order to determine dipper habitat preferences.

1. Phylogeography of the dipper in the Western Palearctic region

In spite of a low genetic variability, the results of our phylogeographic study reveal a complex phylogeographic structure for this species with at least five distinct lineages for the Western Palearctic region. As for many species of the Western Palearctic fauna and flora, this genetic structure is probably linked to the isolation of populations in different southern refuges during glacial periods. Furthermore, the isolation of populations in Scandinavia and/or Eastern regions, but also in Morocco and probably in Corsica, was accentuated by ecological and biogeographic barriers during Quaternary interglacial periods. During glacial periods, Italy, Sicily and the Balkano-Carpathian region acted as major refuge zones for the dipper. At the end of the last ice age, Western Europe was repopulated by

dippers from a refuge located in Italy and, probably, South-East France, while Eastern Europe was recolonised by Balkano-Carpathian birds. A large contact zone between these two lineages was evidenced and extends from Luxembourg to Hungary. Finally, our results indicate the need to clarify the taxonomic status of the dipper, especially concerning the European subspecies whose validity appears uncertain.

2. Dipper demography – Influence of climate change and other anthropic pertubations

Results obtained from the analysis of demographic and morphologic variables of the Luxemburger population are in agreement with results obtained from other European populations. Differences observed between these populations are mostly due to climate and habitat quality differences. However, other factors could also partly explain these differences. As for other places in Europe, nest boxes installation dramatically increased dippers population size on the river Syre. Our results also suggest that the installation of nest boxes could influence some demographic and morphologic variables, probably as a result of population increase. But, above all, our results show how temperatures and precipitations affect these variables, and particularly laying dates. Climatic changes that occurred during the last decades provoked earlier laying dates. Whereas clutch size and nest size remained unchanged, the Luxemburger population size decreased during the same period, as observed for other European populations. The main cause to this decrease should be an increase of environmental instability inducing notably a decrease of food ressources for dippers. As a result, we observed a significant decrease of females body weight during this period.

Climate change will also probably have a serious impact on dipper genetic diversity, leading to the disappearance of the most southern populations and eventually of certain genetic clades. The results obtained concerning the taxonomic status of the dipper and its demography could be useful in the framework of a conservation program, if necessary. In this perspective, the development of habitat suitability prediction tools, as the one we developed, could also be very helpful.

TABLE DES MATIERES

Résumé – Abstract ……... i

Remerciements …… 7

I. Introduction …… 11
1.1. Le réchauffement climatique actuel – Impacts sur la biodiversité . 11
1.1.1. Impacts liés au réchauffement climatique …… 14
1.1.2. Impacts sur la biodiversité …… 16
1.1.3. Impacts sur l'avifaune ……... 20
II. Objectifs …….. 25
III. Le Cincle Plongeur (*Cinclus cinclus*) …….. 27
3.1. La famille des *Cinclidae* …… 27
3.2. Cinclus cinclus …… 31
3.2.1. Caractéristiques morphologiques et sous-espèces ……. 31
3.2.2. Ecologie du Cincle plongeur …… 35

Partim 1 : Etude de la Phylogéographie du Cincle plongeur dans la région Paléarctique occidentale …… 43

IV. Introduction …….. 45
4.1. Changements climatiques durant le Pléistocène …… 45
4.2. Impacts de ces changements climatiques sur la faune et la flore . 52
4.2.1. Impact sur la flore européenne …… 54
4.2.2. Impact sur l'avifaune européenne ……... 54
4.3. La Phylogéographie …….. 55
4.3.1. Zones refuges …… 56
4.3.2. Routes de recolonisation …….. 60

4.3.3. Zones de suture 65
4.3.4. Le cas des oiseaux 67
V. Objectifs 81
5.1. Choix de *Cinclus cinclus* pour la réalisation d'une étude phylogéographique 81
5.2. Objectifs et contexte de notre étude 82
VI. Matériel et méthodes 85
6.1. Collecte des échantillons 85
6.1.1. Méthodes de captures 87
6.1.2. Prélèvements et conservation des échantillons de tissus 87
6.2. Extraction de l'ADN et amplification par PCR 90
6.2.1. Extraction de l'ADN total 90
6.2.2. Amplification 90
6.3. Analyse des séquences 94
6.3.1. Nettoyage des séquences 94
6.3.2. Reconstructions phylogénétiques 94
6.3.3. Structure génétique et tendances démographiques 95
6.3.4. Analyse des périodes de divergence 100
VII. Résultats 103
7.1. Variabilité des séquences 103
7.2. Analyses phylogénétiques 104
7.3. Structuration des populations et diversité génique 106
7.3.1. Réseau de « minimum spanning » 106
7.3.2. Répartition de la variation génétique et flux génique 108
7.3.3. Structure génétique et tendances démographiques 110
7.4. Périodes de divergence 116
7.5. Dates d'expansion 117
VIII. Discussion 119
8.1. Patrons phylogéographiques 119
8.2. Refuges glaciaires 131
8.2.1. Lignées Ouest et Est Européennes 131
8.2.2. Lignée Caucasienne 132
8.2.3. Lignées Marocaine et Corse 133
8.2.4. Lignée Nord-Est Européenne 134

8.3. Expansion postglaciaire ……. 136
8.3.1. Lignée Ouest Européenne …… 136
8.3.2. Lignée Est Européenne …….. 138
8.3.3. Les autres lignées ……... 139
8.4. Taxonomie …… 139

Partim 2 : Démographie du Cincle plongeur – Influence des changements climatiques et des autres perturbations d'origine anthropique 143

IX. Introduction ……... 145
9.1. Présentation du lieu d'étude : le Grand-Duché de Luxembourg 145
9.1.1. Régions naturelles …….. 147
9.1.2. Hydrographie …… 148
9.1.3. Végétation ……. 148
9.1.4. Climat …… 149
9.1.5. Evolution du climat au Grand-Duché de Luxembourg ….. 150
9.2. Situation du cincle plongeur au Grand-Duché de Luxembourg .. 156
X. Objectifs …… 159
XI. Matériel et Méthodes …….. 161
11.1. Analyse des données de baguages de cincles plongeurs récoltées par M. Zwickenpflug sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire …… 161
11.1.1. Présentation du site d'étude …….. 161
11.1.2. Données récoltées …….. 167
11.1.3. Traitement statistique des données …… 170
11.2. Facteurs influençant les densités de population de cincles plongeurs au Grand-Duché de Luxembourg …….. 175
11.2.1. Recensements des populations …….. 175
11.2.2. Caractérisation des cours d'eau prospectés et du patron d'occupation des berges …… 177
11.2.3. Traitement statistique des données …… 178
XII. Résultats ……... 183
12.1. Etude des populations de cincles plongeurs installées sur la Syre et l'Ernz noire …… 183
12.1.1. Longueur alaire et poids des adultes …….. 183
12.1.2. Variables démographiques ……... 201

12.1.3. Mouvements chez les juvéniles et les adultes …….. 209
12.1.4. Evolution des caractéristiques démographiques et morphologiques de la population de cincles sur la Syre entre 1982 et 2001 – Influence des conditions météorologiques et du nombre de nichoirs en place …… 220
12.2. Facteurs influençant la densité de cincles plongeurs sur différents cours d'eau luxembourgeois …….. 288
12.2.1. Résultats des recensements effectués sur différents cours d'eau luxembourgeois ……. 288
12.2.2. Facteurs influençant la densité de cincles sur les cours d'eau luxembourgeois ……. 291
XIII. Discussion …… 305
13.1. Longueur alaire et poids …… 305
13.1.1. Variations spatiales – Différences entre populations ... 305
13.1.2. Variations temporelles ……... 310
13.2. Démographie …… 315
13.2.1. Dates de pontes …….. 315
13.2.2. Taille des couvées et des nichées – Occurrence des secondes nichées …… 322
13.3. Déplacements et fidélité des adultes ……... 338
13.3.1. Mouvements de dispersion des juvéniles et déplacements des adultes ……... 338
13.3.2. Taux de recapture des juvéniles …….. 341
13.3.3. Fidélité des adultes à un même site et à un même partenaire …….. 343
13.4. Influence des nichoirs …… 345
13.4.1. Nombre de nichées et de jeunes bagués …….. 345
13.4.2. Dates de pontes …… 349
13.4.3. Nombre moyen de jeunes par nichée …… 351
13.4.4. Longueur alaire des cincles mâles …….. 351
13.5. Facteurs influençant les densités de cincles sur les cours d'eau luxembourgeois …….. 354
13.5.1. Densités observées ……... 354

13.5.2. Facteurs influençant les densités de cincles sur les cours d'eau prospectés 356
13.6. Impacts actuels et futurs du changement climatique sur la phénologie et la distribution géographique du cincle plongeur ... 366
13.6.1. Evolution des paramètres phénologiques et morphologiques en réponse à ces changements climatiques 366
13.6.2. Changements futurs de l'aire de distribution du cincle plongeur – conséquences possibles sur sa diversité génétique 379

XIV. Conclusions 389
XV. Bibliographie 393

Publication 413

Annexes 415

Table des matières

Remerciements

Je tiens ici à profiter de l'occasion qui m'est donnée pour remercier toutes les personnes qui m'ont aidé et soutenu depuis le moment où j'ai débuté cette thèse.

Mes remerciements vont tout d'abord à mon promoteur, Roland Libois, pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire. Je le remercie pour l'aide et les conseils qu'il m'a prodigués ainsi que pour la patience et la confiance dont il a su faire preuve à mon égard durant toutes ces années.

Je tiens également à remercier Johan Michaux pour son aide pour la partie « phylogéographique » de cette thèse, et notamment pour m'avoir initié aux différentes techniques de laboratoire ainsi que pour son aide dans l'analyse et l'interprétation des résultats obtenus.

De nombreuses personnes à travers toute l'Europe, voire parfois beaucoup plus loin, nous ont aidés pour cette étude phylogéographique en nous fournissant des échantillons pour nos analyses. Ce sont notamment : Pat Smiddy, Ivelin Ivanov, Borja Palacios, Alberto Juanjo, Alonso Roves, José Enrique Granados, Jose Manuel de la Riva, Dr. Miriam Hernandez, Dr. Luca Giraudo, Dr. Ssa Patrizia Rossi, Dr. Giuseppe Canavese, Dr. Johan Hegelbach, Edmund Racinskis, Edgars Dzenis, Oskars Keiss, Aigars Kalvans, Olav Overvoll, Vasil Ananian, Alexander Kaizer, Patric Lorgé, Dr. Sharon Birks, Dr. D.M. Bryant, Dr. Jacques Franchimont, et Marton Kelemen.

Ce doctorat a également été pour moi l'occasion d'effectuer plusieurs missions de captures dans différents pays en Europe et de rencontrer des « cinclophiles » passionnés. Je tiens ici à remercier particulièrement Jiri et Susana Pokorni qui m'ont chaleureusement accueilli et hébergé durant mes missions en République Tchèque, Maurizio Sarà avec qui j'ai sillonné la Sicile de long en large à la recherche désespérée des derniers cincles présents sur cette île, Frank D'Amico qui, en plus de m'avoir fourni des échantillons, m'a accompagné et guidé lors de mes missions de captures dans les Pyrénées, Robert Horvath, protecteur de la fragile petite population de cincles présente en Hongrie, Vicente Lopez Alcazar (Salamanca), la centrale de baguages d'Andalousie ainsi que les autorités et le personnel du Parque Nacional

Picos de Europa et du Parque Nacional de Sierra Nevada qui, en plus des autorisations nécessaires de captures, m'ont fourni une aide précieuse sur le terrain.

Un grand merci également à. Caroline Nieberding, Alain Vanderpoorten, Steve Ormerod, Gary Voelker, Dorit Liebers, Laura Kvist, Sophie Questiau et Ian Robbins pour leur aide et leurs suggestions lors des différentes étapes de ce travail.

Le second volet de cette thèse, consacré à l'étude de la démographie du Cincle plongeur au Grand-Duché de Luxembourg, n'aurait pu être possible sans les données précieuses fournies par M. Georges Zwickenpflug, et le travail exceptionnel qu'il a réalisé en faveur des populations de cincles établies sur différents cours d'eau luxembourgeois.

De nombreuses autres personnes nous ont également aidés pour ce volet « luxembourgeois », que ce soit pour les opérations de captures, les recensements effectués le long des différents cours d'eau, l'analyse des données, la fourniture des autorisations et du matériel de terrain nécessaires, … Ce sont : M. Patric Lorgé de la LNVL (Lëtzebuerger Natur- a Vulleschutzliga a.s.b.l.), MM. Lucien Hoffmann et Alain Dohet du Centre de Recherche Public Gabriel Lippmann, MM. Paul Ducomble et Marc Jans (Administration de la Nature et des Forêts du Grand-Duché de Luxembourg), le Museum d'Histoire Naturelle du Grand-Duché de Luxembourg, M. Vangeluwe (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique), Mme Laurence Delahaye (DEMNA).

Je pense aussi aux nombreuses personnes qui sont passées par notre laboratoire de zoogéographie et grâce à qui l'ambiance de travail fut si agréable et enrichissante : Tania, Héla, Laurence, Toussaint, Dismas, Robert, Kassa, Fanette, Gaby, Céline, Anne, Hélène, Vinciane, …

Je remercie également Pierre Vandewalle, Roland Libois, Lucien Hoffmann, Frank D'Amico, Caroline Nieberding, Laurence Delahaye, Jean-Marie Cordy et Alain Vanderpoorten d'avoir accepté de participer à mon jury de thèse.

Enfin et surtout, je remercie ma famille et mes amis pour leur compréhension et leur soutien durant toutes ces années.

Ce travail a fait l'objet d'une Bourse de Formation-Recherche (référence : BFR 01/006) octroyée par le Ministère de la Culture, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche du Grand-Duché de Luxembourg.

Remerciements

Remerciements

I INTRODUCTION

1.1. Le réchauffement climatique actuel – Impacts sur la biodiversité

Onze des douze années de la période allant de 1995 à 2006 figurent parmi les douze années les plus chaudes depuis l'enregistrement des températures de surface mondiales, c'est-à-dire depuis 1850. Les températures moyennes de l'hémisphère nord pendant la deuxième moitié du 20ème siècle ont été très probablement plus élevées qu'au cours de n'importe quelle période de 50 ans au cours des 500 dernières années et probablement les plus élevées des 1300 dernières années au moins (GIEC 2007).

Dans son rapport publié le 2 février 2007, le GIEC/IPCC confirme que le climat est déjà en train de changer et que le rythme du réchauffement risque de s'accélérer au cours de ce siècle. D'importantes incertitudes subsistent toutefois– notamment en ce qui concerne le rôle respectif des nuages, des calottes glaciaires, des océans et du déboisement – mais globalement le message est clair.

Le rapport d'évaluation du Groupe de Travail I du GIEC a notamment rapporté les conclusions suivantes :

- le réchauffement du système climatique est sans équivoque, comme le prouvent les observations des accroissements des températures moyennes mondiales de l'air et de l'océan, de la fonte largement répandue de la neige et de la glace et de la montée du niveau moyen mondial de la mer (fig. 1.1 et 1.2).

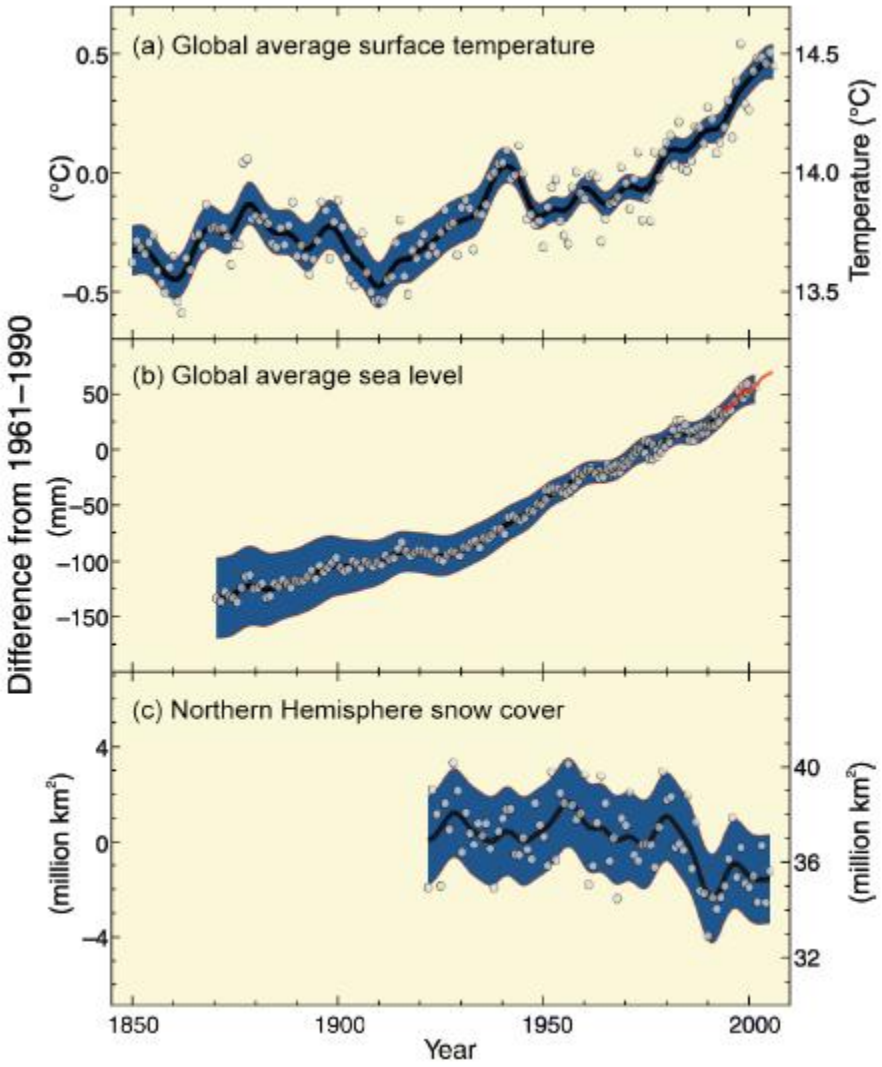


Figure 1.1 : Changements dans la température, le niveau de la mer et la couverture neigeuse de l'hémisphère nord (tirée du rapport 2007 du GIEC). Les changements observés dans (a) la température de surface en moyenne mondiale ; (b) le niveau moyen mondial de la mer et (c) la couverture neigeuse de l'hémisphère nord en mars et avril. Toutes les différences sont prises par rapport aux moyennes correspondantes pour la période 1961-1990. Les courbes lissées représentent les valeurs moyennées sur une décennie, tandis que les cercles indiquent les valeurs annuelles. Les zones ombrées sont les fourchettes d'incertitude estimées à partir d'une analyse exhaustive des incertitudes connues (a et b) et des séries temporelles (c).

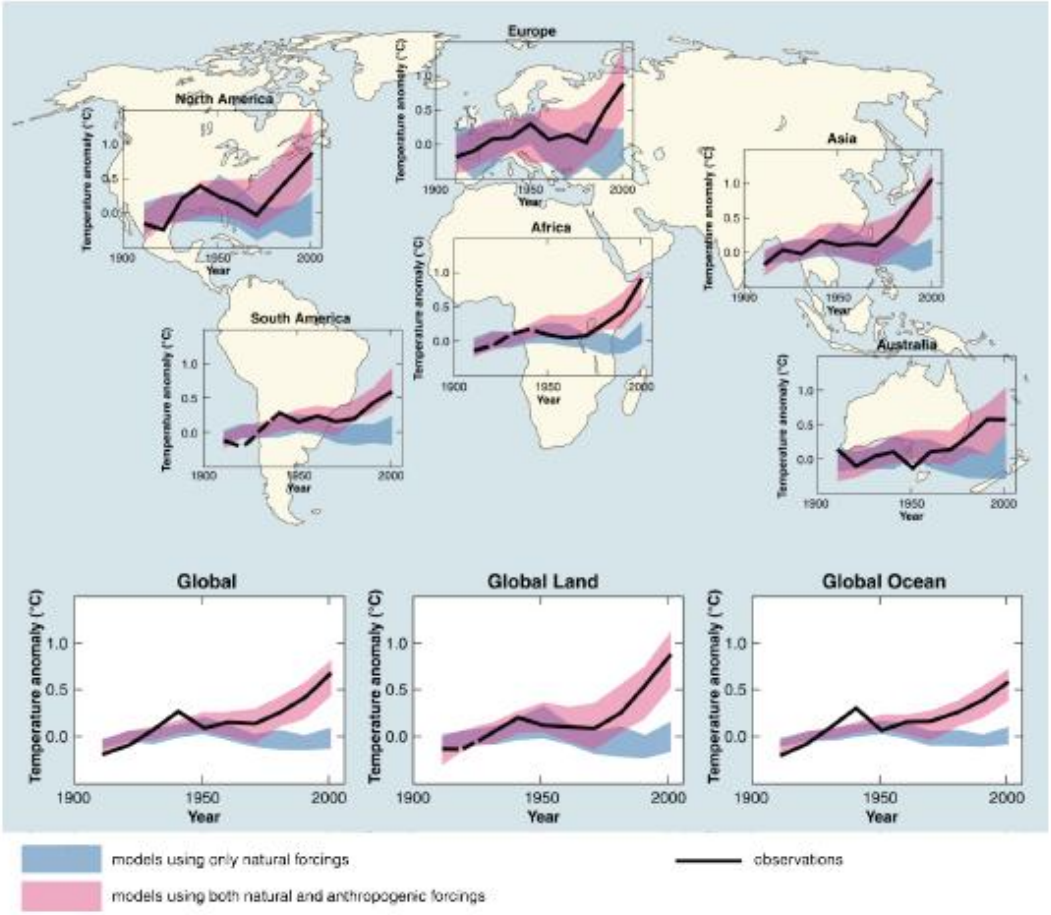


Figure 1.2 : Changement des températures mondiales et continentales (tirée du rapport 2007 du GIEC). Comparaison des changements de la température de surface observés à l'échelle continentale et mondiale avec les résultats simulés par des modèles utilisant soit des forçages naturels, soit des forçages naturels et anthropiques. Les moyennes décennales des observations sont représentées pour la période 1906-2005 (ligne noire) en fonction du centre de la décennie, sous forme de leur variation par rapport à la moyenne correspondante pour la période 1901-1950. Les lignes sont pointillées lorsque la couverture spatiale est moins de 50 %. Les bandes colorées en bleu indiquent la plage 5-95 % pour 19 simulations faites par 5 modèles climatiques, en utilisant les seuls forçages naturels dus à l'activité solaire et les volcans. Les bandes colorées en rouge montrent la plage 5-95 % pour 58 simulations faites par 14 modèles climatiques, en utilisant à la fois les forçages naturels et anthropiques.

- Il est "fort probable" que l'augmentation des émissions anthropiques de gaz à effet de serre est responsable, dans une large mesure, de la hausse des températures

moyennes mondiales depuis le milieu du 20e siècle. Il est "fort peu probable" que ce réchauffement soit imputable à la seule variabilité naturelle du climat.

- Au cours du siècle dernier, la Terre s'est réchauffée de 0,76 °C en moyenne, et le réchauffement s'est encore accéléré.

- Dans l'hypothèse où aucune nouvelle mesure n'est prise pour limiter les émissions, les estimations les plus optimistes prévoient un nouvel accroissement de la température moyenne mondiale de 1,8 à 4 °C d'ici à 2100. La plage d'incertitude concernant l'intensité du réchauffement climatique prévu pour ce siècle est en fait comprise entre 1,1 et 6,4 °C.

Selon une étude réalisée par Hansen *et al.* (2006), la température de la terre serait en train d'atteindre un niveau inconnu depuis plusieurs milliers d'années. Suite à une tendance au réchauffement rapide depuis 30 ans, la terre est aujourd'hui en train d'atteindre, voire de dépasser, les températures maximales connues pendant la période interglaciaire actuelle, qui dure depuis presque 12 000 ans.

L**a terre s'est réchauffée à la vitesse phénoménale d'environ 0,2° C par décennie, et ceci depuis 30 ans.** L'étude fait remarquer que le réchauffement de la terre est à son maximal dans les hautes latitudes de l'Hémisphère Nord (le réchauffement majoré des hautes latitudes est attribué aux effets de la glace et de la neige), et qu'il est plus important au-dessus de la terre qu'au-dessus des océans**. Le réchauffement de ces dernières décennies aurait ramené la température de la Terre à moins d'un degré Celsius de la température maximale du dernier million d'années**.

1.1.1. Impacts liés au réchauffement climatique

Parmi les conséquences déjà perceptibles de ce réchauffement, nous pouvons noter :

- les neiges, les glaces et les sols gelés (dont les pergélisols) sont affectés par la hausse de température, entraînant une instabilité des sols, une augmentation du nombre de lacs glaciaires et des avalanches...

- l'augmentation de l'acidité des océans (en moyenne de 0,1) avec des effets encore peu documentés mais à priori inquiétants sur la vie aquatique

- les pertes de zones humides côtières ainsi que des dommages croissants dus aux inondations côtières en raison de l'élévation du niveau de la mer et du développement humain.

- etc.

De même, en ce qui concerne les impacts futurs du réchauffement :

- D'ici à 2050, le débit moyen annuel des rivières devrait augmenter de 10 à 40% aux hautes latitudes et dans certaines zones tropicales humides, et diminuer de 10 à 30% dans certaines régions sèches des latitudes moyennes et tropicales arides.

- Les surfaces touchées par la sécheresse vont probablement s'étendre.

- Les précipitations violentes et les inondations seront plus fréquentes.

- Un grand nombre d'écosystèmes ne seront plus capables de supporter les nombreuses atteintes faites à leur intégrité : changement d'occupation du sol, pollutions, catastrophes, réchauffement...

- Les écosystèmes terrestres ne seront plus capables de stocker le carbone émis massivement par les activités humaines, atteignant une limite qui pourrait même conduire à une inversion amplifiant les changements climatiques.

Des exemples d'incidences associés à la variation de la température moyenne à la surface du globe sont repris dans la figure 1.3.

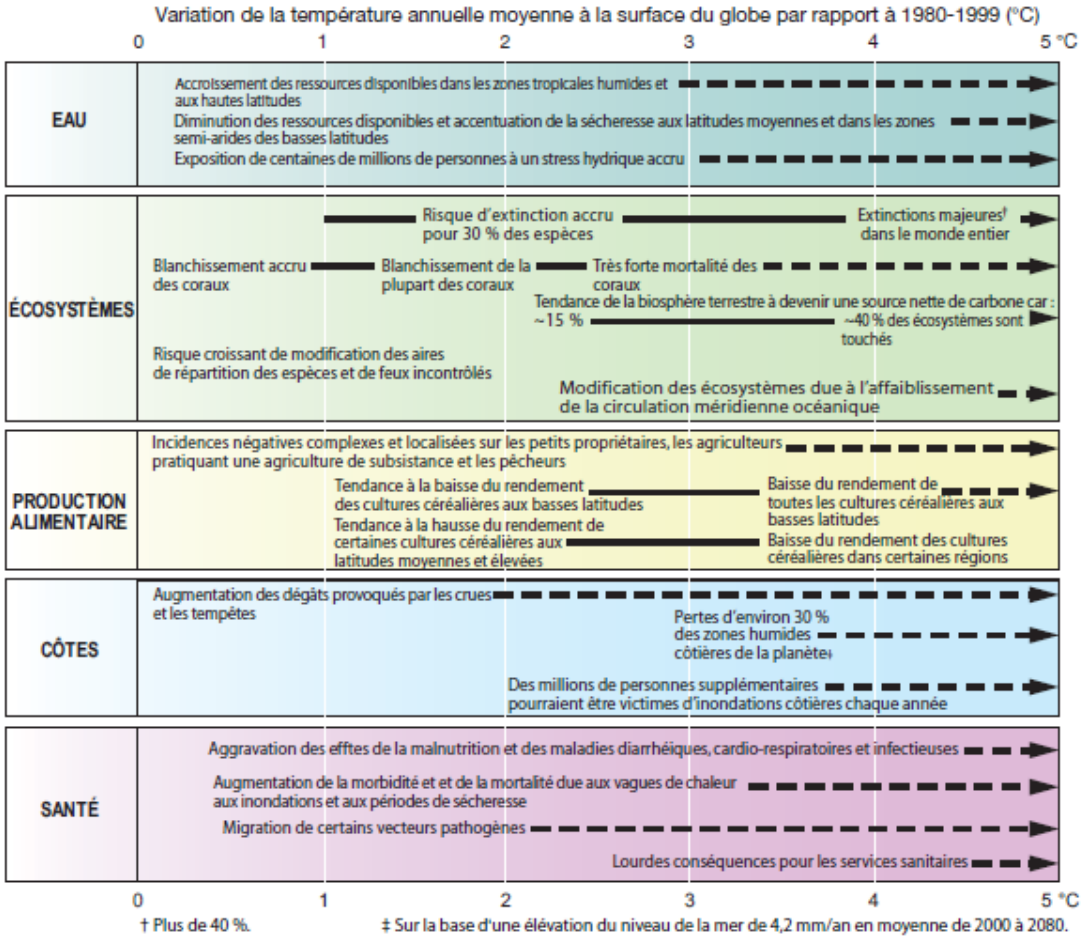


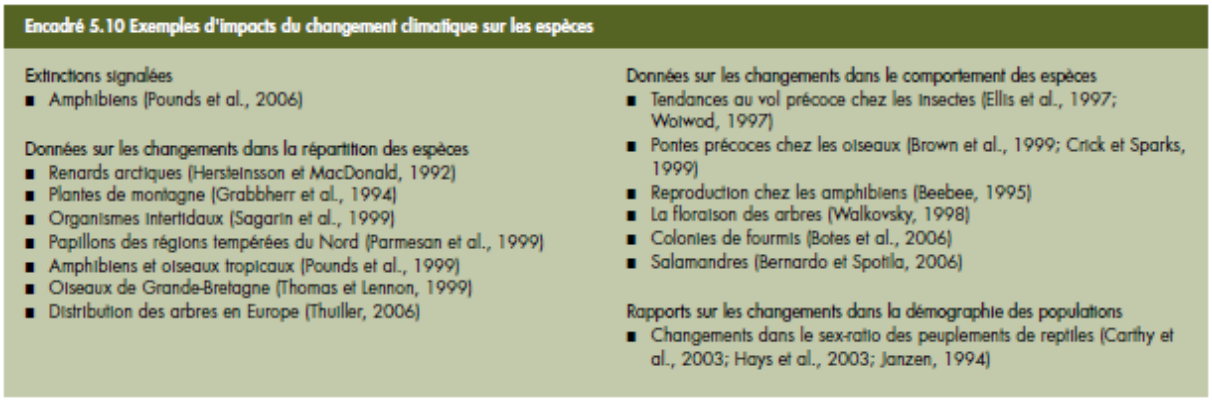
Figure 1.3 : Exemples d'incidences associées à la variation de la température moyenne à la surface du globe (ces incidences varieront selon le degré d'adaptation, le rythme du réchauffement et le mode de développement socio-économique) (figure tirée du rapport 2007 du GIEC).

1.1.2. Impacts sur la biodiversité

"Climate change is emerging as the greatest threat to natural communities in many, if not most, of the world's ecosystems in coming decades, with mid-range climate change scenarios expected to produce greater extinction rates than habitat loss, currently deemed the top threat to biodiversity" (Thomas *et al.* 2004 & Malcom *et al*. 2006 cités dans Wormworth & Mallon 2006).

Le réchauffement climatique aura très certainement (et a déjà) une influence considérable sur de nombreuses, voire la majorité des, espèces animales et végétales qui doivent déjà faire face à de nombreuses menaces telles que les pollutions, fragmentations et pertes des habitats,… aggravant ainsi ses effets. Alors que certaines espèces pourraient bénéficier de ce changement, un nombre beaucoup plus grand en souffriront certainement.

Au niveau des espèces, le changement climatique entraînera des changements dans la distribution, l'abondance et le comportement de ces espèces, ainsi que d'autres facteurs, chaque espèce réagissant différemment face à ces changements. Parmi les effets déjà visibles dus au changement climatique, différentes études ont pu mettre en évidence la perturbation des systèmes biologiques avec des événements printaniers précoces, le déplacement de l'aire de répartition d'espèces animales et végétales vers les pôles et les altitudes supérieures. Des exemples d'impacts du changement climatique sur les espèces sont repris dans l'encadré ci-dessous.



Encadré 5.10 Exemples d'impacts du changement climatique sur les espèces

Extinctions signalées
- Amphibiens (Pounds et al., 2006)

Données sur les changements dans la répartition des espèces
- Renards arctiques (Hersteinsson et MacDonald, 1992)
- Plantes de montagne (Grabbherr et al., 1994)
- Organismes intertidaux (Sagarin et al., 1999)
- Papillons des régions tempérées du Nord (Parmesan et al., 1999)
- Amphibiens et oiseaux tropicaux (Pounds et al., 1999)
- Oiseaux de Grande-Bretagne (Thomas et Lennon, 1999)
- Distribution des arbres en Europe (Thuiller, 2006)

Données sur les changements dans le comportement des espèces
- Tendances au vol précoce chez les insectes (Ellis et al., 1997; Wolwod, 1997)
- Pontes précoces chez les oiseaux (Brown et al., 1999; Crick et Sparks, 1999)
- Reproduction chez les amphibiens (Beebee, 1995)
- La floraison des arbres (Walkovsky, 1998)
- Colonies de fourmis (Botes et al., 2006)
- Salamandres (Bernardo et Spotila, 2006)

Rapports sur les changements dans la démographie des populations
- Changements dans le sex-ratio des peuplements de reptiles (Carthy et al., 2003; Hays et al., 2003; Janzen, 1994)

Figure 1.4 : Exemples d'impacts du changement climatique sur les espèces (source : PNUE 2007).

Deux revues examinant les résultats de plus de 100 études menées sur plus de 1000 espèces ont montré que plus de 80% des changements observés dans la distribution et la phénologie se sont faits dans la direction prévue par le changement climatique, confirmant ainsi l'hypothèse que le changement climatique fait déjà ressentir ses effets sur la biodiversité :

- Une étude parue dans le magazine Nature en 2003 (Parmesan & Yohe 2003) a constaté que 1 700 espèces de plantes, d'animaux et d'insectes ont migré vers les

pôles à une vitesse moyenne de 6 kilomètres par décennie depuis le milieu du 20ème siècle. 87% de changements observés dans la phénologie et 81% de changements observés dans la distribution de ces espèces se font dans la direction prévue par le changement climatique. Cette vitesse de migration n'est toutefois pas assez importante pour suivre la vitesse actuelle de déplacement des zones climatiques, qui a atteint environ 40 kilomètres par décennie entre 1975 et 2005. D'après Hansen *et al.* (2006) : « *Le mouvement rapide de ces zones impose une pression supplémentaire à la faune et la flore, qui s'ajoute à la pression de la perte d'habitat due aux activités humaines. Si on n'arrive pas à réduire la vitesse du réchauffement de la planète, beaucoup d'espèces risquent de disparaître. En réalité, nous sommes en train de les chasser de la planète.* »

- De même, une étude de Root *et al.* (2003) examinant les résultats de 143 études réalisées sur un large spectre d'espèces (1473 organismes provenant de toutes les régions du monde) a démontré que, des 587 espèces montrant des changements significatifs liés à la température (dans la distribution, l'abondance, la phénologie, la morphologie ou les fréquences génétiques), 82% avaient changé dans la direction prévue par le changement climatique (ex : changements de distribution vers des altitudes ou des latitudes plus élevées (Root *et al.* 2003). Le timing des évènements naturels printaniers tels que la ponte chez les oiseaux, la reproduction des amphibiens, la floraison des plantes présente un décalage de 5.1 jours (plus tôt) par décade en moyenne (pour 61 études) pour la dernière moitié du siècle précédent, les changements étant plus prononcés aux latitudes plus élevées.

Environ 20-30% des espèces animales et végétales étudiées jusqu'à aujourd'hui seraient soumises à un risque accru d'extinction si le réchauffement mondial dépassait 1,5 à 2,5°C (par rapport à la valeur en 1980-1990). Si l'accroissement de la température moyenne mondiale dépasse 3,5°C, les modélisations suggèrent des extinctions significatives (de 40 à 70% des espèces évaluées) sur l'ensemble du globe (GIEC, 2007). Les espèces les plus vulnérables seront celles qui ont une aire de distribution réduite, des distributions fragmentées (par exemple sur les sommets de montagnes ou des petites îles), qui ont des exigences très spécialisées en matière d'habitat ou de faibles capacités de dispersion.

Parmi les écosystèmes qui seront *probablement* particulièrement affectés par le changement climatique figurent différents écosystèmes terrestres tels que la toundra, la forêt boréale, et les régions de montagne en raison de leur sensibilité au réchauffement, ainsi que les écosystèmes de type méditerranéen, à cause de la diminution des précipitations; et certaines régions des forêts tropicales là où les précipitations diminueront (fig. 1.5).

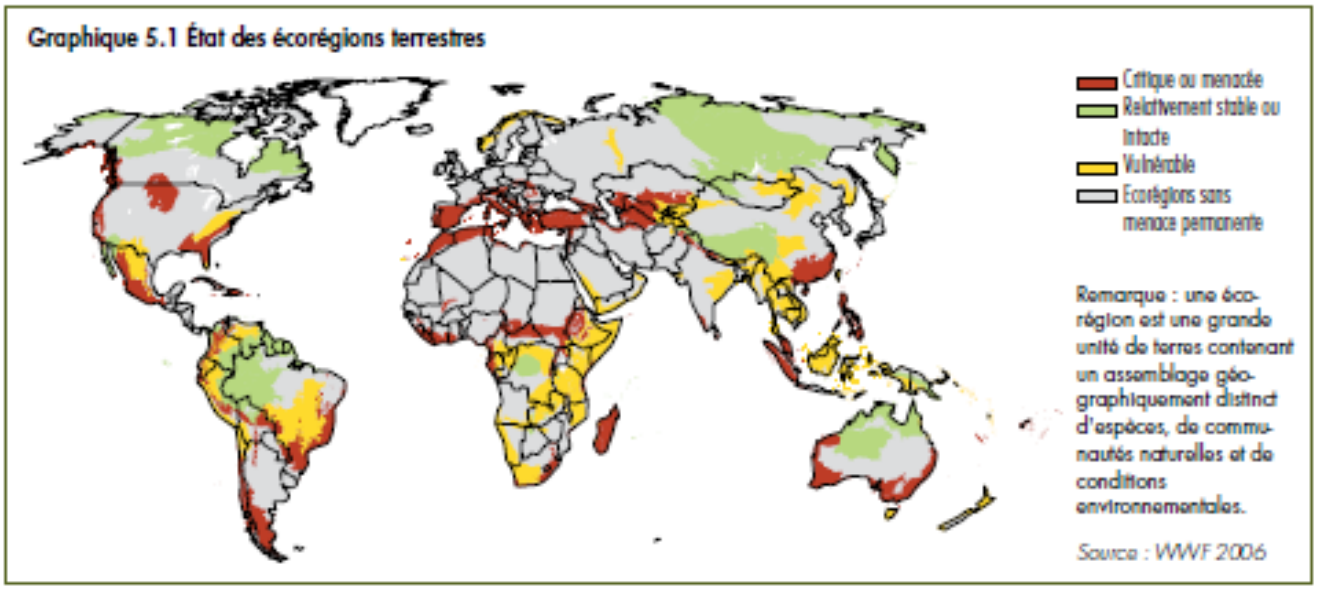


Figure 1.5 : Etat des écorégions terrestres (source : WWF 2006).

En plus de voir leur habitat se rétrécir, de nombreuses espèces boréo-montagnardes, dont les possibilités de se déplacer plus vers le nord, vers le sud ou en altitude sont limitées, se retrouvent en compétition avec d'autres espèces provenant de régions plus tempérées et qui étendent leurs aires de distribution vers ces régions en réponse au changement climatique, comme on peut, par exemple, déjà l'observer pour le renard polaire qui voit son habitat envahi par le renard roux (Sillero-Zubiri & Angerbjorn 2009).

1.1.3. Impacts sur l'avifaune

Comme pour de nombreuses autres espèces, le déplacement vers des latitudes plus élevées des zones climatiques du au réchauffement sera associé à un changement des distributions géographiques des espèces dont les oiseaux. Une série d'études réalisées dans l'hémisphère nord mettent déjà en évidence de tels changements de distribution (Møller *et al.* 2006 ; Wormorth & Mellon 2006). Alors que les espèces d'oiseaux diffèrent grandement dans leurs capacités de dispersion, la plupart sont relativement mobiles comparés aux autres organismes qui seront encore plus sévèrement touchés par le changement climatique.

Au Royaume-Uni, Thomas & Lennon (1999) ont étudié les changements dans la distribution des espèces en comparant les atlas des oiseaux nicheurs de 1968-72 et 1988-91. Ils ont démontré que les oiseaux méridionaux avaient déplacé leur limite nord de distribution de 18.9 km en moyenne vers le nord. Par contre, il n'y a pas eu d'expansion vers le sud des aires de distribution des espèces nordiques, ce qui laisse suggérer que c'est le changement climatique et non d'autres facteurs tels que des changements dans l'utilisation des terres ou un accroissement de population, qui est responsable. Une étude réalisée en Finlande à l'aide d'une méthode similaire (Brommer 2004) démontra que les oiseaux nicheurs en Finlande avaient également déplacé la limite nord de leur aire de distribution de la même distance (18.8 km), mais en seulement 12 ans. De nouveau, aucun déplacement significatif vers le sud de la distribution des espèces nordiques n'a été observé.

Ces résultats suggèrent que le changement climatique futur entraînera des altérations substantielles des communautés d'oiseaux. Bien qu'il soit probable qu'il y aura des gagnants et des perdants, les espèces vivant dans les régions polaires ou à haute altitude verront probablement leurs aires de distributions se contracter de façon significative en raison de l'augmentation continue des températures. Les espèces possédant des faibles capacités de dispersion ou avec des exigences écologiques très spécialisées sont particulièrement menacées.

On observe ainsi en Antarctique que, suite au réchauffement climatique et à la diminution de la banquise, l'abondance du krill a diminué de 80% depuis les années 70. Les différentes espèces de manchots qui dépendent de ce dernier pour se nourrir, mais également, pour certaines de ces espèces comme le manchot d'Adélie et le manchot empereur, de la formation de la banquise pour se reproduire voient ainsi leurs populations diminuer depuis au moins les dix dernières années, (Jenouvrier *et al.* 2009 ; Trivelpiece *et al.* 2011). On pourrait, dans le cas du manchot empereur, assister à un déclin drastique (>95%) de ses populations d'ici la fin du siècle, avec un risque sérieux d'extinction de l'espèce (Jenouvrier *et al.* 2009).

Selon différentes modélisations réalisées, à la fin de ce siècle les aires de reproduction des oiseaux européens se seront déplacées de plusieurs centaines de kilomètres vers le nord-est. En moyenne, les futures aires de reproduction devraient être 20% plus petites qu'actuellement, avec des chevauchements limités (environ 40%) avec les aires de reproduction actuelles (fig. 1.6). De tels changements constituent un challenge significatif pour la conservation de ces espèces. Les zones les plus riches en biodiversité pour les oiseaux se déplaceraient ainsi du sud-est de la mer Baltique vers la Fennoscandie, sous un scénario optimiste de parfaite dispersion. Une augmentation marquée de la diversité dans les régions arctiques contrasterait ainsi avec une diminution dans les régions occidentales et méridionales de l'Europe (Huntley *et al*. 2006, 2007).

En plus de ces changements dans leurs distributions, les oiseaux seront également affectés de diverses autres façons par ce changement climatique. Plusieurs exemples actuels de réponses des oiseaux au changement climatique sont repris ci-dessous :

Distribution et densité

- En Allemagne, la proportion des oiseaux migrant sur de longues distances a diminué alors que le nombre et la proportion de migrateurs sur de courtes distances et de résidents a augmenté entre 1980 et 1992. Cela pourrait être du au fait que les températures hivernales plus douces favorisent les résidents et augmente la pression compétitrice qu'ils imposent aux oiseaux migrant sur de longues distances (Lemoine & Bohning-Gaese 2003).

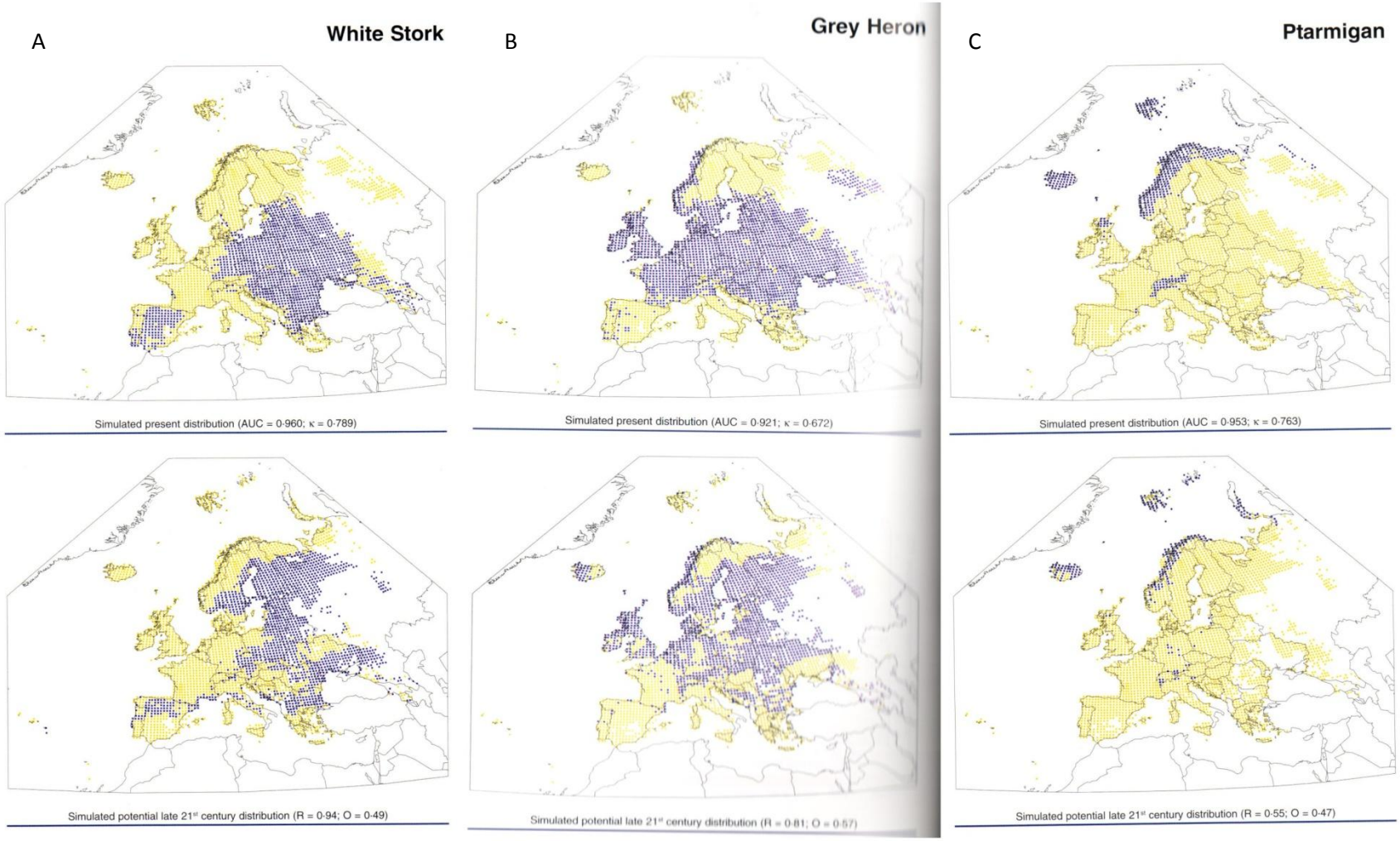


Figure 1.6 : Simulation des changements de l'aire de distribution en Europe pour trois espèces d'oiseaux (A : cigogne blanche, *Ciconia ciconia* ; B : héron cendré, *Ardea cinerea* ; C : lagopède alpin, *Lagopus mutus)* prévus pour la fin du 21ème siècle en réponse aux changements climatiques (carte supérieure : simulation de la distribution actuelle ; carte inférieure : simulation de la distribution à la fin du 21ème siècle) (figures tirées de Huntley *et al.* 2007).

Comportement et phénologie

- Au Royaume-Uni, entre 1971 et 1995, sur 65 espèces d'oiseaux nicheurs, 63% ont eu tendance à nicher plus tôt, en moyenne de 9 jours pour ceux montrant des tendances significatives (Crick *et al*. 1997)
- En Europe, la migration des oiseaux qui hivernent au sud du Sahara a été avancée de 2.5 jours en moyenne durant les 40 dernières années, probablement pour qu'ils puissent traverser le Sahel avant la saison sèche. Par contre, les migrateurs hivernant au nord du Sahara ont retardé leur passage automnal de 3-4 jours en moyenne durant la même période (Jenni & Kéry 2003).
- Aux Pays-Bas, l'augmentation des températures printanières durant les dernières décennies a entraîné des changements dans la phénologie de la végétation. Selon des résultats publiés par Visser *et al*. en 1998, les mésanges charbonnières (*Parus major*) n'avaient pas modifié leur date de ponte en réponse à ces changements. Il y avait donc un décalage entre l'approvisionnement en nourriture et le timing de la reproduction pour cette espèce, les adultes éprouvant plus de difficultés à trouver de la nourriture pour leurs oisillons. Toutefois, Nussey *et al.* (2005) ont démontré que, pour cette même population, la sélection favorisant des individus ayant une grande plasticité pour le timing de la reproduction s'est intensifiée sur une période de 32 ans. Cette sélection continue pour des individus plus plastiques peut agir pour atténuer ce décalage temporel. Une étude menée sur une population anglaise de mésanges charbonnières souligne également l'importance du rôle de la plasticité phénotypique chez cette espèce pour s'adapter au changement climatique (Charmantier *et al.* 2008).

- En Finlande, le gobe-mouche noir, *Ficedula hypoleuca,* a progressivement pondu des oeufs plus gros pendant la période 1975-1993, en corrélation avec l'augmentation des températures moyennes printanières. Puisque des œufs plus gros ont de plus grandes chances d'éclosion, le changement climatique pourrait permettre aux femelles de cette espèce de modifier leur stratégie de reproduction et d'investir davantage de ressources dans la reproduction (Jarvinen 1994). Mais cette tendance ne concerne pas toutes les populations de gobe-mouche noir en Europe, celles-ci réagissant de façons différentes suivant leur situation géographique (Sanz 2003).

I. Introduction

II OBJECTIFS

A l'heure actuelle, on en connaît davantage sur la réponse des oiseaux aux changements climatiques que pour n'importe quel autre groupe animal, essentiellement en raison des analyses menées sur de nombreuses espèces en de nombreux endroits (Birdlife 2008). Très sensibles au climat et à la météo, les oiseaux constituent en effet des indicateurs pionniers du changement climatique (Berthold *et al.* 2004), répondant rapidement aux changements de température, d'humidité, de précipitations et aux évènements climatiques extrêmes dus au changement climatique.

En raison de ses exigences écologiques particulières et de l'habitat qu'il fréquente, le cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) (fig. 3.1 & 3.4) pourrait, dans les années à venir, payer un tribut élevé face au changement climatique, notamment dans la partie sud de son aire de distribution :

- Oiseau aux mœurs aquatiques fréquentant les cours d'eau rapides, le cincle est très abondant dans les régions montagneuses, avec une large aire de répartition couvrant également de nombreuses régions méditerranéennes, c'est-à-dire des écosystèmes fortement menacés par le réchauffement climatique.
- Espèce fortement spécialisée d'un point de vue alimentaire et concernant le choix de son habitat, le cincle pourra se révéler plus sensible aux modifications qui seront apportées à son milieu qu'une espèce plus généraliste suite aux changements climatiques, notamment en raison des perturbations du régime hydrique des cours d'eau en Europe.

L'objectif principal assigné à cette thèse est de comprendre comment le cincle plongeur a réagi face aux changements climatiques du passé et quelle est l'influence des changements climatiques actuels sur l'écologie de cette espèce.

Cette thèse sera ainsi subdivisée en **deux aspects** :

- Un **aspect génétique** présentant les résultats de notre étude phylogéographique, précédé d'une description des différentes méthodes utilisées pour analyser les données génétiques.

  La réalisation d'une étude sur la phylogéographie du cincle plongeur dans la région Paléarctique occidentale permettra en effet de comprendre comment cette espèce, aujourd'hui menacée par le réchauffement climatique, a survécu aux changements climatiques du Pléistocène. De même, l'étude de sa diversité génétique intraspécifique nous fournira des informations précieuses pour sa conservation, notamment pour la définition des ESUs (Evolutionary significant Units) et la vérification de la validité taxonomique des nombreuses sous-espèces décrites pour cet oiseau, ainsi que par la détermination des zones prioritaires pour la conservation de la diversité génétique de cette espèce.

- Un **aspect écologique** reprenant les résultats des analyses effectués à partir des données de baguage récoltées pour cette espèce entre 1979 et 2001 sur la Syre et ses affluents au Grand-Duché de Luxembourg, et des recensements des populations installées sur différents cours d'eau luxembourgeois. Cette partie nous permettra d'observer comment cette population de cincles réagit face aux changements climatiques actuels et, plus généralement, face aux nombreuses perturbations d'origine anthropiques.

Les enseignements que nous tirerons de cette étude nous fourniront ainsi des renseignements précieux pour la conservation de cette espèce.

III LE CINCLE PLONGEUR (*Cinclus cinclus*)

3.1. La famille des *Cinclidae*

Le Cincle plongeur, *Cinclus cinclus*, appartient à la famille des *Cinclidae,* dont il existe 5 représentants dans le monde, tous appartenant au même genre *Cinclus*, et répartis sur plusieurs continents (fig. 3.2.). Ce sont :

- *Cinclus cinclus* (fig. 3.1.E), le cincle plongeur, la plus répandue des 5 espèces de cincles, que l'on rencontre de l'Irlande jusqu'en Chine, ainsi qu'en Afrique du Nord,
- *Cinclus pallasii* (fig. 3.1.D), plus grand et de couleur uniforme, que l'on rencontre en Asie, de l'Inde jusqu'au Japon en passant par l'Himalaya, et dont l'aire de distribution chevauche celle de *Cinclus cinclus*,
- *Cinclus mexicanus* (fig. 3.1.A), présent en Amérique du Nord (chaîne des Rocheuses) et Centrale, depuis l'Alaska jusqu'au Costa Rica,
- *Cinclus leucocephalus* (fig. 3.1.B), habitant les cours d'eau rapides en Amérique du Sud dans les Andes, et
- *Cinclus schulzi* (fig. 3.1.C), la plus rare et la plus menacée des 5 espèces de cincles, qui vit dans une étroite bande de forêts au SO de la Bolivie et au NO de l'Argentine.

Figure 3.1 : Représentants de la famille des *Cinclidae* (A : *Cinclus mexicanus,* © Mike Danzenbaker ; B : *Cinclus leucocephalus,* © Giuliano Gerra & Silvio Sommazzi ; C : *Cinclus schulzi,* © Charles Hesse ; D : *Cinclus pallasii,* © Frank Ambrosini ; E : *Cinclus cinclus,* © Pietri Pietiläinen).

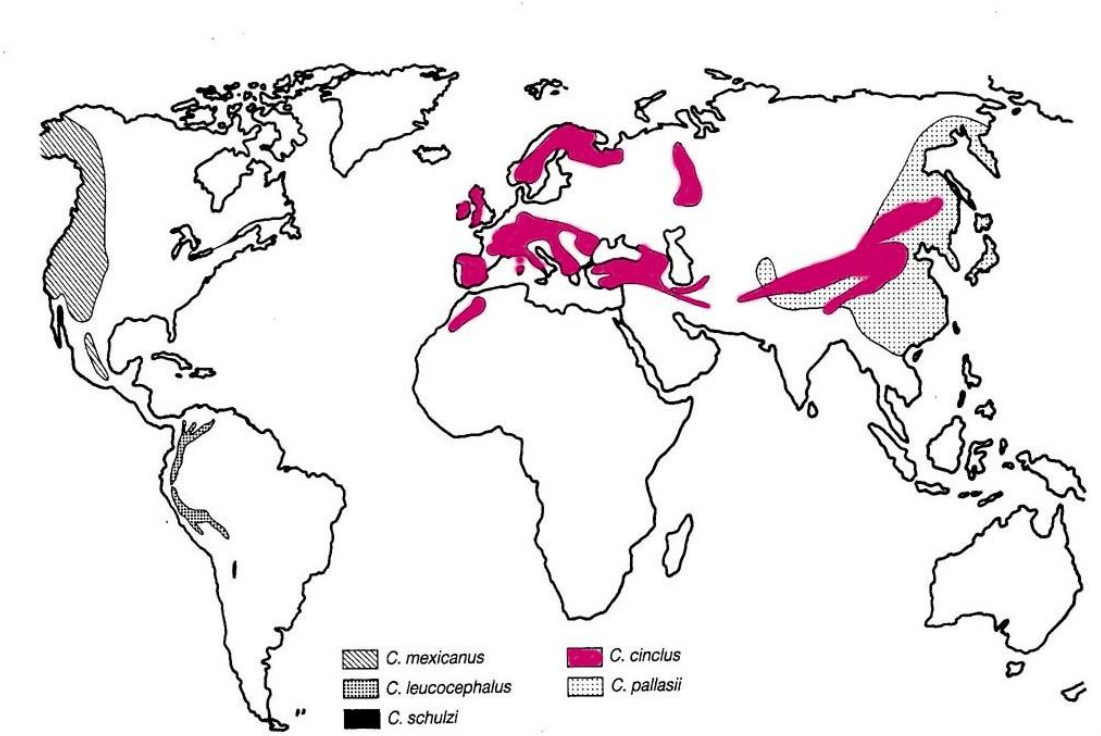


Figure 3.2 : Aire de répartition du Cincle plongeur, *Cinclus cinclus* (en fuchsia), et des 4 autres espèces de cincles (d'après Tyler & Ormerod 1994).

Ces 5 espèces sont morphologiquement très semblables entre elles, les différences portant essentiellement sur la taille et les caractéristiques du plumage, ainsi que sur certains aspects comportementaux, notamment en ce qui concerne la recherche de nourriture chez les espèces sud-américaines. Toutes ont en commun de fréquenter les cours d'eau rapides aux eaux bien oxygénées et riches en macroinvertébrés benthiques qui constituent leur source de nourriture quasi-exclusive.

Comme Sibley & Ahlquist l'affirmaient en 1990, ainsi que Steijneger en 1905, une étude récente menée par Voelker sur la phylogénie de ce groupe (2002) confirma que les *Turdidae* sont la plus proche famille des *Cinclidae*.

Pour établir les relations phylogénétiques entre les 5 espèces de cincles et avec les autres familles d'oiseaux, Voelker a séquencé plusieurs fragments des gènes mitochondriaux codant pour le cytochrome *b* et la dehydrogenase subunit 2, ou ND2. Les 5 espèces de cincles sont ainsi divisées en deux lignées (fig. 3.3) : une première lignée regroupant les 2 espèces eurasiennes et une seconde lignée qui regroupe les 3 espèces américaines. Selon cet auteur, le genre *Cinclus* serait apparu il y a approximativement 4 millions d'années en Eurasie, contrairement à ce que proposait Sibley en 1972, i.e. que les *Cinclidae* auraient eu une origine nord américaine et se seraient ensuite dispersés vers l'Asie puis l'Europe, et vers l'Amérique du Sud. Le passage en Amérique du Nord aurait eu lieu rapidement après l'émergence de ce groupe, très certainement durant une période interglaciaire béringienne.

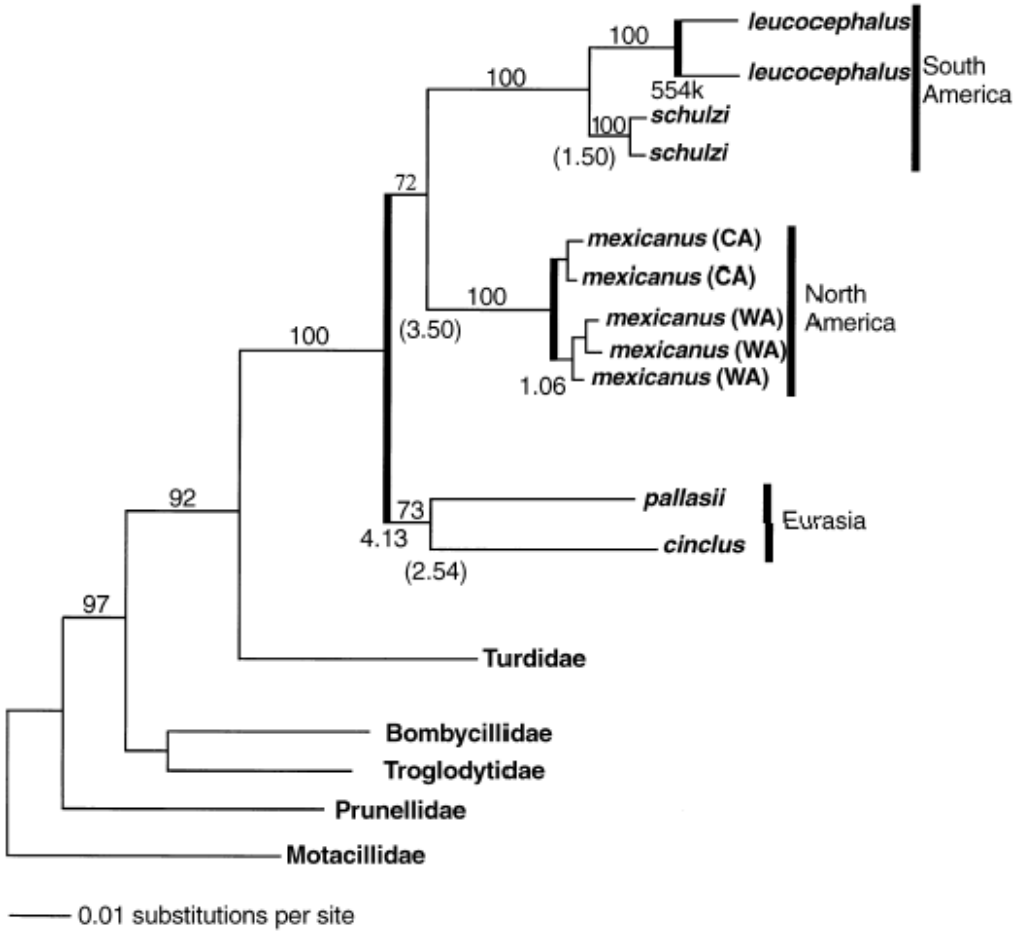


Figure 3.3 : Arbre phylogénétique de maximum de vraisemblance montrant les relations entre les 5 espèces de Cinclidae, et avec les autres familles. Les nombres au dessus des branches sont les valeurs de bootstrap ; les nombres en dessous des branches sont les dates de divergence (en millions d'années) (figure reprise de Voelker 2002).

Les ancêtres des espèces nord et sud américaines se seraient séparés il y a approximativement 3,5 millions d'années. Cette séparation serait le résultat des changements climatiques et de l'habitat qui sont survenus en Colombie durant le début du Pliocène : l'élévation des Andes et surtout l'émergence des habitats côtiers de basse altitude auraient constitué une barrière géographique empêchant l'expansion de *Cinclus mexicanus* vers le sud et de C*inclus leucocephalus* vers le nord.

Lorsque l'on compare les aires de distribution des 2 espèces eurasiennes (fig. 3.2), on observe que celles-ci se chevauchent fortement. Les ancêtres respectifs de ces 2 espèces auraient pu être séparés dans des refuges distincts à cause des changements climatiques associés à des épisodes glaciaires. *Cinclus cinclus* aurait par la suite tout simplement étendu son aire de distribution vers l'est, chevauchant ainsi l'aire de distribution de *C. pallasii*. Selon Voelker (2002), *C. cinclus* serait également passé en Afrique du Nord à la faveur d'un pont de terre qui reliait l'Afrique à l'Europe durant le Pré-Pléistocène.

3.2. Cinclus cinclus

3.2.1. Caractéristiques morphologiques et sous-espèces

Mesurant entre 17 et 20 cm de long et de forme trapue, avec une courte queue souvent dressée (Mullarney *et al*. 1999), le cincle plongeur possède un plumage brun foncé sur l'ensemble de son corps, à l'exception d'un plastron blanc qui, suivant les sous-espèces, est bordé ou non d'une bande rousse (Cramp 1988). Ce plumage très dense lui permet de supporter des basses températures et de plonger dans l'eau glacée des torrents.

Il existe un dimorphisme sexuel entre mâles et femelles, notamment en ce qui concerne la longueur du bec et du tarse (Tyler & Ormerod 1994). Mais les caractères permettant de faire le plus facilement la distinction entre mâles et femelles sont le poids et surtout la longueur alaire (Ormerod *et al*. 1986) :

- Bien qu'il présente des variations importantes au cours de l'année, particulièrement chez les femelles pendant la période de reproduction, le poids des femelles est en moyenne plus faible que celui des mâles. Ainsi, dans la population de cincles que Marzolin (1990) a étudiée en Lorraine, les mâles présentent un poids moyen de 65 grammes, alors que le poids des femelles peut varier de 48 grammes en mai-juin à 73 grammes en avril-mai, juste avant la ponte.
- Mais ce caractère est moins fiable que la longueur alaire, bien que cette dernière évolue avec l'âge (Marzolin 1990) et qu'il existe des différences légères entre populations ou sous-espèces (Cramp 1988 ; Tyler & Ormerod 1991).

La classe d'âge à laquelle les oiseaux appartiennent peut être déterminée grâce à certaines caractéristiques telles que la couleur de l'iris et plusieurs caractéristiques du plumage (Marzolin 1990 ; Tyler & Ormerod 1994).

Bien qu'il y ait un accord général sur le nombre d'espèces de cincles, il existe toujours actuellement une confusion considérable quant au nombre ou à l'existence de différentes sous-espèces, particulièrement pour le Cincle plongeur qui présente une variation clinale importante concernant la taille et le plumage. Ceci a entraîné la description d'un nombre important de sous-espèces dans la littérature, dont la validité est incertaine : elles ne sont pas toujours ni géographiquement isolées ni clairement définies morphologiquement. En 1958, Greenway & Vaurie (cités par Tyler & Ormerod 1994) mirent en synonymie bon nombre de sous-espèces similaires ayant des aires de répartition adjacentes. Cramp (1988) modifia ensuite la liste de Greenway & Vaurie, faisant davantage de regroupements pour ne retenir que 13 sous-espèces, dont 8 pour l'Europe et le Maghreb (celle de Chypre, *Cinclus cinclus olympicus*, étant éteinte) (fig. 3.4. et tableau 3.2.).

Tableau 3.2 : Liste, distribution géographique et caractéristiques morphologiques des différentes sous-espèces de Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) (d'après Cramp 1988, tableau repris de Tyler & Ormerod 1994).

Sous-espèce	Distribution géographique	Caractéristiques morphologiques
C.c. hibernicus (Hartert 1910)	Irlande, Iles Hébrides, Ouest de l'Ecosse	La plus sombre des sous-espèces ; étroite bande rousse entre la poitrine et le ventre.
C.c. gularis (Latham 1801)	Ecosse (sauf l'Ouest), Pays de Galles, Nord, Ouest et Centre de l'Angleterre	Brun foncé au dessus d'un ventre foncé, avec une large bande brun-châtain prononcée sur le bas de la poitrine et le ventre
C.c. cinclus (Linnaeus 1758) (incl. *pyrenaicus*, *sapsworthi* et *atroventer*)	Scandinavie, Ouest et Centre de la France, Nord-Ouest de l'Espagne, Corse, Sardaigne	« Ventre noir », i.e. pas de bande rousse sur le bas de la poitrine et le ventre
C.c. aquaticus (Bechstein 1803) (incl. *meridionalis*, *orientalis*)	Centre, Sud et Ouest de l'Europe : Belgique, Est de la France, Sud et Est de l'Espagne, Italie, Sicile, de Pologne jusqu'en Grèce	Pâle au dessus, tête et nuque gris-bruns, roux-châtain brillant sur le bas de la poitrine et le ventre
C.c. minor (Tristram 1870)	Maroc, Tunisie, Algérie	Semblable à *aquaticus* pour les couleurs, plus grand
C.c. caucasicus (Madar/asz 1903) (incl. *amphitryon*)	Caucase, Iran, Irak, Turquie	Tête, nuque, manteau, poitrine et ventre gris-bruns mat ; croupion et plumes du haut de la queue gris ; certains ont des nuances de roux sur la poitrine / le ventre
C.c. persicus (Witherby 1906) (excepté *minor*)	Sud-Ouest de l'Iran, dans les montagnes de Zagros	Plus grand et plus pâle que toutes les sous-sp du Paléarctique Occidental
C.c. rufiventris (Tristram 1884)	Ouest de la Syrie, Liban	Semblable à *persicus* mais plus petite avec une bande rousse plus foncée sur la poitrine et le ventre
C.c. olympicus	Chypre (éteinte)	Semblable à *caucasicus*
C.c. uralensis (Serebrovski 1927)	Est de l'Europe, Montagnes de l'Oural, majorité de l'ancienne Union Soviétique	Intermédiaire entre *cinclus et aquaticus* pour les couleurs des parties supérieures
C.c. leucogaster (Bonaparte 1850)	Nord de l'Afghanistan, Nord-Est à travers le Turkestan et le Sud-Est de la Sibérie jusque la mer d'Okhotsk	« Cincle à ventre blanc », la seule sous-sp avec un ventre blanc
C.c. cashmierensis (Gould 1860)	Himalaya, Népal (rare)	Parties supérieures et bas du ventre brun chocolat, ombre pâle sur le haut du ventre
C.c. przewalski (Bianchi 1905)	Montagnes de l'Ouest de la Chine, Sud-Est du Tibet, Nord du Bouthan	La plus orientale des sous-sp, semblable à *cashmierensis* mais avec tout le ventre très sombre

Figure 3.4 : Photos de quelques unes des sous-espèces de *Cinclus cinclus* (A : *C.c. minor,* Maroc, © Roland Libois ; B : *C.c. aquaticus,* Pologne, © Krzysztof Zarkowski ; C : *C.c. Przewalski,* Chine, © C.S. Ling ; D : *C.c. gularis,* Angleterre, © Nigel Blake ; E : *C.c. leucogaster,* Kazakhstan, © Askar Isabekov ; F : *C.c. cinclus,* Portugal, © Joaquim Antunes ; G : *C.c. hibernicus,* Irlande, © Niall Benvie ; H : *C.c. cashmierensis* (morphe « sordide »), Inde, Ladakh © Daniel Matti).

3.2.2. Ecologie du Cincle plongeur

- **Habitat**

Le Cincle plongeur est présent partout où il existe des rivières et ruisseaux de type montagnard, non pollués avec un courant élevé et riches en invertébrés benthiques (Agnew & Perry 1993). La carte de répartition de cette espèce indique qu'il est présent essentiellement dans les régions où l'altitude est assez élevée. Cependant, ce n'est pas l'altitude *per se* qui est responsable de la distribution des cincles, mais plutôt le gradient de pente nécessaire pour avoir des rivières et ruisseaux avec des eaux rapides. Ainsi, au Pays de Galles, Tyler et Ormerod observent que la plupart des nids de cincles sont construits à une altitude inférieure à 300 mètres (Tyler & Ormerod 1985), certains nids étant construits à une altitude proche du niveau de la mer.

- **Régime alimentaire et adaptations au milieu aquatique**

Se nourrissant quasi exclusivement de macroinvertébrés benthiques qu'il débusque sous les pierres à l'aide de son bec, le cincle mène une existence semi-aquatique. Pour capturer ces proies et faire face aux variations naturelles du niveau des eaux, le cincle plongeur fourrage le long des berges ou plonge dans l'eau (D'Amico & Hemery 2007), utilisant ses ailes comme des nageoires pour se déplacer, ce qui rend ces oiseaux uniques parmi les passereaux. Il a développé de nombreuses adaptations pour ce mode de vie si particulier (Tyler & Ormerod 1994) telles que :

- un corps robuste et hydrodynamique,

- un plumage dense pour une bonne isolation thermique et des plumes rendues imperméables grâce à une glande uropygiale très développée,

- des pieds larges munis de fortes griffes pour s'accrocher aux pierres sous l'eau,

- des ailes relativement courtes mais très musclées et utilisées comme nageoires sous l'eau,

- des clapets nasaux,

- une membrane nictitante et un grand pouvoir d'accommodation des yeux afin de pouvoir voir dans l'air et dans l'eau,

- une concentration élevée en hémoglobine dans le sang.

Les larves de plécoptères, trichoptères et éphéméroptères constituent l'essentiel du régime alimentaire du cincle, mais celui-ci consomme également de nombreux autres organismes tels que les larves de diptères, mollusques, crustacés, et poissons (fig. 3.5). La participation relative de ces différents groupes dans la composition de la diète du cincle plongeur varie en fonction de nombreux facteurs tels que le pH de l'eau, les périodes de crues, le moment de l'année (avancement de la période de reproduction), l'âge des oiseaux (adultes vs juvéniles et oisillons), … (Ormerod 1985 ; Ormerod *et al*. 1985 ; Ormerod & Perry 1985 ; Ormerod & Tyler 1986 ; Tyler & Ormerod 1994 ; Taylor et O'Halloran 2001).

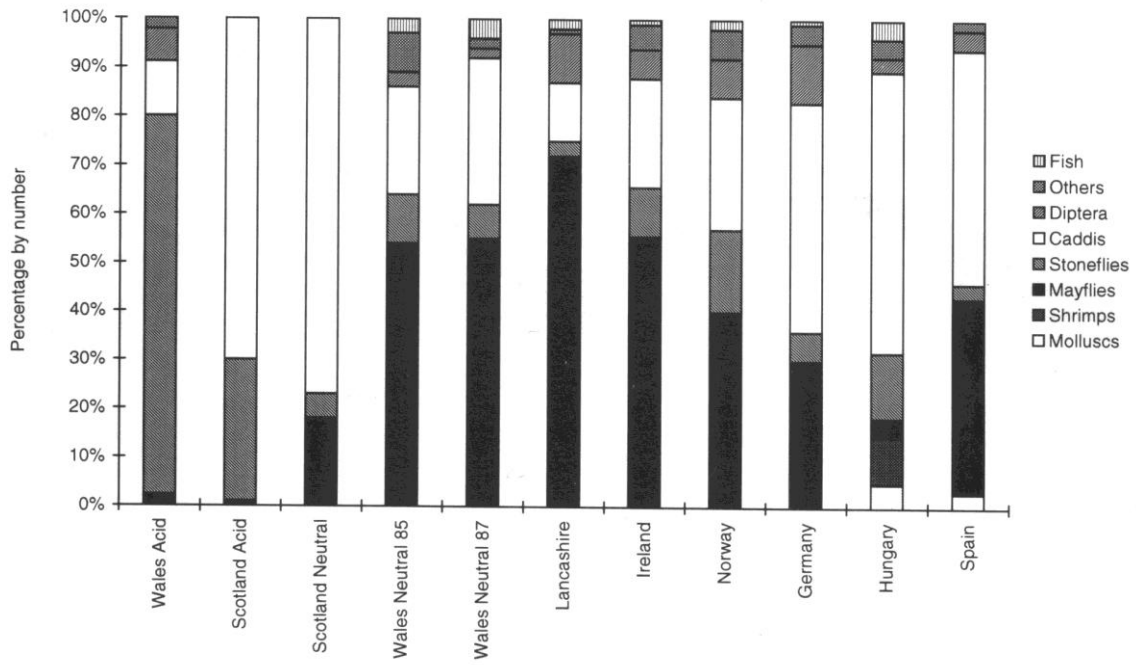


Figure 3.5 : Régime alimentaire du cincle plongeur adulte au printemps dans différentes régions d'Europe (figure reprise de Tyler & Ormerod 1994).

- **Territorialité et reproduction**

Durant la période de reproduction, le couple de cincles plongeurs défend un territoire correspondant à une portion de cours d'eau dont la longueur peut varier de moins de 300 à plus de 2500 mètres. La longueur de ce territoire varie essentiellement en fonction de la qualité du cours d'eau, de l'abondance en nourriture, de la végétation le long des berges et de la disponibilité des sites pour construire un nid (Hewson 1967 ; Cramp 1988 ; Tyler & Ormerod 1994).

Les cincles plongeurs sont généralement monogames, les deux membres du couple aidant pour la construction du nid et les soins aux jeunes. Les couples formés peuvent rester fidèles au même partenaire et au même site de nidification pendant plusieurs années (Tyler & Ormerod 1994). Cependant des cas de polygamie ont été observés à de nombreuses reprises (Galbraith 1979 ; Marzolin 1988), mais ceci ne semble pas être la règle générale et pourrait être du à un sex-ratio déséquilibré lorsque les femelles sont localement plus abondantes que les mâles.

La saison de reproduction commence très tôt dans l'année chez le cincle plongeur. Des parades nuptiales peuvent être observées dès le mois de janvier, mais les couples peuvent se former à n'importe quel moment de l'année (Richter (1953) et Fuchs (1970) cités par Tyler & Ormerod 1994). C'est vers les mois de janvier et février que les cincles commencent à construire ou réparer leur ancien nid dans nos régions. Au fur et à mesure que l'on monte plus haut en altitude ou vers le nord, on observe que la saison de reproduction débute plus tard. Ainsi, les cincles plongeurs qui nichent en Scandinavie ne commencent à nicher que vers les mois de mai-juin. De même, les conditions météorologiques hivernales ont une influence importante sur la date d'initiation des premières pontes, qui varie ainsi d'une année à l'autre.

Comme emplacement pour construire son nid, le cincle choisit des crevasses de rochers, des racines d'arbres, des trous de murs ou très souvent des ponts (ou beaucoup plus rarement des branches surplombant la rivière). A de très rares exceptions, le nid, en forme de boule et constitué essentiellement de mousses (fig. 3.6), se situe toujours à proximité immédiate ou au dessus du cours d'eau fréquenté par le couple de cincles (Melchior *et al.* 1987).

Figure 3.6 : nid de cincle plongeur occupé, construit sous un pont (République Tchèque).

La taille des couvées varie entre 1 et 7 œufs, les couvées les plus fréquentes comportant 5 œufs. La femelle couve les œufs durant 16-17 jours tandis que le mâle monte la garde près du nid. Les deux parents participent au nourrissage des jeunes qui quitteront le nid environ 20-24 jours après leur éclosion. Ces juvéniles dépendront encore de leurs parents pour la nourriture pendant une à deux semaines avant d'être complètement indépendants.

Le taux de mortalité chez les juvéniles est assez élevé : 65% meurent avant leur premier hiver pour diverses raisons (prédation, accidents, faim, …). Ces juvéniles quitteront le territoire de leurs parents à l'âge de 6-7 semaines pour la plupart, après leur première mue, mais parfois beaucoup plus tôt pour certains. En Europe, les mouvements de dispersion des cincles juvéniles dépassent rarement 50 km, les femelles effectuant des déplacements plus importants que les mâles : ces derniers s'éloignent rarement de plus de 10 km de leur lieu de naissance, alors que les jeunes

femelles effectuent souvent des déplacements plus importants et changent parfois de bassin hydrique (Tyler & Ormerod 1994).

- **Compétition – Prédation**

- Compétition

Une espèce d'oiseau que l'on retrouve fréquemment sur les cours d'eau fréquentés par le cincle plongeur est la bergeronnette grise (*Motacilla cinerea*). Bien que cette dernière ait une distribution plus grande et soit moins sélective en ce qui concerne le choix de son habitat, les couples de ces deux espèces se reproduisent souvent au sein d'un même territoire et choisissent des sites similaires pour construire leur nid. Tout comme le cincle, la bergeronnette grise se nourrit d'insectes aquatiques mais est plus opportuniste que le cincle plongeur, se nourrissant d'une gamme de proies plus grande et utilisant des techniques de chasse différentes. Ces différences pourraient permettre aux deux espèces de coexister sur les mêmes tronçons de rivières (Tyler & Ormerod 1994).

D'autres espèces d'oiseaux avec lesquelles le cincle plongeur entre régulièrement en contact en Europe sont le troglodyte (*Troglodytes troglodytes*), le martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) et le chevalier guignette (*Actitis hypoleuca*). Bien que des comportements agressifs d'attaque et de poursuite puissent être observés entre le cincle plongeur et ces différentes espèces, il n'y a pas vraiment de compétition en raison notamment des différences de régime alimentaire. De même, là où l'aire de distribution du cincle plongeur chevauche celle du cincle brun (*Cinclus pallasii*), plus gros, il semble que les deux espèces peuvent coexister en raison de différences dans le choix des sites de nidification, dans les techniques de chasse et l'utilisation de l'espace (Tyler & Ormerod 1994).

D'autres espèces comme des poissons (truites) et des mammifères (castors, desmans, musaraignes aquatiques) peuvent également entrer en compétition avec le cincle plongeur. Mais peu d'études existent sur ce sujet.

- *Prédation*

Les œufs de cincles, les jeunes et les adultes sont sujets à la prédation par une grande variété de mammifères, d'oiseaux et d'autres vertébrés, la prédation pouvant être la cause majeure de perte des nichées dans certaines régions ou lors de certaines années.

Parmi les mammifères, les rats sont responsables de l'échec de nombreuses nichées. Les visons européens sont également des prédateurs naturels du cincle. De même, le vison américain pourrait être responsable du déclin de certaines populations de cincles en Irlande (Perry 1986 *In* Tyler & Ormerod 1994). Les chats domestiques et sauvages peuvent également constituer des prédateurs occasionnels pour le cincle.

Parmi les oiseaux, les corvidés ainsi que les rapaces diurnes et nocturnes constituent des prédateurs pour les cincles plongeurs adultes ou juvéniles (Tyler & Ormerod 1994).

- **Impact des activités humaines**

Les activités humaines ont eu un impact le plus souvent négatif sur les populations de cincles plongeurs, parfois via des persécutions directes : la disparition de la sous-espèce *C.c. olympicus* en 1945, autrefois présente à Chypre, pourrait être directement imputable à la chasse intensive dont sont victimes tous les oiseaux sur cette île.

Mais le plus souvent, ce sont les modifications apportées par l'homme à son habitat via les pollutions, les réaménagements et déboisements des berges, la canalisation et le curage des cours d'eau,… qui sont responsables des déclins de populations observés à de nombreux endroits en Europe (Sarà *et al.* 1994 ; Tyler & Ormerod 1994). L'acidification des eaux en raison notamment de la plantation d'épicéas le long des berges entraîne un appauvrissement en macro-invertébrés benthiques dans le cours d'eau ainsi qu'une diminution de la concentration en calcium (Ormerod & Tyler 1991). La sensibilité du cincle plongeur à ces différents types de modifications

de son habitat font de lui un excellent bio-indicateur de la qualité de cet habitat (Roche & D'Andurain 1995).

Heureusement, il existe également des exemples où une amélioration de la qualité de l'eau, la pose de nichoirs et la revégétalisation des berges ont permis le retour du cincle plongeur sur des cours d'eau qu'il avait autrefois désertés (Tyler & Ormerod 1994).

III. Le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)

Partim 1

Etude de la Phylogéographie du Cincle plongeur dans la région Paléarctique occidentale

III. Le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)

IV INTRODUCTION

4.1. Changements climatiques durant le Pléistocène ——————

Bien que pour la plupart moins soudains que le changement climatique que nous vivons actuellement, de nombreux changements climatiques eurent également lieu par le passé, influençant de façon considérable la composition et la distribution de la faune et de la flore aujourd'hui présentes.

- *2.600 000 BP → 900 000 BP*

Le Pléistocène, qui débuta il y a environ 2,6 millions d'années, fut le théâtre d'oscillations climatiques extraordinaires (Berger 1984 dans Avise *et al*. 1998). Le climat qui était auparavant sensiblement plus chaud qu'aujourd'hui (Haywood *et al*. 2000) commença à se refroidir, ce refroidissement s'accompagnant d'une augmentation de la taille des calottes glaciaires arctique et antarctique. Durant cette période eurent lieu une succession de glaciations qui ont joué un rôle important dans les mouvements et la distribution des espèces appartenant à la faune et à la flore, notamment européennes (Hewitt 1996, 2004; Comes *et al.* 1998). Grâce aux données collectées durant ces dernières décennies, on estime actuellement à ± 21 le nombre de glaciations qui se sont produites durant les derniers 2,6 millions d'années (Newton 2003).

Jusqu'à 900 000 ans BP, la taille des calottes glaciaires fluctua en fonction des oscillations climatiques, selon un cycle de ± 41 000 ans (Webb & Bartlein 1992).

- *900 -700 000 BP → présent*

Par la suite, les changements climatiques devinrent plus sévères, et les derniers 700 000 ans furent caractérisés par des cycles de réchauffement/ refroidissement d'une périodicité de 100 000 ans environ (Webb & Bartlein 1992; Hewitt 1996; Hewitt 2004) (fig.4.1).

Durant les périodes froides, des glaciers continentaux se formèrent dans le Nord de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord. Ceux-ci descendirent en Europe jusqu'à une latitude de 52°N, et jusqu'à une latitude de 40°N en Amérique du Nord (Avise *et al*. 1998) (fig. 4.2). La croissance de ces calottes glaciaires entraîna une importante régression du niveau des mers et océans, pouvant atteindre jusque 120 mètres (Lambeck *et al*. 2002). Une des conséquences de cette baisse du niveau marin fut l'émergence de ponts terrestres entre des régions qui sont aujourd'hui séparées par des bras de mer, comme ce fut le cas entre les îles britanniques et le continent, ainsi qu'entre l'Amérique du Nord et l'Asie aujourd'hui séparés par le détroit de Béring, et entre le Japon et la Chine (Newton 2003).

Ces périodes glaciaires furent périodiquement entrecoupées par des périodes interglaciaires plus chaudes d'une durée de 10 000 à 20 000 ans. Durant ces périodes, les conditions climatiques ressemblaient davantage à celles qui prévalent depuis les derniers 10 000 ans (Hewitt 1996), comme ce fut le cas durant l'interglaciaire Eemien (Overpeck *et al*. 2006).

- *90 000 BP → 10 000 BP*

La dernière glaciation débuta il y a environ 90 000 ans et se termina il y a plus ou moins 10 000 ans. Lors du dernier maximum glaciaire (LGM, 20-18 000 ans BP), la température moyenne annuelle était inférieure de ± 5°C par rapport à notre climat actuel (Webb & Bartlein 92) et 1/3 de toutes les terres de l'hémisphère nord étaient couvertes par les glaces (Newton 2003). Le nord de l'Europe ainsi qu'une bonne partie de la Grande-Bretagne et de l'Irlande étaient alors recouverts d'une importante calotte glaciaire (fig. 4.2 & 4.3). Les chaînes de montagnes (les Monts Cantabriques, les Pyrénées, les Alpes, les Carpates et le Caucase) étaient également couvertes de glaciers importants. Le nord de la Russie semble toutefois avoir été moins affecté

que le nord de l'Europe occidentale par ces glaciations. Coincées entre ces chaînes de montagnes et la calotte glaciaire scandinave, les plaines d'Europe étaient couvertes de toundra et de steppes froides (Hewitt 2004).

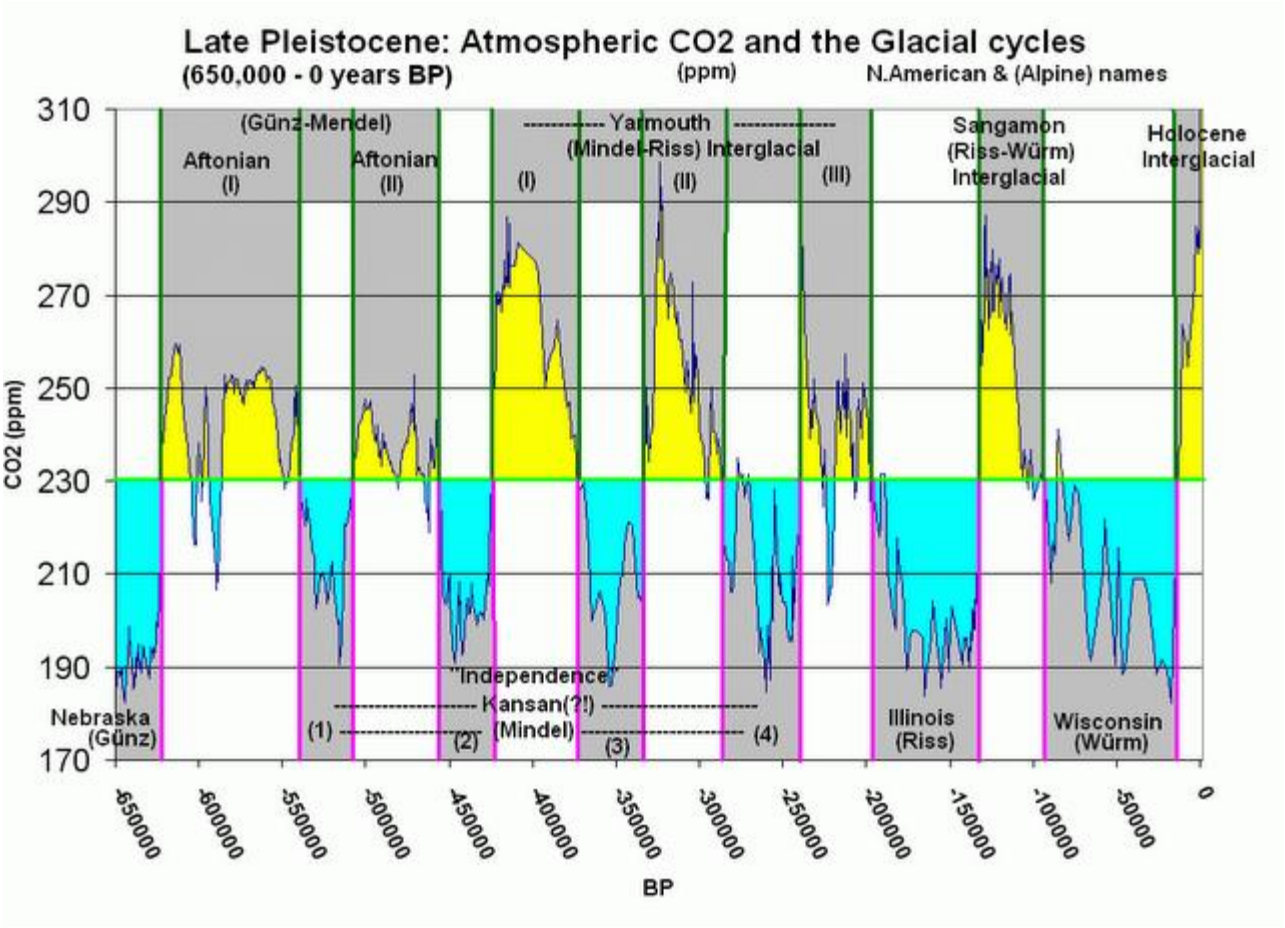


Figure 4.1. : Variations des concentrations de CO2 (ppm) dans l'atmosphère et cycles glaciaires de 650 000 BP à aujourd'hui (Graphe repris de Ruen 2005, tracé d'après les données de Barnola *et al*. (1991) et Siegenthaler *et al*. (2005)).

Figure 4.2 : Représentation schématique de l'extension de la calotte glaciaire arctique dans l'hémisphère nord. Sur le schéma de gauche est représentée la situation il y a 18 000 ans à la fin du dernier âge glaciaire. Sur le schéma de droite est représentée la situation actuelle qui est identique à la situation il y a 5000 ans (schéma repris de Lamb & Sington 1998).

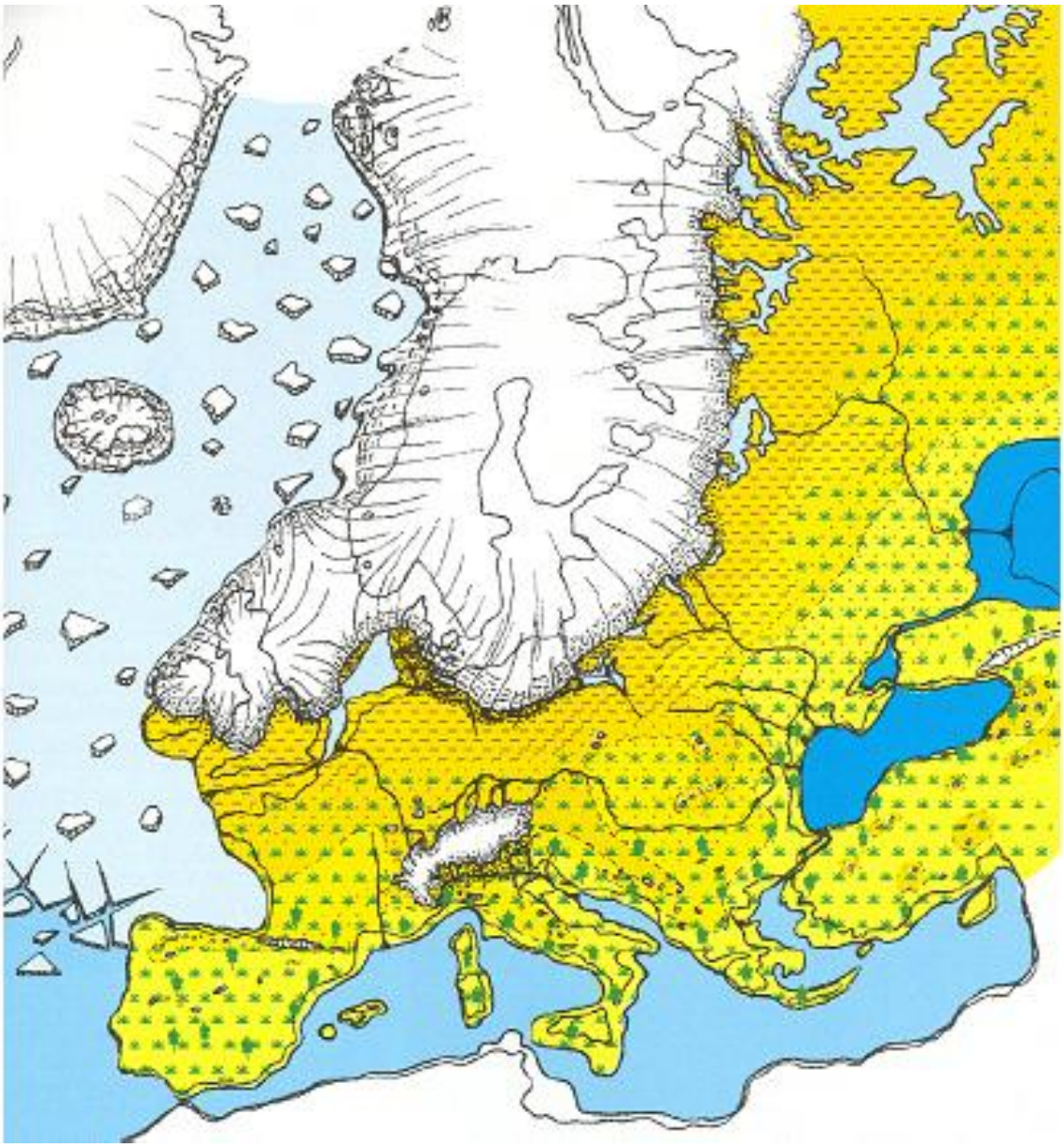


Figure 4.3. : Extension de la calotte glaciaire arctique et des glaciers couvrant les différentes chaînes de montagne en Europe lors du dernier maximum glaciaire (18 000 ans BP) (en blanc ; les zones en bleu clair représentent la glace de mer); modification du niveau marin et distribution des différentes zones de végétation à cette époque (toundra= zone orange avec pointillés noir ; végétation arbustive- forêts= zone jaune avec des points verts) (d'après Lamb & Sington1998, repris de Nieberding 2005).

- *Causes de ces changements climatiques observés durant le Pléistocène*

Les différences de température moyenne entre les périodes glaciaires et interglaciaires pouvaient dépasser 7°C, ces changements de température pouvant se produire en seulement quelques siècles, voire beaucoup plus rapidement selon

certains auteurs (Hewitt 2000). Selon la **théorie de Milankovitch**, cette alternance de périodes glaciaires et interglaciaires serait due principalement à des changements dans l'excentricité de l'orbite terrestre autour du soleil. Ce phénomène d'une périodicité de 100 000 ans, combiné avec des variations de l'inclinaison de l'axe de la terre (d'une périodicité de 41 000 ans) et de précession orbitaire (d'une périodicité de 19 000 à 23 000 ans), provoquerait des changements de l'insolation et donc de l'énergie que reçoit la terre, entraînant ainsi des changements climatiques importants (Webb & Bartlein 1992) (fig. 4.4).

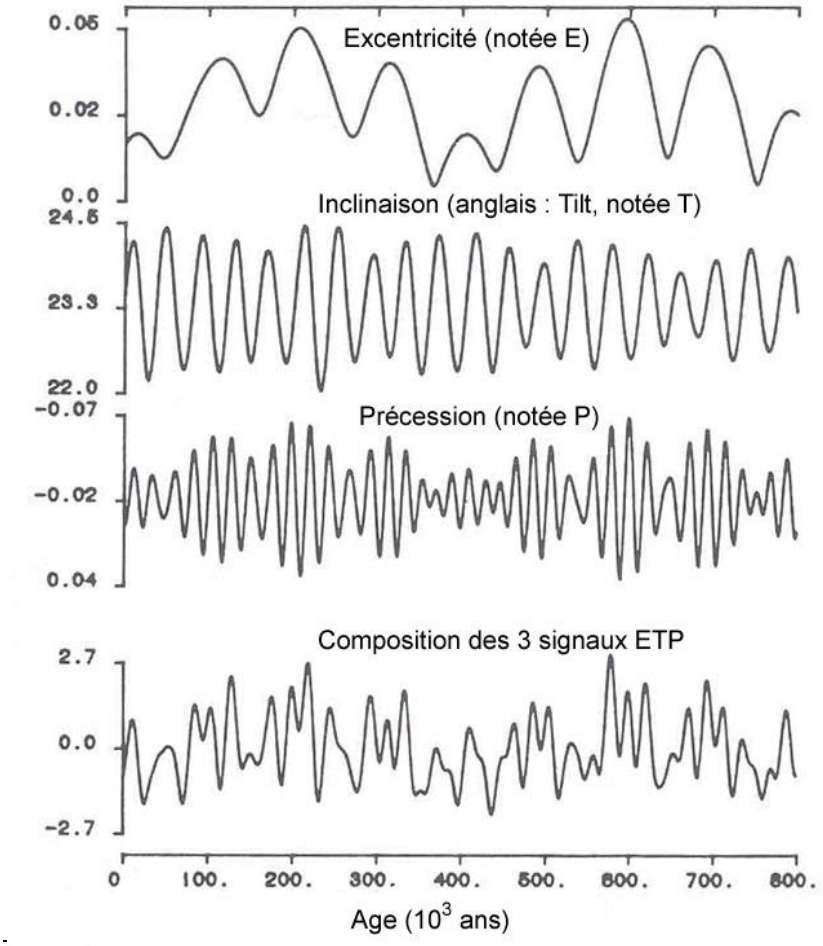


Figure 4.4. : Variations de l'excentricité (E), de l'inclinaison (T), de la précession (P) et combinaison de ces 3 signaux lors des 800 000 dernières années, d'après les travaux de Berger en 1978 (figure reprise de Crowley & North 1991).

De plus, au sein de ces cycles majeurs d'oscillations climatiques, des oscillations climatiques à l'échelle du millénaire ont pu se produire très rapidement et ont souvent été sévères (Holmgren *et al*. 2003 et Hemming 2004 dans Hewitt 2004). Selon la **théorie de Heinrich**, ces oscillations climatiques seraient liées à des décharges périodiques et à grande échelle d'icebergs dans l'Atlantique Nord, qui affecteraient la circulation océanique (Heinrich 1988) ; la périodicité de ces évènements variant entre 7000 et 15.000 ans. Ces événements de refroidissement soudain, connus sous le nom d'**événements de Heinrich**, se sont produits six fois durant les 75.000 dernières années, entraînant des changements de température moyenne de l'ordre de 7 à 15°C en moins d'une ou en quelques décennies (fig. 4.5). Ces changements climatiques pouvaient perdurer pour des périodes allant de 70 à 5000 ans, comme cela s'est produit durant le Dryas récent entre 12 700 et 11 500 ans BP.

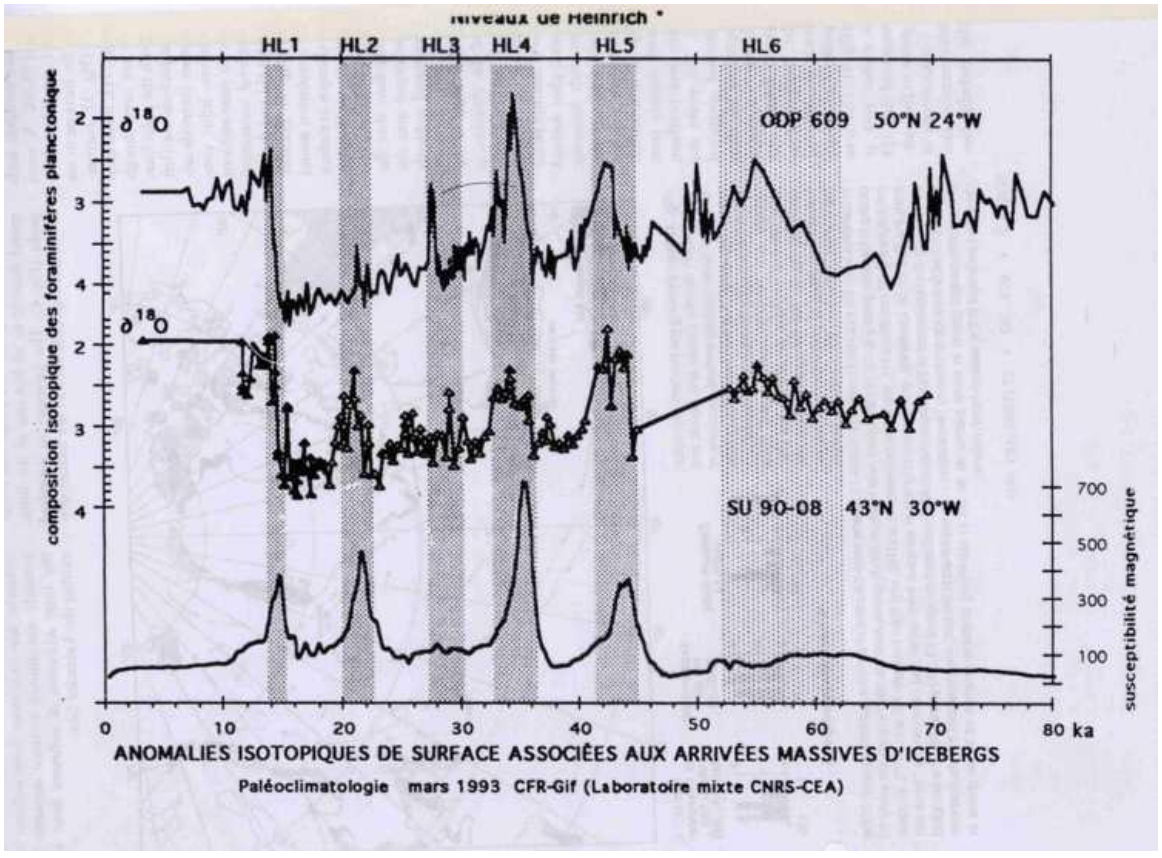


Figure 4.5 : Evènements de Heinrich (HL1 à HL6) observés durant les derniers 75 000 ans, détectés à partir de modifications dans la composition isotopique des foraminifères planctoniques (figure reprise de Bond & Lotti 1995).

Les preuves de telles fluctuations climatiques globales nous sont fournies notamment par l'étude des prélèvements de sédiments effectués dans les fonds marins et les fonds de lac, ainsi que par les prélèvements de carottes de glace dans les calottes glaciaires, et par l'étude des fossiles animaux. Les variations observées dans les isotopes du carbone et de l'oxygène, les modifications de la composition du pollen présent dans les prélèvements, ainsi que d'autres signatures biologiques et physiques (Hewitt 2000) permettent en effet de retracer avec plus ou moins de précision les modifications climatiques passées ainsi que les changements survenus dans la composition floristique et faunistique.

4.2. Impact de ces changements climatiques sur la faune et la flore

Ces fluctuations climatiques ont entraîné des modifications profondes des écosystèmes, se traduisant, au niveau de leurs biocénoses constitutives, par des cycles d'expansion/régression-disparition calqués sur les oscillations climatiques. Durant les périodes froides, l'avancée des calottes glaciaires vers le sud s'accompagna de la compression des zones de végétation vers l'équateur (fig. 4.6), ce qui entraîna des changements majeurs dans la distribution latitudinale des espèces. De même, on observa dans les régions montagneuses des changements altitudinaux dans la distribution des espèces : celles-ci se déplaçant vers les zones de plus basse altitude pendant les périodes froides (Hewitt 2004). Toutefois, de nouvelles routes de dispersion purent également être créées durant les périodes froides suite à l'abaissement du niveau marin et l'émergence de ponts terrestres, comme ce fut le cas lors de l'émergence du Détroit de Béring, ce qui permit des échanges faunistiques et floristiques entre l'Asie et l'Amérique du Nord. Les phénomènes et mouvements inverses (extension des aires de distribution vers le nord et remontée en altitude) ont été observés durant les interglaciaires.

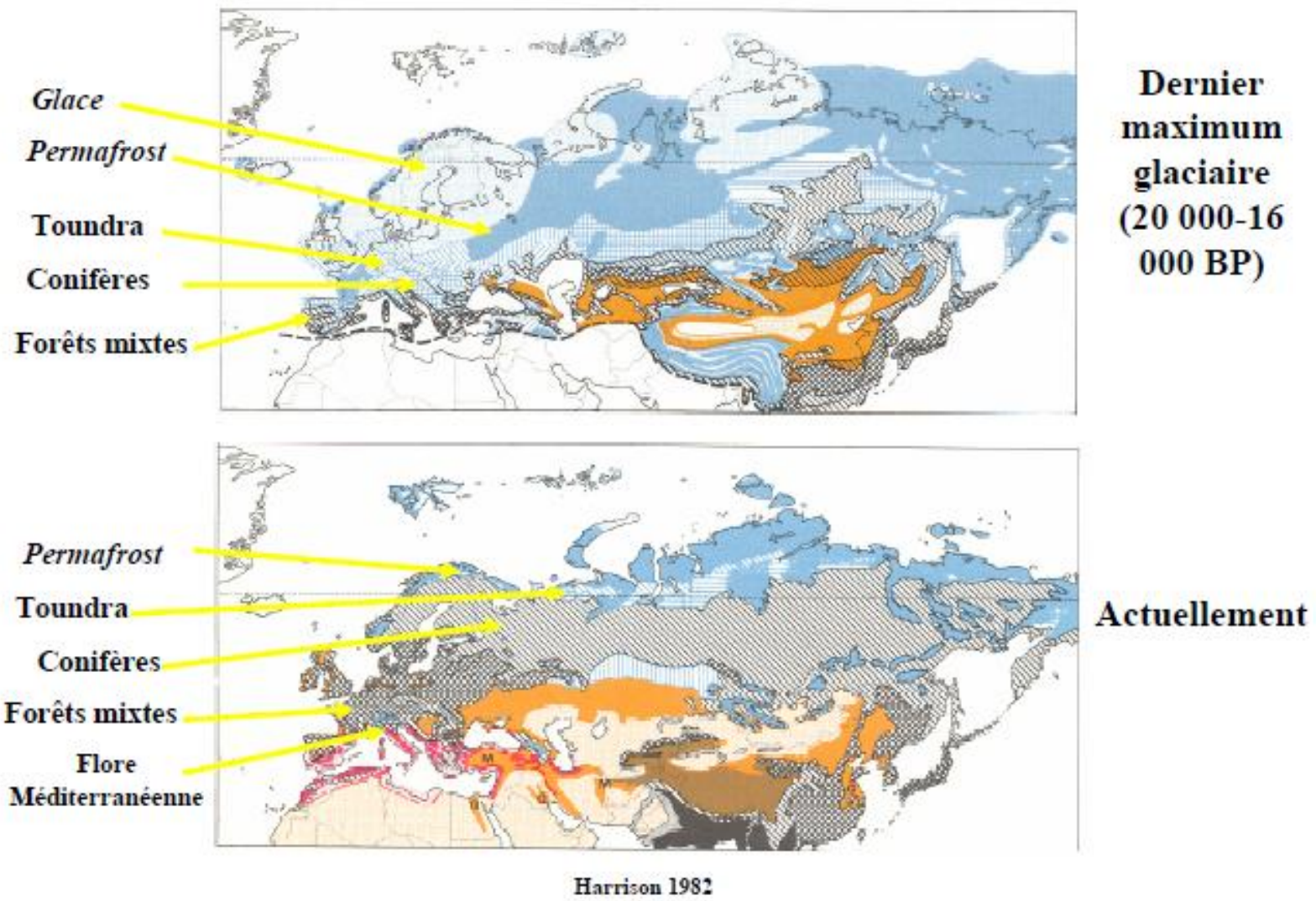


Figure 4.6 : Répartition des zones de végétation durant le dernier maximum glaciaire et la période actuelle (figure reprise de Kerdelhué 2006).

4.2.1. Impact sur la flore européenne

L'Europe possède actuellement beaucoup moins d'espèces végétales forestières que l'Asie de l'Est ou l'Amérique du Nord, et de nombreux genres d'arbres présents dans ces régions ne sont représentés en Europe que par des fossiles datant du Pré-pléistocène (Newton 2003). Durant les glaciations successives du Pléistocène, bien plus d'espèces d'arbres ne survécurent pas aux changements climatiques en Europe qu'en Amérique du Nord ou en Asie. Une des raisons principales à cela résiderait dans l'orientation des principales chaînes de montagnes en Europe : celles-ci sont orientées d'ouest en est plutôt que selon un axe nord - sud comme c'est le cas pour la chaîne des Rocheuses en Amérique du Nord. Ces montagnes, couvertes de glaciers importants durant les périodes glaciaires, formèrent une véritable barrière empêchant le passage de nombreuses plantes qui, piégées au pied de ces montagnes, auraient été éliminées par l'avancée du froid (Reid 1935 dans Newton 2003). De plus, les forêts étaient fragmentées et réduites à des surfaces beaucoup plus petites en Europe, ce qui est susceptible d'avoir causé des extinctions supplémentaires (Huntley 1993) : Lors du dernier maximum glaciaire, les forêts européennes pourraient avoir occupé moins de 5% de la surface qu'elles occupaient pendant un interglaciaire, alors que ce pourcentage est égal à 30% pour l'Amérique du Nord (Newton 2003).

4.2.2. Impact sur l'avifaune européenne

Tout comme ce fut le cas pour l'Amérique du Nord (box 4.1), l'étude des fossiles a démontré que certaines espèces d'oiseaux qui étaient présentes en Europe durant le Pléistocène sont aujourd'hui éteintes, comme par exemple le vautour *Gyps melitensis* ou l'eider *Somateria gravipes*, alors que d'autres espèces sont disparues d'Europe mais toujours présentes en Asie comme l'aigle des steppes (*Aquila*

nipalensis) et le canard mandarin (*Aix galericulata*) dont des restes fossiles ont été trouvés dans des dépôts du Pléistocène Moyen en Angleterre (Tyrberg 1998).

Beaucoup d'autres espèces étaient également plus répandues en Europe qu'actuellement.

Box 4.1 : Impact des glaciations sur l'avifaune en Amérique du Nord

Newton (2003) estime que environ un cinquième de toutes les espèces d'oiseaux, passereaux exclus, ont disparu du Nouveau-Monde durant les derniers 2,5 millions d'années (il est très difficile de faire une estimation précise pour les passereaux étant donné la rareté des fossiles pour ce groupe et les difficultés d'identification dans ce groupe)

4.3. La Phylogéographie

Ces cycles d'expansions/régressions des aires de distribution de ces espèces ont laissé des traces au niveau de leur diversité génétique (Bennett *et al*. 1991; Slatkin 1993; Avise 2000; Furlong & Brookfield 2001 ; Brito 2005). La phylogéographie, dont le terme fut mentionné pour la première fois en 1987 par Avise et ses collaborateurs (Avise *et al.* 1987) analyse les relations généalogiques entre les populations d'une même espèce ainsi que les distributions géographiques de ces populations afin d'en déduire les processus historiques ayant mené à leurs structurations génétiques et géographique actuelles. La méthode employée pour cela est le typage moléculaire (à l'aide de séquences d'ADNmt, de microsatellites, de marqueurs AFLP,…) d'individus récoltés sur l'aire considérée, et la reconstruction de leurs liens évolutifs. En cela, la phylogéographie établit un lien entre la micro- et la macroévolution car elle traite de processus évolutifs à des échelles spatiale et temporelle qui sont intermédiaires entre celles utilisées en génétique des populations et celles utilisées en phylogénie. Les échelles de temps utilisées sont en effet comprises entre quelques centaines de

milliers d'années (ou même quelques milliers d'années) et quelques millions d'années, correspondant donc à la période Quaternaire et à la fin du Tertiaire.

Les études phylogéographiques démontrèrent l'influence primordiale des oscillations climatiques du Quaternaire sur la diversité intraspécifique des espèces (Avise 2000). Les évènements du passé qui peuvent être déduits grâce à ces techniques incluent les expansions de populations, les étranglements de populations (ou « bottleneck »), les phénomènes de vicariance et de migration. Les études phylogéographiques menées sur différentes espèces tempérées vivant en Europe ont également permis de localiser les zones refuges (§4.3.1) pour ces espèces durant les périodes glaciaires et de tracer les routes de recolonisation postglaciaires (§4.3.2) empruntées par ces espèces (voir à ce sujet les travaux de Hewitt (1996, 1999, 2004) et de Taberlet *et al.* (1998) entre autres).

Les études phylogéographie constituent un outil précieux pour la mise en oeuvre des politiques de conservation des espèces. Elles permettent de définir les régions prioritaires présentant une haute valeur pour la conservation. Les analyses phylogéographiques jouent notamment un rôle important dans la définition des Unités Significatives d'Evolution ("Evolutionary Significant Units" (ESU)), une unité de conservation au niveau infraspécifique (Da Silva & Patton. 1998), ou dans celle des Unités de Gestion (« Management Units ») (Moritz 1994 ; Palsboll *et al.* 2006).

4.3.1. Zones refuges

Durant les périodes glaciaires, la plupart des organismes actuellement présents en Europe survivaient essentiellement dans quelques zones refuges situées au sud de l'Europe (Webb & Bartlein 1992 ; Taberlet *et al*. 1998 ; Hewitt 1999, 2004). Il semble en effet que, même au plus fort des périodes glaciaires, ces régions jouissaient d'un climat plus tempéré qui y aurait permis le maintien de forêts caducifoliées (Bennet *et al*. 1991) (fig. 4.6). Les études phylogéographiques menées sur différentes espèces de la faune et de la flore européennes ont confirmé l'importance des péninsules méridionales ibérique, italienne ainsi que des Balkans et de la Grèce en tant que

refuges majeurs distincts pendant la dernière glaciation (Taberlet *et al*. 1998 ; Hewitt 2004) (fig.4.7). L'existence d'autres zones refuges qui seraient située près du Caucase et des bords de la mer Noire, ainsi que dans la région des Carpates, mais également en Angleterre (Nieberding *et al*. 2005) a également pu être démontrée pour plusieurs espèces européennes telles que le chevaine (*Leuciscus cephalus* ; Durand *et al.* 1999), la vipère péliade (*Vipera berus* ; Carlsson 2003) et le campagnol roux (*Myodes glareolus ;* Deffontaine *et al*. 2005 ; Deffontaine 2008).

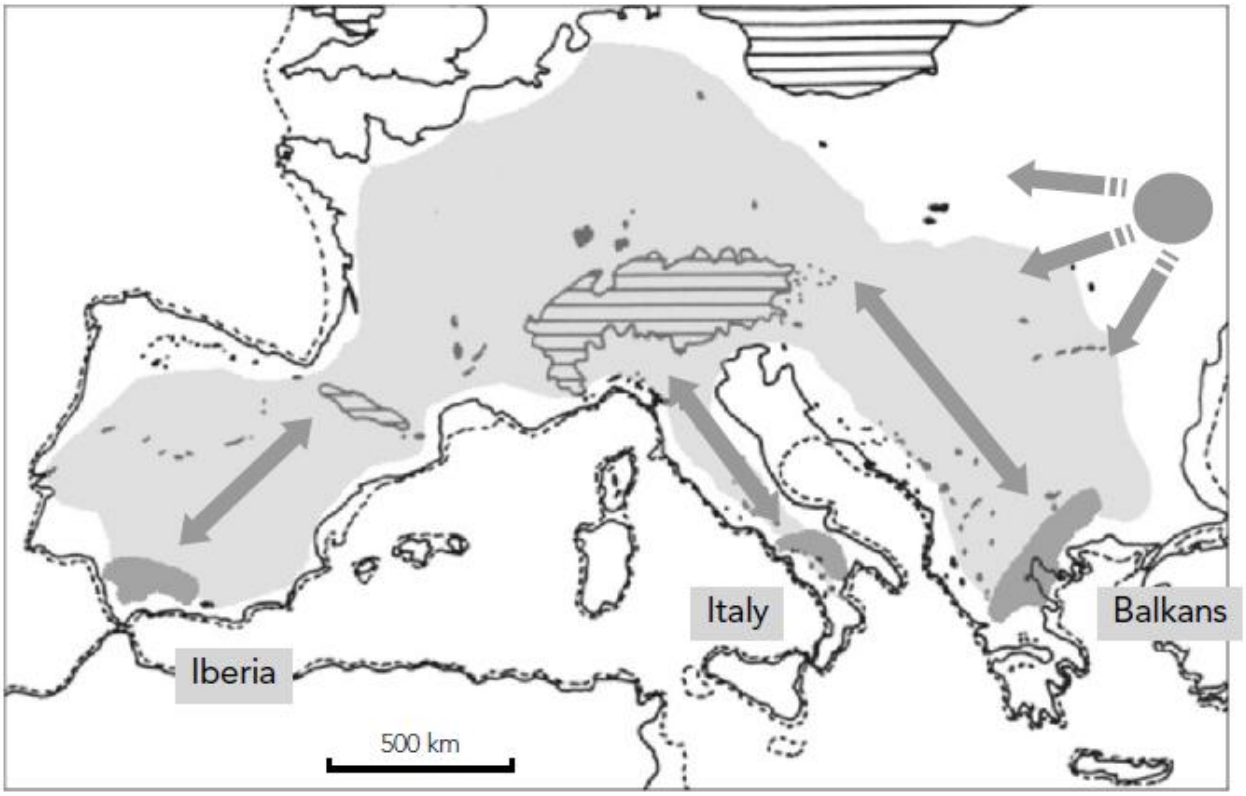


Figure 4.7. : Localisation des 3 refuges glaciaires majeurs qui ont été identifiés dans le sud-ouest de l'Espagne, le sud de l'Italie et le sud des Balkans (plus la Grèce et la Turquie) (figure reprise de Randi 2007).

En plus de ces refuges situés dans le sud et l'est de l'Europe, Stewart et Lister (2001) ont émis l'hypothèse qu'il aurait pu exister durant le Pléistocène des refuges cryptiques localisés dans le nord de l'Europe (fig. 4.8). Ces refuges nordiques se seraient situés dans des régions à la topographie abritée, comme des fonds de vallées profonds situés dans des massifs montagneux, qui fournissent des

microclimats stables adéquats. D'après ces auteurs, l'existence de ces refuges cryptiques pourrait expliquer en partie les assemblages non analogues des mammifères du Pléistocène tardif. Ces refuges « nordiques » auraient pu se situer en Belgique (Ardennes), dans le NE de la Hongrie, en Slovaquie, dans le Kent (UK) et le SO de l'Irlande. Toutefois, de nombreux auteurs ont émis des réserves quant à cette hypothèse et la validité des résultats de cette étude (J. Michaux, *com. pers*.).

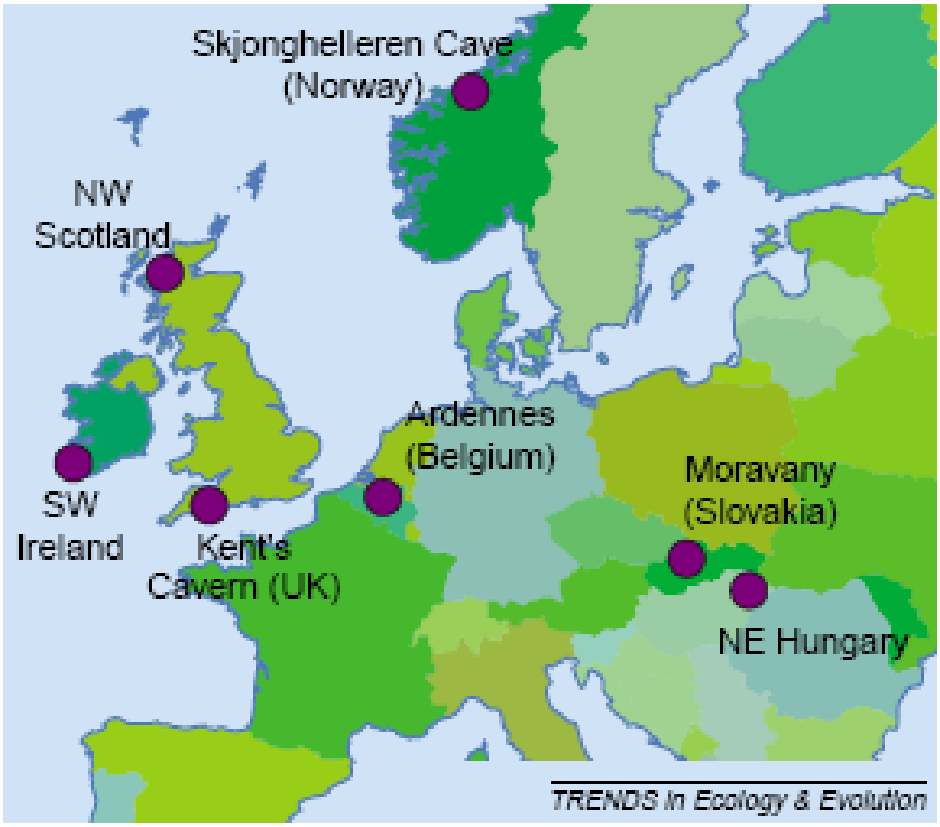


Figure 4.8: Carte reprenant la localisation des refuges cryptiques hypothétiques mentionnés par Stewart & Lister (2001) (figure reprise de Stewart & Lister 2001)

Les espèces qui peuplaient ces zones refuges formaient des assemblages inattendus pour nos standards actuels, où des espèces typiquement nordiques co-existaient avec des espèces tempérées ou même franchement méditerranéennes (Delpech 1975; Marquet 1987; Poitevin *et al.* 1990 cités par Nieberding 2005). Ainsi, en ce qui concerne les oiseaux, on a découvert dans des dépôts du Pléistocène supérieur en Europe centrale (Pologne et Hongrie) des fossiles d'espèces nordiques telles que le faucon émerillon (*Falco columbarius*), le courlis corlieu (*Numenius*

phaeopus) et le pluvier guignard (*Charadrius morinellus*) avec des restes de vautour moine (*Aegypius monachus*) et de martinet à ventre blanc (*Apus melba*), espèces typiquement méridionales (Bochenski 1985, cité dans Newton 2003 ; Boev 2006). De même, en Corrèze (France), des fossiles de lagopède alpin (*Lagopus mutus*) et de harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*) ont été trouvés avec des fossiles de faucon crécerellette (*Falco naumanni*), de monticole de roche (*Monticola saxatilis*) et de perdrix du genre *Alectoris* (Mourer-Chauviré 1975). De tels assemblages d'espèces nous fournissent des indications supplémentaires concernant les réponses individuelles des espèces au changement climatique (Newton 2003).

Durant ces périodes glaciaires du Pléistocène, l'isolement répété et durant de longues périodes de temps de populations appartenant à une même espèce dans des refuges différents favorisa la différentiation allopatrique de ces espèces à un niveau infraspécifique et l'apparition de lignées génétiques distinctes, notamment chez les oiseaux (Avise & Walker 1998 ; Avise *et al.* 1998).

Deux types de refuges peuvent être distingués suivant la façon dont se sont comportés les plantes et animaux peuplant ces refuges lors de la recolonisation postglaciaire (Kerdelhué 2006):

1. Les **refuges actifs** qui ont participé à la recolonisation vers le Nord. Les haplotypes retrouvés dans la zone refuge le sont également dans les zones d'expansion post-glaciaire.
2. Les **zones relictes** qui permirent le maintien d'haplotypes ancestraux mais ne participèrent pas à la recolonisation postglaciaire. Les haplotypes retrouvés dans ces zones relictes sont endémiques à ces zones.

La théorie voudrait que ces refuges abritent une plus large fraction de la biodiversité intraspécifique des espèces tempérées qui y ont trouvé refuge que les régions récemment recolonisées. Mais les études réalisées sur différentes espèces européennes ont démontré que ce n'était pas nécessairement le cas, la biodiversité pouvant notamment être plus riche au niveau des zones de suture (voir §4.3.3) (Petit *et al*. 2003).

4.3.2. Routes de recolonisation empruntées après le dernier maximum glaciaire

Lorsque le climat commença à se réchauffer après le dernier maximum glaciaire, (Webb & Bartlein 1992), les différentes espèces présentes dans ces zones refuges étendirent leur aire de distribution vers le nord. Cette recolonisation s'effectua à des vitesses différentes et selon des routes différentes suivant chaque espèce, en fonction de leurs exigences écologiques propres, de leurs capacités de migration ou de dispersion, et de la localisation des zones où elles avaient trouvé refuge (Taberlet *et al*. 1998 ; Webb & Bartlein 1992 ; Hewitt 1999). Sur le continent européen, plusieurs caractéristiques géographiques, tels que les chaînes de montagne orientées d'est en ouest et la mer Méditerranée au sud, affectèrent également les possibilités d'expansion et les routes de recolonisation empruntées.

Dans son article où il passe en revue les routes de recolonisation postglaciaire empruntées par différentes espèces européennes, Taberlet *et al*. (1998) note que :

- Dans beaucoup de cas, les Alpes semblent en effet avoir constitué une barrière importante pour l'expansion des génomes italiens, la colonisation de l'Europe du Nord se faisant à partir d'autres zones refuges, notamment à partir des Balkans.
- Par contre, les Pyrénées, moins élevées, constituèrent un obstacle moins important.
- L'expansion des génomes grecs et turcs semble, quant à elle, avoir été bloquée par leurs voisins plus nordiques.

Alors que ces différentes espèces étendaient leur aire de distribution vers le nord, les populations les plus méridionales de certaines de ces espèces s'éteignirent, d'autres se déplaçant en altitude, en raison du déplacement vers le nord et en altitude des zones climatiques favorables. Grâce aux grandes variations observées dans la topographie, le climat et l'habitat dans le sud de l'Europe, il est en effet possible pour une espèce de trouver à proximité un habitat adéquat pendant les cycles glaciaires (Hewitt 1999).

Tout comme pour les refuges, deux modes de recolonisation ‘extrêmes’ peuvent être distingués (Kerdelhué 2006) :

1. La **recolonisation par saut de puce** (mode pionnier), c'est-à-dire des événements de colonisation longue distance par un petit nombre d’individus; ce type de recolonisation est souvent associé à une perte de diversité génétique dans les zones d’expansion. Cette hypothèse peut expliquer les patrons de ‘Southern richness and Northern purity’observés en Europe.
2. La **recolonisation par diffusion**, c'est-à-dire une expansion progressive des populations. Ce mode de recolonisation moins classique permet une bonne conservation de la diversité génétique. Il est évoqué notamment pour les populations des régions méridionales, ayant pu survivre aux oscillations glaciaires par des mouvements de faible amplitude.

Les figures 4.9 et 4.10 reprennent les patrons de recolonisation observés pour différentes espèces européennes :

1. Le **patron « Sauterelle »** (*Chorthippus parallelus*) : la recolonisation du nord de l’Europe après la dernière glaciation se serait effectuée à partir du seul refuge Balkanique. L’expansion rapide de la population présente dans ce refuge aurait empêché le repeuplement du nord de l’Europe par les populations présentes dans les autres refuges. Les autres espèces suivant ce même patron de recolonisation sont, entre autre, *Alnus glutinosa*, *Fagus sylvatica* et *Triturus cristatus*.
2. Le **patron « Hérisson »** (*Erinaceus spp*) : la recolonisation du nord de l’Europe se serait effectuée à partir des refuges ibérique, italien et balkanique, chaque population présente dans ces différents refuges étendant son aire de distribution vers le nord (la population présente dans le refuge Turc aurait été bloquée dans son expansion par la barrière montagneuse du Caucase). Les espèces suivant ce même patron de recolonisation sont : *Quercus spp*, *Abies alba*. Le campagnol des champs, *Microtus arvalis*, présente un patron de recolonisation similaire, avec toutefois des lignées orientales supplémentaires traduisant l’existence de refuges multiples pour cette espèce durant les dernières glaciations (Haynes *et al*. 2003).

3. Le **3ème patron** de recolonisation proposé par Hewitt (1999) est celui observé pour **l'Ours brun *Ursus arctos*** : la population du refuge ibérique a recolonisé l'Europe de l'Ouest jusqu'au sud de la Scandinavie, tandis que la population présente dans le sud des Carpates ou le Caucase a recolonisé la Russie ainsi que la Finlande, la Suède et la Norvège par le Nord. Les populations d'Italie, des Balkans, de Grèce et de Bulgarie ont quant à elles été bloquées par l'expansion des populations du Sud des Carpates ou du Caucase. Une étude récente menée sur des anciennes séquences d'ADN d'ours brun remettrait toutefois en cause les refuges à partir desquels a eu lieu la recolonisation ainsi que les routes de recolonisation empruntées (Valdiosera *et al*. 2007). Les espèces suivant ce même patron de recolonisation sont : *Sorex araneus*, *Arvicola terrestris*, *Crocidura suaveolens*.

Parmi les nombreuses études phylogéographiques réalisées par la suite, certaines confirmèrent ces 3 patrons de recolonisation postglaciaire décrits par Hewitt (1999), tout en les nuançant ; tandis que d'autres études permirent de découvrir des nouveaux patrons de recolonisation, tels que :

1. Le **patron « mulot sylvestre »** (*Apodemus sylvaticus*) : cette espèce serait exclusivement remontée de la péninsule ibérique (Michaux *et al.* 2003).
2. Pour la **musaraigne bicolore** (*Crocidura leucodon*), la recolonisation se serait faite à partir d'un refuge italo-balkanique pour la lignée européenne ; tandis que les populations orientales qui subsistèrent dans plusieurs refuges situés le long de la côte sud de la mer Noire pendant la dernière glaciation ne s'étendirent pas après la dernière glaciation (Dubey *et al*. 2007).
3. D'autres espèces telles que le **campagnol roussâtre** (*Clethrionomys glareolus*, syn. *Myodes glareolus*), le **hamster** (*Cricetus cricetus*) (fig. 4.10) et le **rat des moissons** (*Micromys minutus*) auraient recolonisé l'Europe à partir de régions refuges situées plus à l'est que les trois refuges méditerranéens classiques (péninsules ibérique, italienne et balkanique) après la dernière glaciation. Ces régions sources seraient situées dans les Carpates et probablement aussi d'autres régions plus lointaines comme l'Oural pour le campagnol roussâtre (Deffontaine *et al*. 2005), dans les régions de l'Ukraine et des plaines méridionales de Russie pour le hamster (Neumann *et al.* 2005), et dans les régions centrales et orientales d'Asie pour le rat des moissons (Yasuda *et al*. 2005).

4. Enfin, certaines espèces plus nordiques, telles que le **campagnol nordique** (*Microtus oeconomus*) et plusieurs espèces de **lemmings**, qui ont survécu dans des régions plus nordiques que les refuges méditerranéens durant les périodes glaciaires présentent des patrons de recolonisations distincts des espèces plus méridionales (Brunhoff *et al.* 2003).

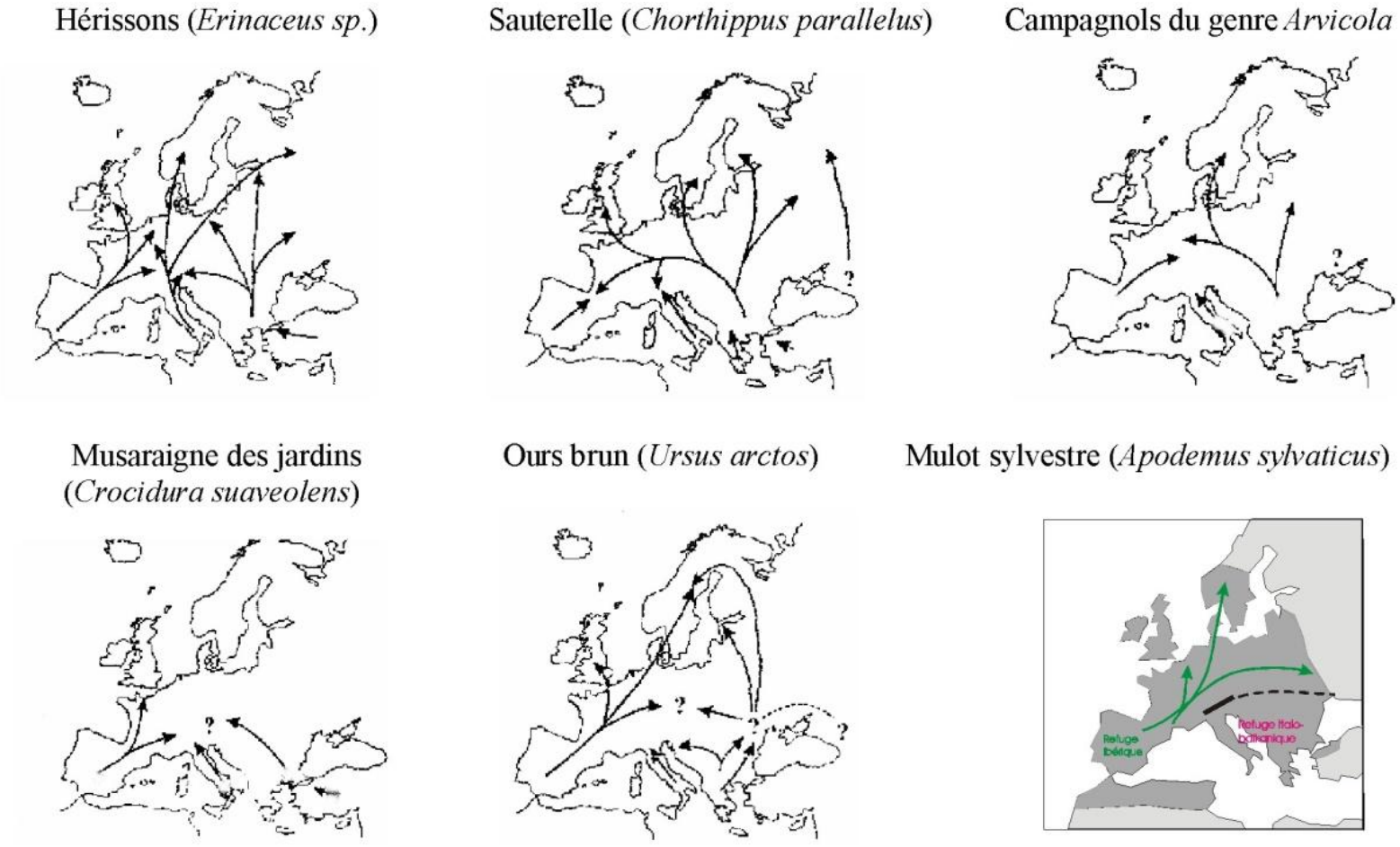


Figure 4.9. : Routes de recolonisation postglaciaires et régions refuges pour différentes espèces appartenant à la faune européenne - synthèse (Hewitt 2001, Michaux et coll. 2003 ; figure reprise de Deffontaine 2007).

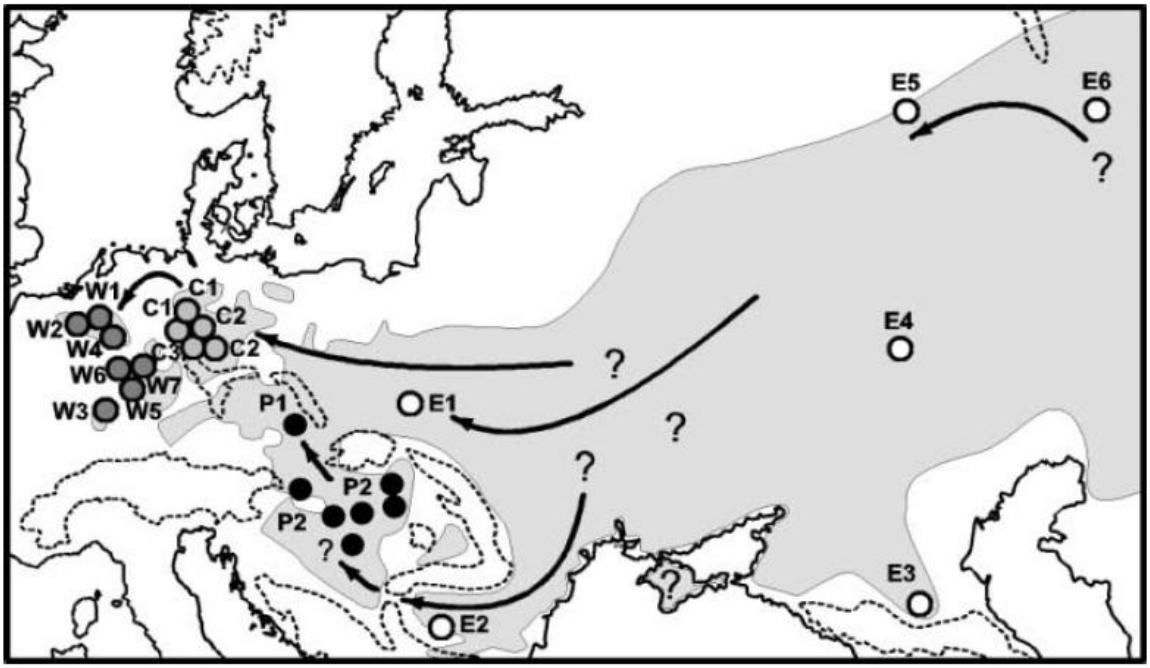


Figure 4.10. : Distribution géographique actuelle, refuges glaciaires potentiels (**?**) et routes de recolonisation post-glaciaire observées pour le hamster (*Cricetus cricetus*) (figure reprise de Neumann *et al.* 2005).

4.3.3. Zones de suture

Les lieux où se rencontrent les lignées issues de refuges différents définissent des zones de suture. Ces zones de suture, localisées aux points de contact entre routes de colonisation et autour de barrières naturelles, sont définies comme des 'bandes de chevauchement géographique entre les principaux assemblages biotiques' (Remington 1968 dans Taberlet *et al*. 1998). Elles sont caractérisées par des chevauchements de distribution, des phénomènes d'hybridation ou de parapatrie. Elles sont souvent des zones de diversité génétique maximale en termes de nombre d'haplotypes rencontrés et de différences entre les haplotypes, car elles comportent des individus issus de lignées différentes au sein d'une même population. Diversité maximale ne signifie donc pas zone refuge.

D’après les études menées sur la flore et la faune européennes, il existe au moins 4 zones de suture principales pour cette région (fig. 4.11) :

1. La zone de suture pyrénéenne représente la jonction entre les populations de la péninsule ibérique et les autres populations.
2. La zone de suture alpine représente la jonction entre les populations italiennes et celles issues de refuges situées plus à l’est.
3. La zone de suture centrale européenne représente la jonction entre les populations ibériques et celles issues de refuges situés plus à l’est.
4. La zone de suture située dans le centre de la Scandinavie représente la jonction entre les populations provenant du sud et celles provenant du nord-est.

Figure 4.11. : Localisation des principales zones de suture en Europe (figure reprise de Hewitt 2000).

4.3.4. Le cas des oiseaux

Dans son ouvrage consacré à la phylogéographie, Avise (2000) écrivait que « par rapport aux autres espèces, les populations d'oiseaux présentent une énigme en regard des niveaux supposés de structuration géographique et d'amplitude du flux génétique. » En effet, selon lui :

- D'un côté, les oiseaux (essentiellement les mâles) présentent souvent une forte philopatrie (Newton 1998), ce qui entraîne une limitation importante des flux géniques entre populations. En conséquence, on observe pour beaucoup d'espèces des différences marquées entre populations conspécifiques dans les caractéristiques du chant, de la taille, du plumage ou d'autres caractéristiques phénotypiques.

- D'un autre côté, la plupart des oiseaux possèdent un potentiel exceptionnel de dispersion grâce à leurs capacités de vol et leur inclination à migrer. On pensait donc que cette grande capacité de dispersion empêcherait l'observation de lignées génétiques distinctes chez ces espèces.

De fait, beaucoup d'études basées sur les fréquences alléliques suggèrent que les populations d'oiseaux vivant dans les régions tempérées montrent typiquement moins de structuration génétique que les populations conspécifiques de la plupart des poissons d'eau douce, des petits mammifères, reptiles et amphibiens étudiés sur des régions géographiques comparables et en utilisant des marqueurs génétiques possédant des taux de mutations similaires (Avise 2000).

Cependant, des études phylogéographiques effectuées sur différentes espèces d'oiseaux à l'aide de marqueurs génétiques plus adéquats ou plus sensibles tels que le gène codant pour le cytochrome b et la région contrôle de l'ADN mitochondrial (ADN mt), pour citer les plus utilisés, ont démontré qu'il était tout à fait possible de mettre en évidence des patrons phylogéographiques structurés. Plusieurs espèces d'oiseaux ont ainsi été réexaminées d'un point de vue généalogique, et une grande variété de patrons d'ADNmt a pu être découverte (Tableau 4.1). Ainsi, par exemple :

- Une étude menée sur le bécasseau variable (*Calidris alpina*), espèce avec une aire de distribution circumpolaire, révèle une structuration des populations prononcée chez cette espèce côtière migratrice (Wenink *et al.* 1993) (fig. 4.12).

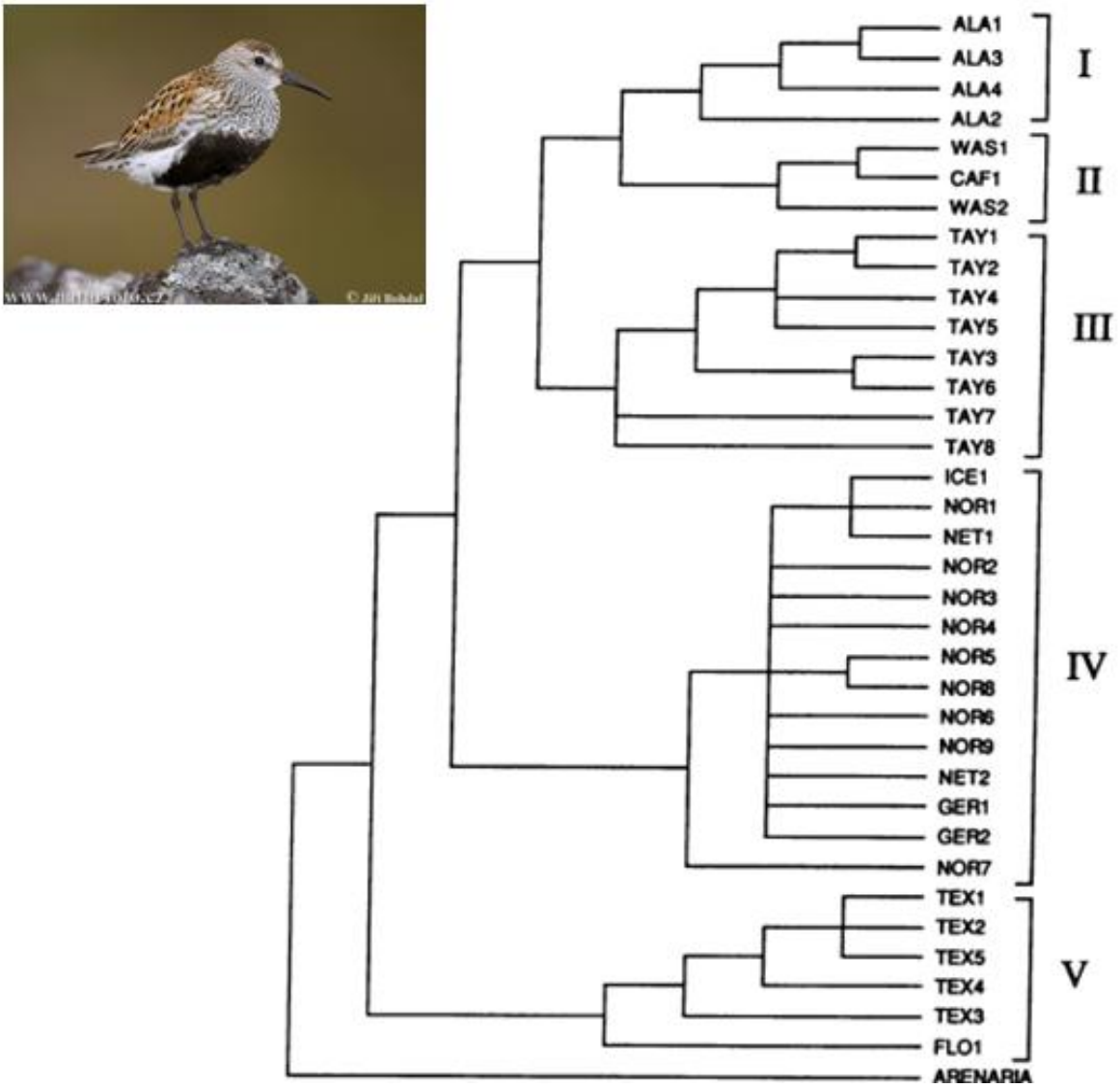


Figure 4.12 : Arbre de maximum de parcimonie réalisé à partir des 73 séquences d'ADNmt provenant de 73 individus de *Calidris alpina (ALA= Alaska ; WAS= Washington ; CAF= California ; FLO= Floride ; Tex= Texas ; ICE= Islande ; NOR= Norvège ; NET= Pays-Bas ; GER= Allemagne ; TAY= péninsule de Taymyr (Russie))* (figure reprise de Wenink *et al*. 1993 ; © photo : Jiri Bohdal).

Tableau 4.1 : Comparaison des diversités nucléotidiques, haplotypiques, patrons de dispersion et dates d'expansion observes chez diverses espèces d'oiseaux (tableau repris de Qu *et al*. 2005).

Espèce	*Zone d'étude*	Marqueur employé	Diversité nucléotidique (π)	Diversité haplotypique (h)	Structure phylogéographique	Date d'expansion (*10^3 ans)	Glaciations	Référence
Sterne fuligineuse *Sterna fuscata*	Océans Atlantique, Pacifique et Indien	mtDNA CR	0.0007-0.0012	0.53	Trois clades : Atlantique, Indo-Pacifique et SO Pacifique	10	Cycle final de glaciation du Pléistocène (12.5-17.5 kyr)	Peck & Congdon 2004
Sterne fuligineuse *Sterna fuscata*	Océans Atlantique, Pacifique et Indien	mtDNA CR	0.029	0.82-0.90	Deux clades : Atlantique et Indo-Pacifique	7.5-187	Cycle final de glaciation du Pléistocène (12.5-17.5 kyr)	Avise *et al.* 2000
Gypaete barbu *Gypaetus barbatus*	Régions tempérées et tropicales	mtDNA CR	0.0292	0.932	Deux clades : Ouest, et Est et Tropiques	12-14	Maximum glaciaire du pléistocène	Godoy *et al*. 2004
Pingouin torda *Alca torda*	Océan Atlantique	mtDNA CR	0.0093-0.0198	0.81-0.97	Deux clades		Glaciations du Pléistocène	Moum & Arnason 2001
Guillemot de Troïl *Uria aalge*			0.0042-0.0066	0.68-0.89	Manque de structure géographique			
Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*	Suède	mtDNA RFLP			Taille de l'échantillon trop faible pour déterminer des subdivisions	100	Dernière glaciation du Pléistocène	Tegelström *et al*. 1990
Eider à duvet *Somateria mollissima*	Europe du Nord	mtDNA CR	0.004-0.033	0.6-1	Isolement par la distance	10	Glaciation Weichsel (20 kyr)	Tiedemann *et al*. 2004
Verdier d'Europe *Carduelis chloris*	Europe	mtDNA CR	0.00134	0.612	Deux clades : Nord de l'Europe et Sud de l'Europe	5-8	Glaciations post-Pléistocène	Merila *et al*. 1997
Outarde barbue *Otis tarda*	Europe	mtDNA CR, cyt *b*, tRNA's	0.0032	0.17	Deux clades : Péninsule Ibérique et reste de l'Europe	200	Dernière période glaciaire / ou plusieurs périodes froides du Quaternaire	Pitra *et al*. 2000
Gorge-bleue à miroir *Luscinia svecica*	Eurasie	mtDNA CR, cyt *b*	0.00023-0.003	0.86	Deux clades : groupes nordique et méridional	15	Glaciations post-Pléistocène	Zink *et al*. 2003
Bergeronnette printanière *Motacilla flava*	Eurasie	mtDNA cyt *b*, ND_3	0.0025-0.0047	0.76	Trois clades : Europe, Asie du SO, Asie du NE et Asie du SE			
Bergeronnette citrine *Motacilla citreola*	Eurasie	mtDNA cyt *b*, ND_3	0.0014-0.0022	0.86	Deux clades : est et Ouest		Dernière glaciation du Pléistocène	Pavlova *et al*. 2003

Perdrix bartavelle *Alectoris graeca*	Zone tempérée	mtDNA CR	0.008	0.76	Deux clades : Sicile et les autres régions	12	Glaciation Riss (2-13.5 kyr)	Randi *et al*. 2003
Paruline des buissons *Oporornis tolmiei*	Amérique du Nord	mtDNA cyt *b*	0.005	0.776	Deux clades : USA et Mexique	12.5	Maximum glaciaire du Pléistocène	Mila *et al*. 2000
Paruline jaune *Dendroica petechia*	Amérique du Nord	mtDNA CR	0.0172	0.38	Subdivision Est-Ouest des populations. Trois clades	10	Dernière glaciation du Pléistocène	Milot *et al*. 2000
Bruant chanteur *Melospiza melodia*	Amérique du Nord	mtDNA CR	0.00095-0.008	0.77	Stade intermédiaire de structure phylogéographique entre la paraphylie et la monophylie réciproque	12	Glaciations du Pléistocène	Fry & Zink 1998
Tétras sombre *Dendragapus obscurus*	Région Ouest de l'Amérique du Nord	mtDNA CR	0-0.0075	0.41	Trois clades : nord-est, ouest et sud	240-700	Glaciations du Pléistocène	Barrowclough *et al*. 2004
Bécasseau variable *Calidris alpina*	Toundra Arctique de l'hémisphère Nord	mtDNA CR, cyt *b*	cr :0.0003-0.0066 cyt *b* : 0.0009-0.0022	cr : 0.45 cyt *b* : 0.47	Cinq clades : Alaska, côte Ouest de l'Amérique du Nord, Golfe du Mexique, Europe de l'Ouest et Péninsule de Taymyr	90-350	Glaciations de la seconde moitié du Pléistocène	Wenink *et al*. 1993
Red-necked snow finch *Pyrgilauda ruficollis*	Plateau Tibétain	mtDNA CR, cyt *b*	0.00415 cr :0.00372 cyt *b* : 0.00629	0.94 cr : 0.904 cyt *b* : 0.952	Pas de divergence phylogéographique	70-190	Pléistocène extensif (175 kyr)	Qu *et al*. 2005

- La mésange de Caroline (***Poecile carolinensis***) présente des clades très différents entre l'Est et l'Ouest de l'Alabama, correspondant à deux refuges Pléistocènes distincts (Gill *et al*. 1993). Une autre espèce Nord américaine, la bernache du Canada, *Branta canadensis*, présente deux clades phylogéographiques correspondant aux deux sous-espèces reconnues depuis longtemps et dont les aires de reproduction en Amérique du Nord ne se chevauchent presque pas (Scribner *et al.* 2003). De même, une étude phylogéographique menée sur la sitelle à poitrine blanche (*Sitta carolinensis*) a pu mettre en évidence l'existence de quatre clades distincts, résultat de l'isolement des populations dans différentes régions et de leur évolution in-situ (Spellman & Klicka 2007) (fig. 4.13).

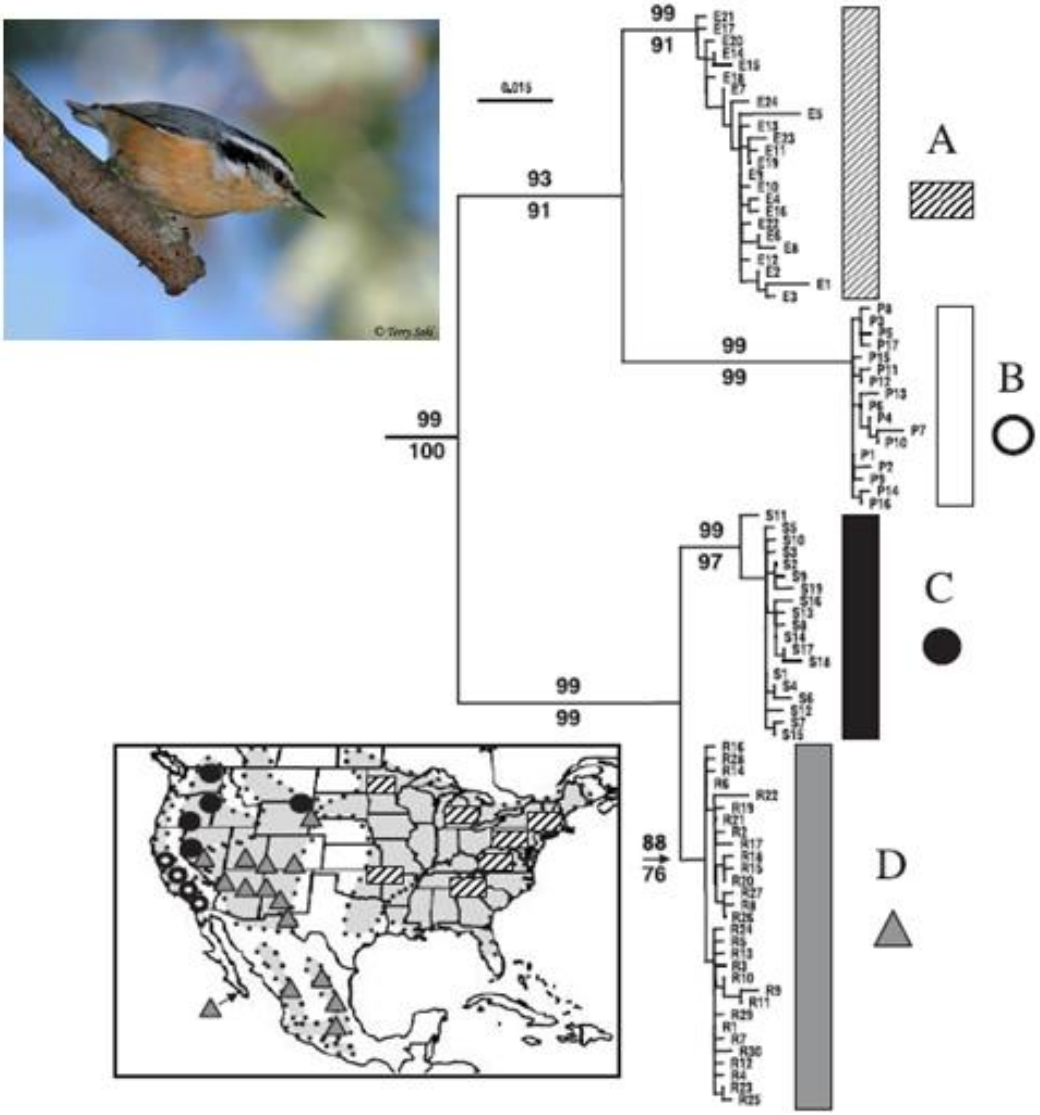
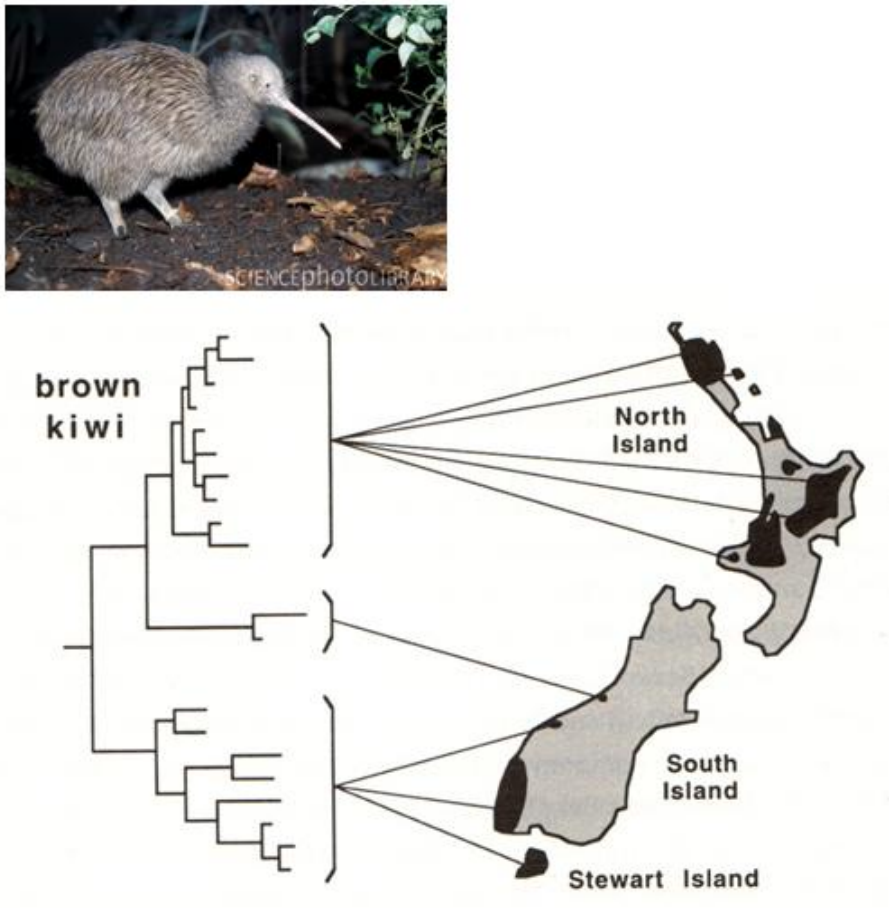


Figure 4.13 : Arbre de maximum de vraisemblance réalisé à partir des séquences d'ADNmt provenant de 216 individus de Sitta canadensis. Les nombres au dessus et en dessous des branches correspondent aux valeurs de bootstrap. A= clade oriental ; B= clade pacific ; C= clade de la Sierra Nevada orientale ; D= clade des Montagnes Rocheuses, du Mexique et du Grand Bassin (figure reprise de Spellman & Klicka 2007 ; © photo : Terry Sohl).

- Le kiwi austral (*Apteryx australis*), en raison de son caractère aptère et de ses faibles capacités de dispersion, constitue un exemple extrême chez les oiseaux : deux espèces morphologiquement cryptiques seraient actuellement fusionnées en une seule espèce polytypique (Baker *et al. 1995*).



-

Figure 4.14. : Patron phylogéographique du kiwi austral (*Apteryx australis*) (d'après Baker *et al*. 1995). Gauche : Phylogénie obtenue à partir de l'analyse des séquences du gène mitochondrial codant pour le cytochrome b. Droite : carte de la Nouvelle-Zélande indiquant la distribution actuelle de cette espèce (zones en noir) et la localisation des sites de collecte des échantillons pour les phylogroupes majeurs pour lesquels les valeurs de bootstrap étaient supérieures à 95% (figure reprise de Avise 2000 ; © photo : Sciencephotolibrary).

Ce résultat (structure des populations très subdivisées et espèces cryptiques) serait une conséquence relativement récente de la fragmentation de l'aire de distribution durant le Pléistocène couplée à un faible pouvoir de dispersion et à une dérive génétique au sein des petites populations (fig. 4.14). L'étude d'anciennes séquences d'ADN a également mis en évidence la perte de diversité des populations actuelles, et la distribution passée de cette espèce (Shepherd & Lambert 2008)

- Par contre, des études menées sur d'autres espèces nord-américaines comme le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus***)**, le pic mineur (*Picoides pubescens*) et l'oie des neiges (*Chen caerulescens*) concluent à l'absence de structure phylogéographique claire ou à une structure phylogéographique très faible pour ces espèces à travers l'Amérique du Nord (Ball *et al*. 1988 ; Avise *et al.* 1992 ; Ball & Avise 1992 ; Quinn 1992 ; Avise 2000). Cela pourrait être, entre autres, le résultat d'une expansion rapide de ces espèces après le Pléistocène à partir d'un seul refuge vers des régions autrefois couvertes par des glaces (Avise 2000).

- *En Europe*

La majorité des études phylogéographiques qui ont été menées sur différentes espèces d'oiseaux en Europe ont été limitées à des sous-ensembles d'échantillons provenant des trois refuges putatifs, i.e. les péninsules ibérique, italienne et balkanique (Brito 2005), soit en raison d'un échantillonnage restreint (Merilä *et al*. 1997 ; Bensch & Hasselquist 1999 ; Kvist *et al*. 2003 ; Zink *et al*. 2003), soit en raison de l'absence de certaines espèces dans un ou plusieurs des trois refuges présumés (Pitra *et al*. 2000 ; Kvist *et al.* 2001 ; Randi *et al.* 2003 ; Gay *et al*. 2004). Il existe toutefois quelques exceptions telles que l'étude menée par Griswold & Baker (2002) sur le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), celle menée par Brito en 2005 sur la chouette hulotte (*Strix aluco*), et, dans une moindre mesure, l'étude menée par Liukkonen-Anttila *et al*. (2002) sur la perdrix grise (*Perdix perdix*) où chacun des trois refuges potentiels ont pu être échantillonnés, de même que des populations nord-européennes.

Comme pour les autres taxons (mammifères, insectes, reptiles, végétaux…), les résultats obtenus pour les oiseaux présentent une grande diversité dans leurs structures phylogéographiques et les routes de recolonisation empruntées :

1. Certaines des espèces étudiées ne présentent **pas de patron phylogéographique structuré** au niveau de la région Paléarctique

occidentale, comme c'est par exemple le cas pour le pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) (Zink *et al*. 2002a), le pic épeiche (*Dendrocopos major*) (Zink *et al*. 2002b), la chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) (Koopman *et al*. 2005), la corneille noire ou mantelée (*Corvus corone*) (Haring *et al.* 2007) et le grand corbeau (*Corvus corax*) (Kryukov & Suzuki 2000). Plusieurs raisons peuvent être avancées pour expliquer cette absence de structuration génétique :

- un échantillonnage trop limité ou l'utilisation de marqueurs moléculaires pas assez sensibles ou non adéquats (Crochet *et al*. 2000) ;
- des mœurs nomades (Questiau *et al*. 1999 ; Ottvall *et al*. 2002) ou des taux élevés de dispersion sur des longues distances (Koopman 2005) ;
- un évènement de recolonisation récent après la dernière glaciation (Zink 2002b), cette recolonisation ayant pu s'effectuer à partir d'une région source autre que les refuges potentiels « classiques » situés dans le sud de l'Europe, comme c'est le cas pour la nette rousse (*Netta rufina*) (Gay 2004) et la mésange boréale (*Parus montanus*) (Kvist *et al.* 2001). Ces deux espèces auraient recolonisé l'Europe à partir de régions situées plus à l'Est, en Asie. Dans le cas de la nette rousse, la colonisation de l'Europe à partir d'individus provenant d'Asie de l'Ouest serait très récente, vers les années 1800. Pour la mésange boréale, la recolonisation aurait pu se faire à partir d'une zone refuge située dans le sud-est asiatique. D'autres espèces telles que le faucon sacré (Falco cherrug) auraient recolonisé l'Europe et l'Asie à partir de populations situées en Afrique durant une ou plusieurs périodes interglaciaires (Nittinger *et al*. 2007).

Parmi les espèces qui présentent une distribution holarctique et qui ont pu être échantillonnées à la fois dans la région Paléarctique et dans la région Néarctique, on note toutefois que, malgré l'absence de structure phylogéographique claire au niveau de la région Paléarctique, il existe une forte différenciation génétique entre les individus eurasiatiques et les individus nord-américains, le détroit de Béring ainsi que les océans Atlantique et Pacifique constituant des barrières importantes aux échanges entre les

régions Paléarctique et Néarctique (Drovetski *et al*. 2004 ; Gay *et al*. 2004 ; Koopman *et al.* 2005 ; Zink *et al*. 2002a) (fig. 4.15).

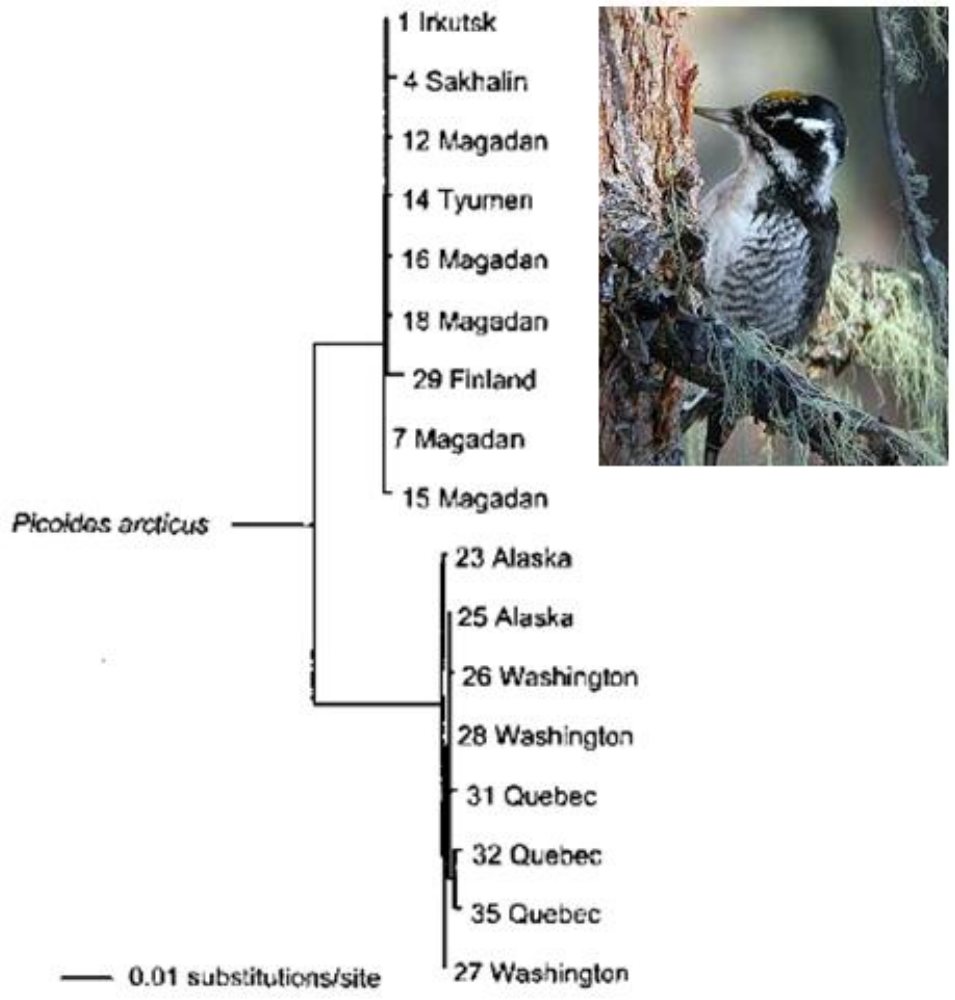


Figure 4.15 : Arbre de maximum de vraisemblance réalisé à partir des haplotypes de pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) d'Amérique du Nord et d'Eurasie (arbre enraciné à partir d'une séquence de pic à dos noir (*Picoides arcticus*) (figure reprise de Zink *et al.* 2002 ; © photo : Doug Backlund).

2. D'autres espèces européennes tempérées présentent des **patrons de recolonisation en accord avec l'hypothèse des refuges méditerranéens** (péninsules ibérique, italienne et balkanique) (Taberlet *et al*. 1998 ; Hewitt 1999), confirmant l'importance de ces régions méditerranéennes en tant que zones refuges pour les oiseaux durant les périodes glaciaires. Pour ces

espèces, la recolonisation du nord de l'Europe se serait faite à partir d'un ou de plusieurs des 3 refuges méditerranéens :

- La mésange charbonnière (*Parus major*), la mésange bleue (*Parus caeruleus*) (fig. 4.16) et la chouette hulotte (*Strix aluco*) (fig. 4.17) présentent un patron de recolonisation semblable à celui décrit par Hewitt (1999) pour *Chorthippus*, c'est-à-dire une recolonisation du Nord de l'Europe qui s'est effectuée essentiellement à partir d'un refuge balkanique (Kvist 2000 ; Brito 2005). Il en résulte notamment pour la mésange bleue une large zone de contact secondaire entre les populations balkaniques et ibériques, qui s'étend du sud de l'Espagne au sud de la France et au centre de l'Italie (Kvist *et al*. 2004).

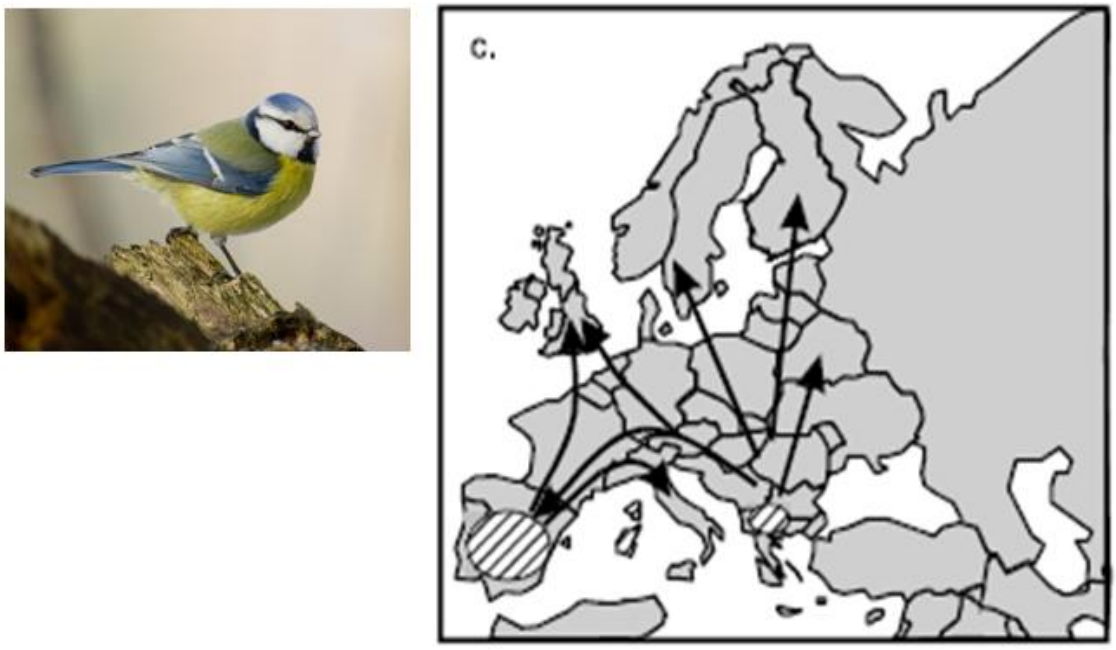


Figure 4.16 : Zones de refuges (aires hachurées) et routes de recolonisation possibles pour la mésange bleue (*Parus caeruleus*) à la fin du dernier âge glaciaire (figure reprise de Kvist *et al*. 2004 ; © photo : http://www.loos-en-gohelle.fr).

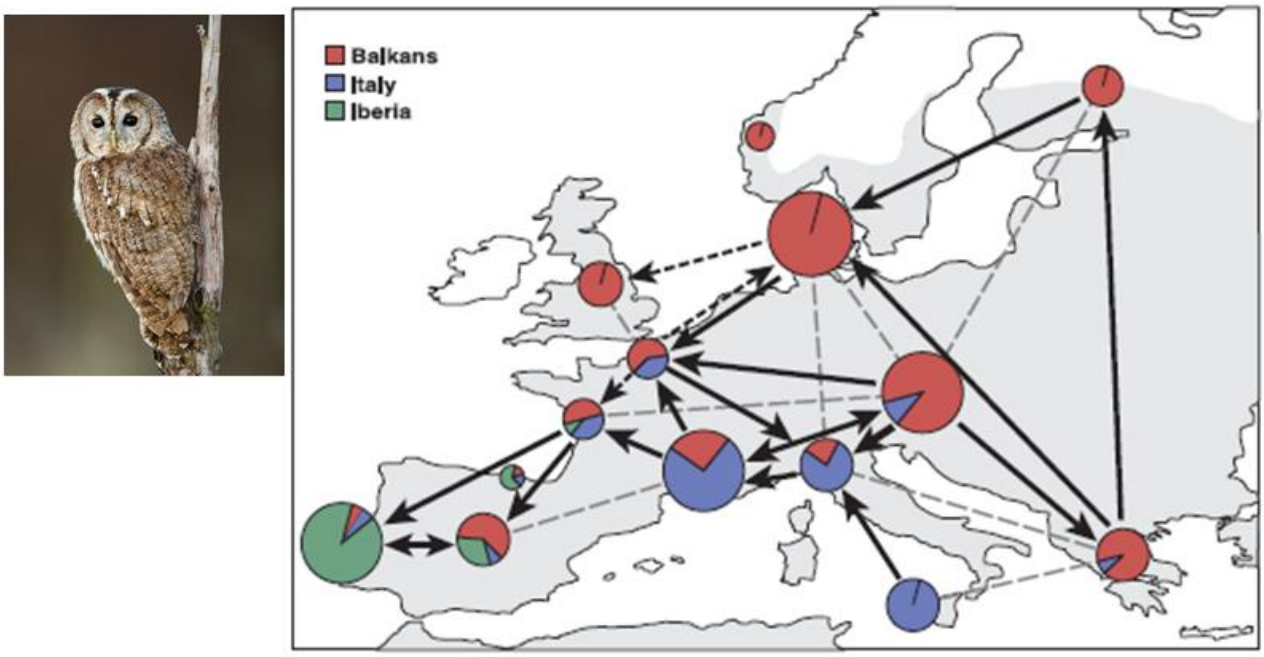


Figure 4.17 : Distribution des haplotypes et flux génique entre les populations de chouette hulotte (*Strix aluco*) (figure reprise de Brito 2005 ; © photo : E. Neep).

- La perdrix grise (*Perdix perdix*) présente un patron phylogéographique différent (Liukkonen-Anttila *et al*. 2002) (fig. 4.18), en accord avec le patron de colonisation observé pour l'ours brun (Taberlet *et al*. 1998), c'est-à-dire (i) un clade ouest-européen probablement originaire d'un refuge situé dans la péninsule ibérique et regroupant les individus de France, Angleterre, Allemagne, Pologne, Italie et Autriche, ; (ii) un clade est-européen regroupant les individus de Finlande, Bulgarie, Grèce, et dont la zone refuge serait située dans les Balkans ou près du Caucase. Un patron phylogéographique plus ou moins similaire est observé chez la Rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*), avec deux lignées génétiques divergentes en Europe qui sont récemment entrées en contact mais ont évolué en allopatrie depuis environ 70 000 ans (Bensch & Hasselquist 1999).

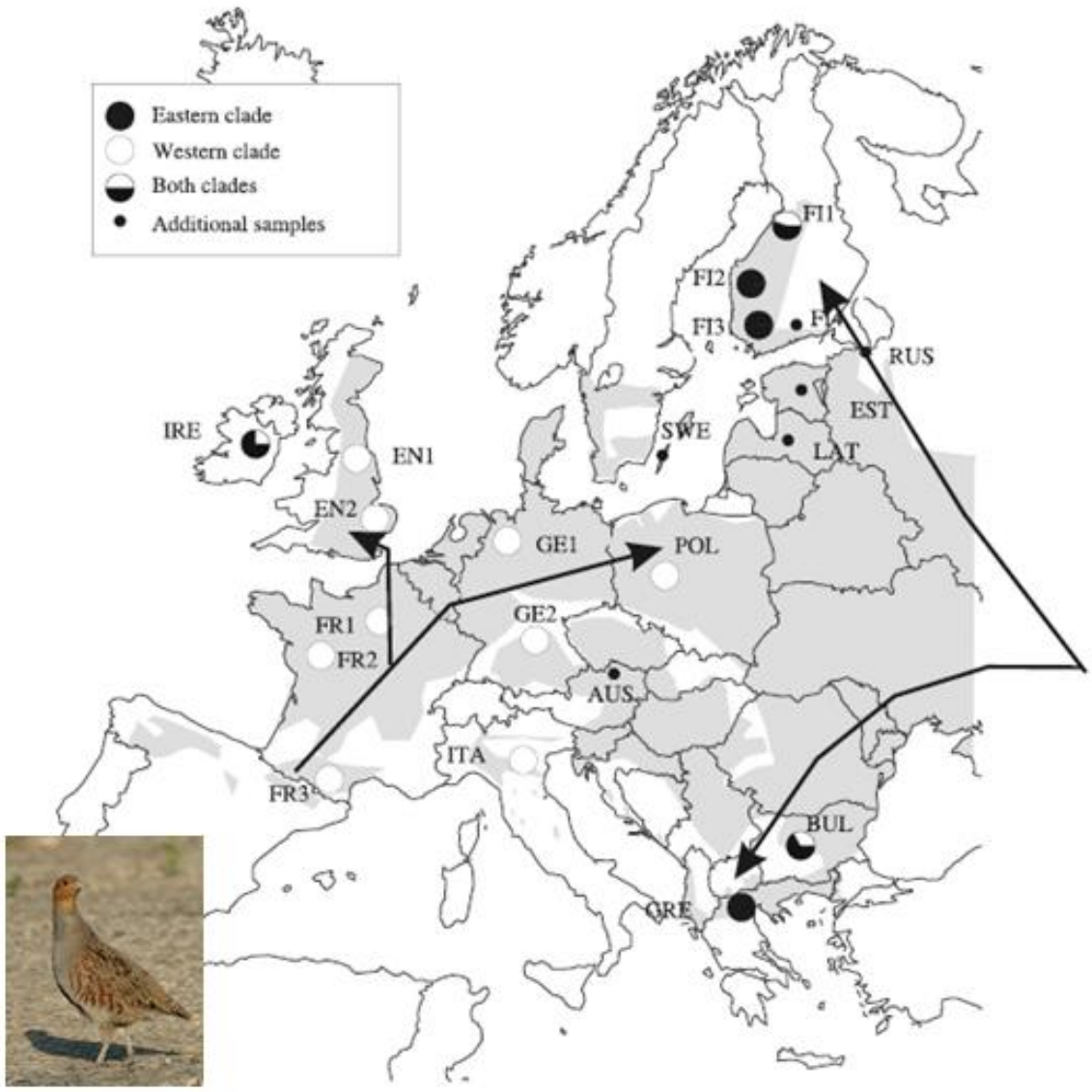


Figure 4.18: Répartition géographique de la perdrix grise (*Perdix perdix*) en Europe (zones grisées) ; distribution des haplotypes orientaux (noir) et occidentaux (blanc) dans les populations échantillonnées (cercles) ; routes de recolonisations post-glaciaires pour les clades orientales et occidentales (figure reprise de Liukkonen-Anttila *et al*. 2002 ; © photo : N. Blake).

3. A côté de ces patrons phylogéographiques « classiques », d'autres espèces comme certains oiseaux marins et/ou nordiques (dont certaines comme le harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*) étaient beaucoup plus répandues pendant les périodes glaciaires (Newton 2003)), présentent des patrons phylogéographiques différents (Johnson *et al*. 2007). Ainsi, par exemple :
    - Les populations européennes d'Eider à duvet (*Somateria mollissima*), espèce marine nordique, auraient survécu dans un seul refuge

nordique lors de la dernière glaciation (Tiedemann *et al*. 2004). Ce refuge serait situé dans le sud de la Suède, près de la région du Kattegat/Skagerrak qui fut une des rares côtes libres de glace pendant la dernière glaciation. A la fin de la dernière glaciation, cette population aurait alors colonisé les régions situées plus à l'ouest et au nord (fig. 4.19).

- Comme l'Eider à duvet, l'oie à bec court (*Anser brachyrhynchus)* aurait survécu dans une seule grande zone refuge nordique. Cette région, couverte par la toundra lors de la dernière glaciation et à partir de laquelle se serait effectuée la recolonisation, serait située dans le nord-ouest de l'Europe (Ruokonen *et al*. 2004).
- Les espèces marines telles que *Alca torda*, *Uria aalge* et diverses espèces de *Laridae* ont survécu dans des zones refuges situées au bord de l'Atlantique, en Méditerranée ou dans la mer Caspienne (Kidd *et al*. 1998; Liebers *et al*. 2001; Moum *et al.* 2001).

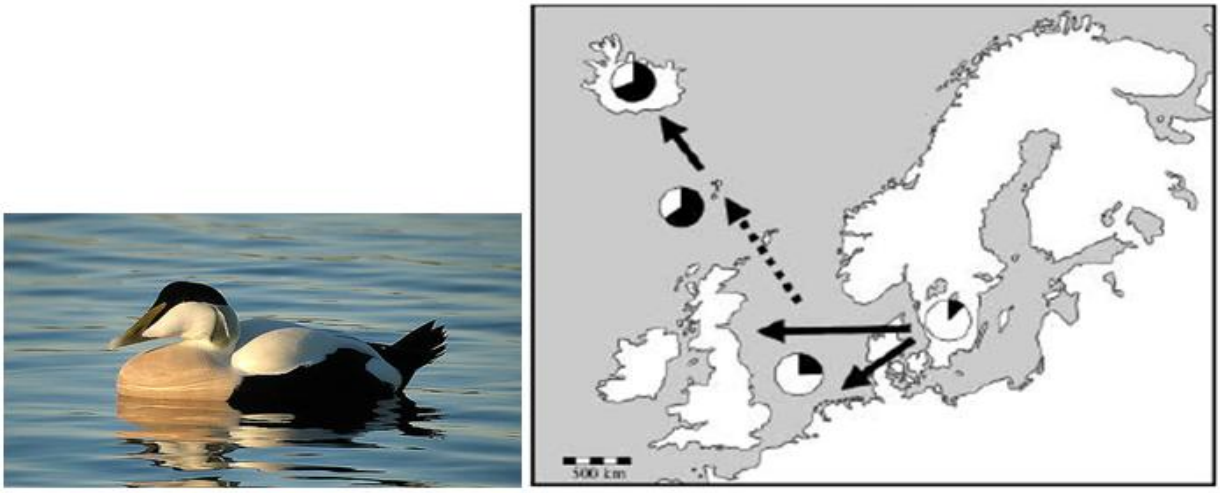


Figure 4.19 : routes de colonisation (flèches) empruntées par l'eider à duvet (*Somateria mollissima*) après la dernière glaciation ; fréquences des haplotypes dans les différentes populations échantillonnées (figure reprise de Tiedemann *et al.* 2004 ; © photo : S. Johansson).

V OBJECTIFS

5.1. Choix de *Cinclus cinclus* pour la réalisation d'une étude phylogéographique

Le cincle plongeur possède de nombreuses caractéristiques qui en font un sujet particulièrement intéressant pour la réalisation d'une étude phylogéographique :

- Présent en Europe, en Afrique du Nord et en Asie, il possède une aire de distribution très large et fragmentée (fig. 3.2) (Cramp 1988; Hagemeijer & Blair 1997).
- Les représentants de cette famille (*Cinclidae*) sont strictement inféodés aux cours d'eau rapides en raison de leur régime alimentaire composé quasi-exclusivement d'invertébrés benthiques.
- Une variation clinale importante concernant la taille du corps et la coloration du plumage est observée chez le cincle plongeur, ce qui entraîna la description de nombreuses sous-espèces (Cramp 1988) dont la validité est souvent sujette à caution (Tyler & Ormerod 1994). Sur les treize sous-espèces reconnues, dix sont présentes dans la région Paléarctique occidentale, et au moins trois autres sont présentes dans la partie orientale de son aire de distribution (Afghanistan, Chine centrale, Sibérie occidentale) (Cramp 1988; Tyler & Ormerod 1994).
- Les cincles plongeurs sont généralement des oiseaux sédentaires et monogames. Les faibles mouvements de dispersion observés pour cette espèce pourraient fortement limiter les flux génétiques entre populations.

5.2. Objectifs et contexte de notre étude

Une première étude menée par Lauga *et al* (2005) sur 31 cincles plongeurs provenant de 7 populations d'Europe occidentale (France, Pays de Galles, Irlande et Allemagne), en utilisant le gène du cytochrome *b* comme marqueur moléculaire, conclut à une absence de structure phylogéographique pour cette espèce et à la nécessité de reconsidérer la taxonomie au niveau infraspécifique pour les différentes sous-espèces reconnues par Cramp (1988) dans la zone d'étude.

Toutefois, diverses études phylogéographiques menées sur plusieurs espèces d'oiseaux et utilisant le gène du cytochrome b comme marqueur moléculaire aboutirent à des résultats forts variés (Avise 1998 et 2000), soulignant le manque de variabilité de ce marqueur moléculaire chez certaines espèces (Questiau *et al.* 1998) et, par conséquent, son possible manque d'adéquation pour effectuer des études phylogéographiques chez les oiseaux. Pour cette raison, ce marqueur moléculaire est le plus souvent utilisé en combinaison avec d'autres marqueurs pour effectuer de telles études (voir notamment revue dans Qu *et al*. 2005).

La présente étude a pour objectif de clarifier le patron phylogéographique du cincle plongeur tel qu'observé par Lauga *et al*. (2005) pour la région Paléarctique occidentale, en utilisant un plus grand nombre de populations dispersées sur l'ensemble de cette région, ainsi qu'en se basant sur l'analyse de trois marqueurs moléculaires (le gène du cytochrome *b* ainsi que deux autres régions de l'ADNmt).

D’un point de vue général, cette étude aidera à déterminer de quelle façon une espèce d’oiseau étroitement associée aux cours d’eau rapides et capable d’affronter des basses températures a réagi face aux changements climatiques du Quaternaire.

Plus précisément, cette étude vise à répondre aux questions suivantes :

- Le cincle plongeur est il hétérogène du point de vue génétique ?
- Quelle fut l’influence des oscillations climatiques du Quaternaire sur la distribution de cette espèce ?
- Quelles furent les régions qui ont servi de refuges pour le cincle plongeur pendant la dernière période glaciaire ?
- Quelles furent les routes de recolonisation empruntées par cette espèce en Europe après le dernier pléniglaciaire?

Les réponses à ces questions nous fourniront une nouvelle perspective sur la taxonomie du cincle plongeur au niveau infraspécifique, permettant notamment de reconsidérer la validité de certaines des nombreuses sous-espèces actuelles.

VI MATERIEL ET METHODES

6.1. Collecte des échantillons

106 échantillons de tissus de cincle plongeur ont pu être récoltés pour notre étude entre les années 2001 et 2004. Ces échantillons proviennent de 24 populations, situées principalement dans la région Paléarctique Occidentale et représentant huit des treize sous-espèces officiellement décrites (Cramp 1988) (fig. 6.1). Les échantillons des sous-espèces orientales *uralensis*, *caucasicus*, *leucogaster* et *przewalski* nous ont été fournis par le Museum Burke (Washington, USA ; numéros de collection : UWBM 46430, 61537, 64752, 64772, 70974, 71403), de même que les échantillons de tissus des espèces *Cinclus mexicanus* et *Cinclus pallasii* (numéros de collection : UWBM 46768 et 51144) qui ont été utilisés comme « outgroups » pour notre étude. La liste de ces échantillons ainsi que leur localité d'origine et les numéros d'accès des séquences d'ADNmt qui ont pu être obtenues à partir de ces échantillons sont repris dans le tableau de l'annexe 6.1.

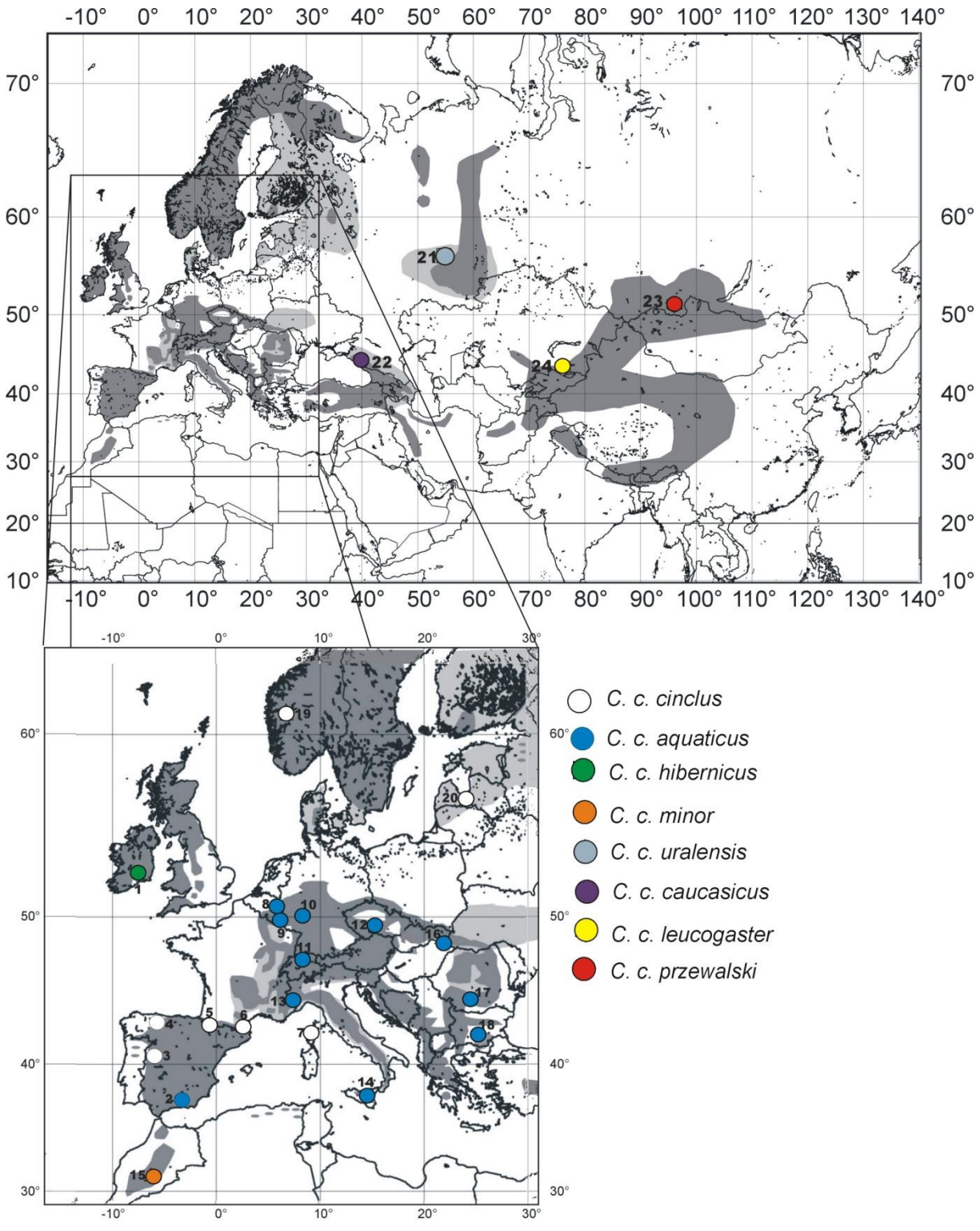


Figure 6.1: Distribution géographique des échantillons de tissus de *Cinclus cinclus*, les différentes couleurs utilisées pour les symboles correspondent aux différentes sous-espèces (telles que décrites par Cramp (1988)) auxquelles le ou les individus qui ont été échantillonnés appartiennent. Les zones en gris foncé correspondent aux zones de présence continue du cincle, tandis que les zones en gris clair correspondent aux zones de présence hivernale.

6.1.1. Méthodes de capture

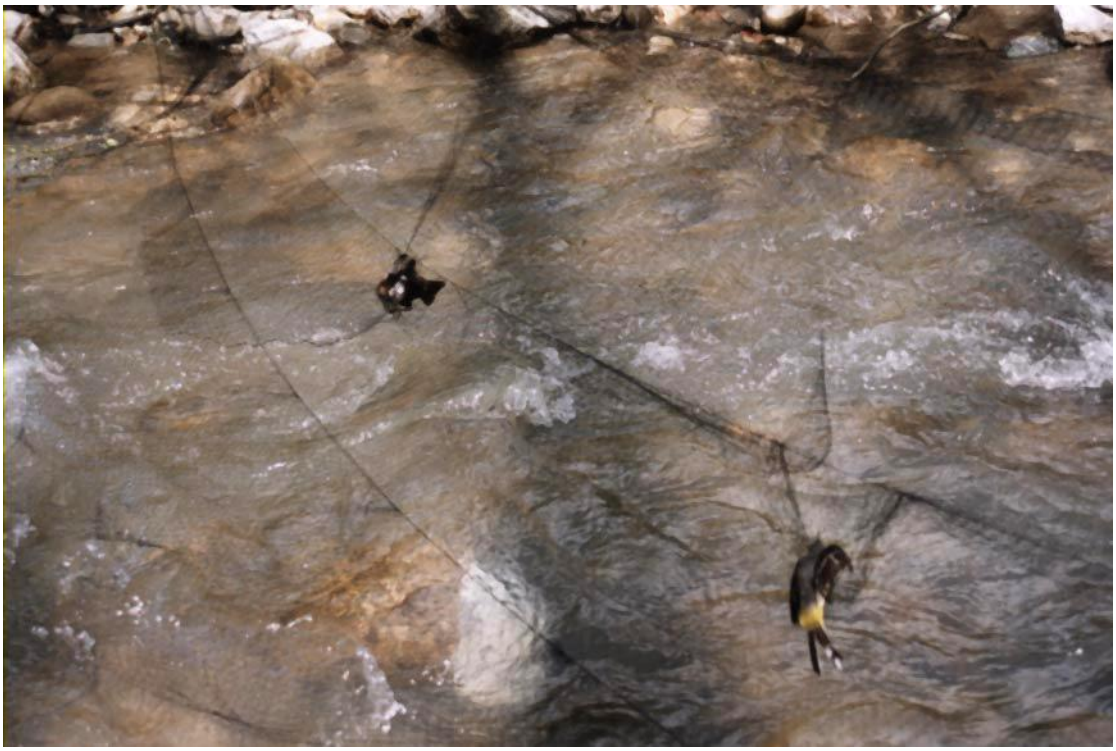
La méthode de capture pour le cincle plongeur est facile à mettre en œuvre et efficace : après avoir repéré un cours d'eau où sont installés des cincles plongeurs, il suffit de tendre judicieusement un filet dit « japonais » en travers de ce cours d'eau et d'attendre que les cincles se prennent dans celui-ci, ou de rabattre ces derniers vers le filet (fig. 6.2 et 6.3). Les cincles se déplacent en effet en suivant le lit du cours d'eau où ils vivent, volant le plus souvent à faible hauteur.

Les individus adultes et surtout les pullis peuvent également être capturés au nid durant la période de nidification. Cette méthode est beaucoup plus rapide que la pose de filets et est couramment utilisée par les bagueurs. Elle nécessite toutefois la connaissance de la localisation exacte du nid et de l'état d'avancement des nichées afin de capturer les jeunes avant qu'ils ne s'envolent hors du nid.

Lors des missions de captures effectuées dans différents pays, nous disposions des autorisations nécessaires pour la capture de cincles et les prélèvements sanguins.

6.1.2. Prélèvements et conservation des échantillons de tissus

A l'exception des échantillons qui nous ont été fournis par le Museum Burke et consistaient en des échantillons de tissus musculaire conservés dans de l'éthanol, les échantillons de tissus récoltés consistaient en des prélèvements sanguins d'un volume compris entre 20 et 100 µl. Ces échantillons étaient prélevés par ponction sanguine au niveau de la veine inguinale, visible au niveau du tarso-métatarsien, à l'aide d'une seringue à insuline de type microfine (0,5 ou 1 ml) (fig. 6.4).



Figures 6.2 et 6.3 : filet japonais tendu au travers d'un cours d'eau (Andalousie, Espagne) – Cincle plongeur et bergeronnette des ruisseaux capturés dans un filet japonais (Sicile, Italie).

Figure 6.4 : Prélèvement sanguin effectué sur un cincle plongeur au niveau de la veine inguinale.

Grâce à une coagulation rapide, le saignement s'arrête après le prélèvement de 2 à 3 gouttes. Si ce n'est pas le cas, un morceau d'ouate est pressé contre la blessure jusqu'à l'arrêt des saignements. Après le prélèvement d'un échantillon sanguin et détermination du sexe par mesure de la longueur alaire (et éventuellement pose d'une bague), les individus sont tout de suite relâchés ou replacés dans le nichoir.

Le sang prélevé était immédiatement placé dans un tube eppendorf rempli d'une solution conservatrice anticoagulante (tampon APS). Le tube eppendorf était alors secoué à la main pour homogénéisation et congelé à -20°C pour une conservation à long terme.

Le tampon APS utilisé pour la conservation du sang consiste en 10% d'EDTA (disodium éthylène diamine tétraacétate), 1% de NaF (fluoride de sodium) et du thymol (une faible quantité suffisante pour assurer la saturation), le tout ajusté à pH 8 (Arctander 1988).

Afin d'éviter tout risque de contamination entre échantillons, les seringues, embouts pour pipettes et tubes eppendorfs n'étaient utilisés qu'une seule fois.

6.2. Extraction de l'ADN et amplification par PCR

6.2.1. Extraction de l'ADN total

L'extraction de l'ADN total a été effectuée soit via la méthode « classique » d'extraction (ou technique «phénol/chloroforme »), soit à l'aide du kit Qiagen DNeasy Tissue Kit (cat. n° 69506), en suivant les instructions du fabricant, avec toutefois quelques modifications pour les premières étapes de préparation de l'échantillon (voir annexe 6.2).

6.2.2. Amplification

Grâce à la technique de Polymerase Chain Reaction (PCR), nous avons amplifié trois fragments du génome mitochondrial (fig. 6.5) correspondant à :

a. une partie du cytochrome *b* - longueur : 1079 bp
b. une partie de la NADH dehydrogenase subunit 2, ou ND2 – longueur : 1085 bp
c. les domaines II et III de la région contrôle - longueur : 932 bp.

La longueur totale des fragments amplifiés est donc égale à 3096 bp.

Chaque réaction de PCR contenait pour un volume final égal à 50µl : ± 50ng d'ADN total, 350mM de chaque dNTP, 0.5 pmol de chaque primer, 2 unités de DNA polymerase et une concentration finale de $MgCl_2$ égale à 1.5 mM (Taq DNA polymerase in Storage Buffer A, Promega).

Le tableau 6.1 reprend les primers utilisés pour l'amplification et le séquençage.

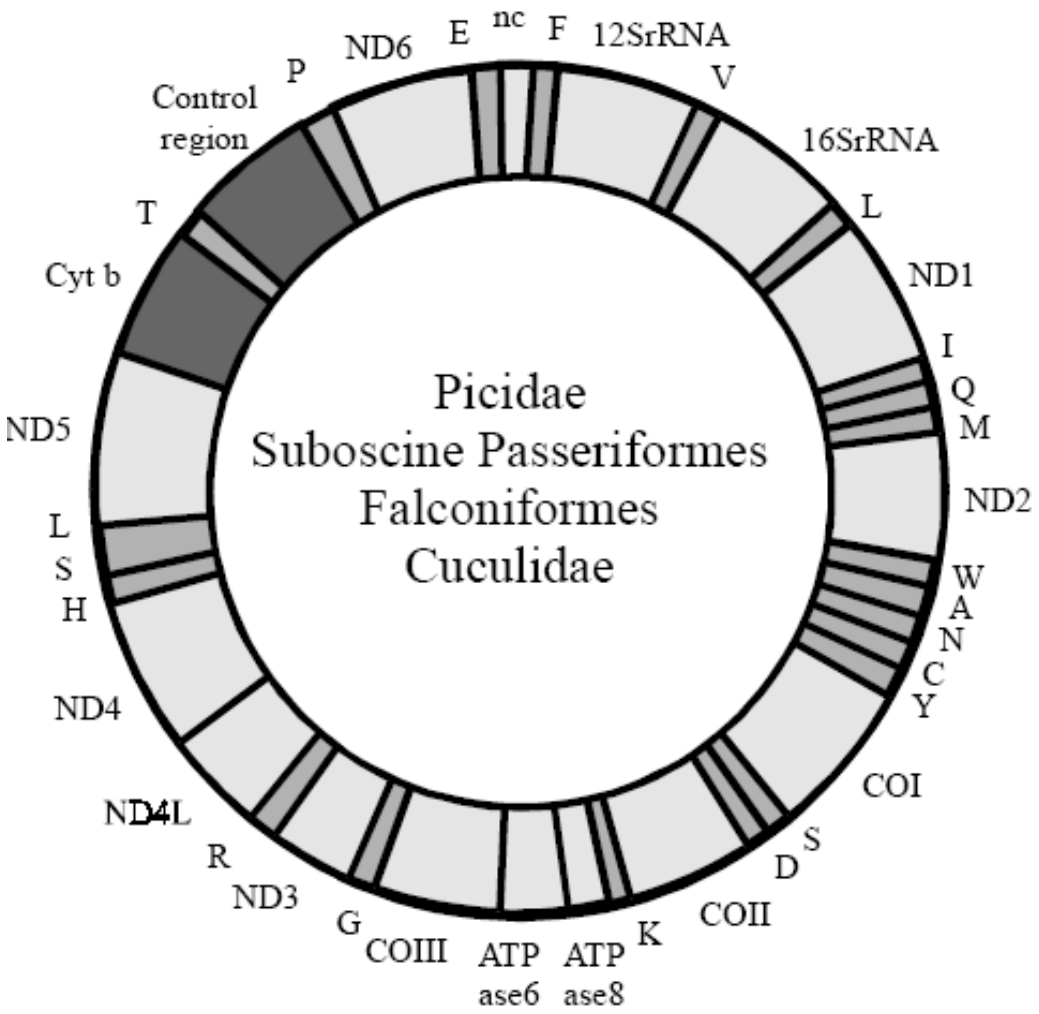


Figure 6.5 : Organisation du génome mitochondrial chez les *Picidae*, les *Passeriformes*, les *Falconiformes* et les *Cuculidae*. Les gènes codant pour les tRNA sont identifiés par leurs codes pour acides aminés à une lettre. Le cercle extérieur représente la chaîne lourde (H-heavy), le cercle intérieur représentant la chaîne légère (L-light) (figure reprise de Kvist 2000).

Tableau 6.1 : liste des primers utilisés pour l'amplification et le séquençage (sens : F= forward; R= reverse).

Primer	Séquence	Sens	Amplification	Séquençage	Source
Région Contrôle:					
H450rev	5'-ATG-CCA-CTG-GTT-CCT-ATT-TC-3'	F	X	X	Cette étude
CINDW	5'-TGT-ATG-ACC-GCG-GTG-GCT-GG-3'	R	X	X	Cette étude
ND2					
L5215	5'-TAT-CGG-GCC-CAT-ACC-CCG-AAA-AT-3'	F	X	X	Hackett 1996
H6313	5'-CTC-TTA-TTT-AAG-GCT-TTG-AAG-GC-3'	R	X	X	Johnson & Sorenson 1998
L5578	5'- TCT-GAT-TCC-CAG-AAG-TAC-TAC-AAG-G-3'	F		X	Voelker 2002
L5758	5'-GGG-TGA-ACG-GGC-CTA-AAC-CAA-AC-3')	F		X	Voelker 2002
Cytochrome *b*					
L14841	5'-AAA-AAG-CTT-CCA-TCC-AAC-ATC-TCA-GCA-TGA-TGA-AA-3'	F	X X	X	Kocher *et al*. 1989
H16065	5'-GGA-GTC-TTC-AGT-CTC-TGG-TTT-ACA-AGA-C-3'	R		X	Helm-Bychowski & Cracraft 1993
L15383	5'-GGA-CAA-ACA-CTA-GTA-GAA-TG-3'	F		X	Pasquet *et al.* 1999

Les protocoles de PCR utilisés pour la région contrôle, la ND2 et le cytochrome *b* sont repris dans le tableau ci-dessous :

Tableau 6.2 : protocoles de PCR utilisés pour l'amplification de la région contrôle, la ND2 et le cytochrome *b.*

Séquence	**Nombre de cycles**	**Etape de Dénaturation**	**Etape d'Annealing**	**Etape d'Elongation**
Région contrôle	40	30 sec. à 94°C	30 sec. à 59°C	75 sec. à 72°C
ND2	40	30 sec. à 94°C	30 sec. à 55°C	75 sec. à 72°C
Cytochrome *b*	40	30 sec. à 94°C	30 sec. à 49,5°C	75 sec. à 72°C

Ces cycles de PCR étaient précédés d'une première étape de dénaturation à 94°C pendant 150 secondes, et suivis par une étape finale d'élongation de 10 min à 72°C.

Après avoir vérifié que l'amplification a bien fonctionné par migration d'une petite partie (5µl) des produits de PCR sur gel d'agarose, les échantillons sont alors purifiés par électrophorèse, avant d'être séquencés.

Le séquençage des fragments amplifiés a été effectué par les sociétés Giga (ULg) et Macrogen (Séoul, Corée du Sud) à l'aide de séquenceurs automatiques 3730 ABI (Applied Biosystems) capillary sequencer (48 capillaires).

6.3. Analyse des séquences

6.3.1. Nettoyage des séquences

Les séquences obtenues ont été nettoyées à l'aide du programme Chromas (version 1.51 Technelysium PTY Ltd) (fig. 6.6). Ces séquences ont ensuite été alignées à l'aide du logiciel ED editor (MUST package, Philippe 1993).

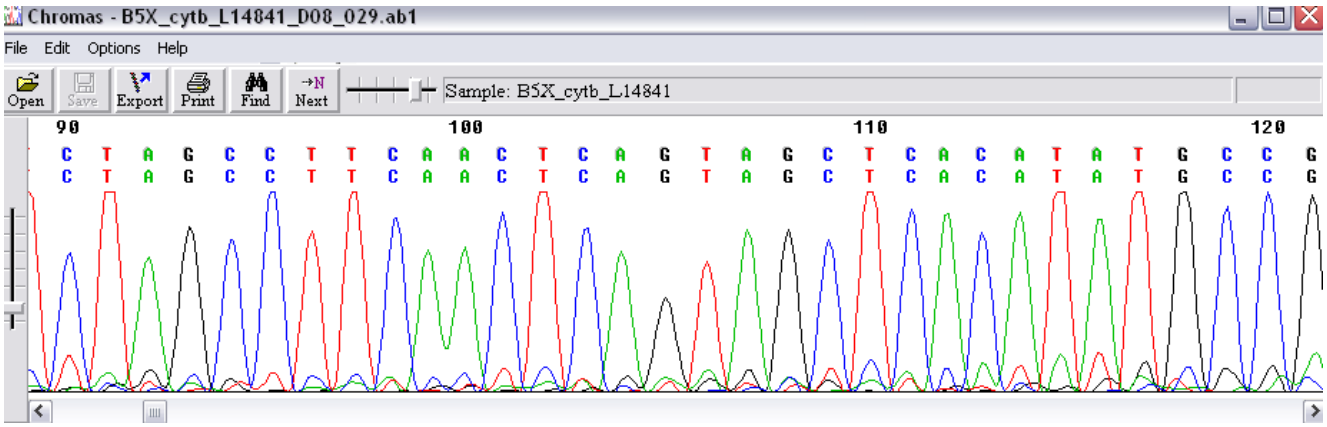


Figure 6.6 : Exemple de séquence de cytochrome *b* en cours de nettoyage à l'aide du programme Chromas.

6.3.2. Reconstructions phylogénétiques

La construction des réseaux a été réalisée par les méthodes dites de « minimum spanning network » (MINSPNET in ARLEQUIN 2.0, Schneider *et al.* 2000), de « statistical parsimony » (TCS, Clement *et al.* 2000) et de « median-joining network » (Bandelt *et al.* 1999; Network 4.000 disponible sur le site www.fluxus-engineering.com).

Nous avons également réalisé des reconstructions phylogénétiques en utilisant les algorithmes dits de « neighbour joining » (NJ; Saitou & Nei 1987) et de « maximum parsimony » (MP; Fitch 1971) à l'aide du programme PAUP 4.0b8 (Swofford 2000), ainsi qu'en utilisant l'algorythme du maximum de vraisemblance (« Maximum likelihood », ML; Felsenstein 1981) à l'aide du programme PHYML (Guindon & Gascuel 2003). Les arbres phylogénétiques ont été enracinés grâce aux séquences de *Cinclus mexicanus* et *Cinclus pallasii*.

Les analyses de neighbour-joining et de maximum de vraisemblance ont été réalisées en utilisant le modèle HKY+I+G (Hasegawa *et al*. 1985; Yang 1993; Gu *et al*. 1995) qui a été suggéré pour nos données par le programme MODELTEST 3.0 (Posada & Crandall 1998) avec un paramètre α (« gamma distribution shape parameter ») égal à 0.9684 (Yang 1996) et une valeur de I (proportion de sites invariables) égale à 0.5224. La robustesse des nœuds sur les arbres obtenus a été estimée par la méthode dite de « bootstrap re-sampling » (BP; Felsenstein 1985) pour laquelle 1000 répétitions au hasard ont été effectuées pour les analyses de MP, NJ et ML.

6.3.3. Structure génétique et tendances démographiques

- ***Structure hiérarchique des populations***

Afin d'examiner la structure hiérarchique des populations (Schneider *et al*. 2000), nous avons effectué une analyse de la variance moléculaire (AMOVA) à l'aide du programme ARLEQUIN 2.0.

Cette analyse permet de classer les sources de variance en 3 catégories :

a. La variance due aux différences existant entre les individus au sein des populations,
b. La variance due aux différences existant entre les populations appartenant à un même groupe,

c. La variance due aux différences entre groupes de populations.

Les résultats pour chaque catégorie de source de variance sont exprimés en %, la somme des 3 catégories devant être égale à 100%. Les analyses ont été réalisées sur 20 populations réparties à l'intérieur de 6 groupes, ces groupes reflétant la répartition géographique des individus échantillonnés (annexe 6.3).

- ***Analyse des flux géniques***

Afin d'analyser les **flux géniques** entre les différents groupes et populations tels que définis pour l'analyse AMOVA, les valeurs des paramètres *Fst* et *Nst*, qui sont des estimateurs du flux géniques, ont été estimées à l'aide du programme DNASP 4.0.

Les valeurs de *Fst* entre les différents groupes et populations ont été estimées par l'équation:

$$\boldsymbol{F_{st} = 1 - \frac{H_w}{H_b}}$$ (Hudson *et al*. 1992)

Où H_w est le nombre moyen de différences entre les différentes séquences échantillonnées au sein d'une même population, et H_b est le nombre moyen de différences entre les différentes séquences échantillonnées provenant des 2 populations différentes.

Les valeurs de *Fst* sont comprises entre 0 et 1, une valeur proche de 0 indiquant un flux génique très important entre les populations étudiées, tandis qu'une valeur proche de 1 indique un flux génique très faible et une différenciation génétique claire entre ces 2 populations.

Un second estimateur de flux génique, *Nst,* est presque semblable au premier, *Fst.* La différence entre ces deux estimateurs de flux génique réside dans le fait que *Nst* prend en compte la correction de Jukes & Cantor (1969) pour le calcul des flux géniques : au fur et à mesure que le temps de divergence entre deux séquences augmente, la probabilité qu'une seconde substitution apparaisse sur le même site nucléotidique qu'une première substitution augmente également, cette seconde substitution masquant la première substitution lors de la mesure des différences

entre séquences. La correction de Jukes & Cantor (1969) tente de prendre en compte ce phénomène.

Ainsi, selon Hardy (2006) (fig. 6.7) :

a. Pour un même groupe de populations, des valeurs de Nst supérieures à des valeurs de Fst sont le signe de la présence d'un patron phylogéographique.
b. Lorsque les valeurs de Nst sont égales aux valeurs de Fst et sont supérieures à 0, cela signifie qu'il existe une différenciation génétique entre populations mais pas de patron phylogéographique.
c. Enfin, lorsque les valeurs de Fst et Nst sont toutes 2 égales à 0, cela indique l'absence de différenciation génétique.

Il faut toutefois prendre en compte certaines limitations à ce modèle avant de conclure à l'absence ou à la présence d'un patron phylogéographique (Hardy 2006).

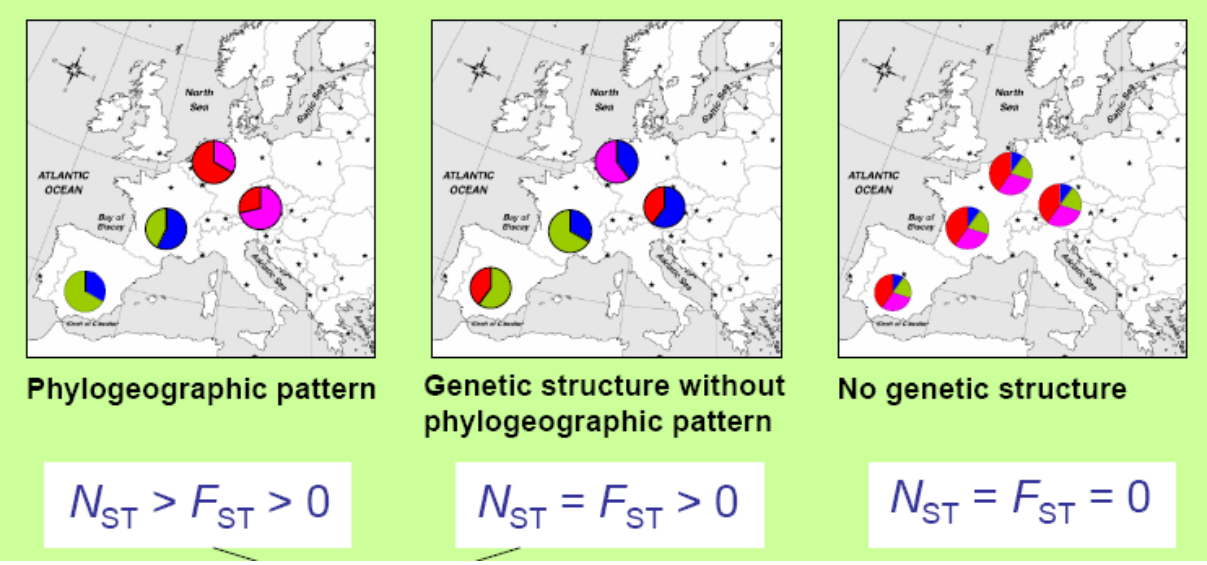


Figure 6.7 : Structuration génétique des populations en fonction des valeurs de N_{st} et de F_{st} (figure reprise de Hardy 2006).

- ***Diversités nucleotidique (π) et haplotypique (h)***

• La **diversité nucléotidique**, π, permet de mesurer le degré de polymorphisme au sein d'une population. Elle est égale au nombre moyen de différences nucléotidiques par site entre paires de séquences prises au hasard dans le même groupe de séquences (population). La valeur de π est calculée au moyen de la formule :

$$\boldsymbol{\pi} = \frac{\boldsymbol{n}}{(\boldsymbol{n}-\boldsymbol{1})\sum \boldsymbol{x_i x_j \pi_{ij}}} \qquad \text{(Nei 1987, equation 10.5)}$$

ou

$$\boldsymbol{\pi} = \frac{\sum \boldsymbol{x_{ij}}}{\boldsymbol{nc}} \quad \text{(Nei 1987, equation 10.6)}$$

où n est le nombre de séquences examinées, x_i est la fréquence du $i$ème caractère de la séquence ADN dans l'échantillon, et n_c est le nombre total de comparaisons de séquences.

• La **diversité haplotypique**, h, mesure le caractère unique d'un haplotype particulier dans une population donnée. Sa valeur est donnée par la formule :

$$\boldsymbol{h = 1-\Sigma fi^2} \qquad \text{(Nei \& Tajima 1981, equation 6).}$$

où $\boldsymbol{fi}$ est la fréquence des i haplotypes.

Les diversités haplotypique (h) et nucléotidique (π), dont les valeurs sont comprises entre 0 (absence de diversité nucléotidique ou haplotypique) et 1 (diversité maximale), ont également été estimées à l'aide du programme DNASP 4.0.

La mesure des diversités haplotypiques (h) et nucléotidiques (π) permet d'estimer l'histoire démographique d'une population (Avise 2000). Ainsi :

- ✓ Des valeurs faibles de h et de π seraient le signal d'une population ayant subi récemment un étranglement ('bottleneck') démographique prolongé et/ou important.
- ✓ Inversement, des valeurs élevées de h et de π seraient le signal d'une population avec un effectif stable à long terme.

- ✓ Une valeur élevée de *h* combinée à une valeur faible de π serait le signal d'une croissance de population rapide à partir d'une population ancestrale à faible effectif et où le temps n'a pas été suffisant pour retrouver une forte diversité entre haplotypes.
- ✓ Une faible valeur de *h* combinée à une valeur élevée de π serait le signal d'un bottleneck éphémère dans une large population ancestrale ; un crash rapide peut en effet éliminer beaucoup d'haplotypes sans nécessairement affecter la diversité nucléotidique. De telles valeurs de *h* et π pourraient aussi représenter un mélange d'animaux de petites populations précédemment séparées géographiquement.

Afin de vérifier si les différences observées pour ces valeurs entre les différents groupes géographiques, clades génétiques et populations étaient significatives, nous avons effectué des tests de permutations de bootstrap.

- ➢ ***Tendances démographiques et dates d'expansion***

Des analyses de "mismatch distribution" ont également été effectuées à l'aide du programme DNASP 4.0 (Rozas *et al.* 2003) afin d'obtenir des indications quant aux tendances démographiques des différents groupes géographiques, clades génétiques et populations (Slatkin 1991; Rogers & Harpending 1992).

La courbe de mismatch distribution obtenue pour une population donnée constitue une représentation graphique de la distribution des distances génétiques existant entre les individus pris deux à deux au sein de cette population. La forme de cette courbe est affectée par les changements démographiques historiques qu'a subis cette population :

a. Si une population a subi une expansion rapide, la courbe de mismatch distribution devrait être unimodale, s'approchant d'une courbe de Poisson (Rogers & Harpending 1992),
b. les populations qui sont à l'équilibre devraient produire des courbes de mismatch distribution multimodales.

Afin d'estimer la signification statistique des courbes de mismatch distribution observées, nous avons effectué des analyses dites de « raggedness statistic » (Rg) et des « sum squared deviation » (SSD) à l'aide du logiciel ARLEQUIN 2.000 (Schneider *et al.* 2000) en utilisant le modèle d'expansion rapide.

Les paramètres d'expansion Theta initial et Tau ($\boldsymbol{\tau}$) qui ont été obtenus à l'aide de ces analyses permettent d'estimer les dates d'expansion ($\boldsymbol{t_e}$) pour les différents clades à l'aide de la formule :

$$\boldsymbol{t_e} = \frac{\boldsymbol{\tau}}{\mathbf{2}\mu}$$

où μ est le taux de mutation par année par séquence.

Afin d'obtenir des indications concernant les expansions démographiques des différentes lignées, nous avons également effectué les tests statistiques de Fu & Li (1993). Ces analyses permettent de faire la distinction entre les effets de "bruit de fond" (« background selection ») et la croissance des populations ou l'expansion de leurs aires de distribution en examinant les patrons de significativité entre les paramètres Fs, F* et D* (Fu 1997) : pour une population donnée si Fs est significatif alors que F* et D* ne le sont pas, alors cette population est en croissance et/ou son aire de distribution s'est étendu, alors que l'inverse (Fs non significatif, F* et D* significatifs) suggère que cette population a subi une forte sélection (Fu 1997). Les valeurs pour ces différents paramètres ont été calculées à l'aide du programme DNASP 4.0 (Rozas *et al.* 2003). Une approche de coalescence a également été utilisée pour valider les patrons de population stable ou en croissance à l'aide du programme FLUCTUATE compris dans le package LAMARC (Emerson *et al.* 2001).

6.3.4. Analyse des périodes de divergence

Les distances nettes moyennes entre les lignées qui ont été définies, et entre les populations faisant partie de ces lignées ont été calculées en utilisant le modèle de Kimura (« Kimura's (1980) two-parameter model », K2P). Ce modèle calcule les

distances sur base des proportions des différences de type transition (P) et des différences de type transversion (Q). Les formules permettant de calculer les distances $\mathbf{d_{xy}}$ sont :

$$P = c + h + i + n$$

$$Q = b + d + e + g + j + l + m + o$$

$$d_{xy} = \frac{1}{2} ln\left(\frac{1}{1 - 2P - Q}\right) + \frac{1}{4} ln\left(\frac{1}{1 - 2Q}\right)$$

où c, h, i et n représentent les différents taux de transitions, tandis que b, d, e, g, j, l, m, o représentent les différents taux de transversions.

Ces distances génétiques, obtenues à l'aide du programme MEGA 2.1 (Kumar *et al*. 2001), ont été corrigées en tenant compte du polymorphisme ancestral de l'ADNmt à l'aide de la formule de Edward (1997). La distance génétique nette ou corrigée entre deux populations isolées A et B est donnée par la formule :

$$p_{net} = p_{AB} - 0.5*(p_A + p_B)$$

où p_{AB} est la distance génétique moyenne entre les individus des populations A versus B, et p_A et p_B sont les distances génétiques moyennes entre les individus au sein de ces populations.

Bien que des restes osseux de cincle plongeur datés du Pléistocène, dont le plus ancien est daté de plus de 800 000 ans bp (Espagne, région de Burgos ; Sanchez 1999), aient été retrouvés dans différents gisements en Europe et en Asie (Annexe 6.4), nous avons préféré nous référer à l'article de Voelker sur la phylogénie des *Cinclidae* afin d'avoir un point de calibration pour estimer les périodes de divergence entre les différentes lignées de cincle plongeur. Selon Voelker (2002), les espèces *Cinclus cinclus* et *Cinclus pallasii* se seraient séparées il y a environ 2.54 Myr.

L'approche que nous avons adoptée ne peut donner qu'une (vague) estimation des périodes de séparation entre les différentes lignées, spécialement quand ces périodes sont assez récentes. Ho *et al.* (2006) ont en effet clairement montré le danger de surestimation pour les dates de séparation récentes quand les points de

calibration sont trop anciens. Nous avons tout de même réalisé cette analyse car c'était le seul moyen dont nous disposions pour obtenir une estimation de la chronologie d'apparition des différentes lignées de *C. cinclus.*

VII RESULTATS

7.1. Variabilité des séquences ——————————————

Les trois parties de gènes étudiées se sont révélées peu variables: 28, 30 et 63 sites variables et 16, 24 et 22 sites informatifs ont été répertoriés pour les parties de gènes codant respectivement pour la région de contrôle, la NADH déshydrogénase subunit 2 et le cytochrome *b*. En conséquence, les reconstructions phylogénétiques réalisées sur base de ces 3 marqueurs pris indépendamment donnaient des polytomies importantes avec des faibles structures génétiques parmi les populations de cincles.

En fonction de ces résultats, nous avons donc préféré combiner nos trois marqueurs pour améliorer le pouvoir résolutif de nos topologies. Un test de congruence ILD a été réalisé auparavant pour vérifier la compatibilité de nos trois marqueurs. Grâce à cette matrice combinant les trois marqueurs, 51 haplotypes ont pu être identifiés parmi les 106 échantillons de cincle plongeur analysés. La valeur moyenne du ratio transitions sur transversions, le ratio Ti/Tv, est égal à 4.6110, et la composition en base est la suivante : T = 23.7%, C = 32%, A = 31%, G = 13.3%.

7.2. Analyses phylogénétiques

Les reconstructions phylogénétiques réalisées en utilisant les méthodes de distances, de maximum de parcimonie et du maximum de vraisemblance (fig. 7.1) montrent clairement l'existence de plusieurs lignées bien différenciées d'un point de vue génétique ainsi que d'un point de vue géographique:

- ✓ Une lignée ouest européenne, comprenant le plus grand nombre d'individus, ceux-ci provenant d'Italie, d'Espagne, de France (à l'exception de la Corse), de Suisse, de Belgique, d'Allemagne, de République Tchèque, de Hongrie et d'Irlande ;
- ✓ Une lignée est européenne, incluant les individus provenant de Bulgarie et de Roumanie, ainsi que des animaux provenant de Hongrie, République Tchèque, Allemagne et du Grand Duché de Luxembourg ;
- ✓ Une lignée nord-est européenne incluant les oiseaux provenant de Norvège, de Lettonie, ainsi que l'individu provenant de l'Oural (région de Kirov) et un individu irlandais;
- ✓ Une lignée constituée uniquement par les cincles marocains ;
- ✓ Une autre constituée uniquement par les oiseaux provenant du Caucase ;
- ✓ Enfin ces reconstructions phylogénétiques mettent en évidence l'isolement de l'individu corse, et surtout des 2 cincles asiatiques provenant du Kazakhstan (province d'Almaty Oblysy) et de la République de Tyva (Russie, à proximité de la frontière mongole) par rapport aux autres lignées.

Ces résultats sont confortés par des valeurs élevées de bootstrap comprises entre 57% (lignée nord-est européenne) et 99% (lignée ouest européenne), voire 100% (groupe asiatique).

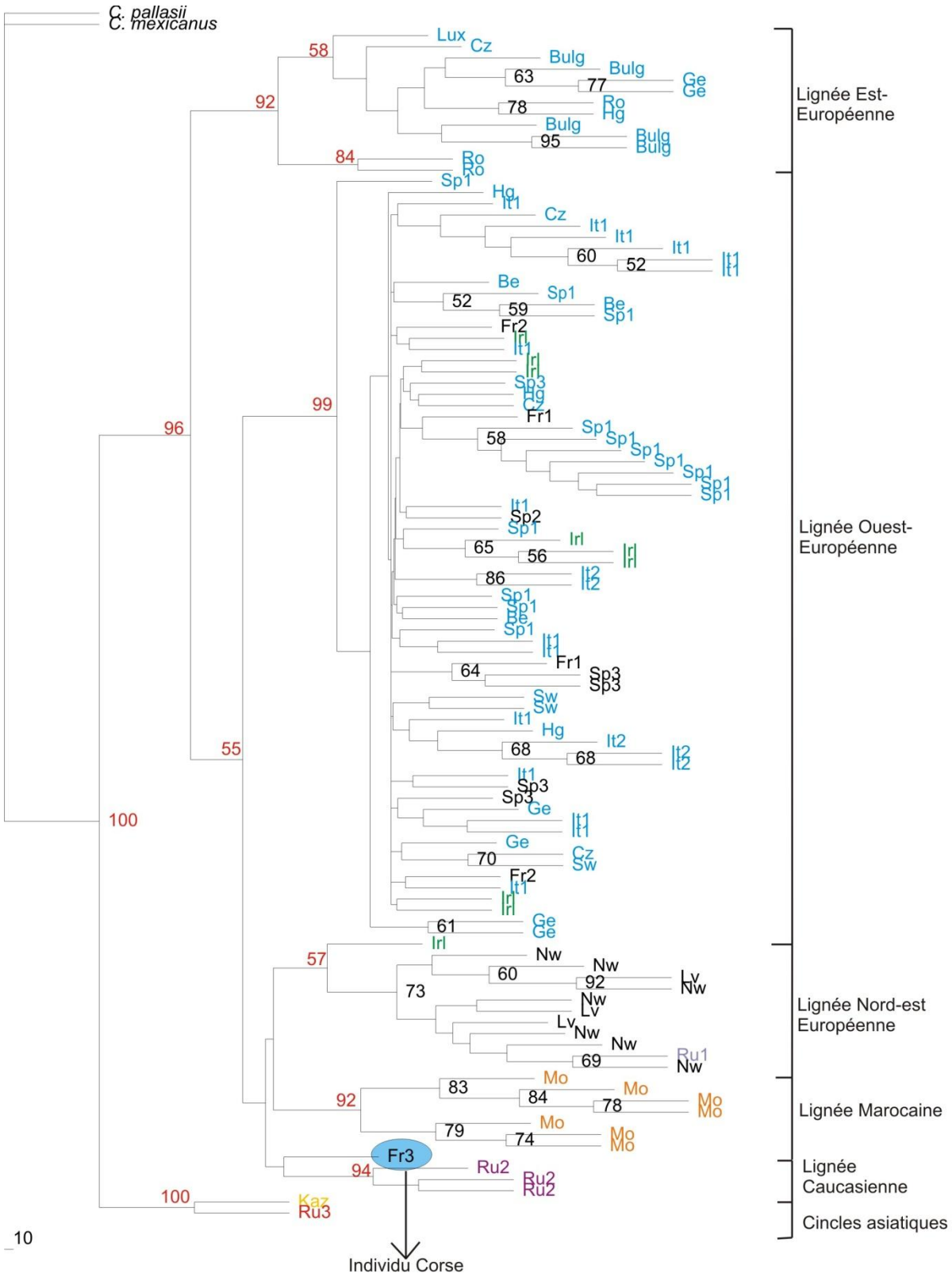


Figure 7.1 : Arbre phylogénétique réalisé à partir de la méthode dite du maximum de parcimonie, à l'aide du programme PHYML, sur les séquences d'ADNmt obtenues à partir des 106 individus de cincles plongeurs. Les chiffres au dessus des branches correspondent aux valeurs de bootstrap obtenues.

7.3. Structuration des populations et diversité génique ——————

7.3.1. Réseau de « minimum spanning »

Le réseau de « minimum spanning » construit en utilisant l'algorithme MINSPNET (Schneider *et al.* 2000) (fig. 7.2) confirme ces résultats, c'est-à-dire la séparation des populations de cincles en plusieurs groupes géographiquement bien distincts (fig. 7.1). La composition des lignées majeures (ouest européenne, est européenne, nord-est européenne, marocaine, caucasienne) obtenue par les analyses en réseau est identique à celle obtenue au sein des différents arbres phylogénétiques, avec toutefois une exception notable concernant l'oiseau isolé provenant d'Irlande et placé dans un groupe 'divers' dans le réseau : cet individu irlandais est systématiquement inclus dans la lignée nord-est européenne au sein des différents arbres phylogénétiques réalisés. Toutefois, comme on peut le voir sur la figure 7.1, il apparait quelque peu isolé des autres individus au sein de cette lignée.

Ces différentes lignées sont séparées les uns des autres par un minimum de 4 pas mutationnels, les oiseaux asiatiques étant les plus distants et séparés de l'ensemble des autres oiseaux par au moins 26 pas mutationnels. Ce réseau confirme également l'isolement de l'individu corse et des 2 individus asiatiques.

Au sein de la lignée ouest-européenne, pratiquement tous les haplotypes sont connectés ensemble dans une topologie en forme d'étoile. L'haplotype central de cette topologie correspond à un nombre important d'animaux (30) d'origines géographiques très variées (Irlande, Sicile, Espagne, Hongrie,…). Néanmoins, tout comme pour les différentes reconstructions phylogénétiques, l'analyse en réseau met en évidence une certaine structuration géographique au sein de cette lignée, avec des sous-groupes nord-italien, andalous, sicilien et irlandais.

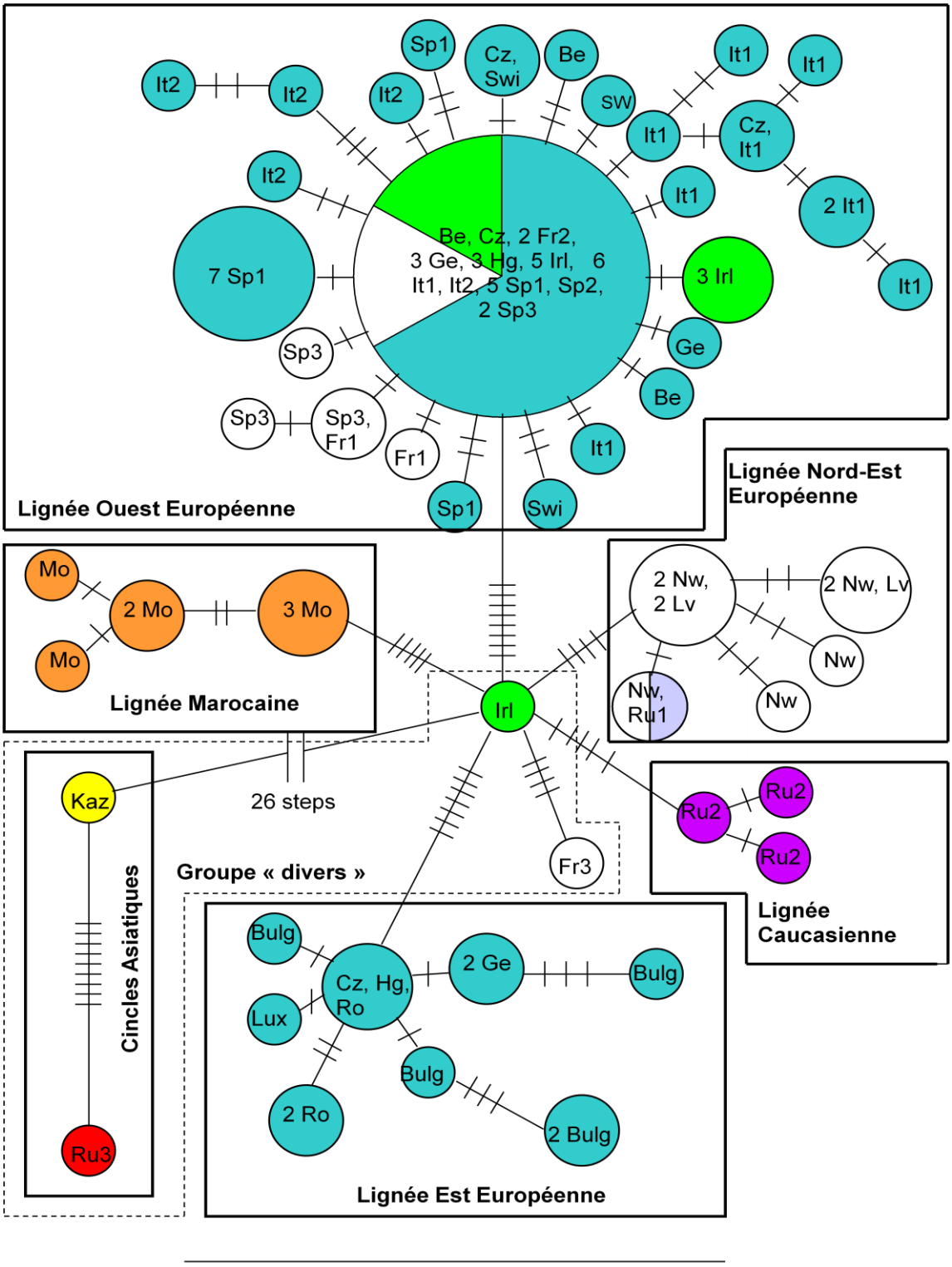


Figure 7.2 : Arbre de « Minimum spanning » réalisé pour le cincle plongeur. La surface des cercles est proportionnelle au nombre d'individus partageant cet haplotype. Le texte à l'intérieur des cercles indique le nombre d'individus (si ce nombre est supérieur à 1) et la localisation des échantillons – les abréviations géographiques correspondent aux pays énumérés dans l'Annexe 6.1. L'occurrence des sous-espèces est indiquée par différentes couleurs (voir figure 6.1).

7.3.2. Répartition de la variation génétique et flux génique

L'analyse AMOVA (tableau 7.1) montre que la variation de l'ADNmt observée pour nos échantillons est distribuée de façon pratiquement égale entre groupes (43.04%) et entre les populations au sein de ces groupes (40.86%). Ceci est le signe d'une différenciation génétique substantielle entre les 6 groupes que nous avons définis, mais également entre les populations qui constituent ces groupes. A contrario, seuls 16.10% du total de la variabilité génétique ont pour origine la variation observée au sein des populations.

Tableau 7.1 : Résultats des analyses AMOVA réalisées sur 20 populations de cincles distribuées en 6 groupes.

Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Composantes de variance	Pourcentage de variation
Entre groupes	5	130.423	1.55752	43.04
Entre populations au sein des groupes	14	118.137	1.47865	40.86
Au sein des populations	86	50.090	0.58245	16.10
Total	105	298.651	3.61862	100

Les résultats des analyses de différenciation génétique, dites de « pairwise Fst », sont repris dans le tableau 7.2.

Tableau 7.2 : Résultats des analyses de différentiation génétique, dites de « pairwise Fst » entre les groupes majeurs (partie supérieure du tableau), et entre les populations de cincles d'Europe de l'Est et de l'Ouest (partie inférieure du tableau).

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	
1. Europe de l'Ouest	--						
2. Europe de l'Est	0.39	--					
3. Europe du Nord-Est	0.76	0.52	--				
4. Maroc	0.76	0.48	0.71	--			
5. Caucase	0.79	0.56	0.73	0.77	--		
6. Asie	0.81	0.72	0.81	0.81	0.82	--	
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**
1. Sicile	--						
2. Nord de l'Italie	0.21	--					
3. Espagne$_{(1)}$	0.17	0.20	--	--			
4. Irlande	0.14	0.14	0.09	--	--		
5. Centre Ouest de l'Europe $_{(2)}$	0.15	0.15	0.13	0.05	--	--	
6. Centre Est de l'Europe $_{(3)}$	0.15	0.12	0.13	0.04	-0.09	--	--
7. Balkano-Carpathique $_{(4)}$	0.80	0.83	0.84	0.79	0.60	0.60	--

$_{(1)}$: oiseaux provenant d'Espagne et des Pyrénées françaises – $_{(2)}$: oiseaux de Belgique, Luxembourg, Allemagne et Suisse – $_{(3)}$: oiseaux de Tchéquie et Hongrie – $_{(4)}$: oiseaux de Roumanie et Bulgarie.

- Les valeurs de Fst entre les groupes ouest européen, nord-est européen, marocain, caucasien et asiatique sont élevées, variant de 0.71 à 0.82, ce qui indique une différenciation génétique importante et un flux génique faible entre ces groupes.
- Par contre, les valeurs de Fst observées entre le groupe est européen et les autres groupes, notamment celle observée entre les groupes est et ouest

européens, sont plus basses (Fst = 0.39 pour les groupes est et ouest européens). Le flux géniques relativement plus important entre ce groupe est-européen et les autres groupes pourrait être dû à sa position géographique centrale par rapport à ces groupes. Par contre, il reste bien différencié du groupe asiatique (Fst = 0.72).

- A l'exception de la population balkano-carpatique, les valeurs de Fst entre les populations appartenant aux groupes est et ouest européens (tableau 7.2) sont généralement faibles, comprises entre -0.09 et 0.28, ce qui signifie qu'il existe un flux génique important et une faible différentiation génétique entre les populations nord italienne, sicilienne, andalouse, du nord de l'Espagne, irlandaise et d'Europe centrale.
- A l'inverse, les valeurs de Fst observées entre la population balkano-carpatique et les autres populations faisant partie des groupes est et ouest européens sont beaucoup plus élevées, variant de 0.60 à 0.85. Ceci est le signe d'un degré élevé de différenciation génétique et d'un flux génique faible entre cette population balkano-carpatique et toutes les autres.

7.3.4. Structure génétique et tendances démographiques

- ***Diversités haplotypiques et nucléotidiques***

Afin de tester l'hypothèse des refuges méditerranéens (Taberlet *et al*. 1998 ; Hewitt 2004) et de localiser les régions qui auraient pu servir de refuges glaciaires potentiels pour le cincle plongeur, nous avons calculé les diversités nucléotidiques et haplotypiques pour les différentes lignées et pour les populations appartenant à ces lignées (tableau 7.3).

Tableau 7.3 : Diversité nucléotidique (π) et haplotypique (h) pour les différentes lignées et populations de cincle plongeur (la population espagnole comprend les individus originaires d'Espagne et des Pyrénées françaises; la population du Centre-Ouest de l'Europe comprend les individus originaires de Belgique, d'Allemagne, de Suisse, de Tchéquie et de Hongrie qui appartiennent à la lignée ouest européenne ; la population balkano-carpatique comprend les individus originaires de Roumanie et de Bulgarie ; la population du Centre-Est de l'Europe comprend les individus originaires du Luxembourg, d'Allemagne, de Tchéquie et de Hongrie appartenant au clade Est Européen).

Lignées et *populations*	**Nb. échantillons**	**Nb. Haplotypes**	**Diversité nucléotidique (π)**	**Déviation Standard**	**Diversité haplotypique (h)**	**Déviation standard**
Total	**106**	**51**	**0.00269**	**0,00029**	**0.901**	**0.025**
Ouest Europe	**68**	**27**	**0.00054**	**0,00007**	**0.769**	**0.053**
Nord Italie	15	9	0.00062	0,00012	0.838	0.085
Sicile	5	5	0.00132	0,00034	0.900	0.161
Espagne	24	8	0.00043	0,00008	0.757	0,066
Irlande	8	2	0,00018	0,00004	0,536	0,123
Centre Ouest Europe	16	8	0,00047	0,00012	0,758	0,11
Corse	1	1	--	--	--	--
Est Europe	**13**	**8**	**0.00097**	**0,00018**	**0.923**	**0.050**
Balkano-Carpatique	8	6	0.00126	0,00021	0.929	0.084
Centre Est Europe	5	3	0,00033	0,00009	0,800	0,164
Nord-Est Europe	**12**	**6**	**0.00075**	**0,00015**	**0.848**	**0.074**
Maroc	**7**	**4**	**0.00057**	**0,00011**	**0.810**	**0.130**
Caucase	**3**	**3**	**0.00043**	**0,00014**	**1.000**	**0.272**
Asie	**2**	**2**	**0.00292**	**0,00146**	**1.000**	**0.500**

- En dépit de la longueur importante des séquences obtenues, les cincles présentent en moyenne des niveaux faibles de diversité nucléotidique (π), les valeurs étant comprises entre 0,00018 (Irlande) et 0,00132 (Sicile).
- Au sein de la lignée ouest européenne, la population sicilienne présente une diversité nucléotidique significativement plus élevée que la population nord italienne. Ces 2 populations présentent des diversités nucléotidiques significativement plus élevées par rapport à toutes les autres populations, alors que la population irlandaise présente la diversité nucléotidique la plus basse (π = 0,00018 ± 0,00004) par rapport aux autres.
- On observe le même schéma pour les valeurs de diversité haplotypique (h). Cependant, bien que la population sicilienne présente la diversité haplotypique la plus élevée (h=0,900±0,161), aucune différence significative n'a pu être observée entre cette population et les populations nord italienne, espagnoles et centrale-ouest européennes (p>0,05).
- Au sein de la lignée est européenne, la population balkano-carpatique, c'est à dire les oiseaux provenant de Roumanie et de Bulgarie, présente une diversité nucléotidique significativement plus élevée que la population centrale-est européenne, qui comprend des oiseaux originaires de Hongrie, Tchéquie, Allemagne et Luxembourg. Mais aucune différence significative n'est observée entre les populations de cette lignée en ce qui concerne les diversités haplotypiques.

- ***Analyses de « mismatch distribution »***

Bien que l'échantillonnage pour certaines des populations puisse apparaître trop faible pour développer une telle approche, nous avons réalisé des analyses dites de "mismatch distribution" sur les populations vivant dans les zones géographiques considérées comme des refuges potentiels en Europe (voir Michaux *et al*. 1998; Carlson 2003; Randi *et al.* 2003; Hewitt 2004) (fig. 7.3). Ces analyses indiquent que les populations espagnole et nord italienne sont

caractérisées par un signal de population en expansion, alors que les populations sicilienne et balkano-carpatique présentent un signal plus hétérogène qui pourrait suggérer une stabilité à long terme pour ces populations. Le signal d'expansion observé pour les populations nord italienne et espagnole est également confirmé par les tests de Fu (tableau 7.4). Les analyses basées sur la théorie de la coalescence (programme Fluctuate) ne nous ont pas fourni de résultats fiables en raison du faible nombre d'échantillons et probablement à cause du trop faible nombre de sites variables observés dans notre jeu de données.

Au niveau des lignées, les analyses réalisées sur les lignées ouest européenne, est européenne, nord-est européenne et Marocaine suggèrent un signal d'expansion récente pour ces groupes. Le faible nombre d'échantillons pour les lignées caucasienne, asiatique et corse ne nous a pas permis d'effectuer ces tests statistiques pour ces groupes.

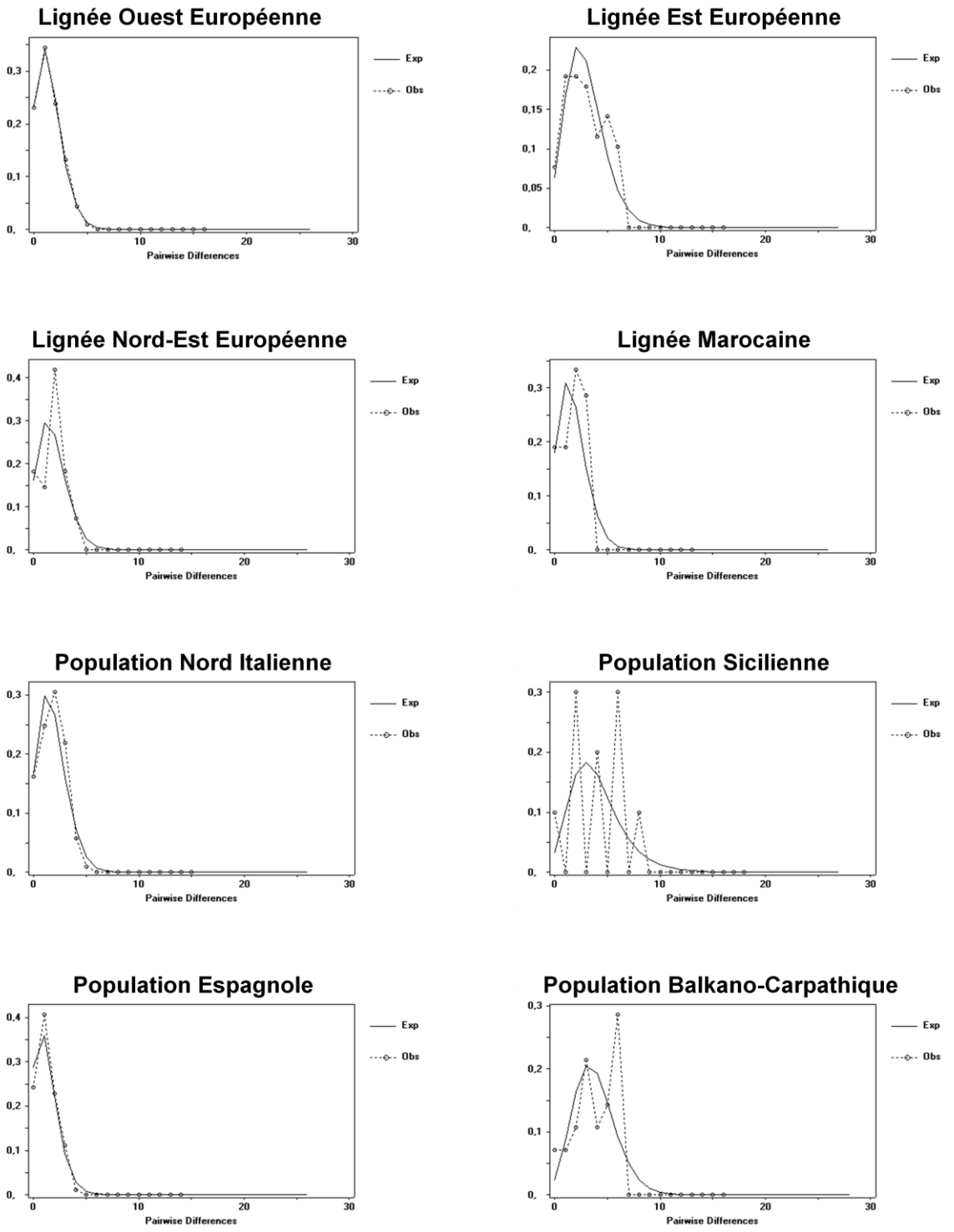


Figure 7.3 : Résultat des analyses de « Mismatch distribution » réalisées sur les haplotypes d'ADNmt provenant des lignées ouest européenne, est européenne, nord-est européenne, marocaine, ainsi que des populations nord italienne, sicilienne, espagnole et balkano-carpathique.

Tableau 7.4 : Résultats des tests statistiques de Fu réalisés sur les différentes lignées et populations de *C. cinclus* : Valeurs et significativité des paramètres D*, F* et Fs pour les différentes lignées (gras) et populations (italique).

Lignées et *populations*	**nb**	**Fu & Li's D* test statistic**	**Significativité**	**Fu & LI's F* test statistic**	**Significativité**	**Fu's Fs statistic**	**Strobeck's S statistic**	**p**	
Total	106	-2,568	**P<0,05**	-2,69439	**P<0,05**	-20,745	1	**0**	
Ouest Europe	68	-4,09241	**P<0,02**	-4,12983	**P<0,02**	-22,913	1	**0**	
Italie	20	-1,55119	P>0,10	-1,81494	P>0,10	-5,032	0,999	**0,005**	**expansion**
Nord Italie	15	-1,22049	P>0,10	-1,33139	P>0,10	-3,5	0,993	**0,023**	**expansion**
Sicile	5	0,29358	P>0,10	0,30745	P>0,10	0,134	0,848	0,381	
Espagne	24	-2,44907	0,10>P>0,05	-2,55303	0,10>P>0,05	-3,562	0,993	**0,02**	**expansion**
Irlande	8	0,88779	P>0,10	1,0316	P>0,10	0,866	0,707	0,411	
Centre ouest Europe	16	-2,54781	**P<0,05**	-2,77203	**P<0,05**	-4,396	0,998	**0,01**	
Est Europe	13	-0,06025	P>0,10	-0,27255	P>0,10	-2,333	0,975	0,064	
Balkano-Carpatique	8	0,139	P>0,10	0,09463	P>0,10	-1,08	0,931	0,185	
Nord-Est Europe	12	-1,19243	P>0,10	-1,29897	P>0,10	-1,033	0,901	0,163	
Maroc	7	-0,06863	P>0,10	0	P>0,10	-0,428	0,869	0,263	

7.4. Périodes de divergence

Le tableau 7.5 reprend les distances nettes moyennes au sein des lignées et entre ces lignées, ainsi qu'une estimation des périodes de divergence entre celles-ci. En raison de leur isolement et des distances génétiques les séparant des autres lignées (voir fig. 7.1 et 7.2), les individus corse et asiatiques ont été considérés comme des lignées distinctes pour le calcul des périodes de divergence.

Tableau 7.5 : Distances moyennes nettes exprimées en pourcentage (%K_2P) au sein (**diagonale**) et entre (partie inférieure du tableau) les lignées de *C. cinclus*, et entre les espèces *C. cinclus, C. mexicanus* et *C. pallasii* – Estimation des dates de divergence (*10^3 ans) entre ces lignées (partie supérieure du tableau en gris foncé) (n/c = non considéré).

	Ouest Europe	**Est Europe**	**Nord-Est Europe**	**Corse**	**Caucase**	**Maroc**	**Asie**	***C. mexicanus***	***C. pallasii***
Ouest Europe	**0.0005**	*121*	*88*	*87*	*95*	*82*	*282*		
Est Europe	0.0042	**0.0009**	*80*	*77*	*88*	*70*	*259*		
Nord-Est Europe	0.0031	0.0028	**0.0008**	*46*	*44*	*41*	*248*		
Corse	0.0030	0.0027	0.0016	**n/c**	*54*	*39*	*240*		
Caucase	0.0033	0.0031	0.0015	0.0019	**0.0005**	*49*	*251*		
Maroc	0.0029	0.0024	0.0014	0.0013	0.0017	**0.0005**	*247*		
Asie	0.0098	0.0090	0.0087	0.0084	0.0088	0.0086	**0.0034**		
C. mexicanus	0.1032	0.1023	0.1028	0.1033	0.1033	0.1035	0.1036	**n/c**	
C. pallasii	0.0899	0.0891	0.0892	0.0891	0.0891	0.0893	0.0907	0.8567	**n/c**

En prenant en compte le facteur de correction dû au polymorphisme ancestral de l'adn mitochondrial, *C. cinclus* et *C. pallasii* présentent une distance moyenne K_2P égale à 8.86%. Cette valeur correspondrait à un taux de mutation égal à 3.5% par million d'années pour notre jeu de données.

En conséquence, une chronologie des périodes de séparation entre les différentes lignées peut être proposée:

(i) la séparation entre la (ou les) lignée(s) asiatique(s) des autres lignées probablement vers 240-280 000 ans BP;
(ii) la séparation entre les lignées est européenne et ouest européenne il y a environ 120 000 ans;
(iii) ces 2 lignées se séparèrent des autres lignées (nord-est européen, marocaine, caucasienne et corse) il y a environ 80-95 000 ans;
(iv) finalement, les lignées nord-est européenne, marocaine, caucasienne et corse auraient été les dernières à se séparer les unes des autres, entre 39 et 54 000 ans BP.

7.5. Dates d'expansion

Les analyses de recaptures des individus bagués indiquent que le temps de génération pour le cincle serait compris entre 1 et 1.5 ans. Lorsque l'on prend ceci en compte et pour une valeur de μ=0,00010836, les dates d'expansion des quatre lignées du Paléarctique Occidental pour lesquelles un signal d'expansion a été observé (voir fig. 7.3), sont toutes postérieures au dernier maximum glaciaire, ces dates étant comprises entre 10 000 (lignée ouest européenne) et 15 700 ans BP (lignée est européenne) pour un temps de génération égal à 1.5 ans, et entre 6700 et 10 500 ans BP si le temps de génération est égal à 1 an (tableau 7.6).

Tableau 7.6 : Dates d'expansion (te) exprimées en années pour les différentes lignées et pour un temps de génération égal à 1 ou 1.5 ans.

Lignée	Date d'expansion (te) (temps de génération = 1,5 ans)	Date d'expansion (te) (temps de génération = 1 an)
Est Europe	15725	10484
Ouest Europe	10008	6672
Nord-Est Europe	12583	8389
Maroc	11863	7909

VIII DISCUSSION

8.1. Patrons phylogéographiques ——————————————

Nos résultats supportent certaines des découvertes précédentes concernant la phylogéographie du cincle plongeur (Lauga *et al.* 2005), c'est à dire une faible différenciation génétique entre les populations Ouest européennes et l'existence d'haplotypes largement répandus d'un point de vue géographique parmi ces populations :

- Dans l'étude de Lauga *et al*. (2005) qui portait sur 31 individus répartis en sept populations provenant de France, Irlande, Angleterre et Allemagne, seuls six haplotypes différents ont pu être définis, dont l'haplotype le plus commun était présent dans les sept populations (fig. 8.1 et 8.2). Sur les 902 bp du cytochrome *b* qui ont été amplifiées, seuls sept sites se sont révélés polymorphes, dont cinq informatifs pour la parcimonie.

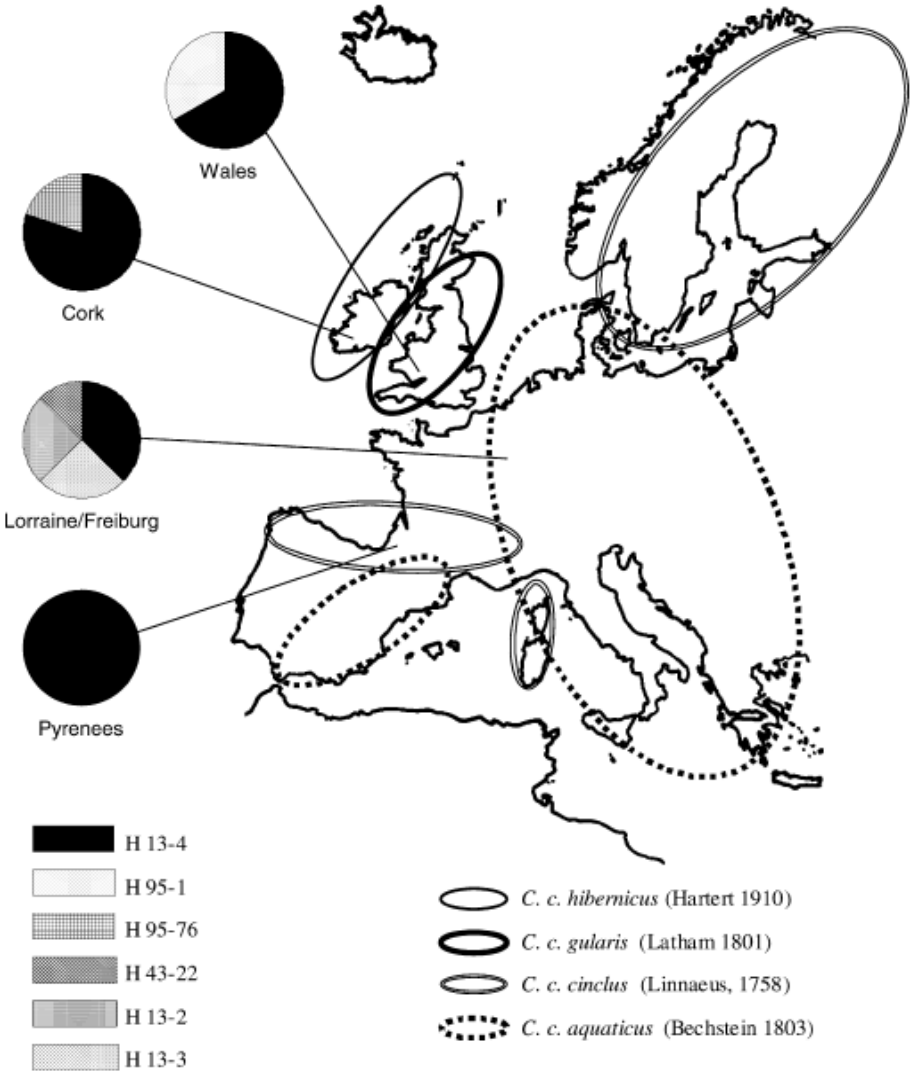


Figure 8.1 : Distribution géographique des sous-espèces européennes de *Cinclus cinclus* - Fréquences des différents haplotypes rencontrés dans les populations échantillonnées (figure reprise de Lauga *et al*. 2005).

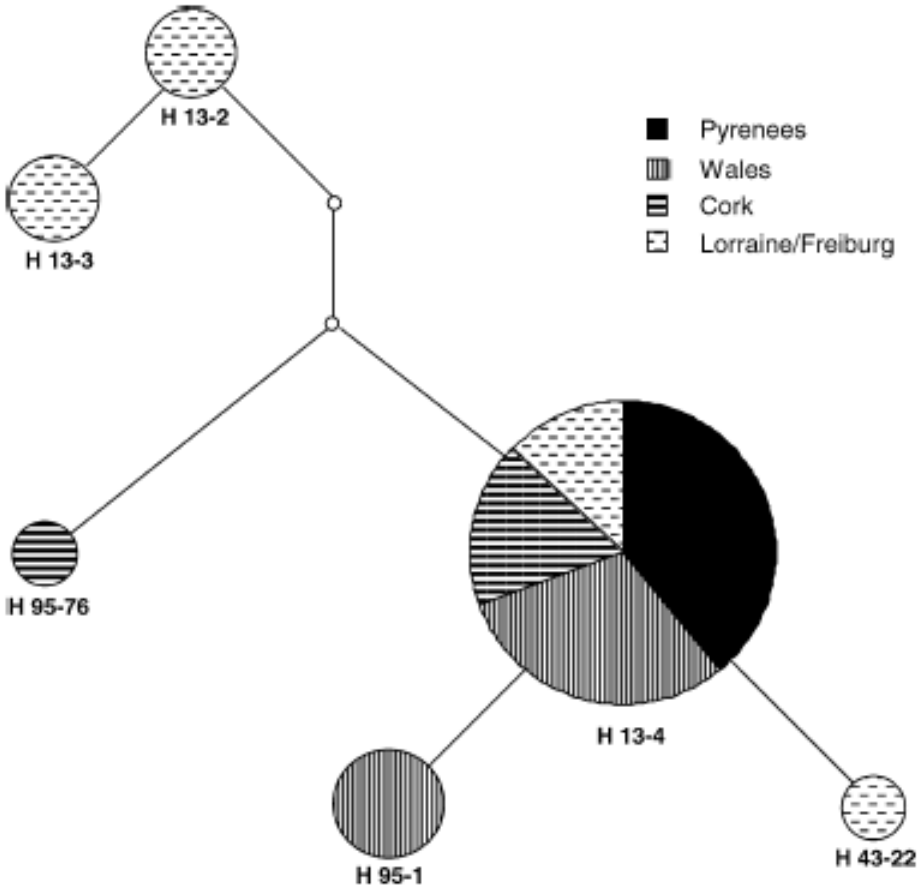


Figure 8.2 : Réseau de “minimum-spanning” réalisé par Lauga *et al*. (2005) à partir des différents haplotypes de cincles. La taille des cercles est proportionnelle à la fréquence des haplotypes, tandis que la distribution géographique de ces haplotypes est représentée par différents types d’ombrages. La désignation des haplotypes est reprise pour chaque cercle (figure reprise de Lauga *et al*. 2005).

- Selon notre étude, les oiseaux situés dans la même zone géographique que celle de l’étude de Lauga *et al.* appartiennent tous à la lignée ouest-européenne. Vingt-sept haplotypes différents ont pu être définis pour cette lignée (fig. 7.2), ces haplotypes étant le plus souvent séparés les uns des autres par un ou deux pas mutationnels seulement. De plus, tout comme lors de l’étude de Lauga *et al*, l’haplotype le plus commun correspond à un grand nombre d’individus (30) d’origines géographiques très diverses.

Les résultats de Øigarden *et al*. (2010), portant sur l'étude de la paternité extra-couple au sein d'une population norvégienne de cincles au moyen de marqueurs microsatellites et d'introns nucléaires, soulignent également cette faible diversité génétique que l'on observe pour le cincle plongeur par rapport à d'autres espèces de passereaux. Cette faible diversité est associée à une faible fréquence de paternité extraconjugale (voir §13.3) (Øigarden *et al*. 2010).

Toutefois, comme indiqué sur les figures 7.1 et 7.2, notre étude met clairement en évidence l'existence de lignées géographiques bien distinctes au sein des populations de cincles de la région Paléarctique Occidentale (fig. 8.3). De plus, nos résultats soulignent la différenciation génétique importante entre, d'une part, les populations européennes et nord africaines et, d'autre part, les populations asiatiques, ainsi que l'isolement de l'individu originaire de Corse par rapport aux autres populations ouest européennes. Bien que notre échantillonnage soit très faible pour ces régions (Corse et Asie), les distances génétiques séparant ces individus entre eux (notamment la distance entre les deux individus asiatiques) et surtout par rapport aux autres individus suggèrent très fortement l'existence de lignées distinctes pour ces régions.

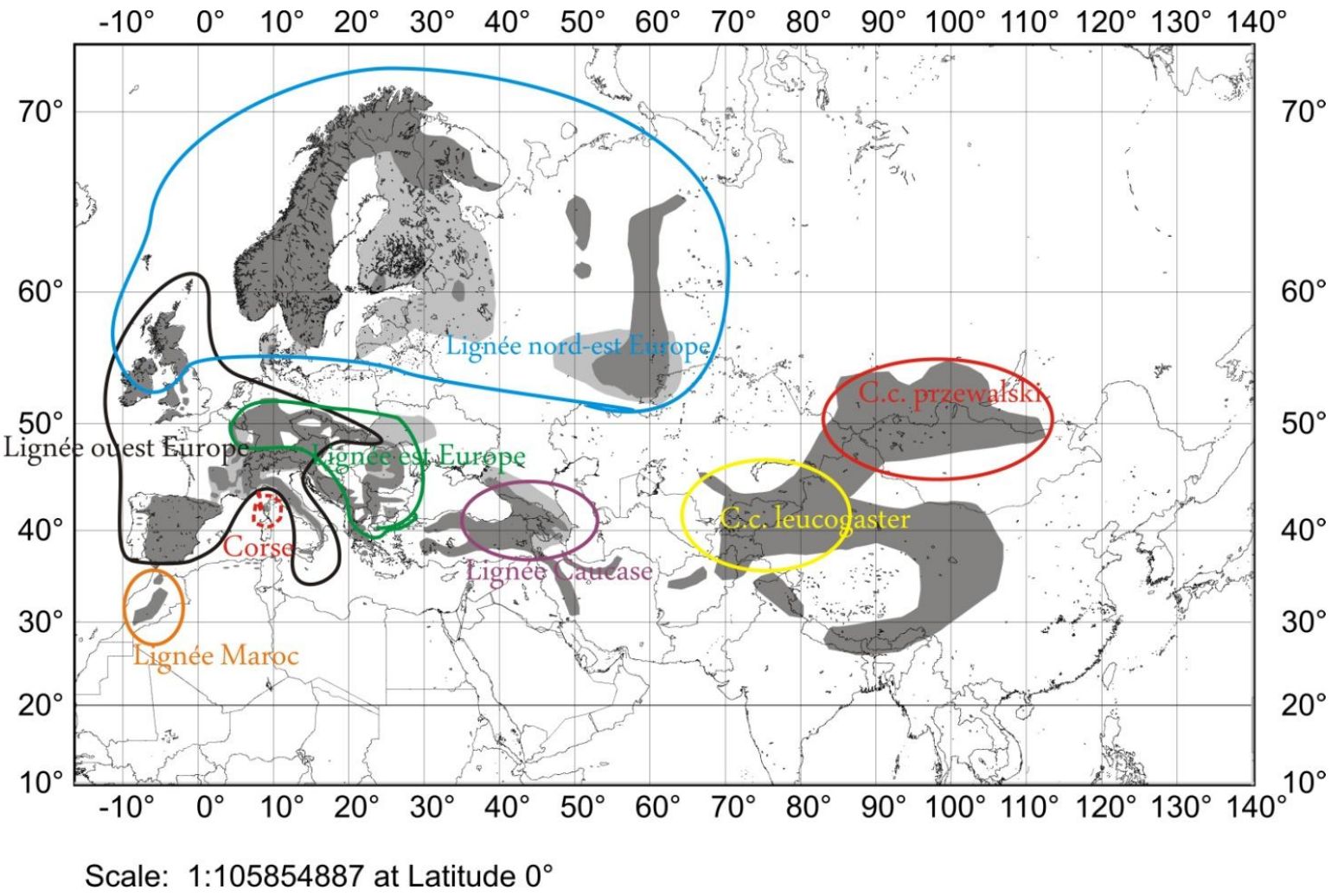


Figure 8.3 : Localisations géographiques probables des différentes lignées de cincle plongeur dans la région Paléarctique Occidentale - Carte tracée d'après les résultats obtenus pour notre étude phylogéographique.

Comparée aux autres études phylogéographiques menées sur l'avifaune européenne, notre étude se singularise par le nombre important de lignées ayant pu être définies pour le cincle plongeur. En effet, la plupart des études phylogéographiques réalisées sur des oiseaux appartenant à l'avifaune européenne mirent en évidence de un à maximum 3 lignées distinctes, ou simplement l'absence de structure phylogéographique claire pour la région Paléarctique occidentale (Merila *et al*. 1997; Pitra *et al.* 2000; Liukkonen-Anttila *et al*. 2002; Pavlova *et al*. 2003; Randi *et al*. 2003; Zink *et al*. 2003; Kvist *et al.* 2004; Qu *et al*. 2005) (Tableau 4.2).

Une des raisons à cela pourrait résider dans le nombre et le choix des marqueurs génétiques utilisés pour notre étude, mais également dans la répartition géographique des échantillons. D'autres raisons pouvant expliquer le manque de structuration génétique observé pour certaines études ont été exposées dans le chapitre IV : échantillonnage limité, mœurs nomades, évènement de recolonisation récent.

Une possible exception est la chouette hulotte pour laquelle Brito (2005) a défini 3 lignées en Europe de l'Ouest (lignées ibérique, italien et balkanique) plus une lignée nord-africain, et évoqua la possibilité d'une lignée additionnelle pour la sous-espèce caucasienne. Le nombre de lignées pour cette espèce dans la région Paléarctique Occidentale serait donc égal à cinq, comme c'est également le cas pour le cincle plongeur. Mais si l'existence d'une lignée corse distincte se confirmait pour le cincle plongeur, cela porterait à six le nombre de lignées pour cette espèce dans la région concernée.

Les valeurs de diversité nucléotidiques observées pour les cincles peuvent apparaître très faibles lorsqu'on les compare aux valeurs obtenues pour d'autres taxa de la même zone géographique (tableau 8.1), comme certains micromammifères par exemple. Ainsi, chez *Apodemus flavicollis*, les valeurs de diversités nucléotidiques obtenues par Michaux *et al*. (2005) pour les différentes populations sont comprises entre 0.0054 et 0.015, alors que les valeurs de diversité haplotypique pour ces mêmes populations sont comprises entre 0.952 et 0.99. Par contre, d'autres

mammifères présentent des valeurs de diversité nucléotidique faibles, comme le campagnol roussâtre (Deffontaine *et al*. 2005).

Ces valeurs de diversité nucléotidique et haplotypique observées pour le cincle sont du même ordre de grandeur que celles observées pour d'autres espèces européennes d'oiseaux, ainsi que pour des espèces provenant d'autres régions (voir tableau 4.2).

Les temps de divergence calculés entre les différentes lignées apparaissent assez récents : ils se situent entre le milieu et la fin du Pléistocène. Dans un article faisant la synthèse de la littérature sur les patrons phylogéographiques intraspécifiques chez les oiseaux (Avise & Walker, 1998), il avait déjà été mentionné l'influence « majeure » qu'eurent les conditions climatiques du Pléistocène dans l'initiation des séparations phylogéographiques majeures à un niveau infraspécifique ainsi que dans l'aboutissement des processus de spéciation qui avaient été initiées auparavant. Des études ultérieures ont confirmé ce fait (voir revue dans Qu *et al.* 2005).

Tableau 8.1 : Exemples de valeurs de diversité nucléotidique (π) et de diversité haplotypiques (h) observées pour les populations de différentes espèces animales en Europe.

Espèce	Zone d'étude	Marqueur	π	h	Références
Apodemus flavicollis	Europe, Proche et Moyen-Orient	Cyt b	0,0054 – 0,015	0,952 – 0,99	Michaux *et al*. 2005
Myodes glareolus	Paléarctique ouest	Cyt b	0,0018 – 0,0074	0,758 – 0,978	Deffontaine *et al*. 2005
Microtus oeconomus	Holarctique	Cyt b	0,0051 – 0,028	/	Brunhoff *et al*. 2003
Crocidura russula	Région méditerranéenne	Cyt b	0 – 0.0518	0 – 0,893	Cosson *et al*. 2005
Meles meles	Paléarctique	Région contrôle	0,006 – 0,046	0,895 – 1	Marmi *et al*. 2006
Castor fiber	Paléarctique	Région contrôle	0 – 0,0012	/	Durka *et al.* 2005
Pteromys volans	Paléarctique	Cyt b	0,0022 – 0,0095	/	Oshida *et al*. 2005
Triturus vulgaris – montandoni	Paléarctique ouest	ND2 et ND4	0 – 0,017	***I***	Babik *et al*. 2005
Arion fuscus	Paléarctique ouest	16SrDNA et COI	0 – 0,0096	0 – 0,0766	Pinceel *et al*. 2005
Heligmosomoides polygyrus	Paléarctique ouest	Cyt b	0, 10 – 0, 018	0,924 – 1	Nieberding *et al*. 2005

Bien qu'une certaine prudence s'impose concernant les dates de divergence obtenues (voir Matériel et méthode), ces estimations nous permettent de proposer un scénario possible expliquant le patron phylogéographique du cincle plongeur :

1. Les populations orientales de cincles plongeurs (représentées dans notre échantillonnage par les individus provenant du Kazakhstan et de l'est de la Russie) se séparèrent des populations occidentales du Paléarctique vers la fin du Pléistocène Moyen, il y a environ 240 – 280 000 ans.

2. Durant les périodes glaciaires, la présence de glaciers importants couvrant une grande partie du Nord de l'Europe et la disparition de nombreuses rivières dans les régions périglaciaires (E. Juvigné, *com. pers*.) auraient probablement entraîné une régression importante des habitats adéquats pour le cincle plongeur. Ces conditions environnementales particulières, associées à l'existence de glaciers plus localisés couvrant les Alpes, les Carpates et les Pyrénées, auraient entraîné l'isolement des populations de cincles dans au moins deux refuges distincts durant une des dernières périodes glaciaires, peut-être celle correspondant à la période Riss ou au début de la période Würm : certaines populations survivant en Europe occidentale (notamment dans les péninsules Italiennes ou Ibériques, cfr annexe 6.4), d'autres survivant en Europe centrale ou dans les Balkans, comme ce fut le cas pour de nombreuses autres espèces européennes (voir Santucci *et al.* 1998; Taberlet *et al.* 1998; Liukkonen-Anttila *et al.* 2002; Michaux *et al.* 2005 ; Deffontaine 2008). L'isolement prolongé de ces populations conduisit à l'apparition des lignées génétiques Ouest et Est Européennes.

   2bis. Le Maroc et la Corse auraient été colonisés par le cincle durant la même période glaciaire, cette colonisation ayant été facilitée par un abaissement du niveau marin. En effet, pendant les cycles glaciaires, le niveau de la mer fluctua de façon importante. Ainsi, comme le montre la figure 8.4, la régression des mers a été la plus forte vers la fin du dernier pléniglacaire (env. – 20 000/18 000 ans) atteignant un niveau 100 à 120m

inférieur au niveau marin actuel (Lambeck *et al*. 2002). En conséquence, durant les périodes glaciaires, le détroit de Gibraltar était plus étroit et la distance entre la Corse et le continent était également moins grande (fig. 4.7). Pour le cincle, cela aurait pu faciliter l'expansion de son aire de distribution vers l'Afrique du Nord et la Corse (et probablement vers d'autres îles méditerranéennes telles que Chypre où la sous-espèce *C.c. olympicus*, maintenant éteinte, était auparavant présente).

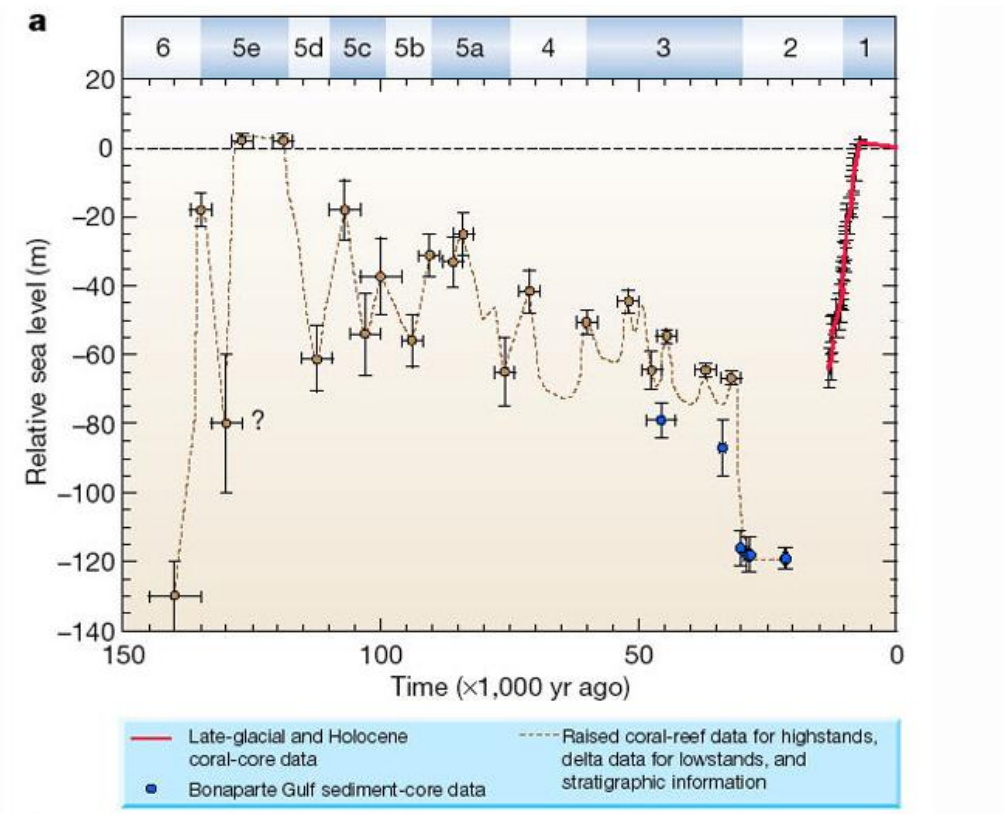


Figure 8.4 : Evolution du niveau marin relatif durant le dernier cycle glaciaire (figure reprise de Lambeck *et al.* 2002).

Suite à l'élévation du niveau de la mer qui isola davantage les îles du continent et élargit le détroit de Gibraltar, les populations de cincles marocains et corses furent définitivement isolées durant la période interglaciaire suivante, probablement l'interglaciaire Eemien (128 - 112 000

ans BP). Cet « isolement » relatif aurait pu perdurer jusque vers -76 000 ans BP, cette période (-112 000 à -76 000 ans BP) correspondant à une phase modérée de la glaciation Würm durant laquelle le niveau marin était de 20 à 60 mètres inférieur au niveau actuel. A partir de ce moment, et d'après les analyses des temps de divergence, les populations marocaines (et probablement les populations corses) auraient donné naissance à leur lignée génétique particulière. En conséquence, nos résultats ne supportent pas l'hypothèse avancée par Voelker (2002). Selon celui-ci, l'existence d'un pont de terre entre le Maroc et l'Espagne avant le Pléistocène aurait facilité le passage des cincles de l'Europe vers l'Afrique du Nord.

3. Les cincles vivant dans la région Paléarctique Occidentale profitèrent probablement d'un interglaciaire pour étendre leur aire de distribution vers le nord et vers l'est, peut-être durant l'interglaciaire Eemien. Durant cette période, le climat était aussi stable et probablement plus chaud que durant l'Holocène et, lors de la période la plus chaude de cet interglaciaire, les forêts ainsi que les habitats rivulaires atteignaient le nord de la Norvège et couvraient la majorité des régions montagneuses d'Europe (Overpeck *et al*. 2006).

   Plus tard, en raison de l'absence d'un réseau adéquat de cours d'eau pour les cincles, les larges plaines présentes dans le nord de l'Europe (du Nord de la Belgique et des Pays-Bas jusqu'en Russie, mais aussi en Finlande et dans le centre de la Hongrie), ainsi que les mers Noire et Baltique, auraient agi comme des barrières limitant les échanges entre, d'une part, les populations maintenant isolées en Scandinavie, dans les Monts Oural et les régions du Caucase et du Proche Orient et, d'autre part, les populations d'Europe de l'Ouest et de l'Est. L'isolement par la distance de ces populations avec les populations ouest et est européennes, associé au caractère sédentaire du cincle, aurait ainsi conduit à l'apparition des lignées nord-est européenne et caucasienne vers 80 - 95 000 ans BP.

La même hypothèse (c'est-à-dire les grandes plaines agissant comme des barrières pour la dispersion des cincles) avait été avancée par Tyler & Ormerod (1994) pour expliquer l'absence du Cincle américain dans les habitats appropriés des Appalaches alors qu'il est présent tout le long de la chaîne des Rocheuses, mais également pour expliquer le fait que le cincle européen ne s'est jamais répandu en Afrique subsaharienne : *« The exact area of origin and the way dippers have speciated may never be certain but it is interesting that dippers never spread into subsaharan Africa nor across the United States to apparently suitable streams in the west. (…) Possibly the larger expanses of unsuitable habitat –desert, dry lowlands or sea- deterred dippers from colonising these areas, although some northern races of the Dipper are capable of long flight of over 1000 km. »* (Tyler & Ormerod 1994).

Dans les récits de ses voyages naturalistes effectués en 1775 dans la région du sud des Appalaches, le naturaliste William Bartram n'a jamais mentionné le Cincle, indiquant très probablement l'absence historique de l'espèce et étayant la thèse que les grandes plaines des USA avec leur réseau de fleuves non contigu ont servi d'obstacle (W. Bartram 1791; T. Gragson (Athens University, Georgia, USA), *com. pers*.).

Dans ces régions où les torrents de montagnes sont "libres" de cincles, d'autres espèces d'oiseaux ou d'autres animaux occupent la niche laissée vacante, se nourrissant de macroinvertébrés benthiques, comme le canard arlequin (*Histrionicus histrionicus*) en Amérique du Nord et en Islande ou le canard bleu (*Hymenolaimus malacorhynchos*) en Nouvelle-Zélande (Tyler & Ormerod 1994).

Toutefois, selon Tyler & Ormerod (1994), l'absence du cincle de ces régions ne s'expliquerait pas par la présence de ces compétiteurs potentiels car ces espèces n'occupent jamais exactement la même niche que le cincle.

8.2. Refuges glaciaires

8.2.1. *Lignées Ouest et Est Européennes*

Le rôle que jouèrent les péninsules italienne, ibérique et balkanique en tant que refuges majeurs pour de nombreuses espèces européennes durant les périodes glaciaires du Quaternaire, ainsi que leur contribution à la recolonisation du nord de l'Europe à la fin du dernier âge glaciaire furent démontrés par différentes études paléontologiques, mais aussi et surtout par les nombreuses études phylogéographiques réalisées dans cette région (Hewitt 1996, 2000 & 2004; Comes *et al.* 1998; Taberlet *et al.* 1998; Michaux *et al*. 2003, 2004 & 2005 ; Newton 2003 ; Nieberding 2005 ; Deffontaine 2008 ; Ruedi *et al.* 2008).

Les valeurs de diversités haplotypiques et nucléotidiques obtenues pour les différentes populations européennes de cincle plongeur tendent également à suggérer que les régions nord-italienne, sicilienne et balkano-carpatique auraient pu servir de zones refuges majeures pour cette espèce lors du dernier maximum glaciaire.

De même, les analyses de mismatch distribution réalisées sur la population sicilienne (fig. 7.3) suggèrent que ses effectifs seraient restés constants durant la dernière période glaciaire, évoquant l'existence d'une zone refuge pour le cincle dans cette région. Cette hypothèse est également supportée par les tests de « Fu Fs » (tableau 7.4).

Une telle hypothèse d'un refuge sicilien avait déjà été proposée pour plusieurs autres espèces (Santucci *et al*. 1998; Michaux *et al*. 1998, 2005; Carlsson 2003 ; Deffontaine *et al*. 2005; Nierberding *et al*. 2005; Kotlik *et al*. 2006), dont certaines espèces d'oiseaux tels que la perdrix bartavelle (*Alectoris graeca* ; Randi *et al*. 2003) et la chouette hulotte (*Strix aluco* ; Brito 2005). Cette région apparaît donc très particulière et importante pour la conservation de la biodiversité infraspécifique en Europe, notamment pour le cincle plongeur dont les populations siciliennes

apparaissent aujourd'hui fortement menacées. Durant ces dernières années, les perturbations anthropiques (canalisation des cours d'eau) (Tyler & Ormerod 1994 ; Sarà *et al.* 1994) associées à plusieurs années successives de sécheresse ont en effet entraîné la désertion par cet oiseaux de nombreux cours d'eau qu'il fréquentait autrefois (M. Sarà, *com. pers*.).

Les parties méridionales des Carpates et des Balkans semblent également avoir été une zone refuge importante pour les cincles. En effet, les valeurs de diversités nucléotidiques et haplotypiques pour la population de cincles vivant dans ces régions sont significativement plus élevées par rapport aux autres populations appartenant à la même lignée. De même, les analyses de mismatch distribution montrent un patron de modèle stable pour cette population. Les tests de Fu Fs réalisés sur la population balkano-carpatique supportent également cette hypothèse (signal de population stable). Ce résultat n'apparait guère surprenant puisque la région des Carpates a déjà été proposée comme région refuge pour différentes espèces (Carlsson 2003 ; Deffontaine *et al.* 2005 ; Kotlik *et al.* 2006). Une fois encore, nos résultats insistent sur l'importance de cette région en tant que refuge pour les espèces européennes et suggèrent que cette région pourrait constituer un autre « hotspot » de biodiversité interspécifique et intraspécifique.

8.2.2. Lignée Caucasienne

En dépit d'un échantillonnage limité pour la région Caucasienne, nos résultats supportent fortement l'existence d'une lignée distincte pour les populations de cette région. La présence d'un refuge dans la région de la mer Caspienne à proximité du Caucase a en effet déjà été évoquée pour différentes espèces d'Europe tempérée telles que le chevaine (*Leuciscus cephalus*) et le campagnol roussâtre (Durand *et al*. 1999; Deffontaine *et al*. 2005). Il nous est toutefois difficile d'être plus précis concernant cette lignée sans un meilleur échantillonnage dans cette région et les régions voisines telles que la Turquie, l'Iran et le Liban pour lesquels plusieurs sous-espèces de cincle plongeur ont été décrites (tableau 3.2) (Cramp, 1988).

8.2.3. *Lignées Marocaine et Corse*

La Corse et l'Afrique du Nord ont également déjà été mentionnées comme zones refuges pour différentes espèces européennes d'oiseaux comme la mésange bleue (*Parus caeruleus* ; Kvist *et al*. 2004) et le pinson des arbres (*Fringilla coelebs* ; Marshall *et al.* 1999 ; Griswold *et al*. 2002). Qui plus est, ces régions sont connues pour leurs nombreuses espèces et sous-espèces endémiques :

- Plusieurs espèces et 19 sous-espèces d'oiseaux sont endémiques au Maroc, parmi lesquelles *Motacilla alba subpersonata*, *Pica pica mauritanica*, *Parus ater atlas*, ... (Thévenot *et al*. 2003).
- La Corse est également considérée comme un « hotspot » de biodiversité pour les oiseaux avec la présence de plusieurs sous-espèces endémiques à la Corse et à la Sardaigne (par exemple *Accipiter gentilis arrigonii*, *Certhia familiaris corsa*, *Lanius senator badius*,... (Prodon *et al*. 2002; Thibault *et al*. 1999)), et une espèce endémique, la sitelle corse (*Sitta whiteheadi*), qui se serait séparée de la sitelle torchepot (*Sitta europaea*) il y a environ 5 millions d'années (Pasquet 1998).

Nos résultats tendent à conforter l'hypothèse de la présence d'une zone refuge pour le cincle plongeur en Afrique du Nord. L'hypothèse d'une lignée distincte pour les cincles plongeurs corses doit, quant à elle, être prise avec précaution car nous n'avons analysé qu'un seul individu pour cette région. La présence du cincle plongeur en Corse durant la dernière période glaciaire est toutefois confortée par la découverte de restes osseux de cette espèce datés du Pléistocène supérieur (Tyrberg 2008).

8.2.4. Lignée Nord-Est Européenne

Enfin, l'existence d'une lignée Nord-Est européenne suggère l'existence d'un refuge nordique ou oriental pour cette lignée.

Des refuges nordiques ont déjà été proposés pour différentes espèces d'oiseaux comme l'eider à duvet (*Somateria mollissima*) qui aurait recolonisé le nord de l'Europe, l'Islande et les îles Féroé à partir d'un seul refuge situé dans la région du Kattegat/Skagerrak (Suède/Danemark). Celle-ci fut une des rares côtes libres de glaces dans cette région durant la dernière glaciation (Weichselien) (Tiedemann *et al*. 2004). Cette hypothèse reste toutefois très controversée (Michaux, *com. pers*.).

L'oie à bec court (*Anser brachyrhynchus*) aurait également survécu dans les larges zones de toundra au sud de la calotte glaciaire européenne durant les glaciations (Ruokonen *et al*. 2005). D'autres taxas tels que des micro-mammifères (*Lemmus* ssp ; Fedorov *et al* 1999 ; Hewitt 2004), différentes espèces de plantes (Ruokonen *et al.* 2005) et même un parasite nématode (Nieberding *et al*. 2004) auraient également survécu dans les régions nordiques pendant les périodes glaciaires. Cependant, cette hypothèse reste sujette à de nombreux débat et n'a pas encore été définitivement prouvée (Michaux, *com. pers*.).

Il a été démontré que la Scandinavie était (quasi) complètement recouverte de glaciers lors du dernier maximum glaciaire (Hewitt 1996), l'épaisseur de ces glaciers pouvant atteindre plusieurs centaines de mètres. Bien que les cincles soient capables d'endurer des températures très basses, il nous apparaît peu plausible qu'ils puissent avoir survécu en Scandinavie dans les régions situées en bordure des glaciers durant cette période, en raison notamment d'un accès restreint à leur source de nourriture quasi-exclusive (les macroinvertébrés benthiques) lorsque les cours d'eau étaient gelés.

Une autre hypothèse plus plausible est que les cincles de la lignée nord-est européenne auraient survécu dans une ou plusieurs régions situées plus à l'est, au niveau de la Russie actuelle. En effet, le nord de la Russie ne fut pas autant affecté par les glaciations que la Scandinavie (Hewitt 1996).

Dans la toundra et/ou les zones alpines, le cincle plongeur aurait pu trouver des cours d'eau adéquats pour s'y maintenir, pour autant qu'il puisse trouver des cavités le long de ces cours d'eau pour pouvoir y nicher, comme c'est actuellement le cas pour la population de cincles vivant dans le Haut Atlas, vers 2650 m (Libois, *com. pers*.).

La région de l'Oural a par exemple déjà été proposée comme zone refuge pour d'autres espèces telles que la vipère pléiade (*Vipera berus;* Carlsson 2003) et plusieurs micro-mammifères tels que *Myodes glareolus*, *Microtus agrestis* et *Microtus oeconomus* (Hewitt 2004; Deffontaine *et al*. 2005) et aurait pu constituer également un refuge pour le cincle plongeur. Cependant, étant donné l'échantillonnage limité dont nous disposons pour cette région, il ne nous est pas possible de confirmer cette hypothèse.

Les oiseaux appartenant à cette lignée auraient pu se comporter comme les populations actuelles les plus nordiques et les plus altitudinales de cincles plongeurs, effectuant des migrations hivernales. Ces oiseaux quittent leur zone de reproduction en hiver lorsque les cours d'eau sont complètement gelés pour rejoindre d'autres habitats plus favorables (Tyler & Ormerod 1994). Les déplacements effectués lors de ces migrations hivernales peuvent être supérieurs à 1000 km et, durant ces mouvements, les cincles sont capables de traverser d'importants bras de mer. Les cincles norvégiens migrent ainsi jusqu'en Ecosse ou même en Irlande alors que des cincles suédois migrent fréquemment vers les républiques Baltes.

Selon Newton (2003), les cycles glaciaires ont en effet eu un large impact sur les systèmes migratoires des oiseaux : la proportion d'oiseaux migrateurs était beaucoup plus importante durant les périodes glaciaires du Pléistocène, incluant les oiseaux insectivores, mais aussi beaucoup d'espèces non-insectivores. Nous pourrions donc spéculer que, lors des périodes glaciaires, les cincles auraient pu trouver des cours d'eau rapides adéquats riches en macroinvertébrés benthiques, et maintenir des populations stables dans des régions périglaciaires, migrant éventuellement en hiver lorsque les conditions climatiques deviennent trop dures. Mais l'existence de telles places en Scandinavie durant le dernier maximum glaciaire n'a jusqu'à présent pas été démontrée.

8.3. Expansion postglaciaire ——————————————————

Comme on l'observe pour les estimations des dates d'expansion pour de nombreuses espèces d'oiseaux des régions Paléarctiques et Néarctiques (Qu *et al.* 2005), la recolonisation de la région Paléarctique Occidentale par les cincles semble avoir débuté immédiatement après la dernière période glaciaire, c'est à dire entre 16 000 et 10 000 ans BP.

8.3.1. Lignée Ouest-européenne

La topologie en forme d'étoile observée sur le réseau (fig. 7.2) ainsi que les résultats des analyses de mismatch distribution présentant une courbe suivant un modèle de loi de Poisson (fig. 7.3) suggèrent que la lignée ouest européenne a probablement recolonisé l'Europe récemment à partir d'un petit nombre d'animaux ayant survécu dans un seul refuge.

Différentes hypothèses concernant le patron de recolonisation peuvent être proposées:

- ✓ La recolonisation de la région ouest européenne débuta à partir d'un refuge situé en Italie. A la fin de la dernière glaciation, les oiseaux italiens étendirent leur aire de répartition vers l'Ouest, recolonisant la France et la péninsule ibérique. Ces oiseaux étendirent également leur aire de distribution vers le nord pour recoloniser la France et atteindre la Grande Bretagne, l'Irlande, la Belgique, l'Allemagne, la Suisse, la république Tchèque et la Hongrie, traversant ou contournant l'arc alpin.
- ✓ La recolonisation de l'Europe de l'Ouest débuta à partir d'une seule large zone refuge continue ou non. Cette zone refuge se serait située le long de la côte méditerranéenne de l'Espagne à l'Italie, avec des échanges génétiques entre

les populations italiennes, françaises et ibériques durant les périodes glaciaires.

Si l'on s'en tient aux valeurs de diversités génétiques observées pour les différentes populations, la seconde hypothèse apparaît moins plausible que l'hypothèse précédente car elle impliquerait des diversités génétiques similaires entre les populations ibériques et italiennes, ce qui n'est pas le cas, les valeurs observées pour la population nord-italienne étant plus élevées (tableau 7.3).

Toutefois, la découverte de restes osseux de cincles plongeurs dans l'Hérault datés entre 18 500 et 22 000 BP (annexe 6.4) atteste de la présence de cet oiseau dans cette région lors du LGM (Sanchez 2004) et plaide en faveur d'une large zone refuge, continue ou non, s'étendant de l'Italie jusqu'à l'Hérault. La recolonisation du reste de l'Europe aurait donc pu s'effectuer essentiellement à partir des populations de cincles présentes en Italie et dans le SE de la France, notamment via la vallée du Rhône.

La question demeure concernant les populations pyrénéennes et espagnoles de cincles : les populations actuelles ont-elles pour origine un évènement de recolonisation par des oiseaux provenant d'Italie et du sud-est de la France, comme semblent le suggérer les valeurs de diversités génétiques, ou ces populations étaient-elles déjà présentes en Espagne et dans les Pyrénées à la fin du LGM ?

Des restes osseux découverts en Espagne et dans les Pyrénées françaises attestent de la présence du cincle plongeur dans ces régions durant la dernière glaciation (annexe 6.4). Cependant, ces restes osseux sont datés de l'interpléniglaciaire du Würm (40 000 à 28 000 ans bp ; Bosselin et Djindjian 2002) lorsque les conditions climatiques étaient plus clémentes que durant le LGM. Ils ne peuvent donc confirmer si le cincle plongeur était présent dans ces régions durant le LGM, auquel cas ces populations auraient maintenus des échanges géniques avec les populations italiennes et françaises, prévenant ainsi une différentiation génétique entre ces populations (ou les populations présentes dans ces régions auraient été remplacées par les populations en provenance d'Italie et du SE de la France). Si c'est le cas, lors de l'expansion postglaciaire,

ces populations plus occidentales et méridionales auraient pu être bloquées par des barrières naturelles comme les glaciers couvrant les Pyrénées et l'absence de cours d'eau adéquats dans le SO de la France, et par la présence des populations plus orientales et éventuellement de populations plus nordiques.

A l'heure actuelle, il nous apparaît donc difficile de privilégier une ou l'autre de ces hypothèses concernant la recolonisation post-glaciaire par la lignée ouest-européenne.

8.3.2. Lignée Est-européenne

Comme pour la lignée Ouest européenne, la courbe de mismatch distribution pour la lignée Est européen suit le modèle de Poisson (fig. 7.3), ce qui laisse suggérer que la lignée Est européenne est probablement en expansion. Lorsque les températures augmentèrent au début du dernier interglaciaire, les populations balkano-carpatiques étendirent leur aire de distribution vers le Nord-Ouest, suivant la chaîne des Carpates et contournant la plaine Hongroise pour coloniser le nord de la Hongrie, la Slovaquie, la République Tchèque, l'Allemagne jusqu'au Luxembourg. Cette lignée entra en contact avec la lignée ouest-européenne dans ces dernières régions, formant une très grande zone de contact qui s'étend du Luxembourg à la Hongrie.

La date de recolonisation pour la lignée Ouest européenne est postérieure à la date de recolonisation pour la lignée Est européenne (10000 BP vs. 15700 BP). La présence d'une importante couverture glaciaire sur les Alpes pourrait avoir empêché ou tout le moins ralenti l'expansion vers le nord des populations de cincles présentes en Italie et dans le sud-est de la France à la fin du dernier maximum glaciaire, comme cela a été observé pour d'autres taxa (Taberlet *et al.* 1998). Toutefois, contrairement à ce qui a été observé pour ces taxas, ce décalage dans les dates d'expansions n'a pas empêché ces populations de recoloniser l'Europe de l'Ouest ainsi qu'une partie de l'Europe de l'Est.

8.3.3. Les autres lignées

Il nous est impossible de proposer un patron de recolonisation postglaciaire pour les autres lignées en raison de l'échantillonnage limité dont nous disposons.

8.4. Taxonomie

Nos données génétiques semblent être en accord avec les sous-espèces décrites dans certaines régions telles que le Maroc, le Caucase et l'Asie (respectivement *C.c. minor*, *caucasicus*, *leucogaster* et *przewalski*) (voir fig. 7.1, 7.2 et 8.3).

D'un autre côté, aucune concordance n'a été trouvée entre les résultats de notre étude pour la région européenne et les sous-espèces de cincle décrites par Cramp (1988), *i.e*. *C.c.cinclus, aquaticus, hibernicus* et *uralensis*, sur base de caractères morphologiques (taille et coloration du plumage), comme cela avait déjà été noté par Lauga *et al.* (2005).

Un tel manque de concordance entre des sous-espèces décrites sur base de caractères morphologiques et les données génétiques concernant ces sous-espèces n'est pas inhabituel chez les oiseaux et a déjà été rapporté pour de nombreuses espèces (Cortés-Rodriguez *et al.* 2008 ; Navarro-Siguenza *et al*. 2008 ; Weir *et al*. 2008), dont des espèces paléarctiques telles que le sizerin flammé (*Carduelis flammea ;* Seutin *et al*. 1995), la chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus ;* Koopman *et al*. 2005), le pic tridactyle (*Picoides tridactylus ;* Zink *et al*. 2002), le bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra* ; Questiau *et al*. 1999), et la bergeronnette printanière (*Motacilla flava ;* Ödeen *et al*. 2003; Pavlova *et al*. 2003).

Plusieurs exemples récents suggèrent en effet qu'une importante différenciation morphologique ou éthologique peut évoluer rapidement chez les oiseaux avec peu ou pas de différenciation génétique (Zink & Dittmann 1993; Ödeen *et al*. 2003 ; Mila

et al. 2007 ; Cortés-Rodriguez *et al.* 2008). Cela serait dû à la sélection sexuelle (Ödeen *et al*. 2003) ou à une adaptation locale rapide à des ressources fluctuantes, comme Questiau *et al*. (1999) le suggèrent pour le bec-croisé des sapins. Des différences morphologiques dans la forme et la taille du bec sont observées entre populations de cette espèce, sans nécessairement promouvoir des barrières reproductives entre morphes. De telles variations phénotypiques dans la longueur du bec dues à l'influence de l'habitat et non reflétées dans les données génétiques ont également été observées pour d'autres espèces d'oiseaux comme le colibri mouchet (*Adelomyia melanogenys*) en Equateur (Chaves *et al*. 2007).

D'après nos résultats, la question demeure concernant le réel statut taxonomique des sous-espèces décrites par Cramp (1988). Le manque de concordance entre données morphologiques et génétiques serait-il le résultat d'une différentiation morphologique rapide ou récente qui n'est pas encore reflétée au niveau des séquence d'ADNmt analysées, comme cela a déjà été suggéré pour certaines espèces d'oiseaux (Zink & Dittmann 1993 ; Questiau *et al.* 1998), ou un tel manque de concordance serait-il dû à une certaine confusion dans la taxonomie du cincle liée à une possible subjectivité des caractères employés pour distinguer les différentes sous-espèces, ou à des adaptations phénotypiques locales ?

Dans leur monographie sur les cincles, Tyler & Ormerod (1994) avaient en effet déjà noté la confusion existante concernant le nombre et la validité des sous-espèces de cincle : alors que certaines d'entre-elles apparaissent uniformes en apparence et très distinctes des autres, telle que la sous-espèce asiatique à ventre blanc *C.c. leucogaster*, d'autres populations d'Europe sont extrêmement variables (Tyler & Ormerod 1994). Cramp suggéra que ces variations dans le patron de coloration du plumage s'appliquent à l'ensemble de la région Paléarctique Occidentale et pourraient être dues aux caractéristiques de l'habitat. Mais, comme pour les autres espèces d'oiseaux, d'autres causes comme la sélection sexuelle pourraient également être proposées pour expliquer ce phénomène.

Une étude récente effectuée sur une population de cincles plongeurs en Andalousie a, par ailleurs, mis en évidence des changements dans différents traits morphologiques de cet oiseau entre 1985 et 2005 : la longueur du tarse a diminué alors que les longueurs de la queue et de l'aile ont augmenté durant cette même

période (Moreno-Rueda & Rivas 2007). Ces changements pouvant, selon les auteurs, être liés à une modification de la niche trophique en réponse aux modifications de l'environnement qui eurent lieu durant cette période.

Dans leur étude biométrique de populations de cincles espagnoles appartenant à la sous-espèce *C.c.cinclus*, Arizaga *et al.* (2009) ont également mis en évidence l'influence des facteurs abiotiques tels que la pente des rivières, l'altitude, la température et les précipitations sur la longueur alaire et la longueur du tarse. Selon ces auteurs, la diversification morphologique des cincles ibériques est influencée par l'environnement et, en conséquence, la relation allométrique entre la taille du corps et la longueur alaire diffère entre le nord et le sud de l'Espagne.

Par ailleurs, selon une étude menée par Campos *et al*. (2010) sur les variations de coloration du plumage chez les deux sous-espèces de cincles présentes en Espagne, la couleur du plumage de la poitrine ne peut pas être utilisée pour distinguer les sous-espèces de cincle en Espagne :

- Selon Cramp (1988), la sous-espèces *C.c.cinclus*, caractérisée par l'absence d'une bande rousse sous la poitrine, est présente dans le nord-ouest et le centre de l'Espagne, et la sous-espèce *C.c.aquaticus*, caractérisée par la présence d'une bande rousse sous la poitrine, est présente dans l'est et le sud.
- Les résultats de Campos *et al.* (2010) remettent en cause la validité et la distribution de ces deux sous-espèces de cincle en Espagne telles que décrit par Cramp. Ils démontrent en effet que ces deux morphotypes peuvent être observés ensembles dans les mêmes régions et sur les mêmes rivières. De plus, en raison des changements individuels de la coloration du plumage avec l'âge, aucun patron clair de séparation géographique entre ces deux formes n'a pu être trouvé.

En conséquence, cette étude appelle à reconsidérer le statut des différentes sous-espèces européennes et la pertinence des caractères employés pour distinguer ces sous-espèces.

Partim 2

Démographie du Cincle plongeur – Influence des changements climatiques et des autres perturbations d'origine anthropique

IX INTRODUCTION

De par sa géographie, le Grand-Duché de Luxembourg possède de nombreux cours d'eau pouvant constituer des habitats favorables pour un oiseau tel que le cincle plongeur (Ormerod *et al*. 1985 ; Ormerod 1985 ; Ormerod & Perry 1985 ; Tyler & Ormerod 1994 ; Taylor & O'Halloran 2001). La variété des cours d'eau rencontrés, que ce soit en termes de topographie, de qualité de l'eau ou d'occupation des berges, constitue un bon terrain d'étude pour analyser l'influence de ces différents facteurs sur le cincle plongeur qui est présent sur ces cours d'eau en plus ou moins grande densité.

9.1. Présentation du Lieu d'étude : le Grand-Duché de Luxembourg

Le Grand-Duché de Luxembourg (fig. 9.1), enclavé entre la Belgique, l'Allemagne et la France, a une superficie de 2 586 km². Il s'étend du nord au sud sur une distance maximale de 82 km et sur 58 km d'est en ouest. Le point culminant du pays se trouve à 559 mètres d'altitude (Kneiff, Wilwerdange, commune de Troisvierges), tandis que le point le moins élevé se situe à 133 mètres (au confluent de la Moselle et de la Sûre, commune de Mertert.

La capitale, et de loin la ville la plus importante, est Luxembourg. Elle est située dans le Gutland, comme le sont la plupart des agglomérations importantes du pays, y

compris Esch-sur-Alzette, Dudelange et Differdange. Outre la ville de Luxembourg, les autres villes principales sont principalement situées dans les Terres Rouges, qui marquent la frontière entre le Luxembourg et la France au sud.

Sa population compte près de 494.000 habitants (janvier 2009) (Portail du Grand-Duché de Luxembourg, http://www.luxembourg.public.lu/fr/ ; Portail des Statistiques du Grand-Duché de Luxembourg, http://www.statistiques.public.lu/fr/).

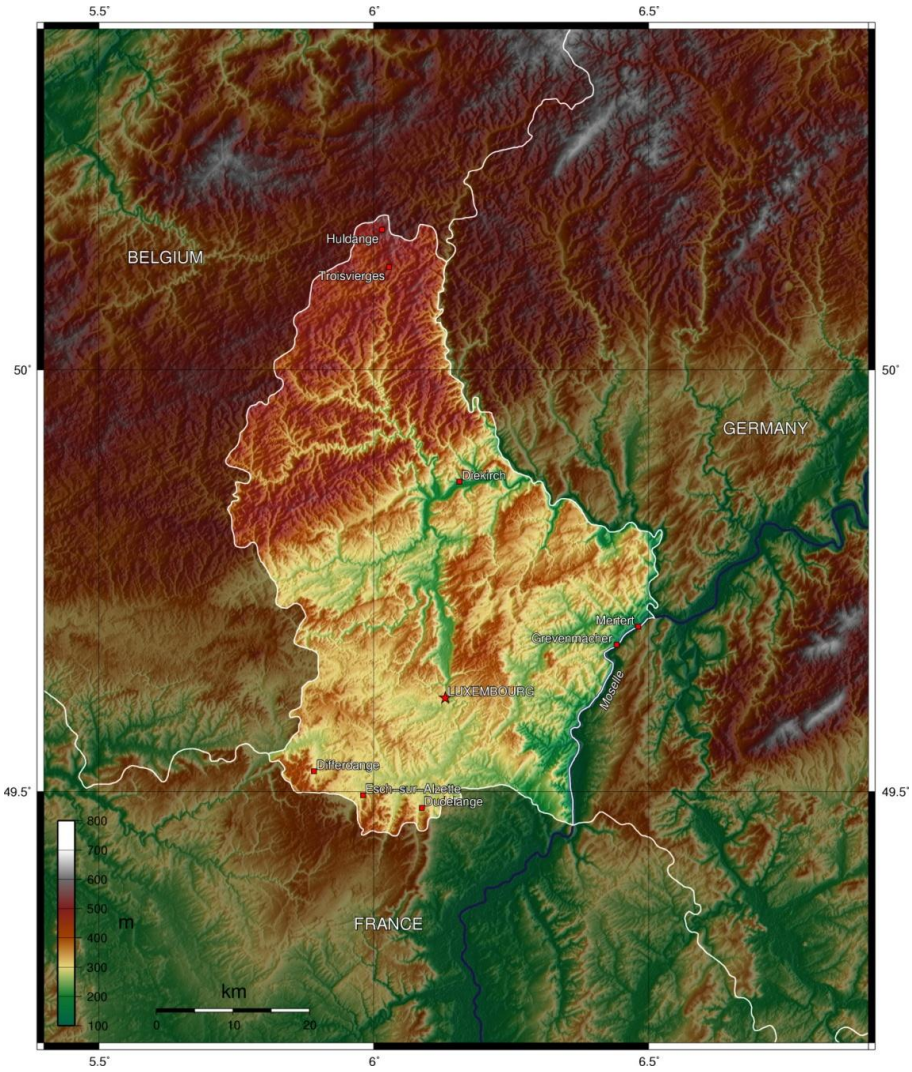


Figure 9.1 : Carte topographique du Grand-Duché de Luxembourg (fichier publié sous la licence Creative Commons Attribution ShareAlike 3.0 ; source : http://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Lux_topo_en.jpg).

9.1.1. Régions naturelles

Malgré son territoire limité, le Luxembourg présente une grande variabilité naturelle. Il s'en dégage deux régions géographiques, se distinguant par la géologie et le climat: L'Oesling (Ardenne) au nord et le Gutland (Bon Pays) au sud :

- L'Oesling (828 km^2), avec ses roches schisteuses et gréseuses, couvre environ un tiers du territoire luxembourgeois et constitue la partie orientale du massif de l'Ardenne. Il forme un plateau d'une altitude d'environ 500 m, entaillé de vallées étroites et profondes au fond desquelles coulent des cours d'eau, comme la Sûre, l'Our, la Wiltz, la Clerve.

- Le Gutland ou « Bon Pays », au centre et au sud du pays, 1758 km^2, avec une altitude moyenne de 215 mètres, forme le reste du territoire. C'est une région à cuestas caractérisée par une alternance de couches gréseuses, marneuses et dolomitiques, et dont l'altitude moyenne se situe entre 300 et 350 m. À l'est, le Gutland est délimité par la vallée viticole de la Moselle, au sud il se prolonge par le plateau lorrain. Le Gutland est lui-même divisé en 4 sous-régions naturelles:

    - La Petite Suisse Luxembourgeoise
    - Le plateau de Luxembourg
    - La vallée de la Moselle
    - Les Terres Rouges

9.1.2. Hydrographie

À l'exception de la Chiers tributaire de la Meuse, le territoire du Grand-Duché est caractérisé par un seul bassin versant dont l'exutoire se trouve à Wasserbillig : toute goutte d'eau, collectée par un des nombreux ruisselets et ruisseaux, quitte le pays à l'est par la Moselle pour atteindre ensuite le Rhin. Les affluents principaux de la Moselle sont la Sûre et l'Our, le cours de ces trois rivières servant de frontière naturelle entre le Luxembourg et l'Allemagne.

Le réseau hydrographique de l'Oesling est très dense dû au fait que la roche-mère est pratiquement imperméable. Parmi les grands cours d'eau il y a la Sûre dans le centre, l'Alzette dans le sud et la Wiltz dans le nord. Le Luxembourg compte également un certain nombre de petits cours d'eau, telles l'Eisch et la Pétrusse.

Au niveau du Grès de Luxembourg, très perméable, la densité est plus faible. Cette formation couvre à peu près un tiers du pays et présente le plus grand réservoir d'eau souterraine du pays, assurant environ 65% de l'alimentation en eau potable (source : Portail de l'Environnement du Grand-Duché de Luxembourg, http://www.environnement.public.lu/).

9.1.3. Végétation

Les types de forêts naturelles colonisant le territoire du Grand-Duché sont principalement la hêtraie (*Fagus sylvatica*) sur les sols meubles ainsi que la chênaie (*Quercus robur*) et la hêtraie-chênaie sur les sols lourds. Ces forêts sont aussi constituées d'autres feuillus, comme l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le frêne (*Fraxinus excelsior*), le merisier (*Prunus avium*), le charme (*Carpinus betulus*), l'orme (*Ulmus campestris*), le tilleul (*Tilia sp*), le bouleau (*Betula pendula*) et le tremble (*Populus tremula*).

La forêt luxembourgeoise couvre environ 88.000 ha, soit plus d'un tiers du territoire du pays. Les feuillus occupent 64% de cette surface, et les résineux 36%. Avec 55% de la surface forestière totale, l'Oesling est plus boisé que le Gutland.

En Oesling, les feuillus et les résineux couvrent une surface égale, alors que dans le Gutland les feuillus dominent (75%).

La plus grande forêt du pays est le Grünewald, principalement constituée de hêtres, et qui couvre 4.500 ha. Elle est établie sur le grès de Luxembourg à proximité de la capitale (source : Administration des services techniques de l'Agriculture du Grand-Duché de Luxembourg, http://www.asta.etat.lu/).

9.1.4. Climat

Le climat du Grand-Duché est de type subatlantique avec une tendance humide et froide. On y relève une température moyenne annuelle de l'ordre de 9°C. Comme le pays jouit d'un climat tempéré, les hivers sont doux, les étés relativement frais et le total des précipitations est élevé.

Les saisons météorologiques sont quelque peu différentes entre le nord et le sud du pays :

- Dans le nord il y a une influence considérable de l'Atlantique, avec les passages fréquents de dépressions. Il en résulte un ciel souvent couvert et de la neige en hiver. Les précipitations atteignent 1200 mm par an dans certaines régions. Au cours de l'été, une chaleur excessive est rare et la température chute sensiblement pendant la nuit.

- Dans le sud, les précipitations sont moins abondantes, aux alentours de 800 mm, et les hivers plus doux. Les températures plus élevées en été, en particulier dans la vallée de la Moselle, permettent la culture de la vigne dans cette région.

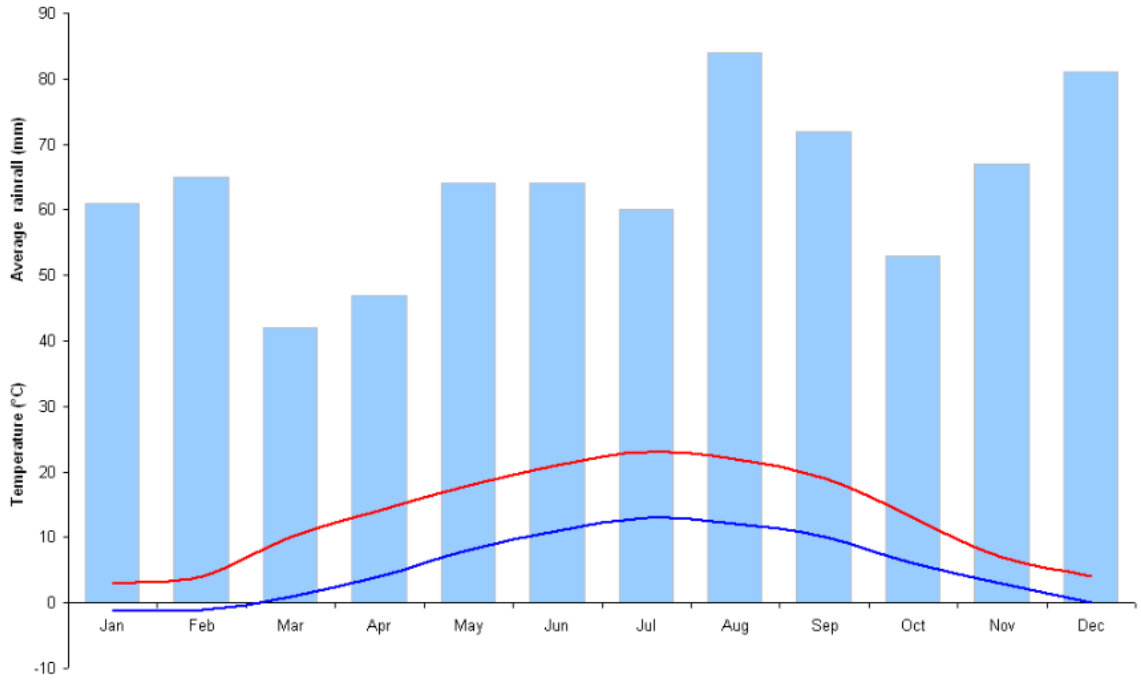


Figure 9.2 : Graphe illustrant les précipitations moyennes (colonnes) ainsi que les températures maximales (rouge) et minimales (bleu) moyennes observées durant l'année au niveau de la ville de Luxembourg (source: BBC Weather).

9.1.5. Evolution du climat au Grand-Duché de Luxembourg

Le réchauffement climatique est amorcé depuis le milieu du 20ème siècle. Durant cette période, les précipitations hivernales au Grand-Duché de Luxembourg ont été marquées par une forte augmentation, essentiellement sous l'impulsion d'un accroissement sensible du nombre de journées avec des circulations atmosphériques de secteur Ouest. Hurrell & van Loon ont montré que l'Oscillation Nord Atlantique est restée dans une phase positive intense depuis 1980, contribuant ainsi très largement au réchauffement des températures hivernales au-dessus de l'Europe septentrionale, tout comme à des conditions nettement plus humides que la normale 1961-1990 (Pfister *et al*. 2005). Ainsi, entre 1980 et 2002, 12 années avec plus de 800 mm de pluie ont été enregistrées. Le total pluviométrique annuel maximal absolu sur la période d'observation 1854-2002 a été observé en 2000, avec 1187 mm. Les hydrosystèmes ont réagi à ces changements pluviométriques par un

accroissement sensible des débits maximums en période hivernale (Pfister *et al*. 2005). Ce réchauffement s'est accéléré au cours de la décennie 1990, durant laquelle le Grand-Duché de Luxembourg a été soumis à de graves crues et inondations.

Des simulations du climat luxembourgeois à l'horizon 2050, fondées sur deux scénarii d'émission de gaz à effet de serre du Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC), ont démontré que celui-ci serait marqué, à des degrés divers, par une océanisation hivernale (hivers doux et humides) et une dégradation xérothermique estivale (étés chauds et secs). Les scénarii les plus probables prévoient une augmentation des températures de l'ordre de 1,5 à 2°C en moyenne par rapport à la situation actuelle, cette augmentation pouvant être de l'ordre de 2,4°C en hiver. La réponse hydrologique aux conditions climatiques futures indique une stationnarité du débit moyen annuel, mais également des hautes eaux plus prononcées en hiver avec un décalage du maximum au mois de mars, et des basses eaux singulièrement plus creusées en été (Drogue *et al.* 2005). On noterait une augmentation de 20% du débit mensuel hivernal et une diminution de 30% du débit mensuel estival, ainsi qu'une augmentation de la fréquence des phénomènes rares (crues et étiages).

- *Evolution des températures et des précipitations hivernales et printanières entre 1982 et 20001*

Les graphes présentés ci-après illustrent les changements observés dans la région de la Syre au niveau des températures et des précipitations mesurées pour les mois de décembre à juin entre 1982 et 2001 (données météorologiques collectées à la station de Findel).

- *Températures moyennes*

Les températures moyennes (fig. 9.3. ; moyennes lissées sur 3 ans) montrent une tendance à la hausse au cours de la période 1982-2001. Toutefois,

l'importance de cette augmentation et l'évolution des températures varient suivant les périodes concernées :

- ✓ Pour les températures moyennes mesurées en mai et juin, l'augmentation est plus ou moins constante, avec toutefois une tendance à la baisse vers la moitié des années 90, suivie d'une augmentation. La différence entre les températures moyennes mesurées en 1983 et en 2000 atteint 4°C pour certaines des périodes mesurées (mai-juin).
- ✓ Les températures durant le mois d'avril augmentent également, mais de façon moins importante ; l'augmentation entre 1983 et 2000 est de l'ordre de 1°C.
- ✓ L'évolution des températures mesurées pour les mois de janvier à mars montre un profil beaucoup plus fluctuant, bien que la tendance générale soit également à la hausse (de 1 à 3°C de différence entre 1983 et 2000) : après une diminution ± importante de 1983 à 1986-87, les températures partent à la hausse pour atteindre un plateau en 1989-91 et ensuite redescendre jusqu'en 1995-96 où elles repartent de nouveau à la hausse.
- ✓ Durant cette période, les températures moyennes mesurées durant le mois de décembre ont également fluctué, mais on n'observe pas de tendance générale à la hausse pour cette période.
- ✓ L'évolution des températures moyennes annuelles entre 1983 et 2000 (fig. 9.4) suit plus ou moins le même profil que celui des températures mesurées entre janvier et mars. La différence entre 1983 et 2000 étant de ± 1°C, et elle atteint ± 2°C entre 1986 (année la plus froide) et 2000.

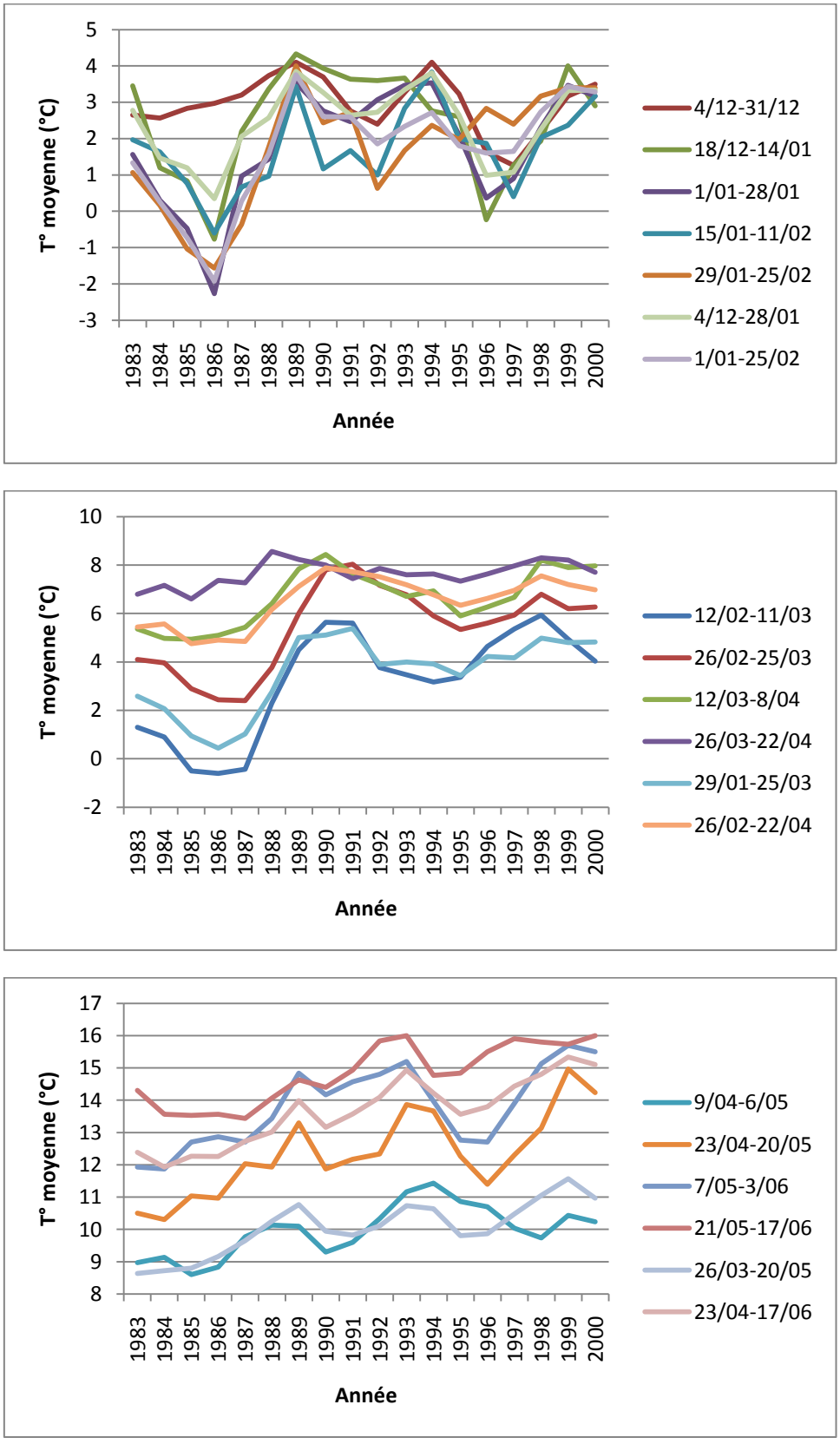


Figure 9.3 : Evolution des températures moyennes (°C) mesurées pour différentes périodes entre 1983 et 2000 (moyennes lissées sur 3 ans).

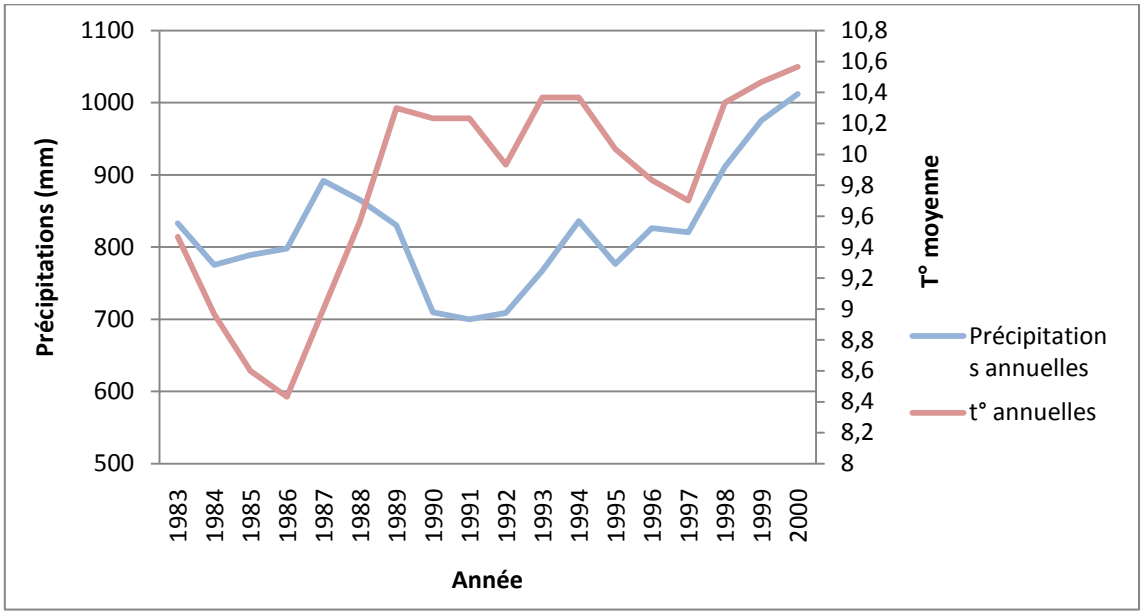


Figure 9.4 : Evolution des températures moyennes (°C) et de la somme des précipitations annuelles (mm) mesurées entre 1983 et 2000 (moyennes lissées sur 3 ans).

➢ *Précipitations*

On observe pour les précipitations que :

- ✓ Les moyennes lissées des précipitations mesurées pour les mois de décembre et janvier fluctuent peu d'une année à l'autre entre1983 et 1992, et restent inférieures à 100 mm (périodes de 4 semaines). Par contre, on observe une forte augmentation de ces précipitations hivernales pour la période 1993-1996, pour ensuite diminuer et revenir à des niveaux comparables à ceux observés durant les années 80. Il semble toutefois que ces précipitations repartent à la hausse à la fin des années 90.
- ✓ On observe, pour les précipitations mesurées de février à juin, une baisse plus ou moins importante et plus ou moins graduelle entre 1983 et 1993. Les précipitations remontent ensuite pour atteindre des niveaux comparables ou supérieurs à ceux mesurés au début des années 80 pour les précipitations mesurées de février à avril, ou des niveaux inférieurs pour les précipitations mesurées en mai-juin.

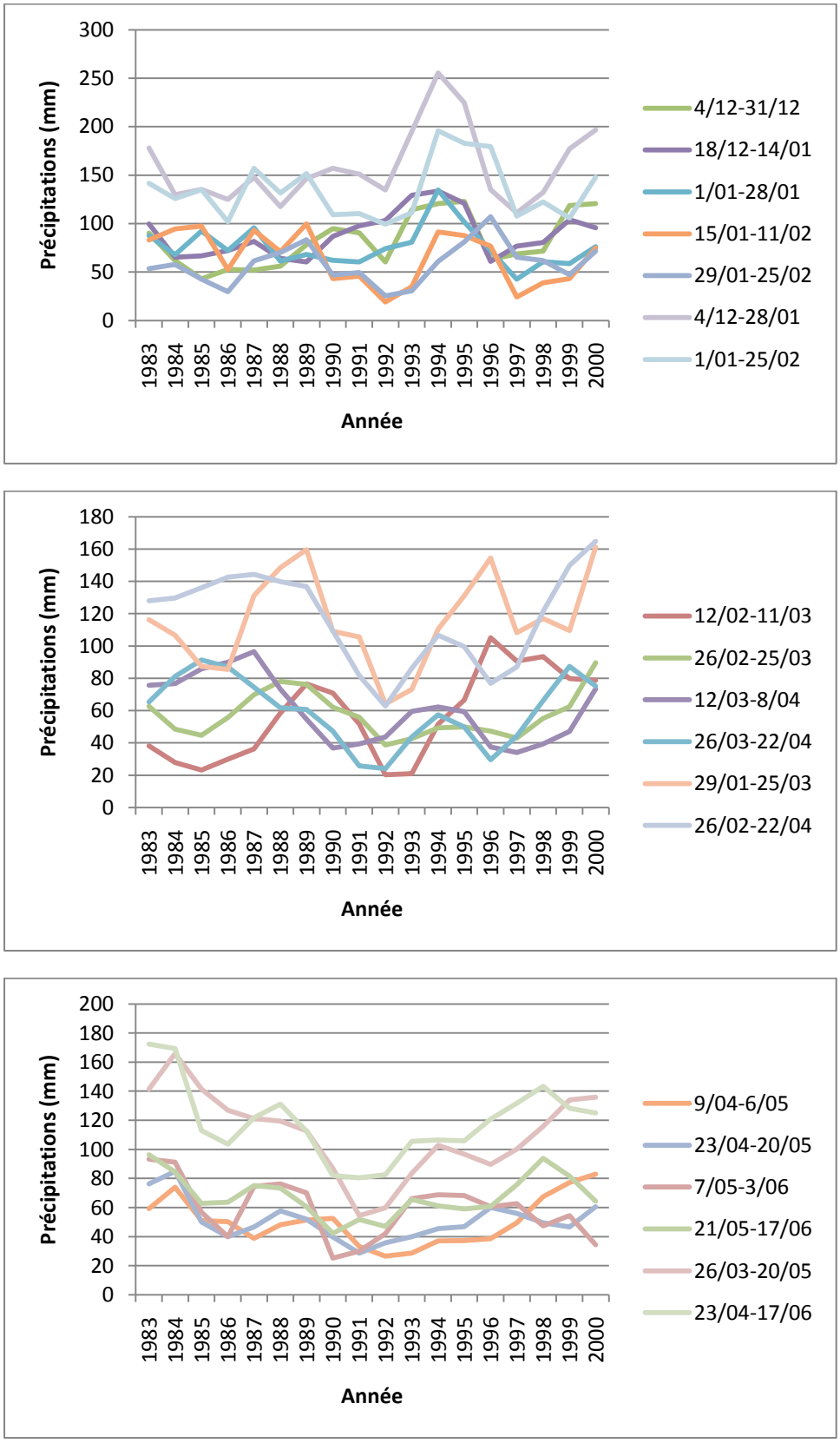


Figure 9.5 : Evolution des précipitations (mm) mesurées pour différentes périodes entre 1983 et 2000 (moyennes lissées sur 3 ans).

9.2. Situation du cincle plongeur au Grand-Duché de Luxembourg

D'après l'atlas ornithologique du Luxembourg (Melchior *et al*. 1987), les exigences du cincle quant aux sites de nidification et aux qualités physico-chimiques du cours d'eau fréquenté expliquent sa quasi absence dans le sud du Grand-Duché de Luxembourg, comme indiqué sur la figure 9.6. Cette région présente en effet un taux élevé d'urbanisation et d'industrialisation. De plus, l'agriculture y est fort développée (cultures de la vigne, de céréales, élevage extensif), le relief moins accidenté et beaucoup moins boisé que les autres régions situées plus au nord. Les cours d'eau coulant dans cette région (comme l'Alzette et ses affluents, la Chiers et la Moselle) y étaient par conséquent sérieusement pollués (Melchior *et al.* 1987). Toutefois, la situation semble actuellement s'améliorer, au moins pour certains de ces cours d'eau. Quelques cincles plongeurs, principalement des juvéniles en dispersion, ont été capturés en 2001 sur l'Alzette au sud de la ville de Luxembourg. Il se pourrait même qu'un couple se soit installé en 2001-2002 dans la ville de Luxembourg (P. Lorgé, *com. pers*.) où l'on peut observer également des Martins-pêcheurs.

Cette situation contraste avec ce qui est observé dans l'Oesling et dans la partie moins industrialisée du Gutland, où de nombreux cours d'eau tels que la Syre, la Sûre, la Clerve, la Wiltz, l'Ernz Noire, l'Ernz Blanche, la Wark, l'Attert, l'Our,… sont fréquentés par le cincle plongeur qui y trouve des eaux relativement propres et rapides, un environnement tranquille ainsi que des endroits favorables pour y construire un nid.

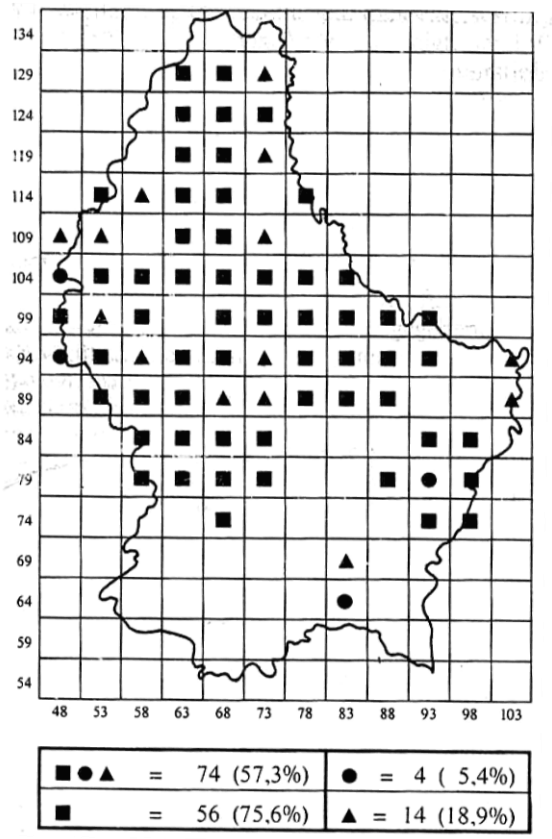


Figure 9.6 : Carte de distribution du cincle plongeur au Grand-Duché de Luxembourg (■ = nicheur confirmé, ▲ = nicheur probable, ● = nicheur possible) (figure reprise de Melchior *et al*. 1987).

Il n'y a pas d'estimation précise concernant le nombre de couples de cincles plongeurs nichant au Grand-Duché de Luxembourg, mais la population nidificatrice se situerait entre 100 et 200 couples, installés essentiellement dans la moitié nord du Grand-Duché (P. Lorgé *com. pers*. ; Melchior *et al*. 1987). Or, cette espèce est actuellement en régression au Grand-Duché de Luxembourg, comme dans de nombreux autres pays, principalement à cause des modifications apportées par l'homme à son habitat. Le cincle plongeur est en effet classé comme espèce nidificatrice menacée (classement IUCN: NT (near threatened)) dans la liste rouge des oiseaux se reproduisant au Grand-Duché de Luxembourg établie par la Ligue Luxembourgeoise pour la Protection de la Nature et des Oiseaux (Conzemius *et al.* 2005).

Conscient des menaces qui pèsent sur cette espèce ainsi que sur d'autres espèces appartenant à sa faune et à sa flore, le Grand-Duché de Luxembourg a ratifié en 1979 la **Directive 79/409/CEE du Conseil, concernant la conservation des oiseaux sauvages et,** en 1982, la convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe, conférant au Cincle plongeur le statut d'espèce strictement protégée (annexe II de la convention).

X OBJECTIFS

L'étude de différents aspects de l'écologie des populations de cincles plongeurs installées sur différents cours d'eau du GD de Luxembourg permettra d'avoir une bonne image de la situation actuelle des populations de cincles plongeurs au Grand-Duché de Luxembourg :

- Les données de baguage mises à notre disposition, concernant la population de cincles plongeurs établie sur la Syre et ses affluents, nous permettront d'analyser les données concernant la morphologie et la démographie de cette population. Nous pourrons ainsi vérifier si ces données sont en adéquation avec les données récoltées sur d'autres populations européennes et avec les résultats de notre étude phylogéographique. De plus, ces données de baguage, récoltées entre 1982 et 2001, nous permettront de suivre l'évolution de cette population durant cette période et d'analyser l'influence de certains facteurs, comme la température ou les précipitations sur la dynamique de cette population.

- Les recensements de cincles plongeurs établis sur différents cours d'eau luxembourgeois permettront d'avoir une meilleure connaissance de la répartition et des effectifs de cet oiseau sur ces cours d'eau. De plus, ces données couplées au patron d'occupation des berges et d'autres caractéristiques du cours d'eau, tels que sa qualité biologique, permettront de

savoir quels sont les principaux facteurs influençant, de façon positive ou négative, la répartition de cette espèce.

L'ensemble des informations ainsi récoltées nous permettront ainsi de tirer des enseignements quant à la façon dont les populations luxembourgeoises, mais également les autres populations paléarctiques de cincles, pourraient réagir face aux nombreuses perturbations d'origine anthropique et particulièrement face au changement climatique prédit.

Les résultats du volet de ce travail concernant la dynamique des populations de cet oiseau, associés aux résultats phylogéographiques présentés dans le volet précédent, pourraient ainsi constituer un outil précieux d'aide à la décision pour le développement de toute politique de conservation de cette espèce et de son habitat, au GD de Luxembourg ou ailleurs.

XI MATERIEL ET METHODES

11.1. Analyse des données de baguages de cincles plongeurs récoltées par M. Zwickenpflug sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire ——————————————————————

11.1.1. Présentation du site d'étude

La Syre prend sa source (altitude : 283m) près de la ville de Syren qui se trouve à environ 5 kilomètres au SE de la ville de Luxembourg (fig. 11.1). Après avoir coulé pendant 4-5 kilomètres dans une direction NE, elle se dirige ensuite plus vers le nord à partir de Montfort jusque Roodt-sur-Syre où elle prend une direction plus à l'est pour se jeter finalement dans la Moselle à hauteur de la ville de Mertert (altitude : 138m), après un parcours de 32 kilomètres. Parmi ses principaux affluents, nous pouvons citer :

- Le Biwerbaach,
- Le Wuelbertsbaach,
- Le Schlammbaach,
- Le Fluessweilerbaach,
- Le Feschbech,
- L'Aalbaach,
- …

Figure 11.1 : Carte du Grand-Duché de Luxembourg et de ses principaux cours d'eau (carte reprise du portail du Grand-Duché de Luxembourg - http://www.luxembourg.public.lu/fr/tourisme/cartes/reseau-fluvial/index.html).

C'est sur la partie aval de la Syre, c'est à dire la portion située entre Wecker et Mertert, et sur plusieurs de ses affluents, ainsi que sur la Sernigerbaach et la Gisterbaach (deux petits affluents de la Sûre) que les nichoirs pour cincles plongeurs ont été installés (fig. 11.2). Les conditions y semblent en effet plus intéressantes pour le cincle plongeur par rapport à la partie amont de la Syre. Le relief y est plus marqué et l'environnement plus boisé, avec de nombreux édifices et autres endroits favorables pour la nidification et aussi poser les nichoirs.

Depuis 1979, année de la pose des premiers nichoirs, plus d'une trentaine de nichoirs de différents types ont été placés sur ces cours d'eau, ainsi que plus récemment sur l'Ernz Noire. Cette rivière offre en effet un environnement excellent pour le cincle avec un fond de vallée encaissé et boisé, ainsi que très peu d'habitations sur la majeure partie de son parcours.

Les figures 11.2a et 11.2b reprennent la localisation et les numéros des nichoirs installés sur les différents cours d'eau (à l'exception de l'Ernz Noire), tandis que le tableau 11.1 reprend pour chaque nichoir le nom du cours d'eau où il est installé, son année de pose, l'année de son retrait éventuel et le nombre de couvées de cincle plongeur réussies dans ce nichoir depuis la pose de ce dernier jusque 2001. On trouvera également en annexe le plan d'un des types de nichoirs utilisés (annexe 11.1).

Boudler
Boudlerbaach
Breinert
Rinkebierg
Hoombierg
Kokebierg
Kiosmillen
Marxmilien
BIWER
Berbuergerbësch
Kirelsbësch
Kalebierg
Berbuergerhaff
Hagelsdorf
Wecker
Syrdall
Grouwen
Hennescht Haard
Wäissärd
Kazelt
Les Rochers
MANTERNACH
3
31
4
1
32
5
11
12
29

Figures 11.2a et 11.2b : Localisations des nichoirs pour cincles plongeurs posés par M. Zwickenpflug depuis 1979 sur la Syre et ses affluents, ainsi que sur le Gisterbaach (fig. 11.2b, coin supérieur droit) (figure réalisée à partir des cartes topographiques du Grand-Duché de Luxembourg, échelle 1/20 000).

Tableau 11.1 : Caractérisation des différents nichoirs pour cincles plongeurs posés par M. Zwickenpflug (numéro du nichoir, localisation, année de pose (les lettres SN indiquent que, pour le site inspecté, la nidification se faisait en site 'naturel' avant l'installation d'un nichoir ; le deuxième chiffre indique l'année de pose du nichoir) et de retrait, nombre de nichées réussies dans ce nichoir.

N° du nichoir	Cours d'eau - Localité la plus proche	Pose	Retrait	Nichées
1	Biwerbaach – Marxmillen (près du n°4)	1979		6
2	Girsterbaach – girst (Burermillen)	1984		9
3	Breinertbaach – Boudlerbaach	1979	1990	0
4	Biwerbaach – Marxmillen (près du n°1)	1981		17
5	Biwerbaach – Wecker (près du n°32)	1979		7
6	Sernigerbaach – Wollefsmillen	1990		9
7	Sernigerbaach – Wollefsmillen	1982 (SN), 1986		4
8	Syre – Fausermillen	1985 (SN), 1988		8
9	Wuelbertsbaach – Manternach	1983		1
10	Syre – Manternach (remplacé par n°23)	1983	1990	0
11	Syre – Manternach	1989	1993	0
12	Syre – Manternach	1983		11
13	Wuelbertsbaach – Manternach	1985		9
14	Sernigerbaach – Wollefsmillen	1983 (SN), 1989		11
15	Syre – Manternach	1983		8
16	Schlammbaach – Lellig	1987	2001	3
17	Wuelbetsbaach – Manternach	1983		16
18	Schlammbaach – Lellig	1983		14
19	Schlammbaach – Lellig	1983 (SN), 1989	1999	7
20	Schlammbaach – Fausermillen	1983	2001	10
21	Syre – Fielsmillen	1983	2002	11
22	Syre – Fielsmillen (près du n°30)	1990		0
23	Syre – Manternach (remplace le n°10)	1990		3
24	Schlammbaach – Lellig (près du n°26)	1992		5
26	Schlammbaach – Lellig (près du n°24)	1985		4
28	Syre – Manternach (remplace le n°33)	1994		0
29	Syre – Manternach	1985		7
30	Syre – Fielsmillen (près du n°22)	1984		8
31	Breinertbaach – Boudlerbaach	1984		10
32	Biwerbaach – Wecker (près du n°5)	1985	1993	1
33	Syre – Manternach (remplacé par le n°28)	1985	1994	0
34	Ernz Noire – Reulandermillen	1992 (SN)	1997	3
35	Ernz Noire – Marscherwald	1992		7
36	Ernz Noire – Paaschenterboesch	1992		5
37	Ernz Noire – Breidweiler	1992 (SN)		1
38	Ernz Noire – Breidweiler	1992		4

11.1.2. Données récoltées

Dès le mois de janvier et durant toute la période de reproduction, les nichoirs et d'autres sites offrant des possibilités de nidification pour le cincle font l'objet de visites régulières afin de vérifier s'ils sont occupés, quelles espèces occupent ces nichoirs, la taille et l'état d'avancement des couvées et des nichées,… Sept à 10 jours après l'éclosion et avant qu'ils ne sautent hors du nid, les jeunes cincles sont bagués à l'aide de bagues métalliques fournies par l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. De même, les adultes sont parfois capturés à l'aide de filets japonais placés à proximité des nichoirs occupés, ou lorsqu'ils se trouvent dans un nichoir, dans le but de les baguer ou de vérifier leur numéro de bague si ceux-ci ont déjà été capturés. Chaque adulte capturé est également pesé et sa longueur alaire est mesurée. Mais, contrairement aux jeunes, la capture et le baguage des adultes occupant les nichoirs ne se fait pas de façon systématique.

Lorsque la période de reproduction est terminée, les nichoirs sont nettoyés et les restes d'anciens nids de cincles ou d'autres espèces d'oiseaux sont évacués afin que les nichoirs puissent à nouveau accueillir des occupants durant la période de reproduction suivante.

Un exemple des données consignées par M. Zwickenpflug pour un nichoir est repris dans la figure 11.3.

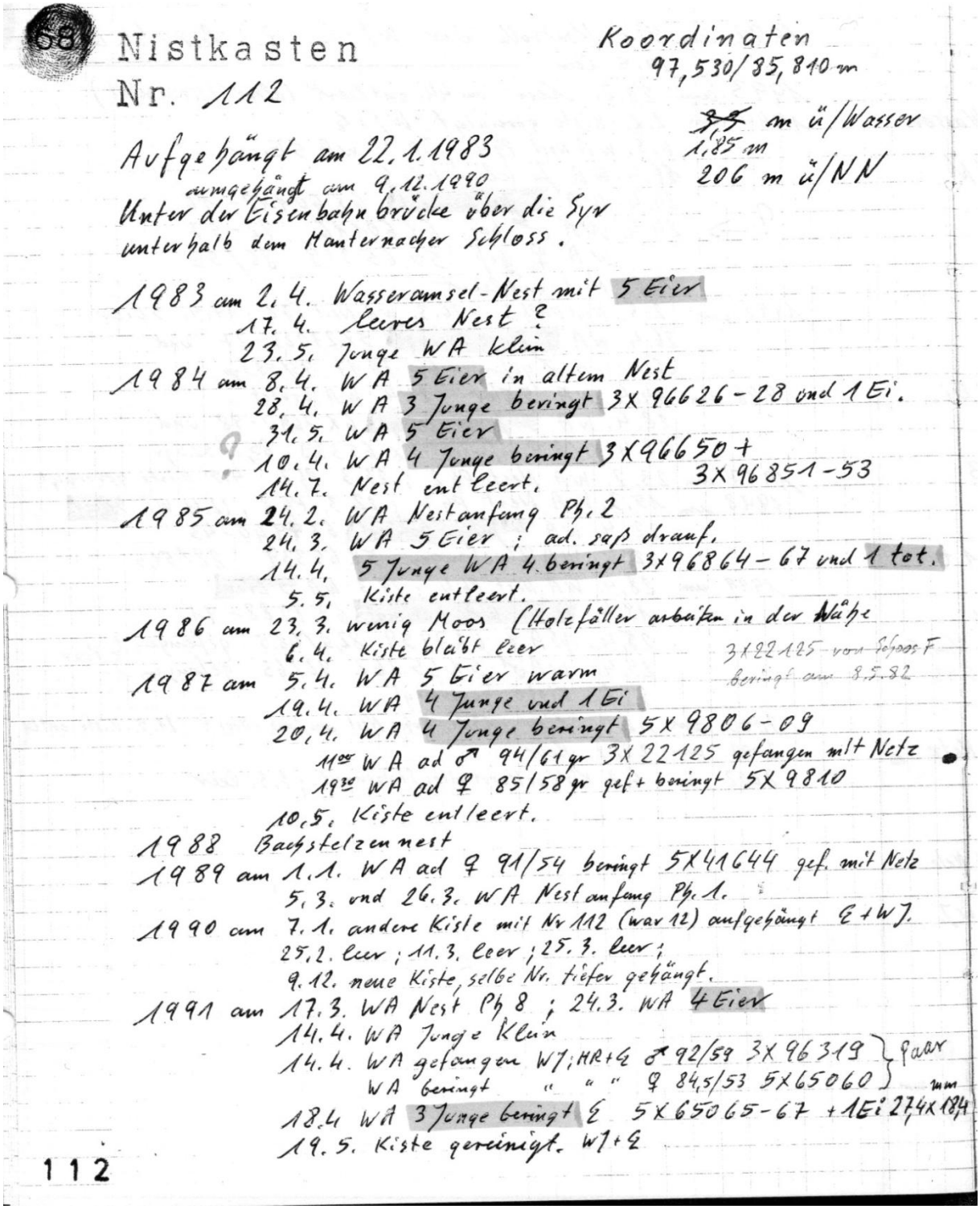


Figure 11.3 : Données consignées par M. Zwickenpflug pour le nichoir n°12 entre 1983 et 1991.

Ces données nous ont ainsi permis d'analyser de nombreuses variables concernant la morphologie et la démographie de la population de cincles plongeurs fréquentant les nichoirs posés sur ces différents cours d'eau, tels que :

- La longueur alaire, le poids, le sexe et, pour certains, l'âge des individus adultes capturés ; le sexe pouvant être déterminé par plusieurs facteurs tels que le comportement, la longueur alaire, la présence éventuelle d'une plaque incubatrice, …[1]
- La date du premier œuf pondu d'une nichée. Elle a été déterminée à partir de la formule ci-dessous :

Date de ponte du premier œuf = date de baguage des jeunes – âge présumé des jeunes lors du baguage – durée moyenne de couvaison (17 jours) – (nombre d'œufs pondus – 1)

Plusieurs études menées à différents endroits en Europe donnent en effet une période d'incubation moyenne pour les cincles variant entre 16,2 et 17,7 jours (Shaw 1978 ; Breitenmoser-Wursten 1988 ; Tyler & Ormerod 1994). De même, les œufs sont en général déposés à un jour d'intervalle (Tyler & Ormerod 1994), la couvaison commençant lorsque le dernier œuf a été pondu.

- Le nombre d'œufs par couvée
- Le nombre de jeunes par nichée
- Le taux de réussite des couvées. Il correspond au rapport du nombre de jeunes oisillons qui ont survécu jusqu'à la date du baguage sur le nombre d'œufs qui avaient été pondus. Sa valeur varie de 0 (*i.e*. aucun œuf n'a éclos ou aucun jeune n'a survécu jusqu'au moment du baguage) à 1 (*i.e*. tous les œufs pondus ont éclos et tous les jeunes ont survécu au moins jusqu'au moment du baguage).

[1] Des méthodes moléculaires permettent également de déterminer le sexe des individus à partir d'échantillons de tissus (Giraudo *et al*. 2005). Ces méthodes ont notamment été testées sur les échantillons de tissus provenant des individus italiens du Parco Alpi-marittime (voir annexe 6.1) à la demande de M. Luca Giraudo, ainsi que des individus espagnols provenant d'Andalousie. La technique employée est celle décrite par Griffith *et al* dans leur article : « A DNA test to sex most birds », *Molecular Ecology* (1998) 7, 1071-1075.
En se basant sur les résultats de sexage utilisant des méthodes similaires et effectuées sur 231 individus provenant de différentes régions de la péninsule ibérique, ainsi qu'en considérant la longueur alaire, la masse corporelle et la région d'origine des oiseaux comme variables descriptives, Campos *et al*. (2005) ont ainsi défini une formule pour sexer les cincles avec un pourcentage d'erreur inférieur à 1,3%, ce qui est plus bas que les résultats obtenus à partir d'autres critères utilisés dans d'autres études européennes.

- Les distances de dispersion des jeunes et les mouvements des adultes. Les mesures des distances ont été effectuées à l'aide d'un curvimètre sur les cartes topographiques du Grand Duché de Luxembourg (échelle 1/20 000) qui nous ont été fournies par l'Administration des Eaux et Forêts. Les cincles se déplaçant en suivant le lit des cours d'eau, la distance mesurée entre deux points correspond à la distance minimale qu'aurait effectué l'oiseau pour se rendre d'un point à l'autre en suivant le tracé des cours d'eau, et non à la distance en ligne droite entre ces deux points.

Les données de baguage et de recapture de cincles plongeurs pour l'ensemble de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg ont également été mises à notre disposition par MM Vangeluwe et Roggeman de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Bien que ces données soient moins détaillées que celles fournies par M. Zwickenpflug, elles nous permettent d'effectuer des comparaisons, notamment en ce qui concerne l'évolution temporelle de certaines variables.

11.1.3. Traitement statistique des données

- ***Statistiques de base***

Etant donné le faible nombre d'observations dont nous disposions pour les nidifications effectuées dans des sites naturels et le fait que des nichoirs ont été placés par la suite sur ces sites, les données concernant ces nidifications ont été traitées comme des données concernant des sites équipés de nichoirs pour nos analyses.

Pour chaque variable, des analyses ont été effectuées à l'aide des logiciels Statistica (Statistica 8.ink) et Excel (Microsoft Office Excel 2007.ink) afin de mesurer les paramètres statistiques de base, c'est-à-dire :

- le nombre d'observations,
- la moyenne,
- l'écart-type et la variance,
- la médiane,
- le minimum,

- le maximum
- les distributions de fréquences.

Des tests de normalité ont également été conduits sur certaines de ces variables (longueur alaire, poids, distances de dispersion) dans le but de vérifier si la distribution de fréquence de celles-ci suivait une loi normale. De même, des tests paramétriques (t de Student) ou non paramétriques (tests de Kolmogorov-Smirnov et tests G « Goodness of Fit »), suivant que la distribution des variables suivait, ou non, une loi normale, ont été effectués sur la longueur alaire, le poids, les distances de dispersion des juvéniles, … afin de savoir s'il existait une différence significative entre sexes ou entre classes d'âges. De tels tests ont également été conduits sur d'autres variables démographiques (taille des couvées, taille des nichées, …) pour vérifier s'il existait une différence significative en fonction de la période de l'année durant laquelle les pontes avaient été initiées.

Afin de vérifier s'il existait un lien entre différentes variables telles que l'âge et la longueur alaire ou le poids et la longueur alaire, des tests de corrélations paramétriques et non paramétriques ainsi que des analyses de la variance (ANOVA) ont été réalisés.

- ***Evolution temporelle de ces variables – Influence des conditions météorologiques***

Pour chaque année entre 1982 (année de la première ponte observée dans un des nichoirs) et 2001, les paramètres statistiques de base (moyenne, médiane, variance, écart-type, min, max) ont été calculés pour différentes variables morphologiques (longueur alaire et poids des adultes mâles et femelles) et démographiques (dates de pontes, nombre d'œufs par couvée, nombre de jeunes par nichée, nombre de nichées, nombre de jeunes bagués).

De plus, le Centre de Recherches public Gabriel Lippmann nous a fourni les données journalières de température et de pluviosité mesurée à la station météorologique de l'aéroport de Findel, située à proximité de la Syre, pour la période 1982→2001. A partir de ces données, nous avons pu calculer la température

moyenne annuelle (en °C) et la somme des précipitations annuelles (en mm), ainsi que les températures moyennes et les sommes des précipitations pour différentes périodes de l'année comprises entre le 4 décembre et le 17 juin, et d'une durée de 4 ou 8 semaines. La liste de ces différentes périodes, ainsi que les abréviations utilisées pour désigner ces périodes sont reprises dans le tableau 11.2. Ces données, ainsi que le nombre de nichoirs en place pour chaque année entre 1982 et 2001 sont reprises dans l'annexe 11.2.

Tableau 11.2 : liste des périodes pour lesquelles les t° moyennes (en °C) et la somme des précipitations (en mm) ont été calculées - Données météorologiques fournies par la station météorologique de Findel - Abréviations utilisées pour désigner ces périodes.

Période	T°	Pluie	Période	T°	Pluie
4/12-31/12	T1	P1	23/04-20/05	T11	P11
18/12-14/01	T2	P2	7/05-3/06	T12	P12
1/01-28/01	T3	P3	21/05-17/06	T13	P13
15/01-11/02	T4	P4	4/12-28/01	T14	P14
29/01-25/02	T5	P5	1/01-25/02	T15	P15
12/02-11/03	T6	P6	29/01-25/03	T16	P16
26/02-25/03	T7	P7	26/02-22/04	T17	P17
12/03-8/04	T8	P8	26/03-20/05	T18	P18
26/03-22/04	T9	P9	23/04-17/06	T19	P19
9/04-6/05	T10	P10			

A) Analyse en composantes principales (ACP) et corrélations

Afin de vérifier s'il existait des liens, et quels types de liens, entre les différentes variables météorologiques et démographiques, une analyse en composantes principales a été effectuée sur ces variables à l'aide du programme XLSTAT (© Addinsoft SARL, 1995-2009). Certaines variables démographiques ont toutefois été exclues de cette ACP en raison de données manquantes trop nombreuses. Pour d'autres variables, lorsqu'il n'y avait qu'une ou deux données manquante(s), la moyenne calculée pour cette variable était substituée à la donnée manquante pour l'analyse.

Des corrélations simples ont également été effectuées entre les variables morphologiques (poids et longueur alaire) et les températures et précipitations annuelles, afin de vérifier s'il existait des relations entre ces variables, et de quels types de relations il s'agissait.

B) Régressions multiples

Afin de voir quelles étaient les influences combinées de la température, des précipitations et du nombre de nichoirs en place sur les variables démographiques et morphologiques de la population de cincles plongeurs, des régressions multiples pas à pas ascendantes ont été effectuées à l'aide du programme Statistica[2].

- ✓ Variables démographiques : les régressions multiples ont été effectuées entre, d'une part, les variables démographiques (facteurs dépendants) et, d'autre part, le nombre de nichoirs en place ainsi que la température moyenne et la pluviosité mesurées pour différentes périodes (facteurs indépendants). Le choix des périodes a été déterminé en fonction de la variable démographique étudiée : les périodes sélectionnés devaient être antérieures ou englober la période durant laquelle a lieu la variable démographique étudiée.
  Différentes combinaisons de périodes ont ainsi été testées, celles-ci ayant été sélectionnées afin qu'il n'y ait pas de chevauchement entre elles. De plus, chacune de ces combinaisons de périodes était testée une première fois avec et une seconde fois sans la variable 'nombre de nichoirs en place'.

[2] Auparavant, lorsque la distribution des données pour certaines variables ne suivait pas une loi normale (courbe de distribution décalée vers la droite ou courbe bimodale), ces données ont été transformées pour que la distribution se rapproche davantage d'une loi normale. Nous avons, pour ces données, soit sélectionné la médiane plutôt que la moyenne (courbe bimodale des dates de pontes), soit utilisé la racine carrée des observations pour effectuer nos analyses (nombre d'œufs par couvée et nombre de jeunes par nichée).

- ✓ Variables morphologiques : les régressions multiples ont été réalisées entre, d'une part, la longueur alaire moyenne et le poids moyen des mâles ou des femelles (facteurs dépendants) calculée pour chaque année et, d'autre part, les températures moyennes annuelles et les précipitations annuelles de l'année précédente. Comme pour les variables démographiques, une première régression était effectuée avec la variable 'nombre de nichoirs en place', et une seconde régression était effectuée sans elle.

C) Evolution temporelle des variables démographiques et morphologiques

Afin de déterminer si certaines variables démographiques et morphologiques avaient évolué entre 1982 et 2001 pour la population luxembourgeoise de cincles plongeurs, des tests statistiques ont été effectués pour comparer les valeurs observées pour ces variables à différentes périodes.

En raison du faible échantillonnage à notre disposition pour certaines années, nous avons regroupé les données par périodes de 5 ans, à savoir :

- Les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001 pour les variables « dates de ponte », « nombre d'œufs par couvée » et « nombre de jeunes par nichée » ;
- Les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1995-2000 pour les variables « longueur alaire » et « poids ».

Pour chaque variable et chacune de ces périodes, nous avons calculé :

- le nombre d'observations,
- la moyenne,
- l'écart-type et la variance,
- la médiane,
- le minimum,
- le maximum
- etc.

Selon que ces variables suivaient ou non une loi normale, des tests t de Student ou des analyses de la variance (Anova) ont ensuite été effectués pour déterminer s'il existait des différences significatives entre les différentes périodes pour ces variables.

11.2 Facteurs influençant les densités de population de cincles plongeurs au Grand-Duché de Luxembourg

11.2.1. Recensements des populations

- ***Cours d'eau prospectés***

Le tableau 11.3 reprend la liste des cours d'eau prospectés au Grand-Duché de Luxembourg entre 2002 et 2005, la localisation des tronçons prospectés, la longueur de ces tronçons et l'année de prospection.

Tableau 11.3 : cours d'eau prospectés au Grand-Duché de Luxembourg – Année de prospection, localisation, longueur et altitude (début et fin du tronçon) des tronçons prospectés, n° des tronçons.

Cours d'eau	Année de prospection	Tronçon	Longueur (km)	Altitude (m)	N°
Our	2003	Trois frontières- Dornauelsmuhle	18	320 - 260	**1**
		Dornauelsmuhle- Stolzembourg	13.2	260 -225	**2**
		Vianden- confluence Sûre	12.2	210 – 180	**3**
Wiltz	2002	Frontière belge - Wiltz	12.2	390 – 320	**4**
		Wiltz-Kautenbach	10.6	320 – 255	**5**
		Kautenbach- confluence Sûre	5.2	255 – 235	**6**
		Kirel (affluent)	11	395 – 280	**7**
		Himmelbaach (affluent)	1.6	315 – 290	**8**
Clerve/Woltz	2002	Kautenbach-Lellingen	10.4	290 – 247.5	**9**
		Lellingen-Clervaux	13.6	367.5 – 290	**10**
		Clervaux-TroisVierges	9.4	410 – 370	**11**
		TroisVierges-Basbellain	6	410 – 445	**12**
		Irbich (affluent)	5.4	395 – 310	**13**
		Tretterbaach (affluent)	5.6	415 – 385	**14**
		Emeschbaach (affluent)	3	425 – 415	**15**
Syre	2003	Wecker – Confluence Moselle	8.8	210 – 135	**16**
		Schlambaach (affluent)	4.5	270 – 147.5	**17**
		Breinertbaach + Biwerbaach (affluents)	4.2	260 – 212.5	**18**
		Wueltbersbaach (affluent)	3.3	260 – 190	**19**
Attert	2005	Confluence Alzette -Rédange	23	285 – 262.5	**20**
		Rédange – Attert (Belgique)	6.6	262.5 – 200	**21**

- ***Méthode de recensement***

La méthode de recensement pour le cincle plongeur est assez simple ; elle consiste à longer la rivière à vitesse réduite (2 à 3 km/heure) en scrutant les berges et les grosses pierres. De cette manière, le cincle est repoussé par l'observateur jusqu'à la limite de son territoire où il effectue un demi-tour ; plus rarement il se blottit contre la berge ou est pris en chasse par un congénère du territoire contigu. Cet endroit délimite la zone tampon entre deux territoires (Robson 1956, cité par Daulne 1990 ; Boitier 1998). La localisation de cet endroit est alors reportée sur les cartes topographiques au 1/20000. Chaque tronçon a été visité deux fois (une fois à l'aller

et une fois au retour). De même, pour être sûr de ne pas avoir oublié un territoire qui se trouverait à cheval sur deux tronçons prospectés, nous n'arrêtions nos prospections que lorsque le cincle que nous avions pris en chasse avait fait demi-tour à la limite de son territoire. La prospection suivante sur le même cours d'eau incluait soit le dernier territoire prospecté, soit au minimum 1km de la section précédente lorsqu'aucun territoire n'avait été recensé.

Ces recensements doivent idéalement s'effectuer entre la fin du mois de février et le mois de mai. A ce moment, la période de reproduction bat son plein, la plupart des couples de cincles sont formés et ont établi leur territoire sur une partie bien délimitée de la rivière qu'ils ne quittent pas. De plus, la végétation le long des berges n'est pas encore trop développée, ce qui facilite la progression et le repérage de ces oiseaux.

Les localisations des frontières des territoires des cincles rencontrés reportées sur cartes topographiques nous permettent de mesurer à l'aide d'un curvimètre les longueurs des différents territoires, et de calculer la densité en cincles (nombre de territoires par 10 km de cours d'eau) pour les différentes rivières prospectées.

11.2.2. Caractérisation des cours d'eau prospectés et du patron d'occupation des berges

Pour chacun des tronçons prospectés, nous avons calculé, à partir des cartes topographiques, la pente (m/km) ainsi que le nombre de ponts par kilomètre de cours d'eau.

De plus, les informations concernant la qualité biologique des eaux pour ces différents tronçons nous ont été fournies par le Centre de Recherche Public - Gabriel Lippmann (CRPGL, GD de Luxembourg). La méthode employée pour mesurer la qualité biologique des eaux est la méthode dite de l'Indice Biologique Global Normalisé (I.B.G.N.) (box 11.1).

Box 11.1 : L'**Indice Biologique Global Normalisé** ou **IBGN** est une méthode standardisée permettant d'évaluer la qualité biologique d'un cours d'eau par l'étude du peuplement d'invertébrés aquatiques présents dans ce cours d'eau. Cette méthode est normalisée (Norme NF T90-350).

L'évaluation de la qualité du milieu est fondée sur l'analyse des peuplements de certains macro-invertébrés benthiques (inféodés au substrat). Le répertoire des organismes retenus pour le calcul de l'**IBGN** contient 138 taxons. L'unité taxonomique retenue est la famille, à l'exception de quelques groupes pour lesquels c'est l'embranchement ou la classe. Parmi les 138 taxons, 38 d'entre eux constituent 9 groupes indicateurs.

L'indice, d'une valeur de 0 (très mauvaise qualité biologique) à 20 (très bonne qualité biologique), est basé sur la présence ou l'absence de certains taxons bioindicateurs polluo-sensibles tels que les plécoptères ou bien polluo-résistants. La méthode étant standardisée, elle peut servir soit à comparer deux sites (ou plus) entre eux si elle a été appliquée correctement sur chaque site, soit à évaluer une modification dans le temps de la qualité biologique de l'eau au niveau d'un site unique.

L'intérêt essentiel de l'utilisation de l'**IBGN** est qu'il permet de caractériser la perturbation d'un milieu (aquatique) par ses effets et non par ses causes. Par exemple, c'est le seul moyen de prouver une pollution passée (diminution du nombre d'individus ou disparition de certaines espèces d'insectes), ce que ne permet pas une analyse physico-chimique de l'eau.

Ref : http://www.pays-de-loire.ecologie.gouv.fr/rubrique.php3?id_rubrique=29 ;
http://fr.wikipedia.org/wiki/Indice_biologique_global_normalis%C3%A9

Le patron d'occupation des berges sur une largeur de 5m et 10m de part et d'autre du cours d'eau a également été déterminé pour chaque tronçon grâce au logiciel Arcview GIS. Ce travail a été effectué par M. Alain Dohet (CRPGL).

L'ensemble de ces données est repris dans l'annexe 11.3.

11.2.3. Traitement statistique des données

- **Corrélations simples**

Dans un premier temps, des tests de corrélations ont été effectués entre, d'une part, les densités de cincles observées sur les différents tronçons prospectés (exprimées en nombre de territoires / km de cours d'eau) et, d'autre part, la qualité biologique de l'eau des tronçons prospectés, leur pente et le nombre de ponts présents sur ces tronçons.

➢ Modélisation des données

- Analyses de covariance

Afin d'analyser l'influence combinée de la pente des cours d'eau, de la qualité biologique des eaux (via l'indice I.B.G.N.) et du degré d'anthropisation des berges (via le nombre de ponts par km de cours d'eau) sur les densités de cincles observées, nous avons réalisé une analyse de covariance (Ancova).

Par une analyse de covariance, nous pouvons en effet évaluer la relation d'une ou plusieurs variables indépendantes ou prédicteurs (également appelés covariants) sur la ou les variables dépendantes, un ou plusieurs de ces prédicteurs n'étant pas nécessairement une variable continue mais plutôt une variable catégorielle, ce qui est le cas ici pour les valeurs de l'I.B.G.N.

Les résultats obtenus à partir de ces analyses de covariance sont également représentés sous la forme de profils de désirabilité. La désirabilité maximale est définie dans ce cas-ci comme étant les valeurs des différents facteurs (IBGN, pente et nombre de ponts/km) qui permettent d'obtenir la densité la plus élevée de cincles plongeurs.

L'étude des profils de désirabilité permet de déterminer visuellement les niveaux des variables prédictives (dans notre cas l'indice IBGN, la pente et le nombre de ponts) qui produisent les réponses prévues les plus désirables sur les variables dépendantes (la densité de cincles). Pour tracer ces graphiques, nous avons du déterminer à quelle valeur de désirabilité (comprise entre 0 et 1) correspondent différentes valeurs de densité des cincles plongeurs. Nous avons ainsi fixé qu'une désirabilité égale à 0 correspond à une densité de cincles plongeurs égale à 0 territoire par 10 km ; une désirabilité de 0,5 correspond à 4 territoires observés sur 10 km, et une désirabilité égale à 1 correspond à une densité de 8 territoires de cincles sur 10 km, soit le maximum que nous avons pu observer lors de nos recensements.

- **Analyses des correspondances multiples (ACM)**

Etant donné le nombre et le type d'observations et de variables dont nous disposions, nous avons effectué des analyses des correspondances multiples (ACM) pour étudier l'influence du patron d'occupation des berges et des caractéristiques du cours d'eau sur la densité de cincles plongeurs.

Afin de pouvoir effectuer une ACM, ces données ont été transformées en données binaires. Le choix du critère pour la conversion des données a été effectué en fonction de la variabilité des données pour le facteur concerné. Par exemple, le critère pour la variable 'somme des forêts' (f), que ce soit à 5 ou 10 mètres de part et d'autre du cours d'eau prospecté, a été fixé à 0,2 c'est-à-dire 20% des berges recouvertes par de la forêt. Par contre, ce critère est égal à 0,6 (60%) pour la variable 'somme des pâtures et cultures' (ag), et seulement 0,025 (2,5%) pour la variable 'somme des sites urbains (ur).

Suite à la fixation des critères et à la transformation des données en données binaires, les variables redondantes ont été regroupées : par exemple, les données des variables fc5 et fc ('forêts de conifères' situées à 5 mètres et 10 mètres de part et d'autre du cours d'eau) étant parfaitement identiques, une seule variable, fc, a été conservée pour l'ACM.

Le nouveau tableau ainsi obtenu à partir duquel nous avons effectué l'ACM, ainsi que le choix du critère pour la conversion des données sont repris en annexe (annexe 11.4).

L'ACM a été effectuée à partir du programme XLSTAT (© Addinsoft SARL, 1995-2009). Pour notre analyse, le facteur « densité de cincles » (Cc), dont le critère a été fixé à 3 (0 = densité inférieure à 3 territoires/10km ; 1 = densité supérieure à 3 territoires/10km), a été traité comme variable supplémentaire.

Une première ACM réalisée sur l'ensemble des variables a permis de déterminer les variables qui ne jouaient pas un rôle significatif sur les trois premiers axes (F1, F2 et F3). Ces variables sont : la longueur du tronçon prospecté (km), la pente (p%), la proportion des terres cultivées sur une largeur de 10m (a), la proportion de forêts de conifères sur une largeur de 10m (fc), la proportion de forêts mixtes sur une largeur

de 5m et de 10m (fm et fm5), la proportion de buissons sur une largeur de 5m et de 10m (b et b5), la proportion de zones humides sur une largeur de 10m (m), la proportion de sentiers sur une largeur de 10m (st).

Afin d'affiner nos résultats, une seconde ACM a donc été réalisée en ne prenant pas en compte ces variables.

XII RESULTATS

12.1. Etude des populations de cincles plongeurs installées sur la Syre et l'Ernz noire ——————————————————————

12.1.1. Longueur alaire et poids des adultes

- ***Longueur alaire***

La figure 12.1 reprend les fréquences relatives des longueurs alaires mesurées par M. Zwickenpflug sur les cincles adultes mâles et femelles qu'il a capturés entre 1986 et 2000 ; tandis que la figure 12.2 et le tableau 12.1 reprennent les caractéristiques (moyenne, écart-type …) concernant cette variable pour ces mêmes individus, ainsi que les résultats des tests statistiques effectués entre les deux sexes.

Les résultats des tests de normalité effectués sur ces données (annexe 12.1, fig. 12.70 & 12.71), ainsi qu'un examen visuel des distributions de fréquence nous permettent de constater que les données concernant la longueur alaire chez les cincles mâles et femelles suivent une loi normale, ce qui est un bon indice que la population est en équilibre.

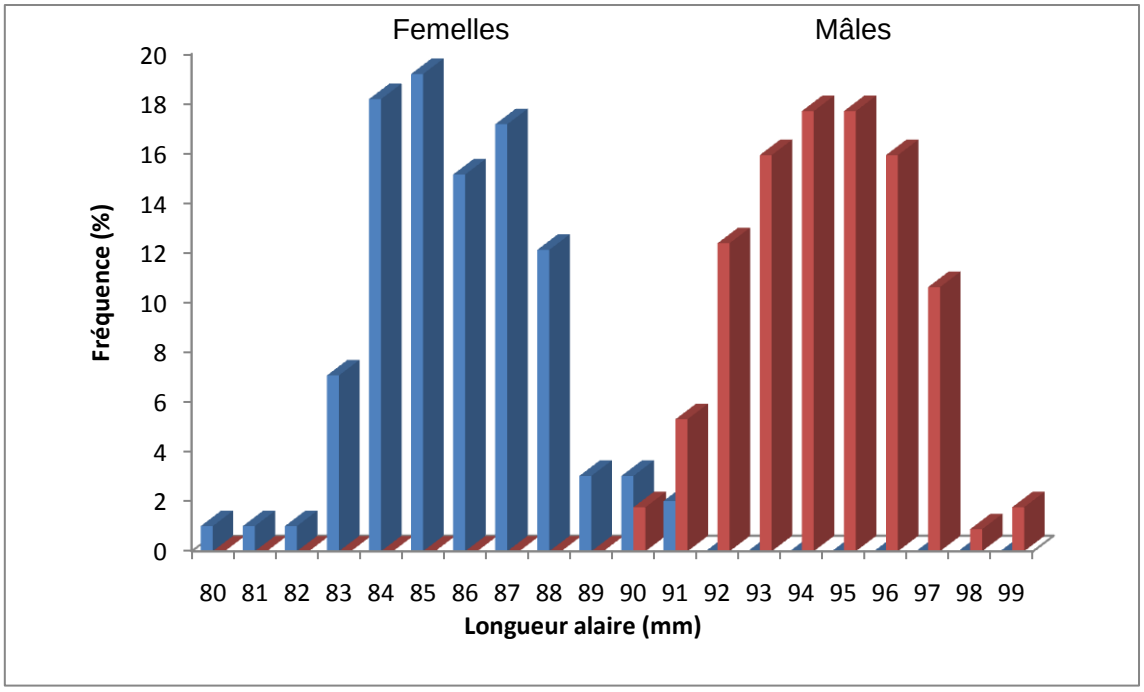


Figure 12.1 : Distribution de fréquence de la longueur alaire (en mm) des cincles plongeurs adultes femelles (, n=99) et mâles (, n=113) capturés par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000.

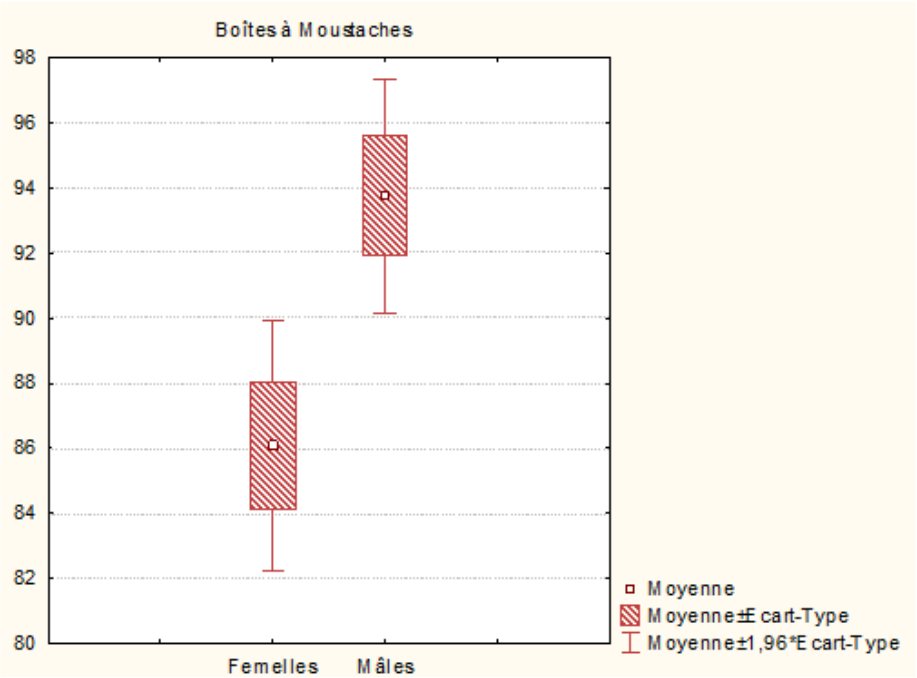


Figure 12.2 : Longueur alaire moyenne (mm), écart-type et intervalle de confiance pour les cincles plongeurs femelles et mâles.

Tableau 12.1 : Comparaison des longueurs alaires mesurées chez les cincles plongeurs femelles et mâles capturés entre 1986 et 2000 par M. Zwickenpflug.

	Femelles	Mâles
N	99	113
Moyenne (mm)	85,8	94,3
Écart-type	2,03	1,94
Médiane	86	94
Minimum	80,5	90
Maximum	91	99
Asymétrie	0,189 ± 0,243	0,005 ±0,227
Aplatissement	0,149 ± 0,481	-0,498 ± 0,451
Test t de Student	d.s. à <1% (p<0,01 ; t=-31,141 ; d.d.l.=210)	

On observe, sur les figures 12.1 et 12.2, qu'il y a clairement un dimorphisme sexuel en ce qui concerne la longueur alaire. Les résultats obtenus avec le test t de Student confirment qu'il existe bien une différence significative entre les mâles et les femelles. Toutefois, il existe une zone de chevauchement où il peut être difficile de déterminer le sexe uniquement à partir de la longueur alaire, cette zone est comprise entre 90 et 91mm.

- ***Poids***

La figure 12.3 reprend les fréquences relatives des poids mesurées par M. Zwickenpflug sur les cincles adultes mâles et femelles capturés entre 1986 et 2000, tandis que la figure 12.4 et le tableau 12.2 reprennent les caractéristiques (moyenne, écart-type …) concernant cette variable, ainsi que les résultats des tests statistiques effectués entre les deux sexes.

La distribution des fréquences du poids suit une loi normale chez les cincles plongeurs mâles (W = 0,98 et p = 0,097). Par contre, ce n'est pas le cas pour les femelles (W = 0,91 mais p = 0,005) (annexe 12.1, fig. 12.72 & 12.73); ce qui ne permet pas de conclure à la normalité des données. On observe également pour les femelles une légère asymétrie dans la distribution des fréquences de poids. Pour ces

raisons, nous avons utilisé un test de Kolmogorov pour comparer les poids entre mâles et femelles, en plus d'un test t de Student.

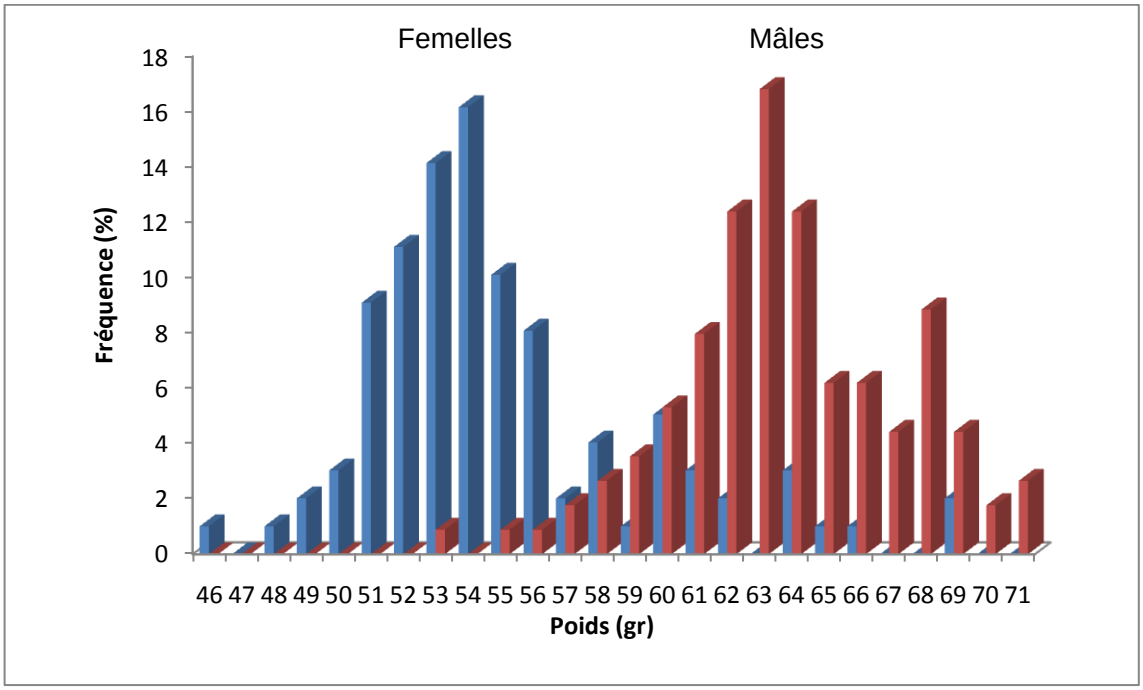


Figure 12.3 : Distribution de fréquence du poids (en grammes) des cincles plongeurs adultes femelles (, n=99) et mâles (, n=113) capturés par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000.

Figure 12.4 : Poids moyen (grammes), écart-type et intervalle de confiance pour les cincles plongeurs femelles et mâles.

Tableau 12.2 : Comparaison des poids (en grammes) mesurés chez les cincles plongeurs femelles et mâles capturés entre 1986 et 2000 par M. Zwickenpflug.

	Femelles	**Mâles**
N	99	113
Moyenne (grammes)	55,1	63,7
Écart-type	4,33	3,49
Médiane	54	63
Minimum	46	53,5
Maximum	69	71
Asymétrie	1,146 ± 0,243	-0,095 ±0,227
Aplatissement	1,448 ± 0,481	0,117 ± 0,451
Test t de Student	d.s. pour p<1% (p<0,01 ; t=-15,979 ; d.d.l.=210)	
Test de Kolmogorov	d.s. pour p<1% (p<0,001)	

Comme pour la longueur alaire, on observe qu'il existe un dimorphisme sexuel pour le poids, les mâles étant généralement plus lourds que les femelles. Cette différence est significative, quel que soit le test utilisé.

Les femelles pèsent en moyenne 55,1 grammes, alors que les mâles pèsent en moyenne 63,7 grammes. Cependant, la zone de chevauchement est assez importante : le mâle le plus léger pesant 53,5 grammes et la femelle la plus lourde 69 grammes.

- ***Corrélation entre le poids et la longueur alaire***

Pour chaque cincle adulte bagué par M. Zwickenpflug entre 1986 et 2000, nous connaissons sa longueur alaire et son poids. Afin de mesurer la corrélation qui pourrait exister entre la longueur alaire et le poids, nous avons à la fois utilisé des tests statistiques paramétriques et des tests non paramétriques pour les cincles femelles dont la distribution des fréquences du poids ne suit pas une loi normale.

Les graphiques qui suivent permettent de voir la relation qui existe entre le poids et la longueur alaire chez les cincles plongeurs mâles (fig. 12.5) et femelles (fig. 12.7).

a. Cincles mâles

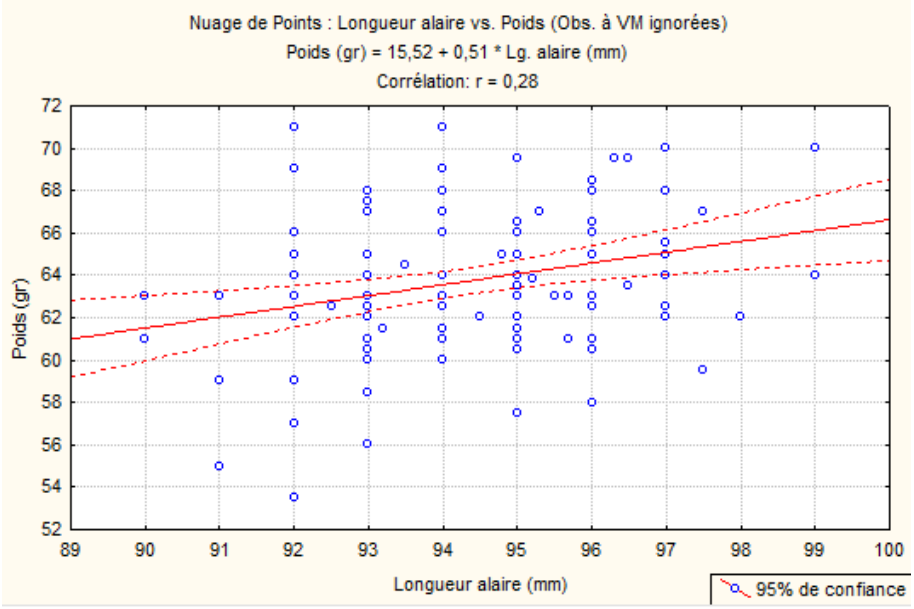


Figure 12.5 : Résultat du test de corrélation effectué entre la longueur alaire et le poids mesurés chez les cincles plongeurs adultes mâles capturés par M. Zwickenpflug entre 1986 et 2000.

On observe pour les cincles adultes mâles une corrélation positive significative (r = 0,284 ; p = 0,002) entre la longueur alaire et le poids. Toutefois, le coefficient de détermination (r^2) pour cette corrélation est très faible : il est égal à 0,0807. Le poids ne peut donc pas être considéré comme un bon prédicteur de la longueur alaire chez les cincles mâles.

Les tests d'analyse de la variance (ANOVA) réalisés sur les cincles mâles n'ont toutefois pas confirmé ce lien entre la longueur alaire et le poids. La valeur de p obtenue est cependant très proche du seuil de significativité : F = 1,88 et p = 0,063. On peut également voir dans la figure 12.6 une certaine « progression » du poids en fonction de la longueur alaire.

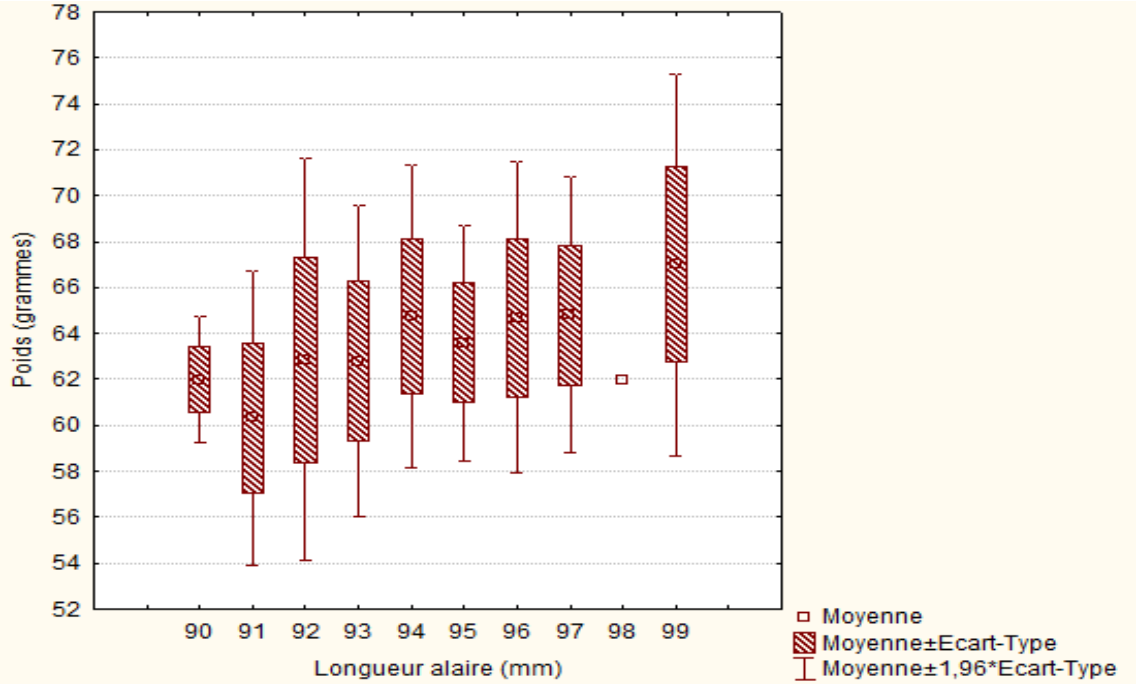


Figure 12.6 : Poids moyen (grammes), écart-type et intervalle de confiance des cincles mâles luxembourgeois en fonction de leur longueur alaire (mm).

b. Cincles femelles

Cette corrélation n'est pas significative chez les femelles, quel que soit le test statistique employé :

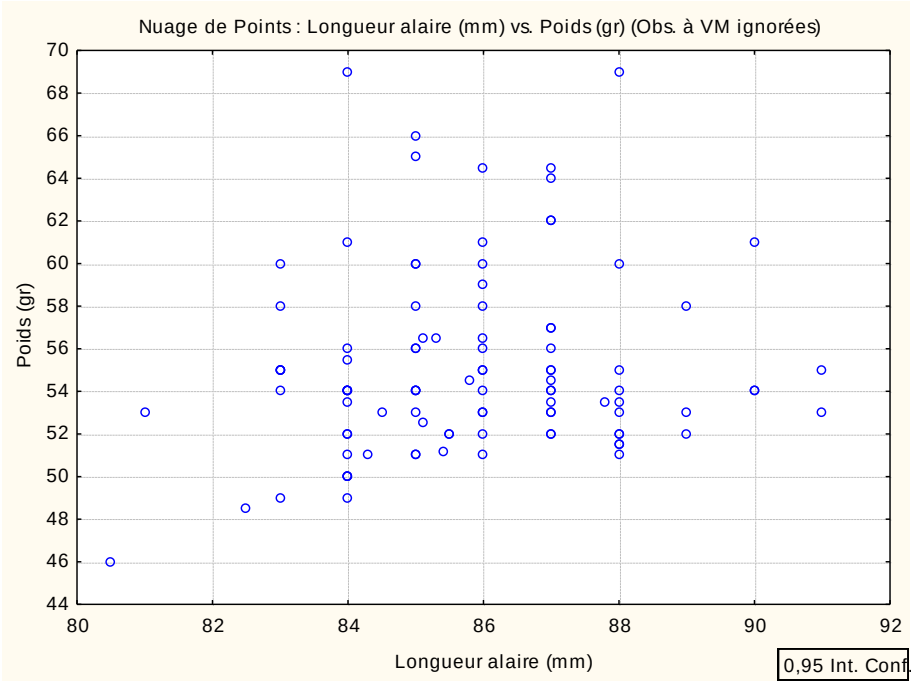


Figure 12.7 : Distribution du poids en fonction de la longueur alaire chez les cincles plongeurs adultes femelles capturés par M. Zwickenpflug entre 1986 et 2000.

- Coefficient de corrélations de rangs de Spearman = 0,114 ; p = 0,259
- Corrélation Gamma : Gamma = 0,095 ; p = 0,201
- Corrélation du Tau de Kendall : Tau de Kendall = 0,087 ; p = 0,201

Les tests d'analyse de la variance (ANOVA) réalisés sur les cincles femelles ont confirmé cette absence de lien significatif entre la longueur alaire et le poids : F = 0,573 et p = 0,798.

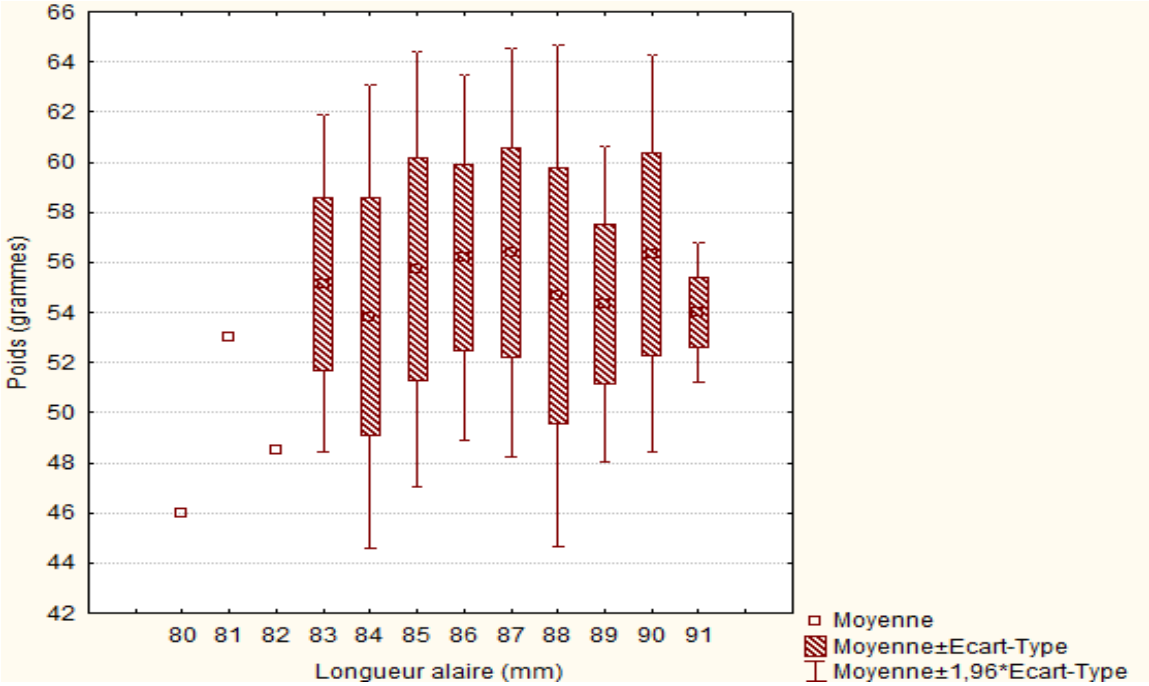


Figure 12.8 : Poids moyen (grammes), écart-type et intervalle de confiance des cincles femelles luxembourgeois en fonction de leur longueur alaire (mm).

- ***Evolution de la longueur alaire avec l'âge***

Afin de voir s'il existe une relation entre l'âge de l'oiseau et sa longueur alaire, nous avons analysé les données de baguage des cincles plongeurs adultes pour lesquelles nous connaissions avec certitude l'âge de l'oiseau et sa longueur alaire.

Les tableaux 12.3 et 12.4 reprennent, pour chaque sexe, la longueur alaire moyenne en fonction de l'âge des oiseaux. Ces données sont également représentées sous forme graphique dans les figures 12.9 et 12.10.

Tableaux 12.3 : Longueur alaire moyenne (mm) des cincles plongeurs femelles en fonction de leur âge.

	1 an	2 ans	3 ans	4 ans	5 ans	6 ans
N	9	10	3	2	0	1
Moyenne	84,89	85,45	86,33	85,25	/	88
Médiane	85	85,75	87	85,25	/	88
Variance	2,674	2,247	4,333	0,045	/	/
Ecart-type	1,635	1,499	2,082	0,212	/	/
Minimum	82,5	83	84	85,1	/	/
Maximum	87	88	88	85,4	/	88

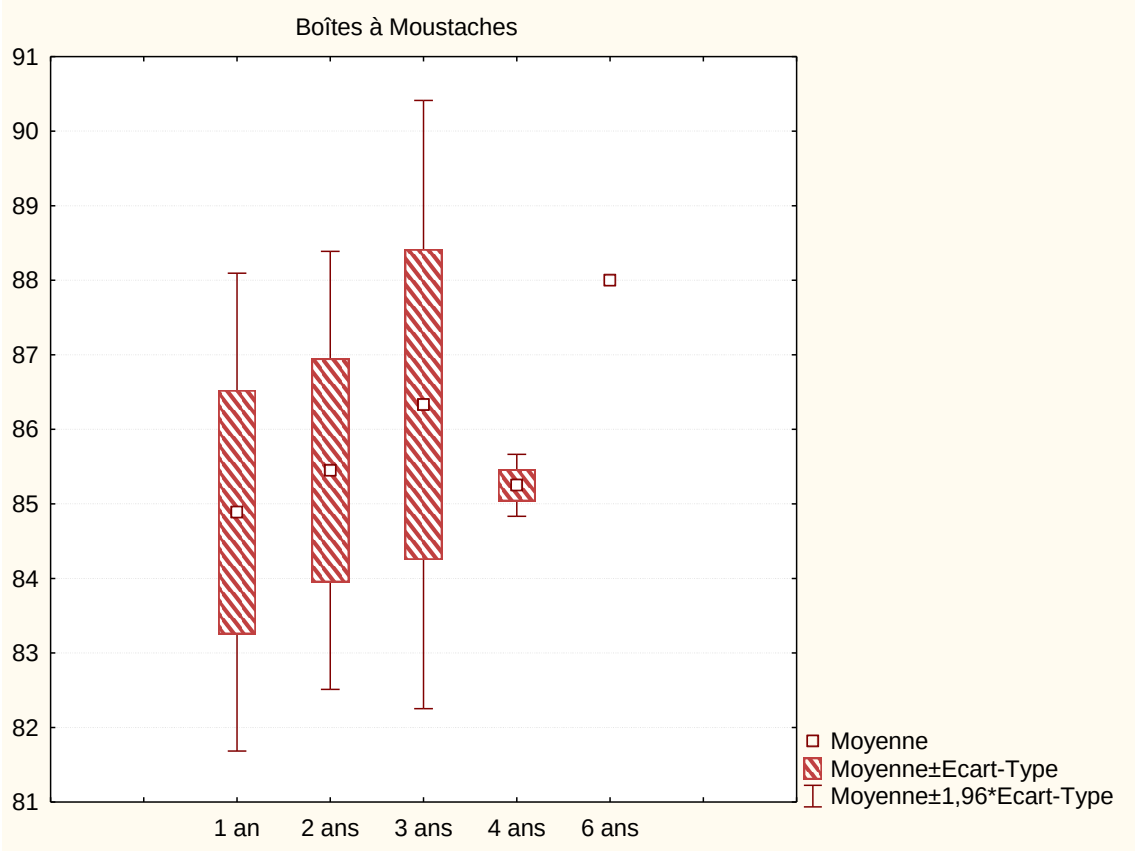


Figure 12.9 : Longueur alaire moyenne (mm), écart-type et intervalle de confiance pour les différentes classes d'âge chez les cincles plongeur femelles.

Tableaux 12.4 : Longueur alaire moyenne des cincles plongeurs mâles en fonction de leur âge.

	1 an	2 ans	3 ans	4 ans	5 ans	6 ans	7 ans	8 ans
N	13	11	6	9	5	0	0	1
Moyenne	92,81	94,27	95,5	95,17	94,18	/	/	93
Médiane	92	95	96	95	94	/	/	93
Variance	2,314	3,618	1,5	4,5	1,542	/	/	/
Ecart-type	1,521	1,902	1,225	2,121	1,242	/	/	/
Minimum	91	91	94	91	93	/	/	93
Maximum	95	97	97	98	95,7	/	/	93

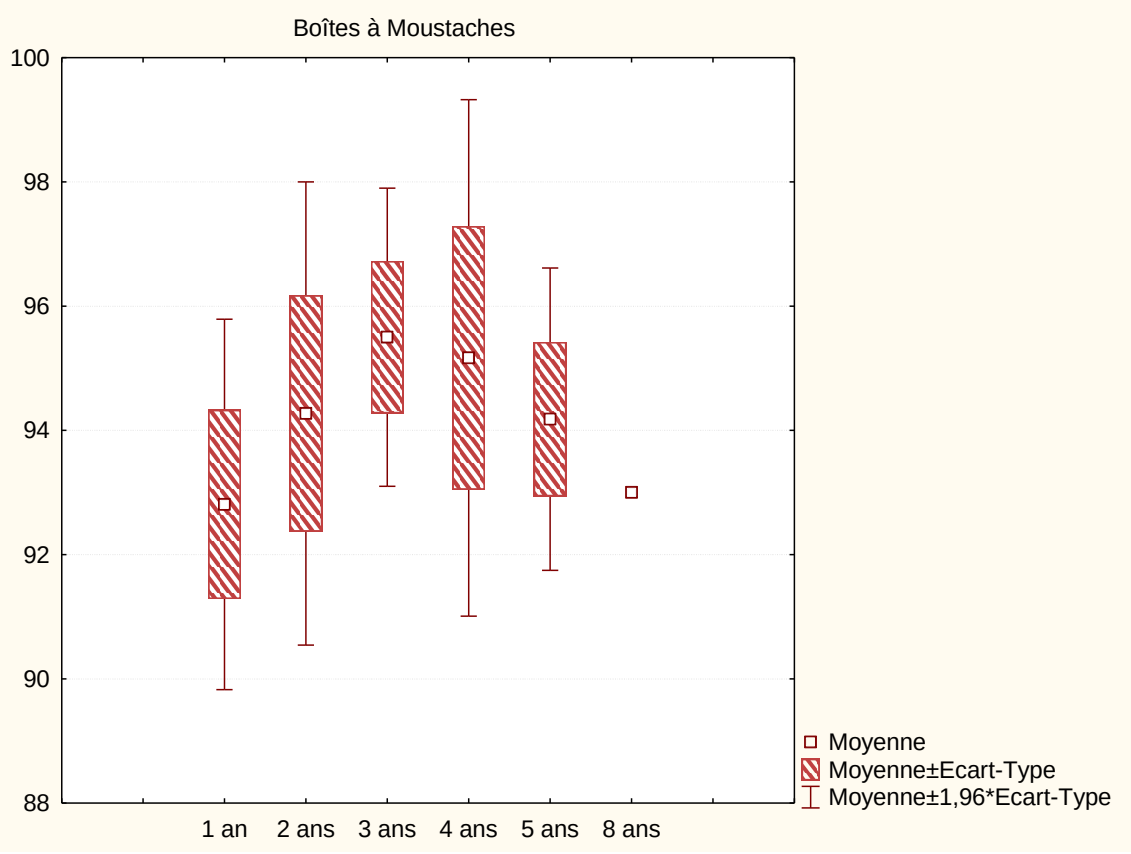


Figure 12.10 :Longueur alaire moyenne (mm), écart-type et intervalle de confiance pour les différentes classes d'âge chez les cincles plongeur mâles.

Des tests statistiques ont démontré que la distribution des fréquences de la longueur alaire pour les individus mâles (n=45) et femelles (n=25) dont nous connaissions l'âge avec certitude suivaient une loi normale (annexe 12.1, fig. 12.74 & 12.75).

Par contre, comme indiqué dans les tableaux 12.3 et 12.4, les classes d'âge les plus jeunes (≤ 4ans) sont beaucoup plus représentées que les classes d'âge les plus anciennes (> 4ans), et l'échantillonnage au sein de chacune de ces classes d'âge ne suit pas une loi normale.

Afin de vérifier s'il existe une corrélation entre la longueur alaire et l'âge chez le cincle plongeur, nous avons donc utilisé des tests non paramétriques de corrélation. Les résultats de ces tests sont repris dans le tableau ci-dessous :

Tableau 12.5 : Résultats des tests statistiques de corrélation entre la longueur alaire et l'âge chez les cincles plongeurs femelles et mâles capturés entre 1986 et 2000 par M. Zwickenpflug.

	Femelles	**Mâles**
Nombre	25	45
Coefficient de corrélation de rangs de Spearman	R=0,299 p=0,147	R=0,368 p=0,013
Corrélation Gamma	Γ=0,306 p=0,087	Γ=0,327 p=0,007
Corrélation du Tau de Kendall	Tau=0,244 p=0,087	Tau=0,280 p=0,007

Nous observons une corrélation positive significative entre la longueur alaire et l'âge chez les cincles mâles. Par contre, un tel lien entre la longueur alaire et l'âge n'a pas pu être démontré chez les femelles, quel que soit le test utilisé.

Les tests d'analyse de variance (ANOVA) réalisés sur les cincles mâles et femelles ont toutefois démontré un effet significatif ($p<0,05$) de l'âge sur la longueur alaire tant sur les mâles que les femelles (tableaux 12.6 et 12.7).

Tableau 12.6 : Résultats des tests ANOVA réalisés sur les variables 'longueur alaire' (mm) (Var2) et 'âge' (Var1) chez les cincles mâles luxembourgeois.

Effet	Tests de Significativité Univariés, Taille des Effets et Puissance pour Var2 (Feuille de do Paramétrisation sigma-restreinte Décomposition efficace de l'hypothèse							
	SC	Degr. de Liberté	MC	F	p	Eta-deux partiel	Non-centralité	Puissance observée (alpha=0,05)
ord. origine	193935,8	1	193935,8	66568,90	0,000000	0,99941	66568,90	1,000000
"Var1"	45,2	5	9,0	3,10	0,018881	0,28438	15,50	0,822131
Erreur	113,6	39	2,9					

Tableau 12.7 : Résultats des tests ANOVA réalisés sur les variables 'longueur alaire' (mm) (Var2) et 'âge' (Var1) chez les cincles femelles luxembourgeois.

Effet	Tests de Significativité Univariés, Taille des Effets et Puissance pour Var2 (Feuille de do Paramétrisation sigma-restreinte Décomposition efficace de l'hypothèse							
	SC	Degr. de Liberté	MC	F	p	Eta-deux partiel	Non-centralité	Puissance observée (alpha=0,05)
ord. origine	90407,50	1	90407,50	35929,06	0,000000	0,99944	35929,06	1,000000
"Var1"	11,75	4	2,94	1,17	0,354636	0,18934	4,67	0,29897
Erreur	50,33	20	2,52					

- ***Evolution du poids durant la période de reproduction***

Les graphiques ci-après reprennent l'évolution du poids moyen des individus mâles et femelles entre les mois de novembre et juin. Ces données sont également reprises dans le tableau 12.8.

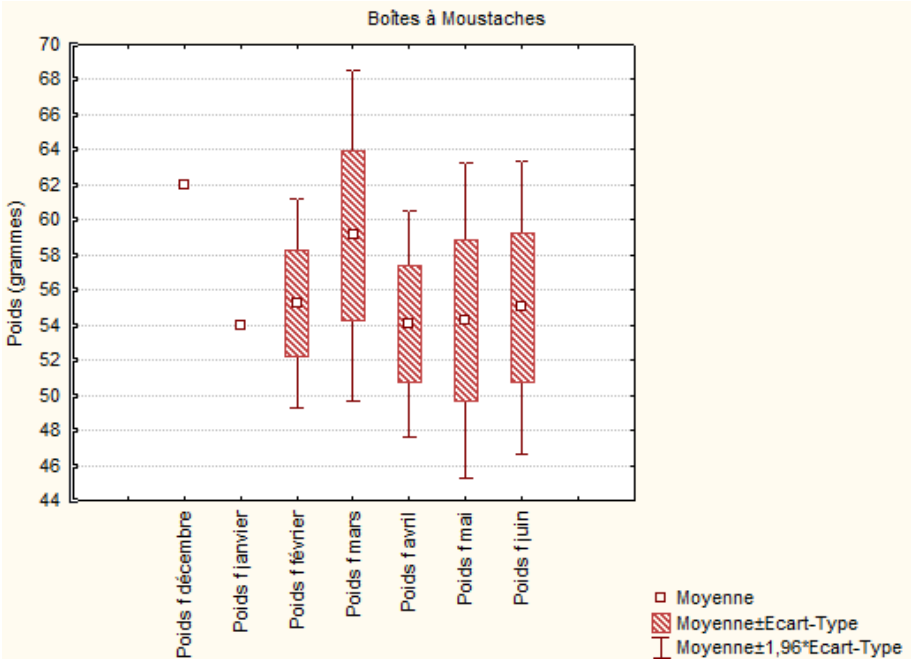


Figure 12.11 : Poids moyen (grammes) (+ écart-type et intervalle de confiance) des cincles femelles luxembourgeois en fonction de leur mois de capture.

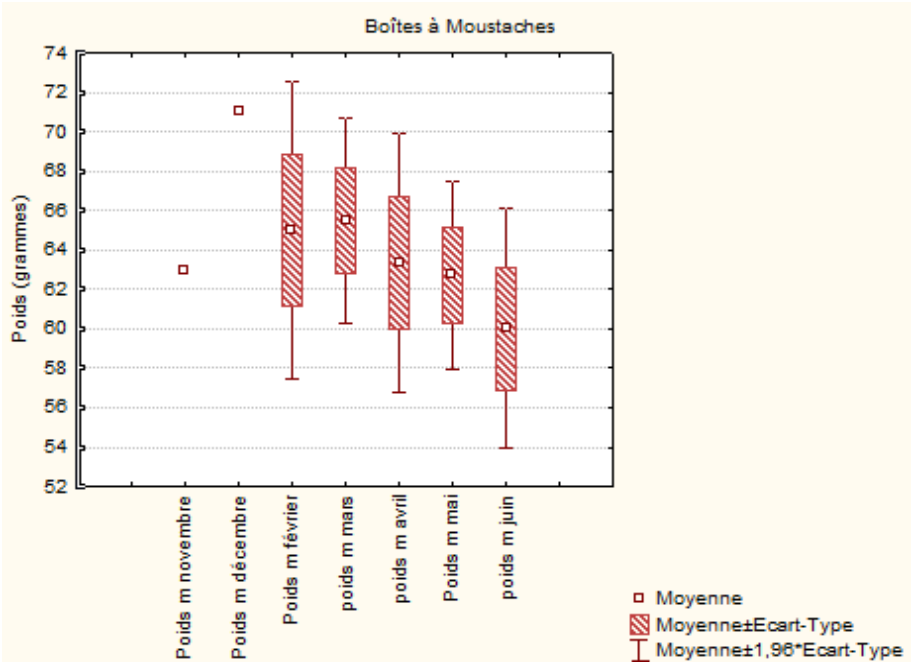


Figure 12.12 : Poids moyen (grammes) (+ écart-type et intervalle de confiance) des cincles mâles luxembourgeois en fonction de leur mois de capture.

Tableau 12.8 : Evolution du poids moyen (grammes) des cincles plongeurs femelles et mâles en fonction de leur mois de capture (nombre d'observations, moyennes, minima, maxima et écarts-types).

Mois	Femelles					Mâles				
	N	Moy	Min	Max	Ecart-type	N	Moy	Min	Max	Ecart-type
Novembre	0	/	/	/	/	1	63	63	63	/
Décembre	1	62	62	62	/	1	71	71	71	/
Janvier	1	54	54	54	/	0	/	/	/	/
Février	6	55,25	52	60	3,03	11	65	60	71	3,84
Mars	19	59,13	50	69	4,82	18	65,5	62	70	2,66
Avril	52	54,06	48,5	64,5	3,31	55	63,35	53,5	71	3,37
Mai	18	54,25	46	64,5	4,60	16	62,72	58	67	2,43
Juin	2	55	52	58	4,24	5	60	56	63	3,10

On observe pour les mâles et les femelles une augmentation du poids moyen entre février et mars, suivie d'une diminution entre mars et avril. Ces variations de poids moyen sont beaucoup plus marquées pour les femelles que pour les mâles :

- Entre février et mars, le poids moyen des femelles augmente de ± 4 grammes, alors que le poids moyen des mâles augmente de 0,5 grammes.
- Entre mars et avril, le poids moyen des femelles diminue de ± 5 grammes. Chez les mâles, cette diminution est de ± 2 grammes.

Le poids moyen des cincles mâles continue ensuite de diminuer entre avril et juin. Celui des femelles semble plutôt rester stable, voire augmente légèrement.

Les résultats obtenus pour les tests d'analyse de variance sont repris dans les tableaux 12.9 et 12.10.

Tableau 12.9 : Analyse de la variance (ANOVA) - Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables (H0 = Y=Moy(Y)).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	9	4147,775	460,864	36,752	< 0,0001
Résidus	192	2407,666	12,540		
Total	201	6555,441			

Tableau 12.10 : Analyse de la variance (ANOVA) - Analyse du modèle (Type I SS).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
mois	4	454,102	113,526	9,053	< 0,0001
Sexe	1	3611,464	3611,464	287,997	< 0,0001
mois*Sexe	4	82,208	20,552	1,639	0,166

Le tableau 12.11 reprend, quant à lui, les classements et regroupements effectués à partir de ces ANOVA.

Tableau 12.11 : Classement et regroupements des groupes non significativement différents

Modalités	Moyenne	Regroupements			
mois-Mars*Sexe-M	65,500	A			
mois-Fev*Sexe-M	65,000	A			
mois-Av*Sexe-M	63,351	A			
mois-Mai*Sexe-M	62,719	A	B		
mois-Juin*Sexe-M	60,000	A	B	C	
mois-Mars*Sexe-F	59,132		B	C	
mois-Fev*Sexe-F	55,250			C	D
mois-Juin*Sexe-F	55,000			C	D
mois-Mai*Sexe-F	54,250			C	D
mois-Av*Sexe-F	54,062				D

On observe ainsi dans ce tableau qu'il ne semble pas y avoir de variation significative du poids en fonction du mois chez les mâles : ils sont tous regroupés dans le même groupe A.

Par contre, chez les femelles, les poids mesurés durant le mois de mars seraient significativement plus importants que durant les autres mois (février, avril, mai et juin). En avril, le poids est significativement plus faible que pendant les autres mois (février, mars, mai et juin).

12.1.2. Variables démographiques

- ***Dates de ponte du premier œuf***

La figure 12.13 reprend les fréquences relatives de la date de ponte du premier œuf. Plus de 77% des pontes ont été initiées avant le 19 avril, et 50% avant le 29 mars. Un premier pic de ponte très important apparaît durant la seconde moitié du mois de mars (38% des pontes sont initiées durant ces deux semaines), suivi par une diminution graduelle jusque la fin du mois d'avril, et un second pic de pontes beaucoup moins important au début du mois de mai. Seules 2 pontes sur un total de 216 ont été initiées avant le 8 mars (ponte la plus précoce : le 26 février, en 1989), et 4 après le 16 mai (ponte la plus tardive : le 12 juin, en 1993).

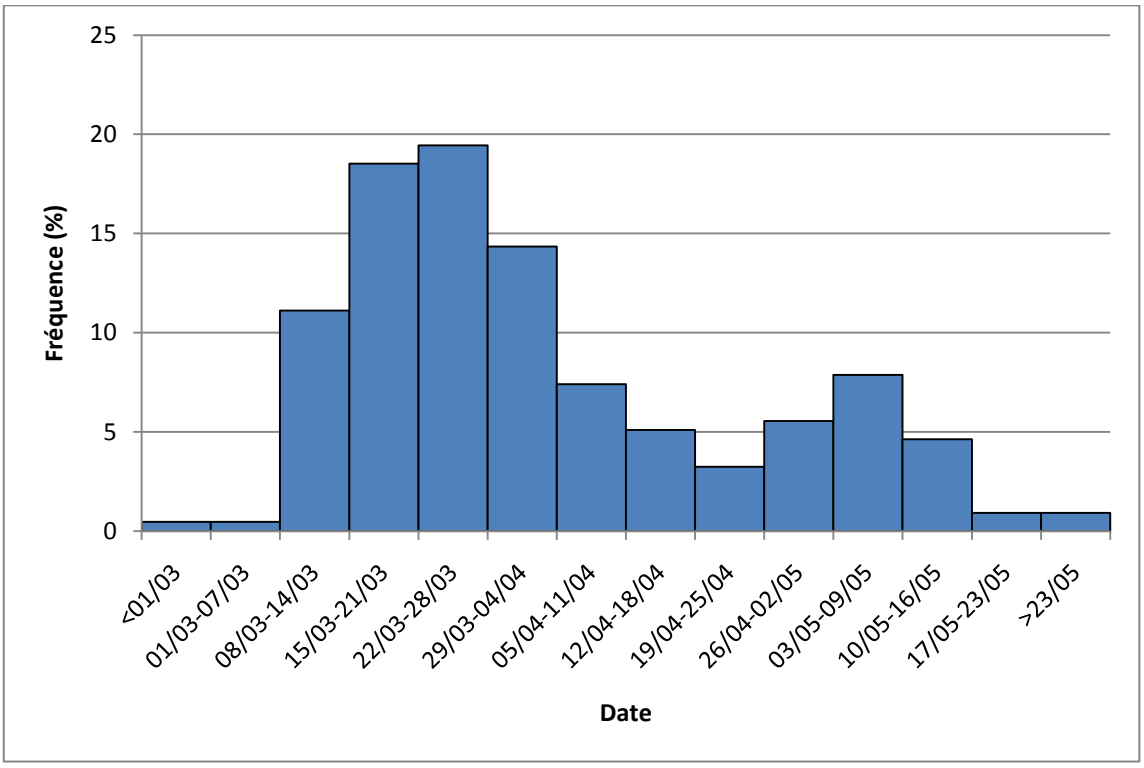


Figure 12.13 :Distribution de fréquence de la date de ponte du premier œuf pour les couvées de cincles plongeurs recensées par M. Zwickenpflug sur la Syre et ses affluents entre 1982 et 2001 (n=217).

Le tableau 12.12 et la figure 12.14 ci-dessous reprennent également les caractéristiques des dates de ponte pour les premières et les secondes couvées. Nous pouvons notamment observer que la date moyenne de ponte pour les premières couvées est égale à 87,5 jours, c'est-à-dire le 28-29 mars, tandis qu'elle est égale à 128,8 jours (8-9 mai) pour les secondes couvées.

Tableau 12.12 : Caractéristiques des dates de ponte du premier œuf pour les couvées de cincles plongeurs recensées par M. Zwickenpflug entre 1982 et 2001. Comparaisons entre premières et secondes couvées.

	Premières couvées	Secondes couvées	Total couvées
Nombre	184	33	217
Moyenne (jours)	87,5	128,8	93,8
Médiane	84	127	88
Minimum	57	113	57
Maximum	132	162	162
Variance	209,8	103,7	414,2
Ecart-type	14,5	10,2	20,4

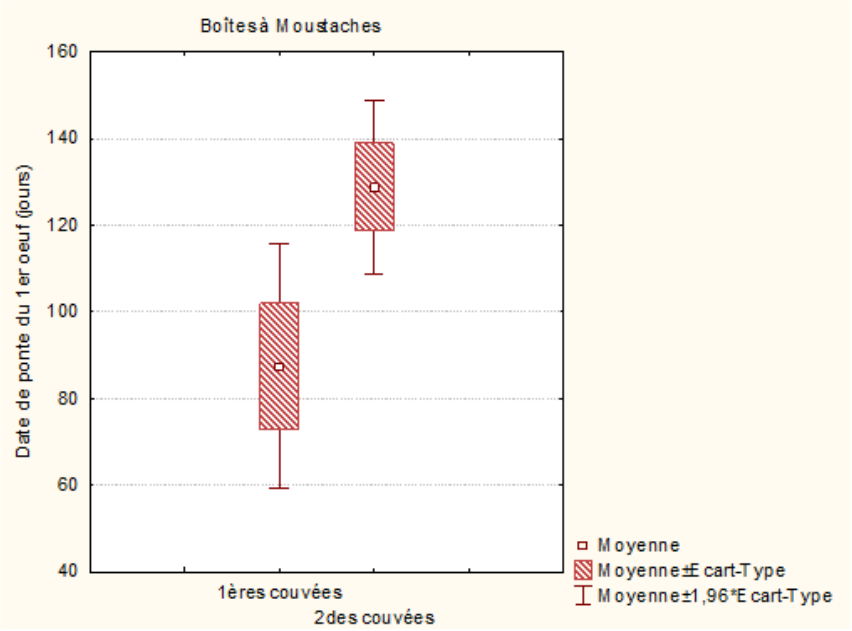


Figure 12.14 : Date moyenne de ponte du premier œuf, écart-type et intervalle de confiance pour les premières et secondes couvées recensées par M. Zwickenpflug sur la Syre et ses affluents entre 1982 et 2001.

Pour la suite de nos analyses, nous avons préféré faire la distinction entre couvées (ou nichées) précoces et tardives plutôt qu'entre premières et secondes couvées (ou nichées) car il n'était pas possible pour un certain nombre de couvées de déterminer s'il s'agissait de premières ou de secondes couvées (ces couvées n'ayant pas été prises en compte pour les analyses ci-dessus). Les couvées précoces correspondent donc aux couvées initiées avant le 19 avril, les couvées tardives étant initiées après cette date.

- ***Taille des couvées***

  - *Taille moyenne et fréquence des différentes couvées*

Comme l'indique la figure 12.15**,** la taille des couvées pour la population luxembourgeoise de cincles plongeurs varie entre 1 et 6 œufs, avec une moyenne de 4,75 (écart-type=0,93)**.**

Que ce soit pour les couvées précoces ou tardives, les couvées les plus fréquentes sont celles comportant 5 œufs. On observe toutefois que les couvées comportant 4 œufs sont proportionnellement plus nombreuses pour les couvées tardives que pour les couvées précoces.

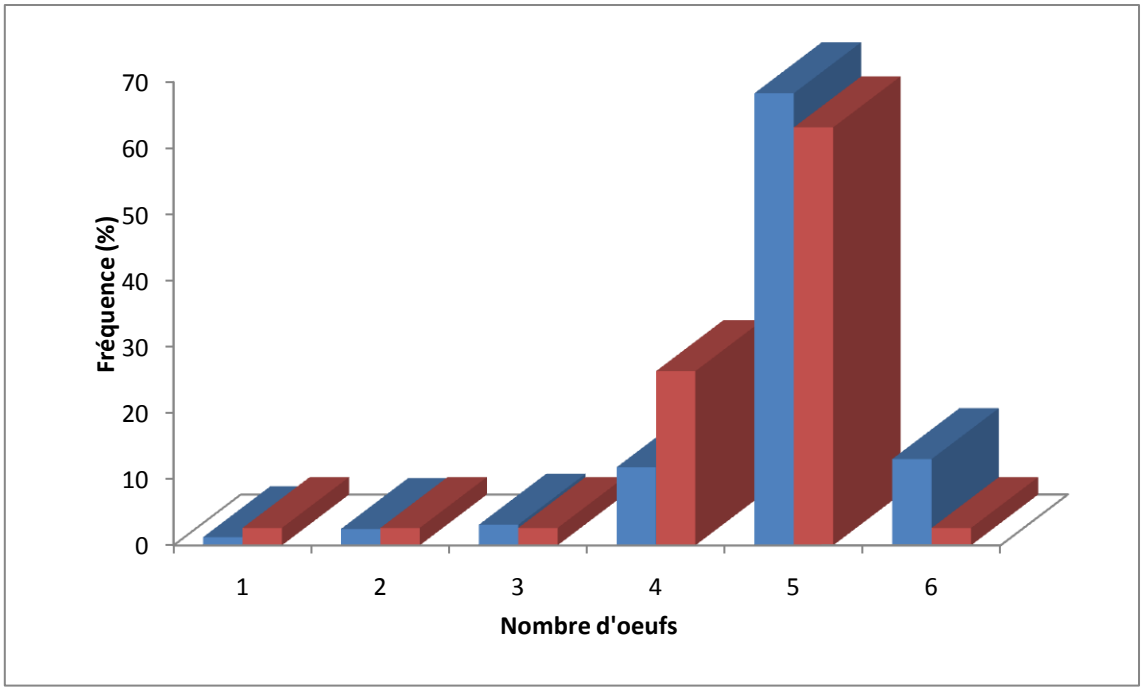


Figure 12.15 :Distribution de fréquence de la taille des couvées pour les cincles plongeurs recensées par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg (: couvées précoces (n=161) ; : couvées tardives (n=38)).

De même, on observe que la taille moyenne des couvées est plus grande pour les couvées précoces : elle est égale à 4,83 alors qu'elle est égale à 4,53 pour les couvées tardives (tableau 12.13 et fig. 12.16).

Tableau 12.13 : Caractéristiques des couvées de cincles plongeurs recensées par M. Zwickenpflug entre 1982 et 2001. Comparaisons entre premières et secondes couvées.

	Couvées précoces	Couvées tardives	Total couvées
Nombre	161	38	199
Moyenne	4,83	4,53	4,75
Médiane	5	5	5
Minimum	1	1	1
Maximum	6	6	6

Un test G (« Goodness of Fit ») a démontré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les couvées précoces et tardives : G = 7,94 ; ce qui est inférieur au seuil théorique de 11,07 (5 ddl) (tableau 12.14).

On observe toutefois qu'il existe une différence significative ($p<0,05$) entre les couvées précoces et tardives en ce qui concerne la fréquence des couvées comportant 6 œufs. Celles-ci sont significativement plus fréquentes pour les couvées précoces : G partiel = 4,075 ; ce qui est supérieur au seuil théorique de 3,84. On peut également noter que la valeur du G partiel pour la fréquence des couvées comportant 4 œufs est très proche de ce seuil théorique.

Tableau 12.14 : Résultats du test G effectué entre les couvées précoces et tardives de la population de cincles plongeurs luxembourgeois (nombre de couvées observées en fonction de leur taille ; G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Taille des couvées	Couvées précoces	Couvées tardives	G partiel	Chi carré théorique (p=0,05)
1	2	1	**0,340**	3,84
2	4	1	**0,003**	3,84
3	5	1	**0,023**	3,84
4	19	10	**3,804**	3,84
5	110	24	**0,124**	3,84
6	21	1	**4,075**	3,84
G corrigé			**7,937**	11,07

- ***Taille des nichées***

  - *Taille moyenne et fréquences des différentes nichées*

La figure 12.16 reprend les fréquences des différentes tailles de nichées, que ce soit pour les nichées précoces ou tardives.

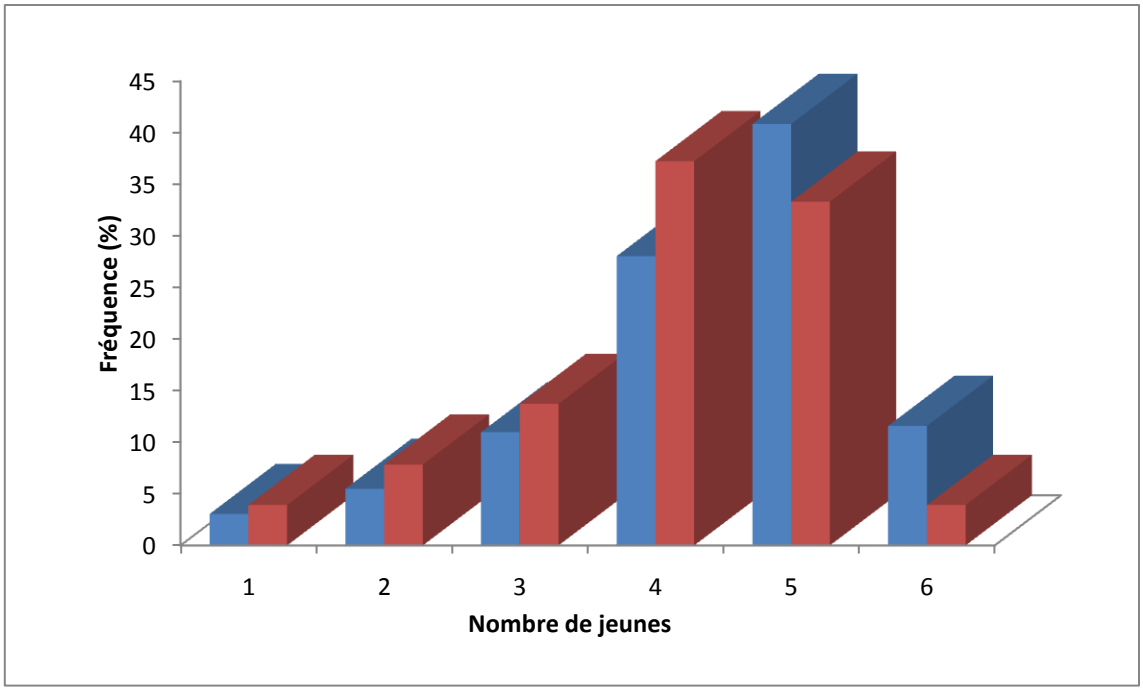


Figure 12.16 :Distribution de fréquence de la taille des nichées pour les cincles plongeurs recensées par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg (: nichées précoces (n=183) ; : nichées tardives (n=33)).

On observe sur ce graphe que les nichées comportant 5 oisillons sont les plus fréquentes au début de la saison de reproduction, alors que les nichées comportant 4 oisillons sont les plus fréquentes à la fin de la période de reproduction. Le nombre moyen d'oisillons par nichée est égal à 4,32 pour les nichées précoces, 3,94 pour les nichées tardives et 4,25 pour l'ensemble des nichées (Tableau 12.15).

Tableau 12.15 : Caractéristiques des nichées de cincles plongeurs recensées par M. Zwickenpflug entre 1982 et 2001. Comparaison entre nichées précoces et tardives.

	Nichées précoces	Nichées tardives	Total nichées
Nombre	183	33	216
Moyenne	4,32	3,94	4,25
Médiane	5	4	4
Minimum	1	1	1
Maximum	6	6	6

Un test G (« Goodness of Fit ») a démontré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les nichées précoces et tardives : G = 10,14 ; ce qui est inférieur au seuil théorique de 11,07 (5 ddl) (tableau 12.16). On observe toutefois, comme pour la taille des couvées, que la valeur du G partiel pour la fréquence des nichées comportant 4 jeunes est très proche du seuil théorique.

Tableau 12.16 : Résultats du test G effectué entre les nichées précoces et tardives de la population de cincles plongeurs luxembourgeois (nombre de nichées observées en fonction de leur taille ; G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Taille des nichées	Nichées précoces	Nichées tardives	G partiel	Chi carré théorique (p=0,05)
1	5	2	**0,797**	3,84
2	10	3	**0,543**	3,84
3	23	2	**1,203**	3,84
4	49	16	**3,819**	3,84
5	76	9	**1,589**	3,84
6	20	1	**2,349**	3,84
G corrigé			**10,136**	11,07

- ***Taux de réussite des couvées***

Le tableau 12.17 reprend les taux de réussites observés pour les couvées précoces, tardives, et pour l'ensemble des couvées. Le taux de réussite le plus faible correspond aux couvées tardives.

Tableau 12.17 : Comparaison des taux de réussite des couvées précoces, tardives et de l'ensemble des couvées (taux de réussite = nombre de jeunes bagués par nichée/ nombre d'œufs pondus pour la même nichée).

	Couvées précoces	Couvées tardives	Total couvées
Nombre de nichées	145	25	170
Moyenne	0,85	0,77	0,83
Médiane	1	0,8	0,92
Minimum	0,2	0,2	0,2
Maximum	1	1	1

12.1.3. Mouvements chez les juvéniles et les adultes

- *Mouvements de dispersion des juvéniles – taux de recapture*

Le tableau dans l'annexe 12.2 (tableau 12.68) reprend pour chaque individu la distance séparant le lieu où il a été bagué alors qu'il n'était encore qu'un pullus, et le lieu où il a été recapturé pour la première fois, en tant qu'adulte nicheur. La distance moyenne de dispersion parcourue par les cincles mâles et femelles, ainsi que d'autres variables, sont reprises dans le tableau 12.18 et la figure 12.17. La distribution de fréquence des distances de dispersion pour ces mêmes individus est reprise dans la figure 12.18.

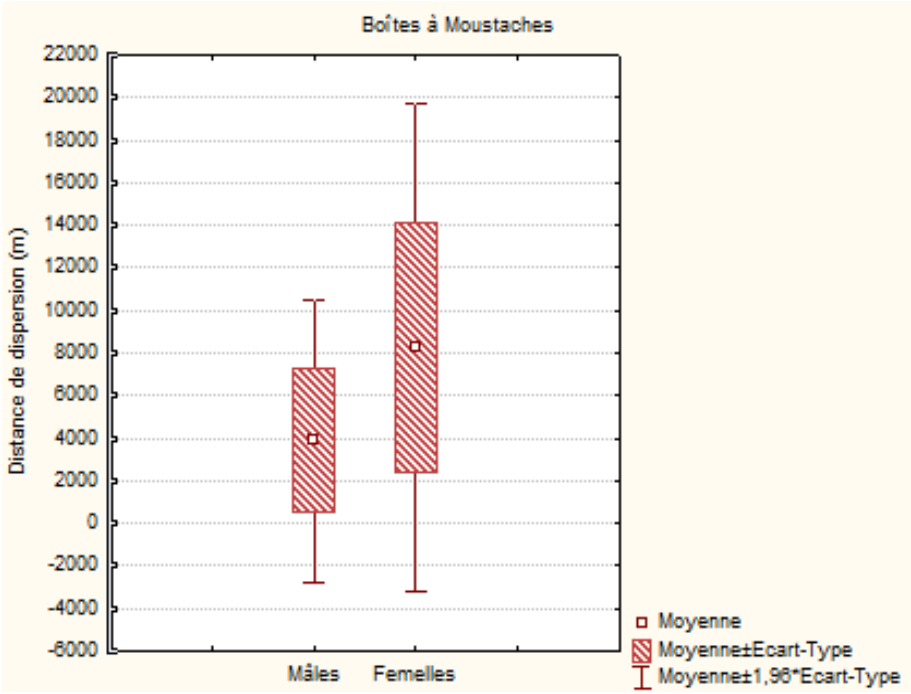


Figure 12.17 : Moyennes (mètres), écart-types et intervalles de confiance des distances de dispersion parcourues par les cincles juvéniles mâles (n=25) et femelles (n=15).

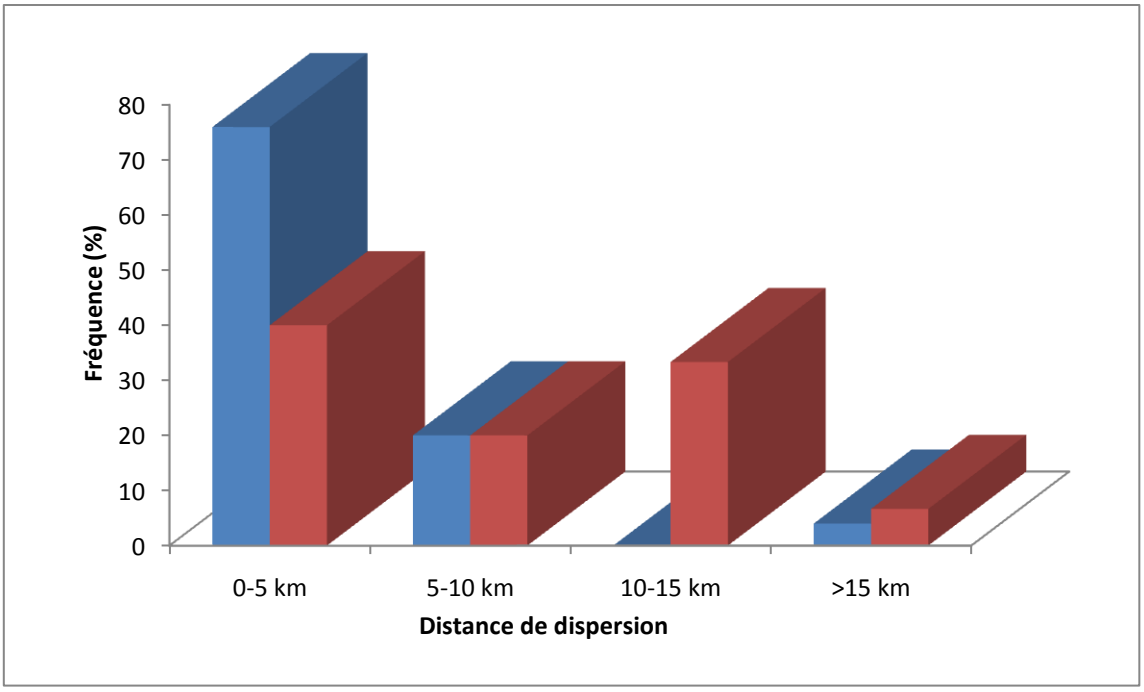


Figure 12.18 : Distribution de fréquence des distances de dispersion parcourues par les cincles plongeurs mâles (; n=25) et femelles (; n=15) entre l'année où ils ont été bagués en tant que pulli, et l'année où ils ont été recapturés en tant qu'adultes pour la première fois.

Tableau 12.18 : Comparaison des distances de dispersion parcourues par les cincles mâles et femelles entre l'année où ils ont été bagués en tant que pulli, et l'année où ils ont été recapturés en tant qu'adultes pour la première fois (unité de mesure = kilomètre).

	Mâles	Femelles	Total juvéniles
Nombre	25	15	40
Moyenne	3,904	8,273	5,543
Médiane	3,0	8,0	3,750
Minimum	0,2	0,2	0,2
Maximum	15,9	22,3	22,3
Variance	11,934	34,040	23,860
Ecart-type	3,455	5,834	4,884
Test de Kolmogorov	Différence significative pour p < à 0,01 ; D = 0,360		

Tableau 12.19 : Comparaison des déplacements effectués par les cincles mâles et femelles de la population luxembourgeoise entre l'année où ils ont été bagués en tant que pulli et l'année où ils ont été recapturés en tant qu'adultes pour la première fois - Résultats du test G (G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Distance parcourue	Juvéniles mâles	Juvéniles femelles	G partiel *	Chi carré théorique (p=0,05)
0 - 2,5km	9	3	**0,795**	3,84
2,5 - 5 km	10	3	**1,171**	3,84
5 - 10 km	5	3	**0**	3,84
10 - 15 km	0	5	**6,276**	3,84
>15 km	1	1	**0,163**	3,84
G corrigé *			**8,405**	**9,488**

* : Etant donné qu'aucun déplacement compris entre 10 et 15 km n'a été observé pour les cincles mâles, pour pouvoir effectuer ce test G, nous avons du ajouter 1 pour toutes les catégories lors des analyses.

En moyenne, les cincles plongeurs ont parcouru 5,5 kilomètres entre l'année où ils ont été bagués en tant que pulli, et l'année où ils ont été recapturés en tant qu'adultes pour la première fois. Cependant, il existe des différences significatives entre les distances parcourues par les mâles et les femelles (voir tableaux 12.18 et 12.19). Les femelles effectuent en moyenne des déplacements plus importants que les mâles lors de leur dispersion : 8,3 kilomètres contre 'seulement' 3,9 kilomètres pour les mâles. De même, la fréquence des déplacements compris entre 10 et 15 kilomètres est significativement plus élevée chez les femelles (tableau 12.19). Toutefois, comme on peut également le voir dans le tableau 12.18, il existe des différences individuelles très importantes dans les distances de dispersion parcourues, que ce soit pour les mâles ou les femelles. Ainsi, certains individus, mâles et femelles, ont parcouru moins de 200 mètres entre le moment où ils ont été bagués et celui de leur recapture. Cela pourrait impliquer qu'ils se soient installés comme adulte nicheur sur le territoire occupé précédemment par leurs parents (la taille des territoires chez les cincles plongeurs pouvant varier de moins de 300m à

plus de 2500m) ou sur le territoire directement adjacent, alors que d'autres ont parcouru plus de 15 ou 20 kilomètres.

Pour un total de 886 individus bagués au nid en tant que pulli entre 1979 et 2000 (33 pulli ont également été bagués pour l'année 2001), seuls 40 individus ont par la suite été recapturés en tant qu'adultes nicheurs sur la Syre et ses affluents, ou l'Ernz noire, soit un taux de recapture égal à 4,5%.

- *Mouvements chez les adultes – Fidélité à un même site et à un même partenaire*

- *Mouvements – Fidélité à un même site de nidification*

Septante-huit recaptures de cincles plongeurs adultes ont été effectuées par M. Zwickenpflug entre 1987 et 2000. Sur ces 78 recaptures, 54 oiseaux l'ont été au même endroit que lors de leur capture précédente. Seuls 24 individus ont été recapturés à des endroits différents. Un individu, mâle ou femelle, ou un couple peut fréquenter le même nichoir durant 2 ou 3 saisons de reproduction successives. Un mâle a ainsi fréquenté le même nichoir durant 5 années successives.

Le tableau en annexe 12.2 (tableau 12.69) reprend pour chaque individu adulte les détails des distances parcourues entre deux captures. Les distances moyennes des déplacements effectués par les cincles adultes entre deux captures ainsi que d'autres variables sont reprises dans le tableau 12.20. Les distributions de fréquence des distances parcourues par ces mêmes individus sont reprises dans la figure 12.19.

Tableau 12.20 : Comparaison des déplacements effectués par les cincles plongeurs adultes mâles et femelles entre les sites de reproduction et d'une année à l'autre (unité de mesure = kilomètre).

	Mâles	**Femelles**	**Total adultes**
Nombre	43	35	78
Moyenne	0,758	0,346	0,573
Médiane	0	0	0
Minimum	0	0	0
Maximum	10,3	5,5	10,3
Variance	4,20	1,11	2,82
Ecart-type	2,05	1,05	1,68
Test de Kolmogorov	Pas de différence significative, p>0,05 ; D = 0,062		

Tableau 12.21 : Comparaison des déplacements effectués par les cincles adultes mâles et femelles de la population luxembourgeoise - Résultats du test G (G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Distance parcourue	**Adultes mâles**	**Adultes femelles**	**G partiel ***	**Chi carré théorique (p=0,05)**
0 km	29	25	**0,050**	3,84
0,1 - 2,5 km	10	8	**0,0001**	3,84
2,5 - 5 km	1	1	**0,041**	3,84
5 - 10 km	2	1	**0,050**	3,84
> 10 km	1	0	**0,682**	3,84
G corrigé *			**0,82**	9,488

* : Etant donné qu'aucun déplacement supérieur à 10km n'a été observé pour les cincles femelles, pour pouvoir effectuer ce test G, nous avons du ajouter 1 pour toutes les catégories lors des analyses.

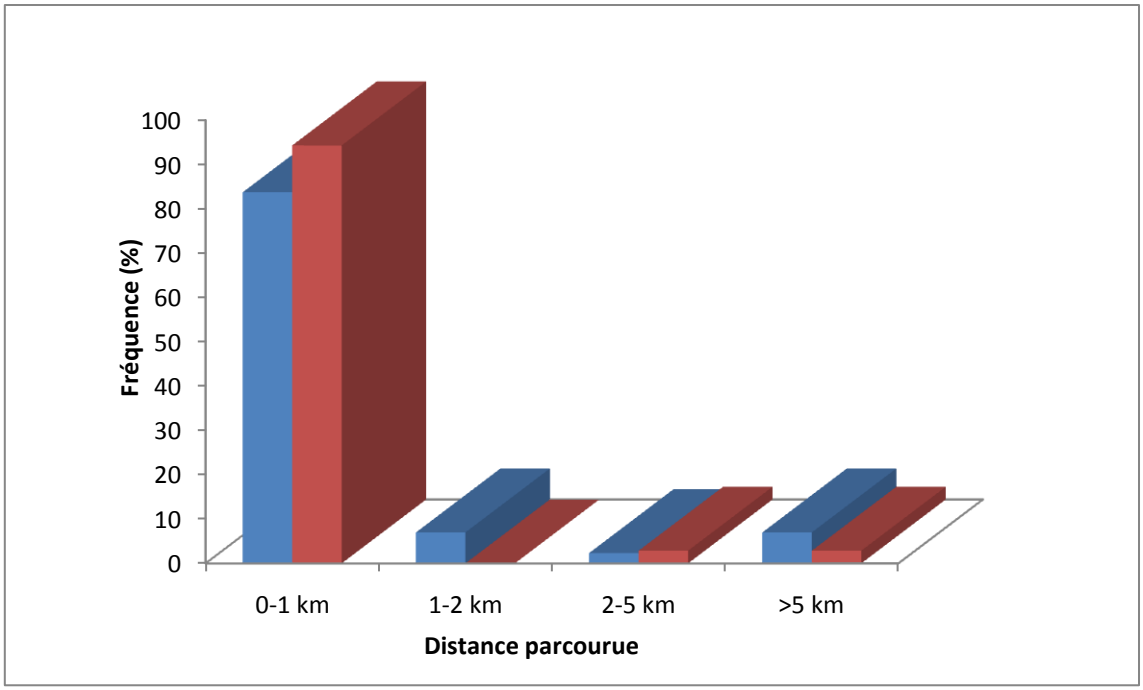


Figure 12.19 : Distribution de fréquence des distances parcourues par les cincles plongeurs adultes mâles (; n=43) et femelles (; n=35) entre chaque capture.

Sur les 24 déplacements qui ont été observés chez les cincles adultes, très peu sont de grande amplitude. La majorité de ces mouvements (15) sont inférieurs ou égaux à 1 kilomètre, 3 sont compris entre 1 et 2 kilomètres et seuls 6 sont supérieurs à 2 kilomètres, ce qui est fort différent de ce qui a été observé chez les juvéniles. Comme indiqué dans les tableaux 12.20 et 12.21, il n'y a pas de différence significative entre les mâles et les femelles en ce qui concerne les mouvements effectués d'une année à l'autre entre les sites de reproduction.

Plusieurs cincles ont changé de nichoir suite à son remplacement par un autre modèle, ou tout simplement à son enlèvement. D'autres cincles ont quitté un nichoir où ils avaient commencé à construire un nid après qu'une autre espèce d'oiseau (troglodyte ou bergeronnette) se soit installée dans le nichoir pour y construire son nid ou occuper celui déjà construit. Enfin, certains cincles ont quitté un site de nidification après que leur nichée ait échoué.

Sur les 20 adultes concernés par ces déplacements, 6 ont changé de partenaire (notamment un cincle femelle qui a changé 2 fois de partenaire d'une saison de

reproduction à l'autre), 2 sont restés ensemble et ne se sont déplacés que de 200 mètres. Nous n'avons pas de données concernant les 12 autres individus s'ils ont changé ou non de partenaire suite à ce déplacement.

- *Fidélité à un même partenaire*

Dans 79 cas, le mâle et la femelle installés dans un même nichoir ont pu être tous deux capturés. Il s'agissait :

- Dans 48 cas de la première fois où ces individus étaient capturés en tant que couple nicheur (certains individus ont été capturés auparavant en tant qu'adultes nicheurs, mais le partenaire n'avait pas été capturé) ;
- Dans 12 cas d'un couple dont les partenaires sont restés ensemble par rapport à l'année précédente ;
- Dans 19 cas d'un couple dont un des deux partenaires avait changé.

On observe ainsi :

- Huit cas où des couples sont restés ensemble durant (au moins) deux années successives ;
- Deux cas où des couples sont restés ensemble durant (au moins) trois années successives.

Lorsqu'un changement de partenaire est observé dans un couple, l'individu qui est 'parti' n'est plus jamais recapturé par la suite.

On peut, par exemple, citer le cas d'un couple qui est resté ensemble dans un même nichoir (nichoir n°8) de 1990 (et peut-être 1989 : un des deux partenaires a été capturé dans ce nichoir cette année, mais nous n'avons pas donnée concernant l'identité de son partenaire) à 1991. Ce couple est resté ensemble, mais a changé de nichoir en 1992, probablement suite au remplacement de ce dernier cette même année, pour élever une nichée dans le nichoir n°20 (proche du n°8). La femelle du couple est ensuite restée dans ce nichoir en 1993 et 1994 où elle a élevé deux nichées avec un autre mâle.

- *Différences entre adultes et juvéniles*

Le tableau 12.22 reprend la moyenne, l'écart-type et d'autres variables des distances de dispersion parcourues par les cincles juvéniles, et des déplacements effectués par les adultes entre les sites de reproduction d'une année à l'autre.

Tableau 12.22 : Comparaison des déplacements effectués par les cincles plongeurs juvéniles et adultes (unité de mesure = kilomètre).

	Juvéniles	**Adultes**
Nombre	40	78
Moyenne	5,542	0,573
Médiane	3,75	0
Minimum	0,2	0
Maximum	22,3	10,3
Variance	23,86	2,82
Ecart-type	4,88	1,68
Test de Kolmogorov	Différence significative pour $p<0.05$	

Les tests statistiques employés montrent qu'il existe une différence très significative entre les juvéniles et les adultes en ce qui concerne les déplacements effectués entre 2 captures.

- *Analyse des données de recapture de cincles plongeurs pour l'ensemble de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg*

Les localités de baguage et de reprise pour les cincles en Belgique sont représentées sur la figure 12.20.

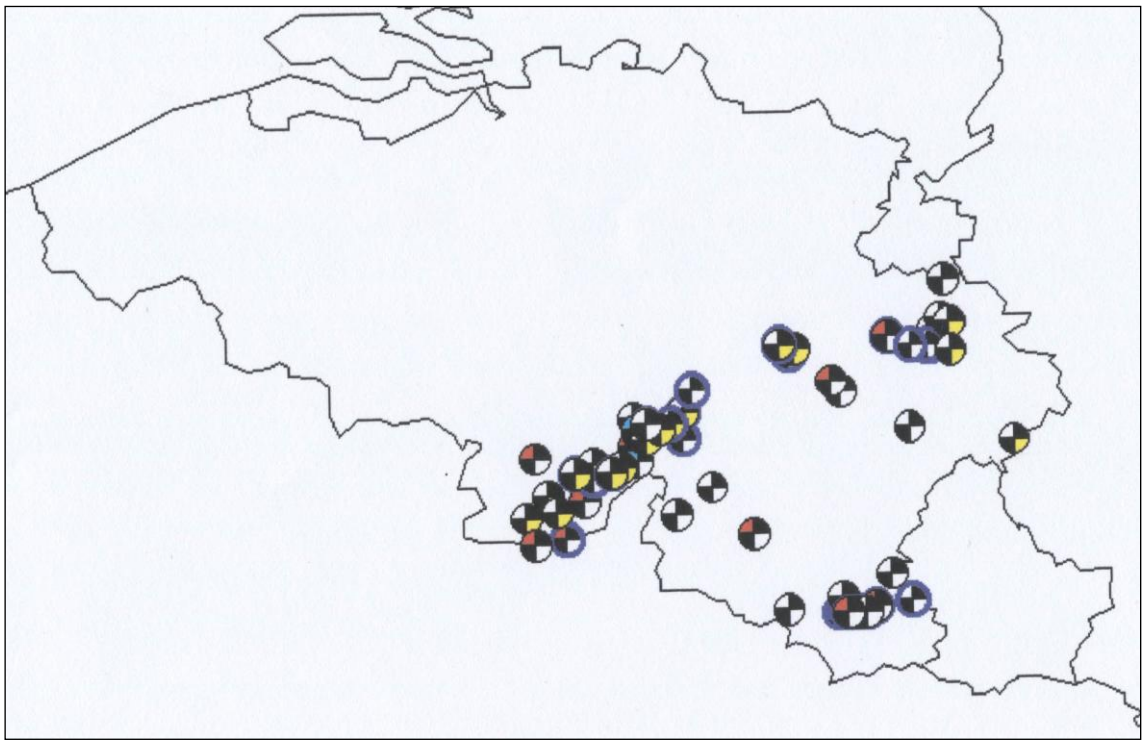


Figure 12.20 :Localisation des données de baguage et de recapture de cincle plongeur, *Cinclus cinclus*, pour la Belgique, d'après les données mises à notre disposition par l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (figure fournie par M. Vangeluwe, IRScNB).

Le tableau 12.23 reprend, pour les individus bagués en Belgique, les distances moyennes parcourues entre deux captures pour les différentes classes d'âge et pour les deux sexes.

Tableau 12.23 : Comparaisons des distances parcourues entre les lieux de baguage et les lieux de reprises, ou entre 2 reprises successives pour les différentes classes d'âges chez le cincle plongeur (résultats obtenus à partir des données de reprises fournies par l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique).

Classe d'âge lors du baguage	**Distance moyenne entre le lieu de capture et le lieu de reprise (km)**		
	Mâles	**Femelles**	**Ensemble des individus**
Pulli	3,6 (n=27)	6,5 (n=19)	3,7 (n=76)
1ere année	0 (n=35)	3,4 (n=24)	1,1 (n=127)
> 1 an	1,4 (n=37)	0,04 (n=48)	0,8 (n=105)

A notre connaissance, le déplacement le plus important effectué par un jeune cincle bagué en Belgique l'a été en 1972 : il a été recapturé dans le département de Loire-Atlantique (France), soit à environ 600km du lieu où il a été bagué (fig. 12.21).

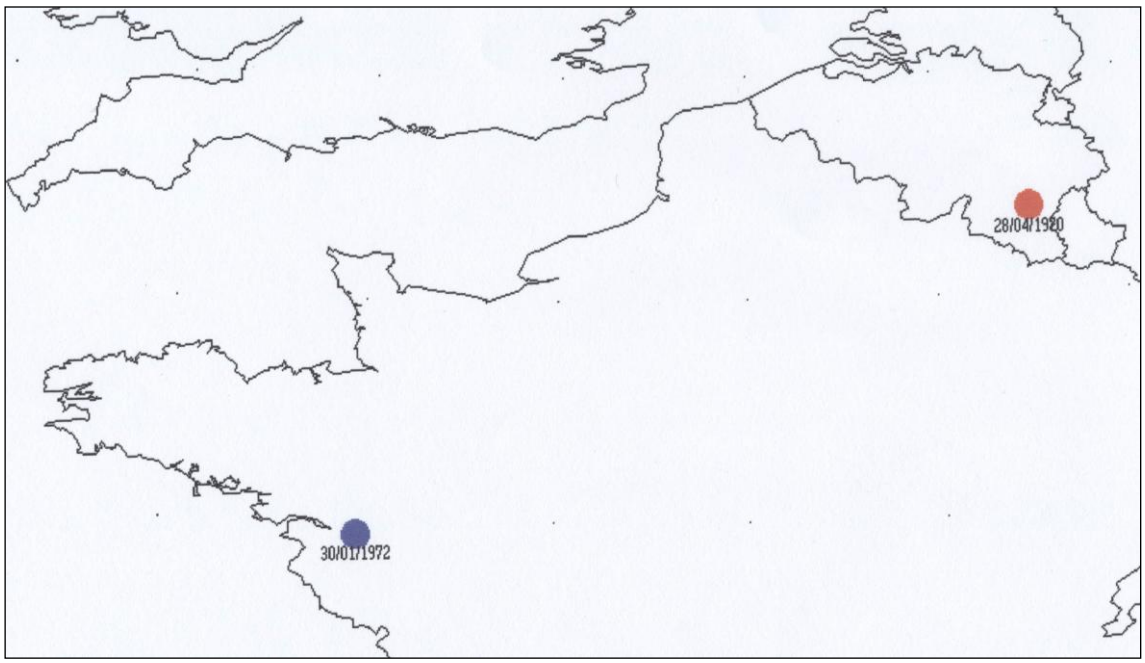


Figure 12.21 :Localisation de reprise d'un cincle plongeur bagué en Belgique et ensuite repris en France, dans la Loire-Atlantique, en 1972 (figure fournie par M. Vangeluwe).

Une analyse de ces données confirme ce qui a été observé pour les oiseaux bagués sur la Syre, à savoir :

- Les jeunes effectuent des mouvements de dispersion de très faible amplitude et l'on observe également des patrons de dispersion différents entre les sexes.
- De plus, les adultes (> 1 an) sont très sédentaires ; la très grande majorité des reprises d'adultes ont lieu au même endroit ou très près de leur lieu de capture précédent.

12.1.4 Evolution des caractéristiques démographiques et morphologiques de la population de cincles sur la Syre entre 1982 et 2001 - Influence des conditions météorologiques et du nombre de nichoirs en place

Les figures 12.24 à 12.40, ainsi que les tableaux 12.70 à 12.73 repris dans l'annexe 12.3 reprennent l'évolution de différentes caractéristiques démographiques et morphologiques de la population de cincles installée sur la Syre et ses affluents entre 1982 et 2001.

A. Corrélations et Analyse en Composantes Principales

- **Variables démographiques vs. variables météorologiques**

Les tableaux reprenant les résultats des corrélations linéaires effectuées entre les différentes variables démographiques, ainsi qu'entre les variables démographiques et météorologiques sont repris en annexe 12.4, de même que les résultats des corrélations effectuées entre les variables météorologiques (tableaux 12.74 à 12.79).

Suite à l'analyse ACP effectuée sur ces variables, 19 facteurs (F1 à F19) associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACP ont été définis. Le tableau 12.24 et la figure 12.22 reprennent la valeur propre et le pourcentage de variance pour les 6 premiers facteurs (F1 à F6). Les facteurs F1, F2 et F3 expliquent respectivement 21,1%, 17,3% et 11,3% de la variance totale observée.

Tableau 12.24 : Valeurs propres et pourcentage de variance des 6 premiers facteurs associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACP.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6
Valeur propre	11,794	9,671	6,352	4,981	4,651	3,593
% variance	21,060	17,269	11,343	8,894	8,305	6,415
% cumulé	21,060	38,329	49,672	58,566	66,872	73,287

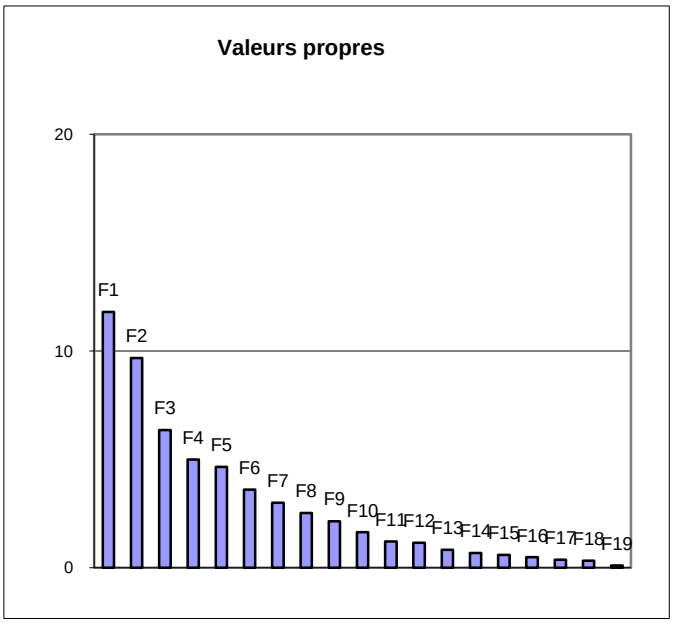


Figure 12.22 : Valeurs propres des facteurs associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACP.

Les contributions des différentes variables à la définition des facteurs F1, F2 et F3 sont également reprises dans le tableau 12.80 en annexe 12.4.

La figure 12.23 reprend le graphe F1 vs F2, tracé à partir des résultats de l'ACP et expliquant 38,33% de la variance observée entre les différentes variables démographiques et météorologiques. Le tableau 12.25 reprend la signification des abréviations concernant les variables démographiques. Les abréviations concernant les variables météorologiques sont, quant à elles, reprises dans le tableau 11.2. Les coordonnées de ces variables sont reprises dans le tableau 12.81 (annexe 12.4).

Tableau 12.25 : liste des variables démographiques utilisées pour effectuer notre analyse ACP - Abréviations utilisées pour désigner ces variables.

Variable démographique	Abréviation
Nombre de nichoirs en place	**nb n**
Date de la première ponte	**1P**
Date moyenne de la première ponte	**mP1**
Date moyenne de la seconde ponte	**mP2**
Date moyenne de ponte	**mP**
Nombre moyen d'œufs par ponte précoce	**opp**
Nombre moyen d'œufs par ponte	**op**
Nombre moyen de jeunes par nichée précoce	**jnp**
Nombre moyen de jeunes par nichée tardive	**jnt**
Nombre moyen de jeunes par nichée	**jn**
Pourcentage d'éclosion pour les nichées précoces	**%p**
Pourcentage d'éclosion pour les nichées tardives	**%tt**
Nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces	**njp**
Nombre de jeunes bagués issus de nichées tardives	**njt**
Nombre total de jeunes bagués	**nj**
Nombre de nichées précoces	**nnp**
Nombre de nichées tardives	**nnt**
Nombre total de nichées	**nn**

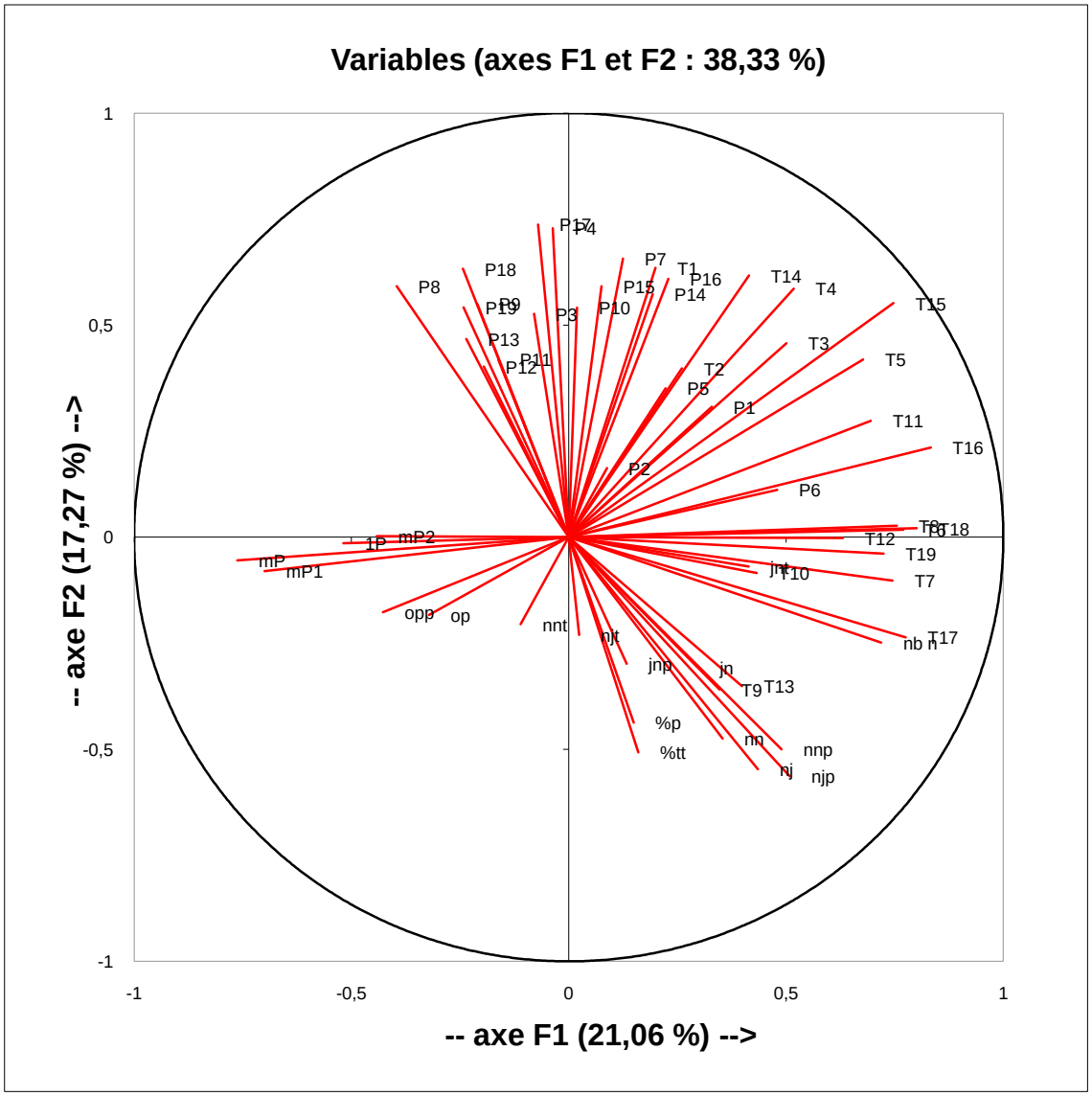


Figure 12.23 : Graphique symétrique des variables démographiques et météorologiques tracé à partir des résultats de l'ACP – Graphe F1 vs. F2.

Nous observons sur ce graphe que :

- ✓ Les variables démographiques nnp (nombre de nichées précoces), nn (nombre de nichées), njp (nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces, nj (nombre total de jeunes bagués), %tt (pourcentage d'éclosion observée pour l'ensemble des nichées), %p (pourcentage d'éclosion observé pour les nichées précoces) sont corrélés positivement entre elles, et de façon

négative avec les variables météorologiques (précipitations) P3,P4, P7 à P13 et P17 à 19.

- ✓ Par contre, la relation entre, d'une part, ces variables démographiques et météorologiques et, d'autre part, les variables T9, T13, jnp (nombre de jeunes par nichée précoce), jn (nombre de jeunes par nichée), et njt (nombre de jeunes par nichée tardive) est moins forte.
- ✓ Les variables concernant les dates de pontes (1P : date de la 1ère ponte ; mP1 : date moyenne de la première ponte ; mP : date moyenne des pontes ; et mP2 : date moyenne des secondes pontes) et le nombre d'œufs par couvée (op : nombre d'œufs par ponte, et opp : nombre d'œufs par ponte précoce) sont relativement indépendantes de celles mentionnées dans les paragraphes précédents. Ces variables sont diamétralement opposées (corrélations négatives) aux variables météorologiques (températures) T6, T7, T8, (T10,) T12, T17 à T19 et au nombre de nichoirs en place (nbn) (ainsi que, dans une moindre proportion, au nombre de jeunes par nichée tardive (,jnt)).

- ➢ ***Variables morphologiques vs. variables météorologiques***

Le tableau 12.26 reprend les résultats des corrélations effectuées entre, d'une part, la longueur alaire moyenne et le poids moyen des cincles plongeurs mâles et femelles (moyenne calculée pour chaque année entre 1986 et 2000, cfr annexe 12.3) et, d'autre part, la température moyenne annuelle et la somme des précipitations annuelles.

Tableau 12.26 : résultats des corrélations effectuées entre, d'une part la température moyenne annuelle (en °C) et la somme des précipitations annuelles (en mm) et, d'autre part, la longueur alaire moyenne (en mm) et le poids moyen (en grammes) des cincles plongeurs adultes mâles et femelles bagués sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire (coefficients de corrélation r, niveaux p de significativité) - Les corrélations significatives ($p < 0,05$) sont représentées en gras.

	t° annuelles	**Précipitations annuelles**
Lg alaire mâles	,422	-,249
	p = ,133	p = ,391
Lg alaire femelles	,310	-,513
	p = ,281	p = ,061
Poids mâles	-,435	,021
	p = ,120	p = ,942
Poids femelles	-,416	-,330
	p = ,139	p = ,249

Aucune corrélation significative n'est observée entre, d'une part, la longueur alaire moyenne et le poids moyen des cincles mâles ou des femelles et, d'autre part, la température moyenne annuelle et les précipitations annuelles. Il existe toutefois une corrélation négative, pour un $p = 0,06$, entre la longueur alaire moyenne des individus femelles et les précipitations annuelles ($r = -0,513$).

B Régressions multiples

Les résultats des régressions multiples effectuées sur les différentes variables démographiques et morphologiques sont présentés dans les tableaux ci-après. De même, ces résultats sont représentés sous la forme de graphiques comparant les valeurs observées pour la variable concernée avec les valeurs prévues par la ou les régressions ayant le coefficient de détermination ($R^{2)}$ le plus élevé.

- ***Dates de pontes***

  - *Date de la première ponte*

Les valeurs du R^2 les plus élevées sont observées pour les régressions pour lesquelles nous avons testé les périodes d'une durée de 4 semaines comprises entre le 4/12 et le 8/04. Pour ces périodes, R^2 est égal à 0,68, quelle que soit la combinaison de période choisie (tableau 12.27).

Les variables présentant le R^2 partiel le plus élevé sont les températures moyennes précédant directement ou chevauchant la période durant laquelle ont lieu la majorité des premières pontes, à savoir la période T7 (26/02 au25/03) (bien que la période T8 présente un R^2 plus élevé (0,32), la corrélation observée n'est pas significative). Plus la t° moyenne est élevée durant cette période, plus la première ponte sera précoce.

Les précipitations observées durant cette même période (P7 et P8) sont également corrélés de façon négative ($p < 0,075$) avec la date de la première ponte, tout comme les températures moyennes (T6, $p < 0,05$) et les précipitations (P2 et P6 : corrélations positives significative ou pour une valeur de $p < 0,075$) observées pour des périodes antérieures.

Le nombre de nichoirs en place est corrélé négativement et de façon significative avec la date de la première ponte pour la dernière combinaison de périodes testée (périodes 15 et 17). Le R^2 partiel pour cette variable est égal à 0,46. Par contre, aucune corrélation significative n'est observée entre ces deux variables pour les autres combinaisons de périodes testées.

Tableau 12.27 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Date de la première ponte' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p <0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7	**0,68 (1)**	0,006	T7 (- ; 0,31) P7 (- ; 0,19) P3 (+ ; 0,09) T1 (- ; 0,04) P1 (+ ; 0,05)	**0,68**	0,006	T7 (- ; 0,31) P7 (- ; 0,19) P3 (+ ; 0,09) T1 (- ; 0,04) P1 (+ ; 0,05)
2, 4, 6, 8	**0,68 (2)**	0,006	T8 (- ; 0,32) P8 (- ; 0,08) T6 (- ; 0,12) P6 (+ ; 0,07) P2 (+ ; 0,10)	**0,68**	0,006	T8 (- ; 0,32) P8 (- ; 0,08) T6 (- ; 0,12) P6 (+ ; 0,07) P2 (+ ; 0,10)
14, 16	0,26	0,025	T16 (- ; 0,26)	0,26	0,025	T16 (- ; 0,26)
15, 17	0,60	0,001	Nb nichoirs (- ; 0,46) P17 (- ; 0,08) T17 (- ; 0,05)	0,27	0,069	T17 (- ; 0,20) P17 (- ; 0,07)

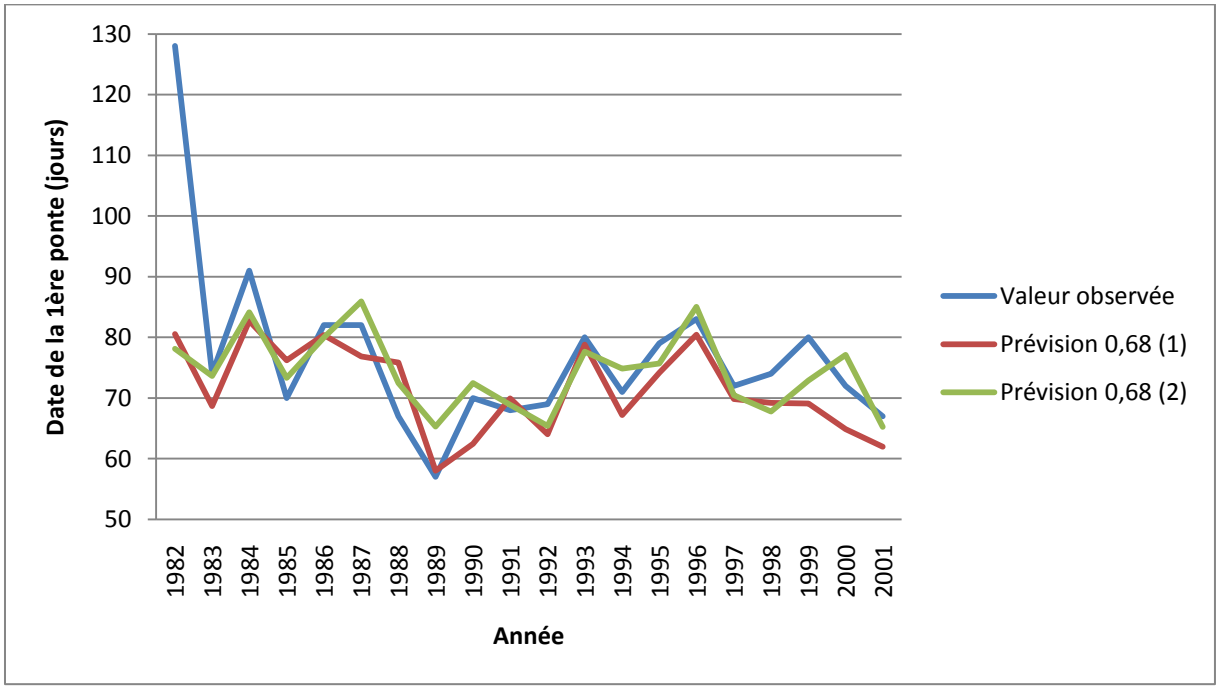


Figure 12.24 : Date de la première ponte (jours) observée pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire – Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations.

- *Date moyenne de la première ponte*

Les résultats des régressions observés pour cette variable sont assez comparables à ceux observés pour la variable précédente (tableau 12.28) :

- Pour 3 des 4 combinaisons de périodes testées, les variables présentant le R^2 partiel le plus élevé sont les températures moyennes précédant ou chevauchant la période durant laquelle ont lieu les premières pontes (T7, T8 et T16), ces variables étant corrélées négativement et de façon significative avec les dates de premières pontes. Les valeurs de R^2 pour ces 3 variables sont respectivement égales à 0,61, 0,68 et 0,45.
- Le nombre de nichoirs en place est, pour la dernière combinaison de périodes testée, corrélé de façon négative et significative avec la date moyenne de première ponte. Il présente un R^2 partiel égal à 0,58. Plus le nombre de nichoirs est élevé, plus la date moyenne des premières pontes est précoce.
- Les précipitations mesurées durant les mois de mars-avril (P17) sont également corrélées négativement (R^2 = 0,06 ; p < 0,05) avec la date moyenne de la première ponte : une augmentation des précipitations durant cette période serait liée à des dates moyennes des premières pontes plus précoces.

Tableau 12.28 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Date moyenne de la première ponte' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9 (Prévision 1)	**0,72 (1)**	0	T7 (- ; 0,61) P7 (- ; 0,06) Nb nichoirs (- ; 0,05)	**0,69**	0	T7 (- ; 0,61) P7 (- ; 0,06) P3 (- ; 0,02)
2, 4, 6, 8, 10	0,71	0	T8 (- ; 0,68) Nb nichoirs (- ; 0,03)	0,68	0	T8 (- ; 0,68)
14, 16, 18	0,51	0	T16 (- ; 0,45) Nb nichoirs (- ; 0,06)	0,45	0	T16 (- ; 0,45)
15, 17 (Prévision 2)	**0,72 (2)**	0	Nb nichoirs (- ; 0,58) P17 (- ; 0,06) T17 (- ; 0,08)	0,35	0,027	T17 (- ; 0,29) T15 (- ; 0,06)

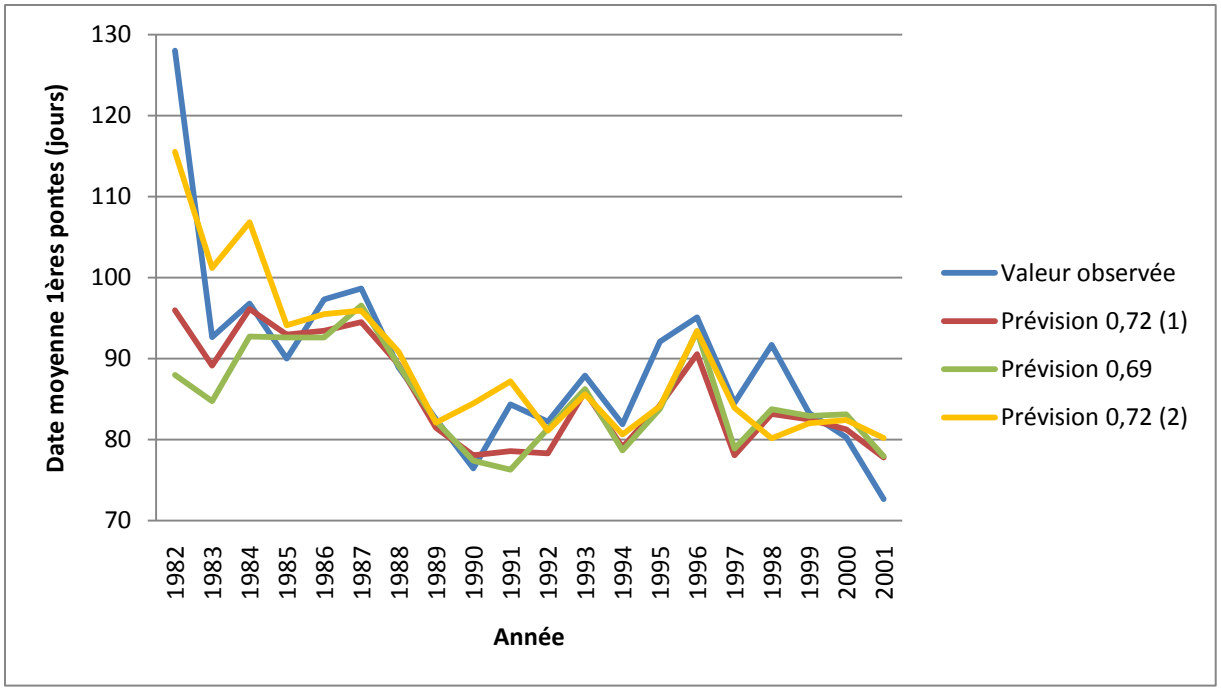


Figure 12.25 : Date moyenne des premières pontes (jours) observée pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire – Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Date moyenne de la seconde ponte*

Les résultats obtenus pour cette variable diffèrent fortement suivant les combinaisons de périodes testées (tableau 12.29). La valeur de R^2 la plus élevée est observée pour la première combinaison de périodes (R^2= 0,77), i.e. les périodes 1, 3, 5, 7, 9, 11 et 13. On peut noter, entre autre, que :

- De nombreuses variables sont corrélées, positivement ou négativement, de façon significative avec la date moyenne des secondes pontes, mais les valeurs des R^2 partiels observées pour ces variables ne dépassent pas 0,22 (variable T12). Cette situation contraste avec ce que l'on observe pour les variables « date moyenne de la première ponte » et « date médiane de la pontes » où peu de paramètres sont corrélés de façon significative, mais avec des valeurs de R^2 partiels élevées.
- Les précipitations qui ont lieu durant la période des secondes pontes (P11 et P12) auraient une influence positive significative sur la date de ponte : plus les

précipitations sont élevées durant cette période, plus les pontes seront tardives.

- Les températures régnant durant cette même période (T12 et T18) semblent également avoir une certaine influence significative, mais inverse à celle observée pour les précipitations.
- Les précipitations et températures mesurées pour d'autres périodes antérieures semblent aussi influencer la variable 'Date moyenne de la seconde ponte'. La corrélation observée est soit positive (P2, P3, P10 et T4) soit négative (P7).
- La variable 'Nombre de nichoirs en place' présente soit une influence positive significative (2ème combinaison de périodes), soit une influence négative non-significative (mais p < 0,075) (4ème combinaison de périodes).

Tableau 12.29 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Date moyenne de la seconde ponte' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	**0,77**	0,03	T5 (+ ; 0,21) P11(+ ; 0,12) P3 (+ ; 0,08) P7 (- ; 0,17) P5 (- ; 0,05) P1 (- ; 0,07) T11 (- ; 0,03) T1 (+ ; 0,03)	**0,77**	0, 03	T5 (+ ; 0,21) P11(+ ; 0,12) P3 (+ ; 0,08) P7 (- ; 0,17) P5 (- ; 0,06) P1 (- ; 0,06) T11 (- ; 0,03) T1 (+ ; 0,04)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,70	0,081	T12 (- ; 0,22) P12 (+ ; 0,08) P10 (+ ; 0,07) P8 (- ; 0,09) T4 (+ ; 0,05) Nb nichoirs (+ ; 0,06) P2 (- ; 0,11) T8 (+ ; 0,03)	0,50	0,098	T12 (- ; 0,22) P6 (- ; 0,08) P10 (+ ; 0,07) P8 (- ; 0,09) T4 (+ ; 0,04)
14, 16, 18	0,38	0,07	T18 (- ; 0,18) P16 (- ; 0,11) T14 (+ ; 0,09)	0,38	0,07	T18 (- ; 0,18) P16 (- ; 0,11) T14 (+ ; 0,09)
15, 17, 19	0,24	0,129	Nb nichoirs (- ; 0,17) P17 (- ; 0,07)	0,18	0,217	T19 (- ; 0,12) P19 (+ ; 0,06)

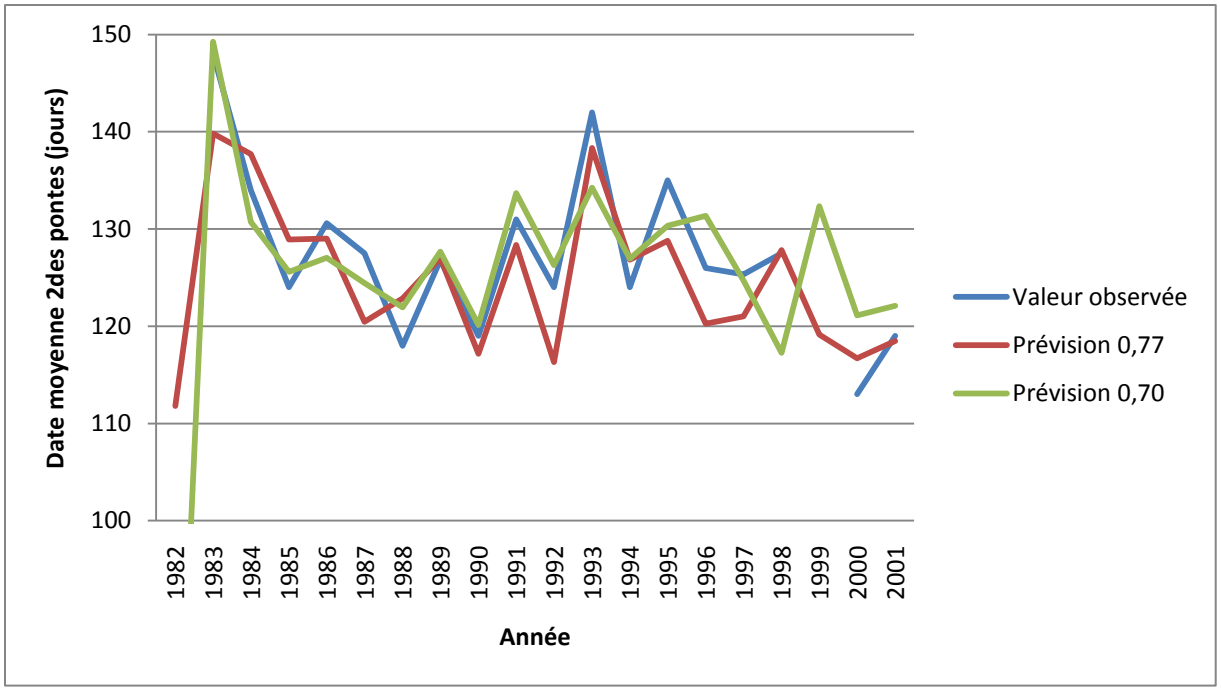


Figure 12.26 : Date moyenne des secondes pontes (jours) observée pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire – Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Date médiane de ponte*

Les résultats des régressions obtenus avec les différentes combinaisons de périodes sont, ici encore, assez semblables à ceux obtenus pour les variables 'Date de la première ponte' et 'Date moyenne des premières pontes'. Les valeurs de R^2 obtenues sont encore plus élevées (tableau 12.30).

Les variables T7 et T16 (c'est-à-dire les températures moyennes mesurées pour les périodes précédant ou chevauchant la période durant laquelle ont lieu les premières pontes) présentent, pour une valeur de p significative, un R^2 partiel élevé (≥ 0,6). Comme pour la date de la première ponte, bien que la période T8 présente un R^2 très élevé (0,61), la corrélation observée n'est pas significative (p = 0,3).

Les autres variables de températures et de précipitations pour lesquelles $p < 0,05$ (i.e. P3, T4 et T13) ou $p < 0,075$ (P1) présentant des valeurs de R^2 partiel beaucoup

plus basses. Ces variables sont corrélées de façon négative avec la date médiane de ponte.

Quant à la variable 'Nombre de nichoirs en place', elle présente un R^2 élevé pour la dernière combinaison de périodes testée (R^2 = 0,68). Elle est également corrélée significativement avec la variable 'Date médiane de la ponte' pour une autre combinaison de périodes, mais avec un R^2 = 0,09.

Tableau 12.30 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Date médiane de ponte' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 paramètres, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	**0,85**	0,001	T7 (- ; 0,62) Nb nichoirs (- ; 0,10) P7 (- ; 0,06) P5 (- ; 0,03) P13 (+ ; 0,03) T11 (- ; 0,01)	0,90	0,001	T7 (- ; 0,62) T5 (- ; 0,07) P13 (+ ; 0,09) P3 (- ; 0,02) T13 (- ; 0,02) T3 (+ ; 0,02) P1 (- ; 0,02) T9 (- ; 0,02) P5 (- ; 0,02)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,81	0,001	T8 (- ; 0,61) Nb nichoirs (- ; 0,09) T4 (- ; 0,03) P12 (+ ; 0,02) T6 (- ; 0,02) P2 (- ; 0,03)	0,81	0,001	T8 (- ; 0,61) T6 (- ; 0,05) P10 (+ ; 0,04) T4 (- ; 0,03) P12 (+ ; 0,05) P2 (- ; 0,03)
14, 16, 18	0,72	0,001	T16 (- ; 0,60) Nb nichoirs (- ; 0,09) P14 (- ; 0,03)	0,70	0,001	T16 (- ; 0,60) P18 (+ ; 0,05) P14 (- ; 0,05)
15, 17, 19	0,82	0,001	Nb nichoirs (- ; 0,68) T17 (- ; 0,07) P15 (- ; 0,03) P17 (- ; 0,02) T19 (+ ; 0,01)	0,44	0,01	T17 (- ; 0,36) P15 (- ; 0,08)

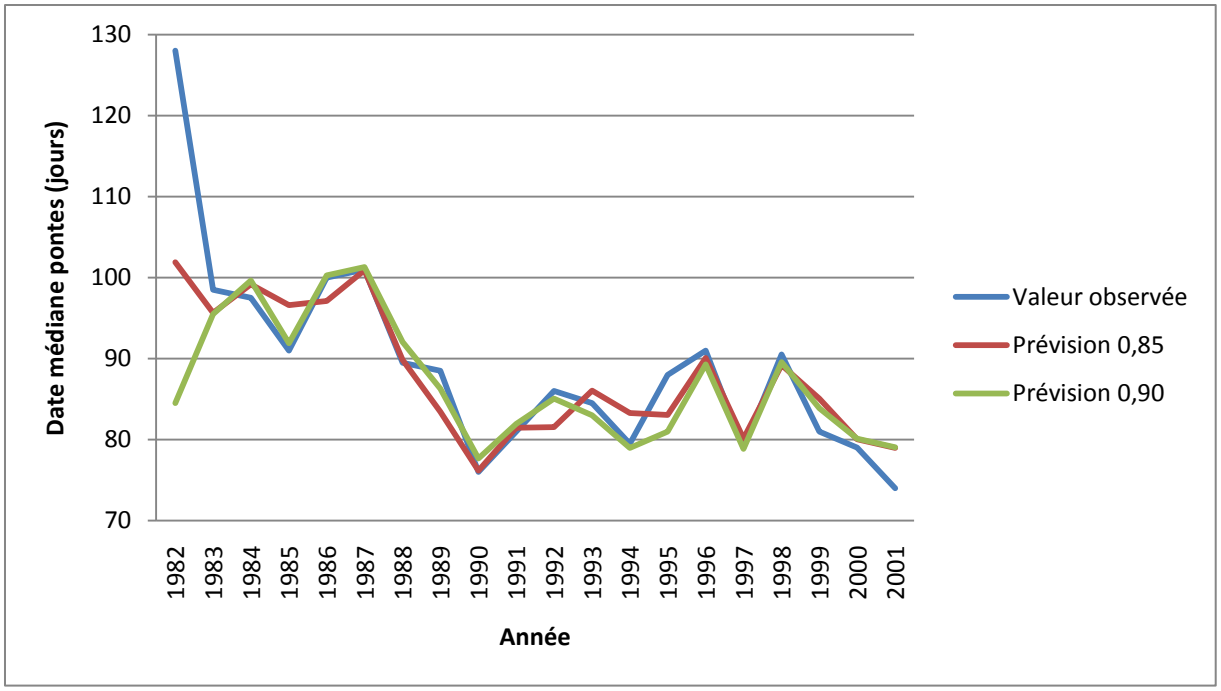


Figure 12.27 : Date médiane des pontes (jours) observée pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire – Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- ***Nombre d'œufs par couvée***

  - *Pontes précoces*

Les précipitations qui ont lieu entre décembre et février (P2, P3 et P4) semblent avoir une influence négative, significative (P3, R^2=0,20) ou pour une valeur de p < 0,075 (P2 (R^2 = 0,28) et P4 (R^2 = 0,09)) (tableau 12.31) : plus les précipitations sont élevées durant cette période, moins le nombre d'œufs est élevé.

Des températures élevées durant cette même période (T2 : p<0,075) auraient le même effet sur le nombre d'œufs par couvée ; la valeur de R^2 pour cette variable est égale à 0,12.

Tableau 12.31 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre d'œufs par couvée précoce (racine carrée)' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenus (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9	0,53	0,055	P3 (- ; 0,20) Nb nichoirs (- ; 0,13) P1 (- ; 0,06) T9 (- ; 0,08) P7 (+ ; 0,06)	0,54	0,046	P3 (- ; 0,20) P1 (- ; 0,10) T9 (- ; 0,14) P7 (+ ; 0,07) T3 (- ; 0,04)
2, 4, 6, 8, 10	0,59	0,024	P2 (- ; 0,28) T2 (- ; 0,12) Nb nichoirs (- ; 0,06) P4 (- ; 0,09) P8 (+ ; 0,05)	0,55	0,04	P2 (- ; 0,28) T2 (- ; 0,12) P6 (- ; 0,06) P10 (+ ; 0,06) P4 (- ; 0,04)
14, 16, 18	0,41	0,043	P14 (- ; 0,28) Nb nichoirs (- ; 0,08) T14 (- ; 0,04)	0,43	0,033	P14 (- ; 0,28) P18 (+ ; 0,07) T14 (- ; 0,08)
15, 17	0,28	0,14	T15 (- ; 0,17) P15 (- ; 0,05) Nb nichoirs (- ; 0,06)	0,22	0,12	T15 (- ; 0,17) P15 (- ; 0,05)

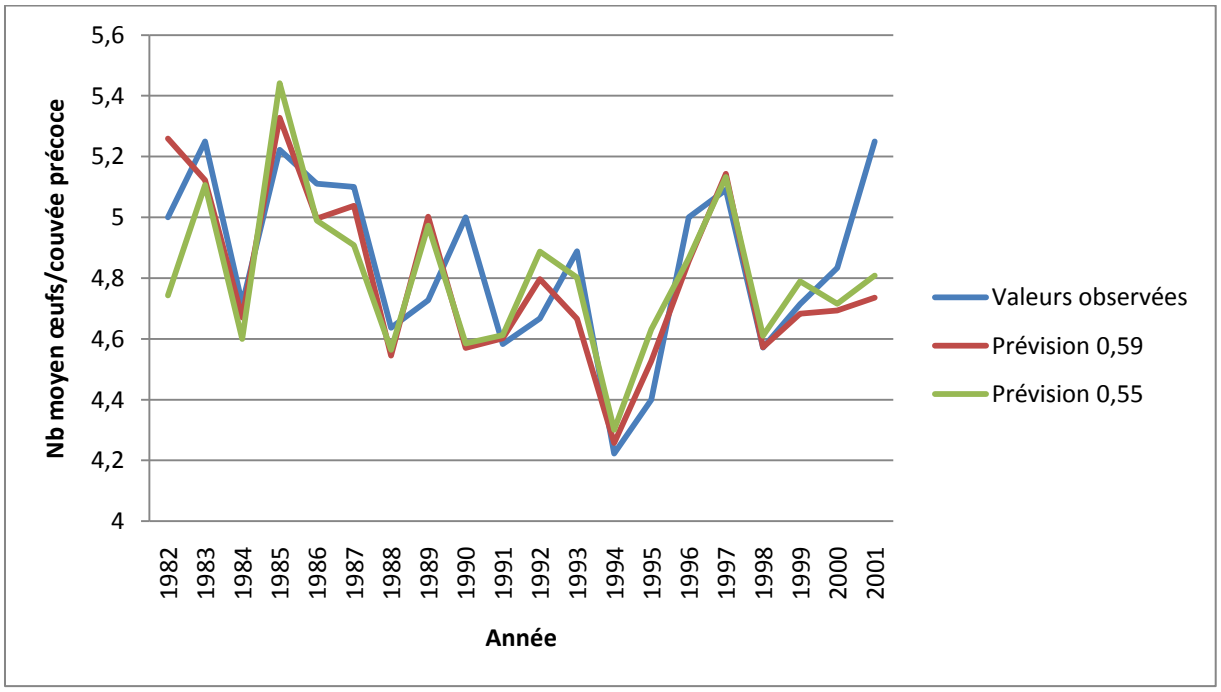


Figure 12.28 : Nombre moyen d'œufs par couvée observé pour les pontes précoces pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Pontes tardives*

Les valeurs de R^2 obtenues sont ici très élevées (tableau 12.32) : elles sont égales à 0,99 pour la première combinaison de périodes testée. Seule la 3ème combinaison de périodes testée présente des valeurs de R^2 beaucoup plus faibles.

Les températures moyennes enregistrées durant la période des pontes tardives (T11, T12, T18 et T19) sont corrélées de façon positive et significative avec la variable 'Nombre d'œufs par ponte tardive (racine)' : plus les températures sont élevées durant cette période, plus le nombre d'œufs par couvée est élevé. Les valeurs de R^2 observées pour ces différentes variables sont comprises entre 0,13 (T12) et 0,56 (T11).

Par contre, les températures moyennes enregistrées durant la période des pontes précoces (T8, T9, T17) sont corrélées de façon négative et significative avec la variable 'Nombre d'œufs par ponte tardive (racine)'. Les valeurs de R^2 pour ces variables allant de 0,14 (T9) à 0,31 (T17).

Comme pour les couvées précoces, des précipitations abondantes en décembre-janvier (P1, P2) sont corrélées de façon négative et significative avec le nombre d'œufs par couvée.

Tableau 12.32 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre d'œufs par couvée tardive (racine carrée)' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,99	0,001	T11 (+ ; 0,56) P1 (- ; 0,20) T9 (- ; 0,14) P5 (+ ; 0,07) P11 (+ ; 0,02) T5 (- ; 0,01)	0,99	0,001	T11 (+ ; 0,56) P1 (- ; 0,20) T9 (- ; 0,14) P5 (+ ; 0,07) P11 (+ ; 0,02) T5 (- ; 0,01)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,88	0,004	T4 (+ ; 0,40) T12 (+ ; 0,13) T8 (- ; 0,23) P2 (- ; 0,09) P12 (- ; 0,02)	0,88	0,004	T4 (+ ; 0,40) T12 (+ ; 0,13) T8 (- ; 0,23) P2 (- ; 0,09) P12 (- ; 0,02)
14, 16, 18	0,40	0,08	T18 (+ ; 0,25) P18 (+ ; 0,15)	0,40	0,08	T18 (+ ; 0,25) P18 (+ ; 0,15)
15, 17, 19	0,91	0,001	T19 (+ ; 0,46) T17 (- ; 0,31) T15 (+ ; 0,13)	0,91	0,001	T19 (+ ; 0,46) T17 (- ; 0,31) T15 (+ ; 0,13)

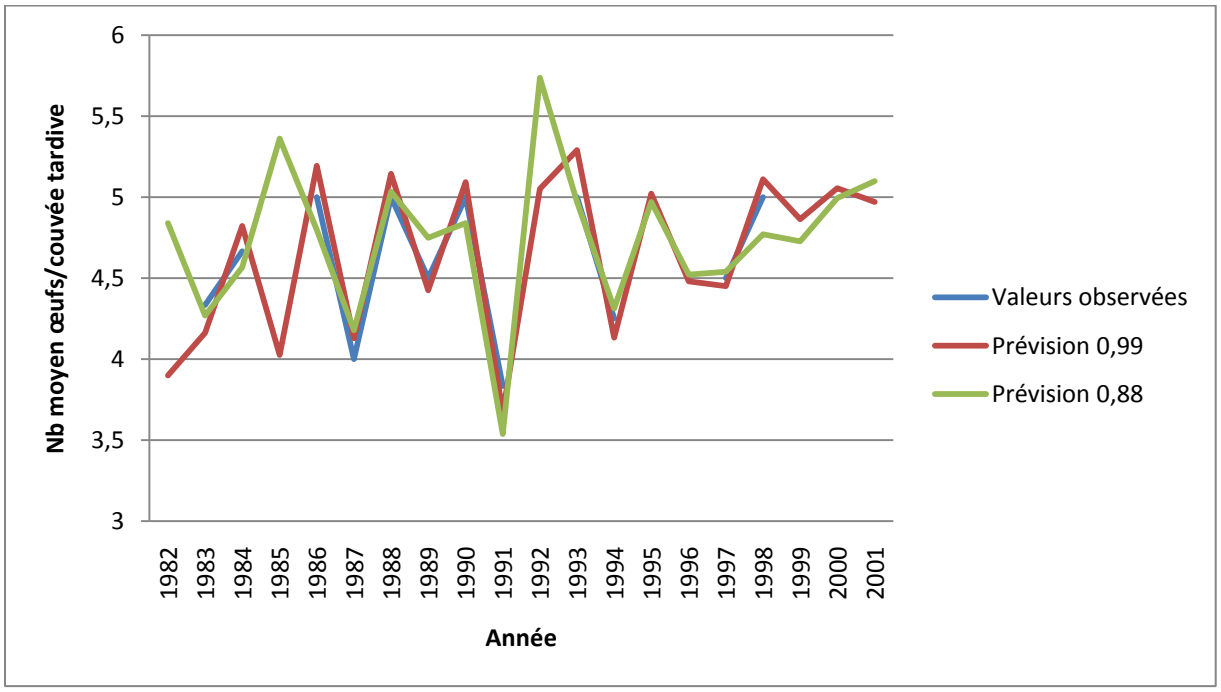


Figure 12.29 : Nombre moyen d'œufs par couvée observé pour les pontes tardives pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- ***Nombre de jeunes par nichée***

  - *Nichées précoces*

Avec une valeur de R^2 partiel égale à 0,30 pour les 3 premières combinaisons de périodes testées, le nombre de nichoirs en place semble avoir une influence positive significative sur le nombre de jeunes par nichée précoce (tableau 12.33) : plus il y a de nichoirs en place, plus le nombre de jeunes par nichée est élevé.

Il est difficile pour les autres variables de trouver des concordances entre les différentes combinaisons de périodes testées[3]. On peut toutefois noter que:

- Les précipitations qui ont lieu durant la période de ponte des couvées précoces (P8) sont corrélées positivement, de façon significative, avec la variable 'Nombre de jeunes par nichée précoce' ($R^2 = 0,08$).
- Par contre, les températures (T15) et les précipitations (P4) mesurées en janvier-février sont corrélées négativement, de façon significative (P4, $R^2 = 0,10$) ou pour $p < 0,075$ (T15, $R^2 = 0,14$), avec cette variable.
- Les températures durant la période supposée de couvaison et d'élevage des jeunes (T19) sont corrélées de façon positive et significative avec le nombre de jeunes ($R^2 = 0,21$).

[3] Lorsque l'on inclut la variable « nombre d'œufs par nichée précoce (racine carrée) » dans cette régression, les valeurs du R^2 total augmentent pour atteindre 0,79 (annexe 12.5, tableau 12.82). Le R^2 partiel pour cette variable, corrélée positivement avec le nombre d'œufs, est égal à 0,20.

Tableau 12.33 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de jeunes par nichée précoce (racine carrée)' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 11	0,47	0,05	Nb nichoirs (+ ; 0,30) T5 (- ; 0,07) T7 (- ; 0,05) T1 (+ ; 0,05)	0,34	0,18	T7 (+ ; 0,11) T1 (- ; 0,06) T 11 (+ ; 0,08) T5 (- ; 0,09)
2, 4, 6, 8, 10	0,57	0,03	Nb nichoirs (+ ; 0,30) T2 (- ; 0,08) P8 (+ ; 0,08) P4 (- ; 0,06) T10 (+ ; 0,06)	0,43	0,15	P4 (- ; 0,10) T4 (+ ; 0,11) P8 (+ ; 0,08) P10 (- ; 0,07) T2 (- ; 0,05)
14, 16, 18	0,30	0,02	Nb nichoirs (+ ; 0,30)	0	/	/
15, 17, 19	0,35	0,03	T19 (+ ; 0,21) T15 (- ; 0,14)	0,35	0,03	T19 (+ ; 0,21) T15 (- ; 0,14)

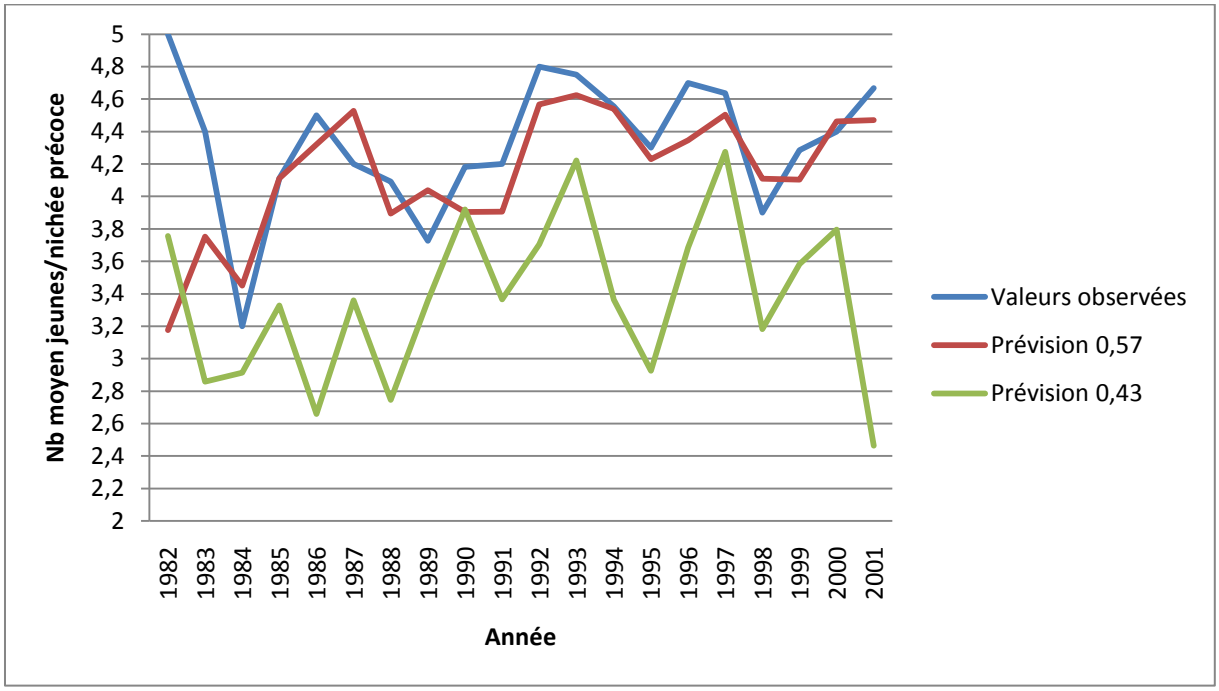


Figure 12.30 : Nombre moyen de jeunes par nichée observée pour les nichées précoces pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Nichées tardives*

Comme pour le nombre d'œufs pour les couvées tardives, les valeurs de R^2 obtenues sont ici très élevées pour les 2 premières combinaisons de périodes testées (tableau 12.34). De nombreuses variables ont été retenues pour les régressions multiples, notamment pour la première combinaison de périodes testée. Avec la variable 'Nombre de nichoirs en place' incluse dans l'analyse, le R^2 s'élève à 0,95 pour cette combinaison. On peut noter, pour l'ensemble des combinaisons testées que :

- La température durant la période des couvées tardives (T10, T11, T12, T13, T18, T19) est corrélée de façon positive et significative (ou pour une valeur de $p < 0,075$ pour T11) avec le nombre de jeunes par nichée tardive. La valeur de R^2 observée diminuant d'avril (T10, $R^2 = 0,32$) à mai-juin (T13, $R^2 = 0,06$).
- Les précipitations mesurées durant cette même période (P12) sont corrélées de façon négative et significative, pour une valeur de $R^2 = 0,09$.
- Les températures durant la période de pontes et de couvaison des couvées précoces (T7 et T8) sont corrélées négativement et de façon significative avec cette variable : plus les températures moyennes sont élevées durant cette période, moins les nichées tardives comptent de jeunes. Les valeurs de R^2 partiel pour ces variables sont toutefois moins élevées que celles pour les températures durant la période des couvées tardives : elles sont comprises entre 0,06 et 0,14.
- Le nombre de nichoirs en place est corrélé négativement avec le nombre de jeunes par nichée tardive pour une des quatre combinaisons testées. La valeur de R^2 partiel pour cette variable est toutefois faible : $R^2=0,09$.

Tableau 12.34 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de jeunes par nichée tardive (racine carrée)' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenus (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,95	0,00	T11 (+ ; 0,27) T3 (- ; 0,16) P9 (- ; 0,15) T1 (+ ; 0,09) T13 (+ ; 0,06) Nb nichoirs (- ; 0,09) T7 (- ; 0,06) P1 (+ ; 0,04) P13 (- ; 0,02) T5 (+ ; 0,02) T9 (- ; 0,01)	0,85	0,00	T11 (+ ; 0,27) T3 (- ; 0,16) P9 (- ; 0,15) T1 (+ ; 0,09) T13 (+ ; 0,06) T7 (- ; 0,09) P1 (+ ; 0,04)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,83	0,00	T10 (+ ; 0,32) T12 (+ ; 0,17) P12 (- ; 0,09) T8 (- ; 0,14) P4 (+ ; 0,05) Nb nichoirs (- ; 0,03) T6 (+ ; 0,02)	0,77	0,00	T10 (+ ; 0,32) T12 (+ ; 0,17) P12 (- ; 0,09) T8 (- ; 0,14) P4 (+ ; 0,05)
14, 16, 18	0,44	0,09	T18 (+ ; 0,25) P18 (- ; 0,08) P16 (+ ; 0,06) T16 (- ; 0,06)	0,44	0,09	T18 (+ ; 0,25) P18 (- ; 0,08) P16 (+ ; 0,06) T16 (- ; 0,06)
15, 17, 19	0,44	0,04	T19 (+ ; 0,30) P19 (- ; 0,09) T17 (- ; 0,05)	0,44	0,04	T19 (+ ; 0,30) P19 (- ; 0,09) T17 (- ; 0,05)

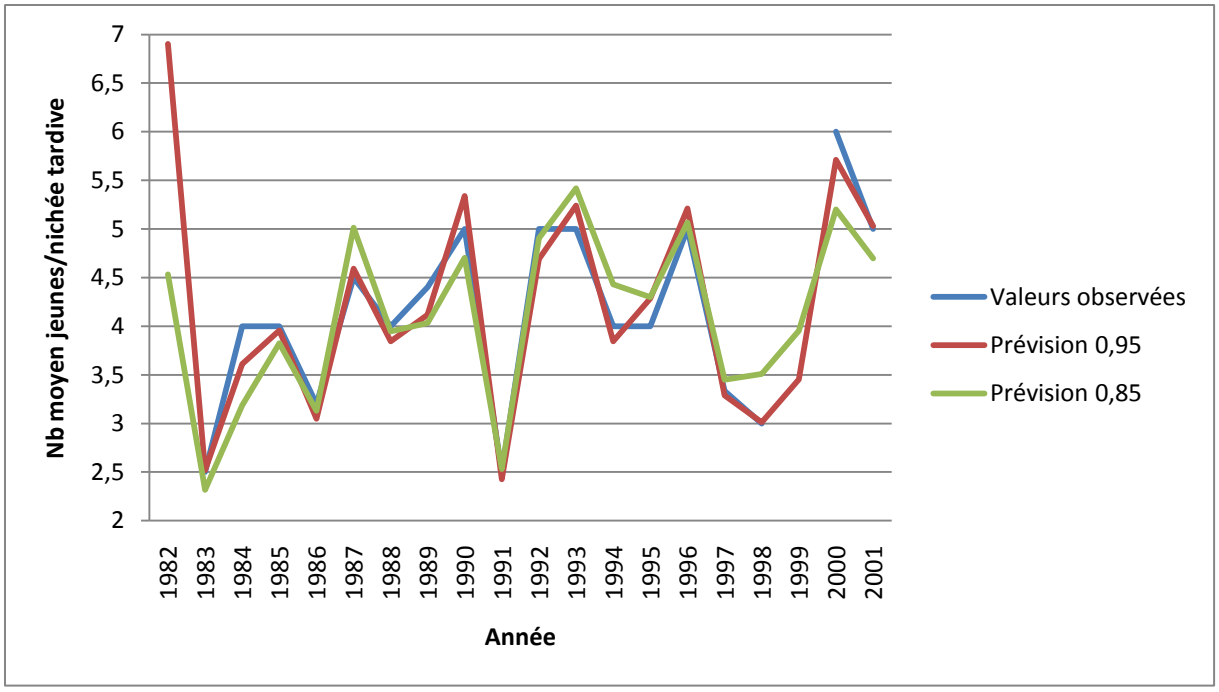


Figure 12.31 : Nombre moyen de jeunes par nichée observée pour les nichées tardives pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- ***Nombre total de nichées par an***

  - *Nichées précoces*

Le nombre de nichoirs en place présente une valeur de R^2 partiel élevée pour la dernière combinaison de périodes testées (R^2 = 0,55, $p < 0,05$). Comme pour le nombre de jeunes par nichée précoce, la corrélation observée ici est positive.

Suivant l'avancement de la saison de reproduction, les températures moyennes sont corrélées soit de façon positive (T8 ; $p < 0,05$ et R^2 = 0,17), soit de façon négative (T19 ; $p < 0,05$ et R^2 = 0,09) avec le nombre de jeunes. Les précipitations sont, quant à elles, corrélées négativement avec le nombre de jeunes par nichée précoce (P10, P18 et P19) pour des valeurs de $p < 0,05$ ou $< 0,075$ et pour des valeurs de R^2 comprises entre 0,07 et 0,39.

Des températures élevées (T4, R^2 = 0,11) en janvier-février seraient également corrélées significativement et de façon négative avec cette variable.

Tableau 12.35 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de nichées précoces' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenus (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11	0,52	0,03	P11 (- ; 0,28) P9 (- ; 0,11) T9 (+ ; 0,07) P5 (- ; 0,04)	0,52	0,03	P11 (- ; 0,28) P9 (- ; 0,11) T9 (+ ; 0,07) P5 (- ; 0,04)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,66	0,01	Nb nichoirs (+ ; 0,28) T4 (- ; 0,11) P10 (- ; 0,07) T8 (+ ; 0,17) P12 (+ ; 0,03)	0,63	0,001	P10 (- ; 0,26) T8 (+ ; 0,22) T4 (- ; 0,14)
14, 16, 18	0,48	0,02	P18 (- ; 0,39) P16 (- ; 0,04) T18 (+ ; 0,05)	0,48	0,02	P18 (- ; 0,39) P16 (- ; 0,04) T18 (+ ; 0,05)
15, 17, 19	**0,71**	0,001	Nb nichoirs (+ ; 0,55) T19 (- ; 0,09) P19 (- ; 0,04) T17 (+ ; 0,04)	0,33	0,03	P19 (- ; 0,19) T17 (+ ; 0,14)

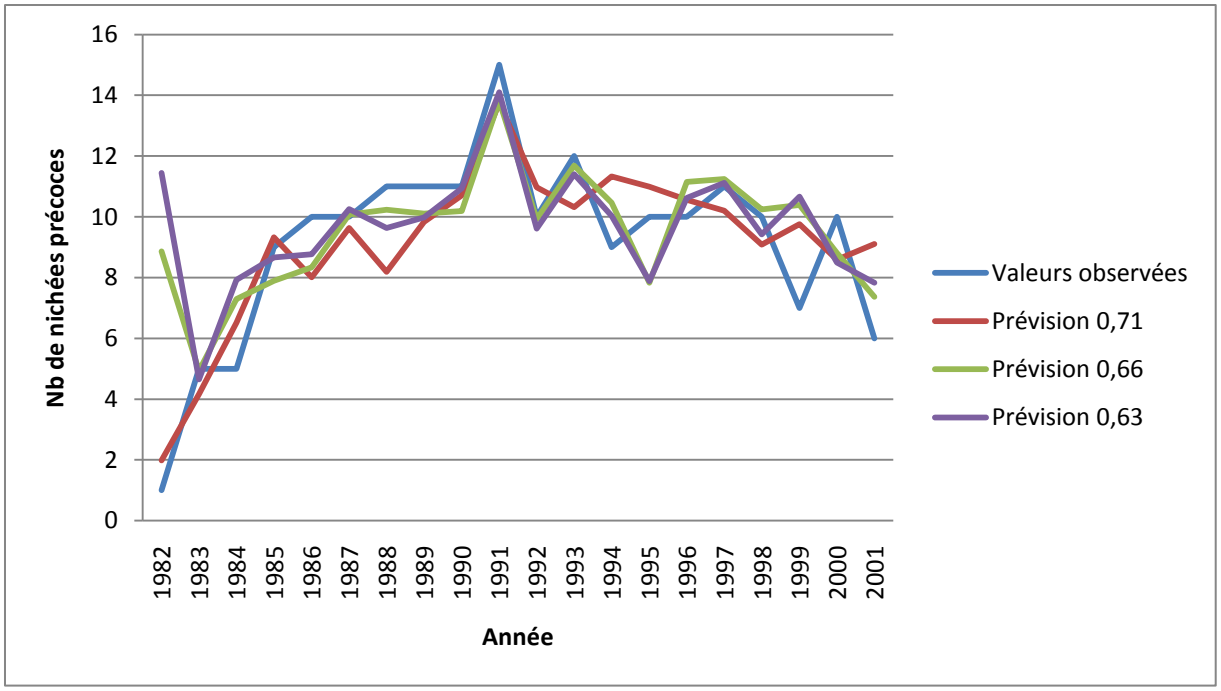


Figure 12.32 : Nombre de nichées précoces enregistrées pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Nichées tardives*

Les valeurs de R^2 observées ici sont assez basses : R^2 maximum = 0,28 (tableau 12.36)[4]. On note toutefois que les précipitations qui ont lieu en février (P5) sont corrélées significativement et de façon négative avec ce paramètre, pour un R^2 = 0,16.

[4] Ces valeurs de R^2 sont beaucoup plus élevées (R^2=0,73 pour la première combinaison de périodes) lorsqu'on introduit dans la régression multiple une variable supplémentaire, à savoir le nombre de nichées précoces qui est, ici, corrélé positivement avec le nombre de nichées tardives (R^2 pour cette variable = 0,13 à 0,28 suivant la combinaison de périodes testée ; annexe 12. 5, tableau 12.83).

Tableau 12.36 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de nichées tardives' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,28	0,17	P5 (- ; 0,16) P1 (- ; 0,05) P11 (+ ; 0,06)	0,28	0,17	P5 (- ; 0,16) P1 (- ; 0,05) P11 (+ ; 0,06)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,19	0,18	T4 (- ; 0,13) P10 (+ ; 0,06)	0,19	0,18	T4 (- ; 0,13) P10 (+ ; 0,06)
14, 16, 18	0,20	0,16	P16 (- ; 0,09) P18 (+ ; 0,12)	0,20	0,16	P16 (- ; 0,09) P18 (+ ; 0,12)
15, 17, 19	0,14	0,26	P15 (- ; 0,08) P17 (+ ; 0,06)	0,14	0,26	P15 (- ; 0,08) P17 (+ ; 0,06)

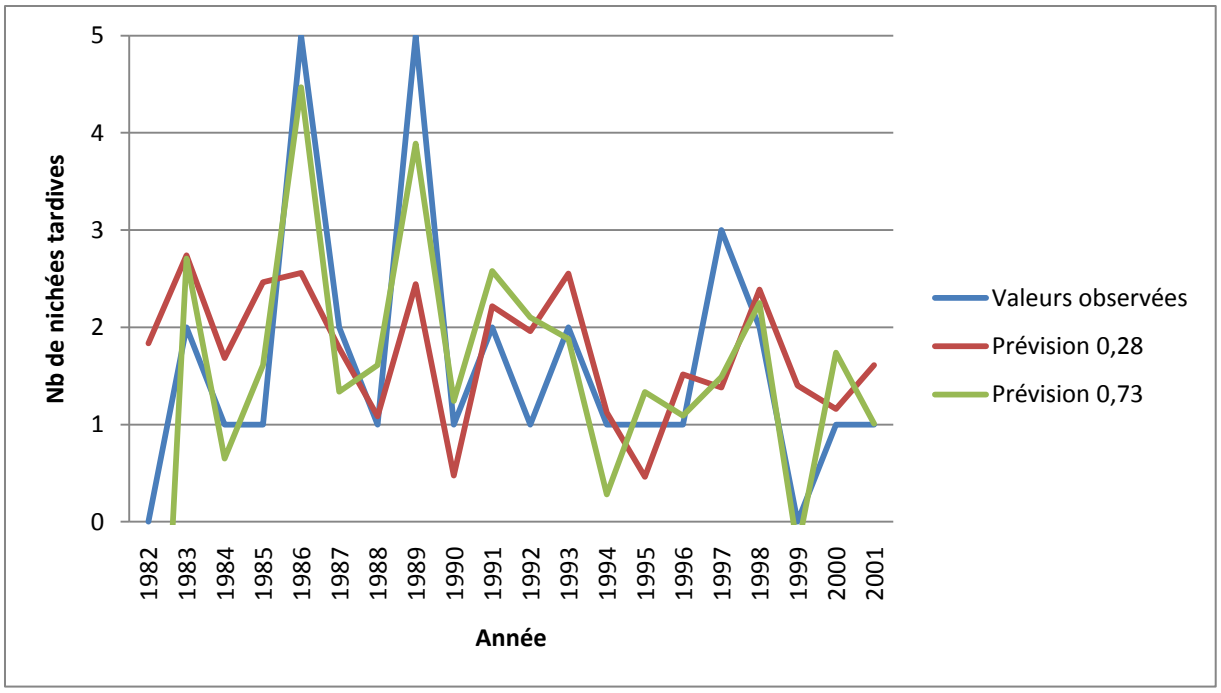


Figure 12.33 : Nombre de nichées tardives enregistrées pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place et du nombre de nichées précoces (prévision 0,73).

- *Total nichées*

La valeur de R^2 la plus élevée est observée pour la 4ème combinaison de périodes : R^2 = 0,56. Pour cette combinaison de périodes, le nombre de nichoirs en place est corrélé positivement et de façon significative avec la variable 'nombre total de nichées' (R^2 = 0,40) (tableau 12.37).

Hormis le nombre de nichoirs en place, aucune autre variable n'est corrélée significativement avec le nombre total de nichées. Mais il y a toutefois plusieurs variables pour les quelles p < 0,075 :

- les précipitations mesurées en mai juin (P13) sont corrélées de façon négative avec le nombre total de nichées (R^2 = 0,23).
- La température moyenne mesurée en mars-avril (T8), *i.e*. durant la période des pontes précoces, est corrélée de façon positive avec cette variable (R^2 = 0,09).
- Les températures mesurées en mai-juin (T19) sont corrélées de façon négative avec cette variable (R^2 = 0,09).

Tableau 12.37 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre total de nichées' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,35	0,04	P13 (- ; 0,23) P5 (- ; 0,07) T9 (+ ; 0,05)	0,35	0,04	P13 (- ; 0,23) P5 (- ; 0,07) T9 (+ ; 0,05)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,46	0,06	P4 (- ; 0,19) P10 (- ; 0,09) T8 (+ ; 0,09) T4 (- ; 0,09)	0,46	0,06	P4 (- ; 0,19) P10 (- ; 0,09) T8 (+ ; 0,09) T4 (- ; 0,09)
14, 16, 18	0,23	0,12	P18 (- ; 0,13) P16 (- ; 0,10)	0,23	0,12	P18 (- ; 0,13) P16 (- ; 0,10)
15, 17, 19	0,56	0,00	Nb nichoirs (+ ; 0,40) T19 (- ; 0,09) P15 (- ; 0,07)	0,20	0,16	P19 (- ; 0,12) T17 (+ ; 0,07)

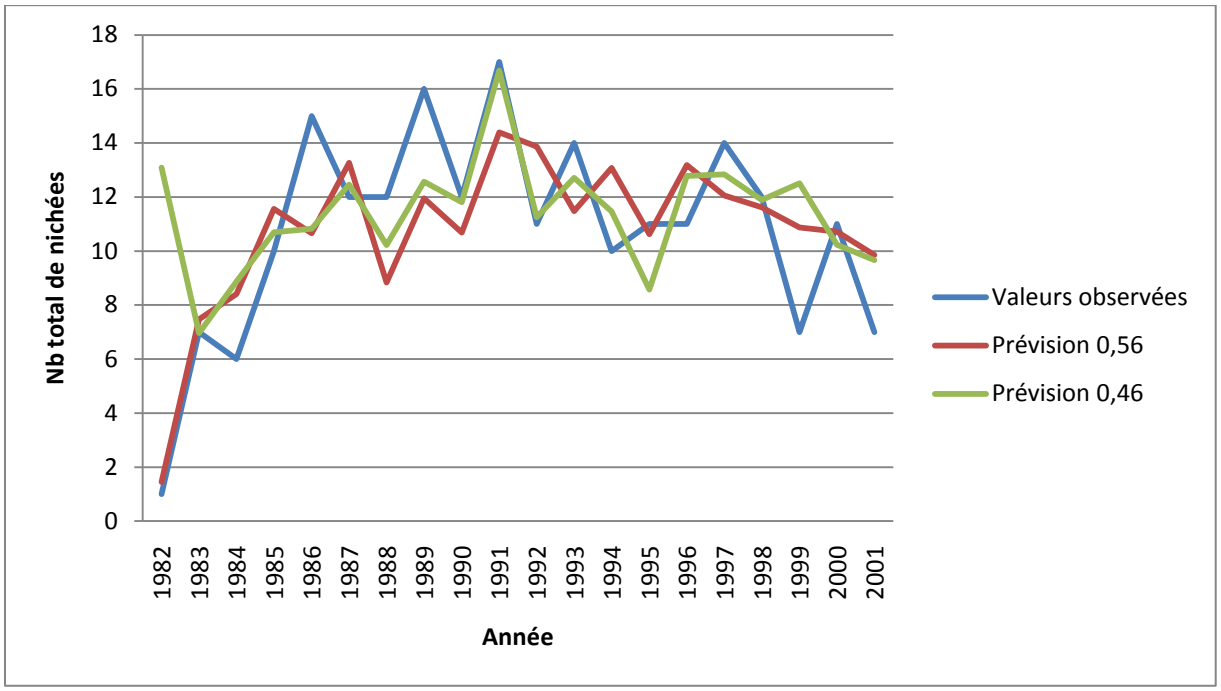


Figure 12.34 : Nombre de nichées enregistrées pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- ***Nombre de jeunes bagués chaque année***

  - *Pour les nichées précoces*

Pour 2 des 4 combinaisons de périodes choisies, le nombre de nichoirs en place est corrélé positivement et de façon significative avec la variable 'Nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces' (tableau 12.38). Les valeurs du R^2 partiel pour ces deux combinaisons de périodes sont respectivement égales à 0,41 et 0,62.

Les précipitations mesurées pour différentes périodes (P4, P9, P10 et P18) sont corrélées de façon négative avec cette variable. La valeur de R^2 observée pour ces différentes variables varie de 0,10 à 0,44.

Comme observé pour la variable 'Nombre total de nichées', les températures moyennes mesurées durant la période des pontes précoces (T8) sont corrélées de façon positive et significative avec la variable 'Nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces' (R^2=0,19).

Tableau 12.38 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11	0,58	0,001	Nb nichoirs (+ ; 0,41) T5 (- ; 0,10) P9 (- ; 0,08)	0,51	0,01	P9 (- ; 0,27) P11 (- ; 0,18) P5 (- ; 0,06)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,63	0,01	Nb nichoirs (+ ; 0,41) P10 (- ; 0,10) P4 (- ; 0,08) T8 (+ ; 0,05)	0,64	0,01	P10 (- ; 0,30) T8 (+ ; 0,19) P4 (- ; 0,12) P8 (+ ; 0,04)
14, 16, 18	0,58	0,001	P18 (- ; 0,44) Nb nichoirs (+ ; 0,08) P16 (- ; 0,06)	0,54	0,01	P18 (- ; 0,44) P16 (- ; 0,04) T18 (+ ; 0,05)
15, 17, 19	0,74	0,001	Nb nichoirs (+ ; 0,62) P17 (- ; 0,07) T19 (- ; 0,03) P19 (- ; 0,02)	0,39	0,04	P19 (- ; 0,20) T17 (+ ; 0,14) P17 (- ; 0,05)

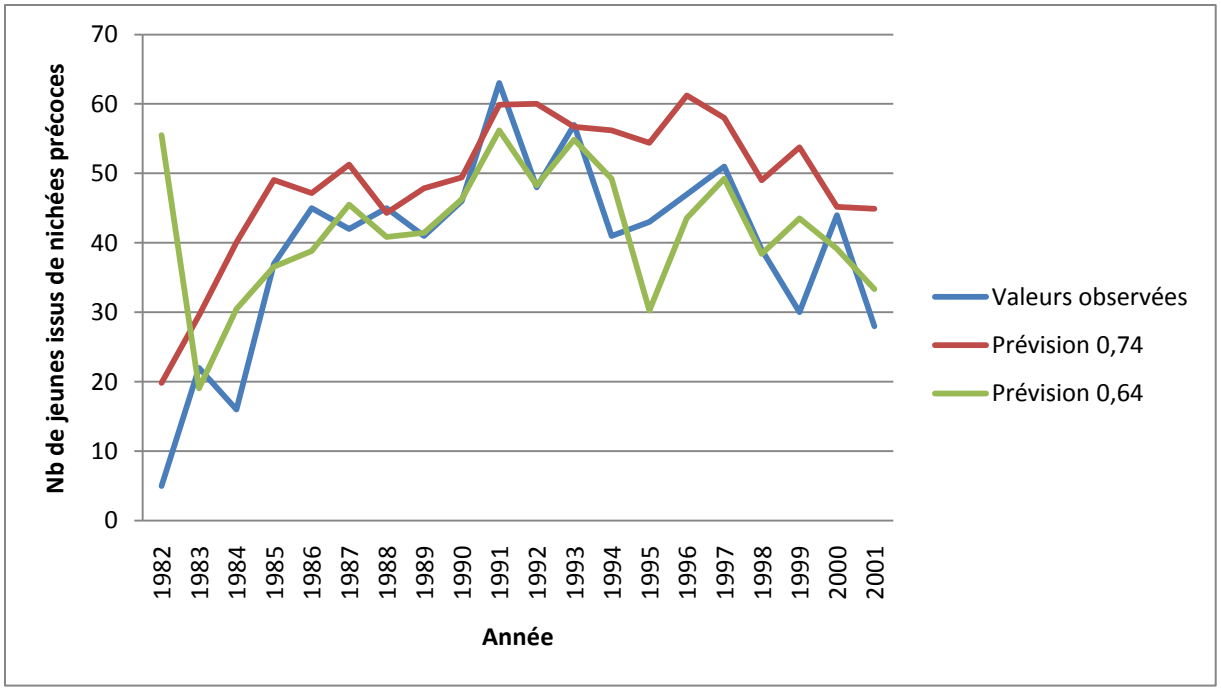


Figure 12.35 : Nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Pour les nichées tardives*

Aucune des variables testées ne présente une valeur de $p < 0,05$. La valeur la plus élevée de R^2 global est égale à 0,31 (2ème combinaison de périodes testées)[5].

Les résultats obtenus sont fort similaires à ceux obtenus pour le nombre de nichées tardives, à savoir (tableau 12.39) :

- Des valeurs peu élevées de R^2

[5] Lorsque l'on inclut dans les analyses la variable 'Nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces', on observe, pour 3 des 4 combinaisons de périodes testées, une augmentation de la valeur de R^2 (R^2 maximum observé : 0,42) Cette variable est corrélée positivement, et de façon significative avec la variable « Nombre de jeunes bagués issus de nichées tardives » pour 2 des 4 combinaisons de périodes testées (R^2 partiel pour cette variable : 0,06 à 0,13 ; annexe 12.5, tableau 12.84).

- Des précipitations corrélées négativement avec cette variable avant la période des pontes précoces (P4 ; $p < 0,075$ et $R^2 = 0,11$)
- Pas d'influence de la variable 'Nombre de nichoirs en place'
- Pas d'influence de la température moyenne.

Tableau 12.39 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de jeunes bagués issus de nichées tardives' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour $p < 0,05$; orange : significatif pour $p < 0,075$; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,12	0,14	P5 (- ; 0,12)	0,12	0,14	P5 (- ; 0,12)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,31	0,13	P4 (- ; 0,11) P2 (- ; 0,10) P8 (+ ; 0,09)	0,31	0,13	P4 (- ; 0,11) P2 (- ; 0,10) P8 (+ ; 0,09)
14, 16, 18	0,12	0,36	P14 (- ; 0,06) P18 (+ ; 0,06)	0,12	0,36	P14 (- ; 0,06) P18 (+ ; 0,06)
15, 17, 19	0,10	0,18	P15 (- ; 0,15)	0,10	0,18	P15 (- ; 0,15)

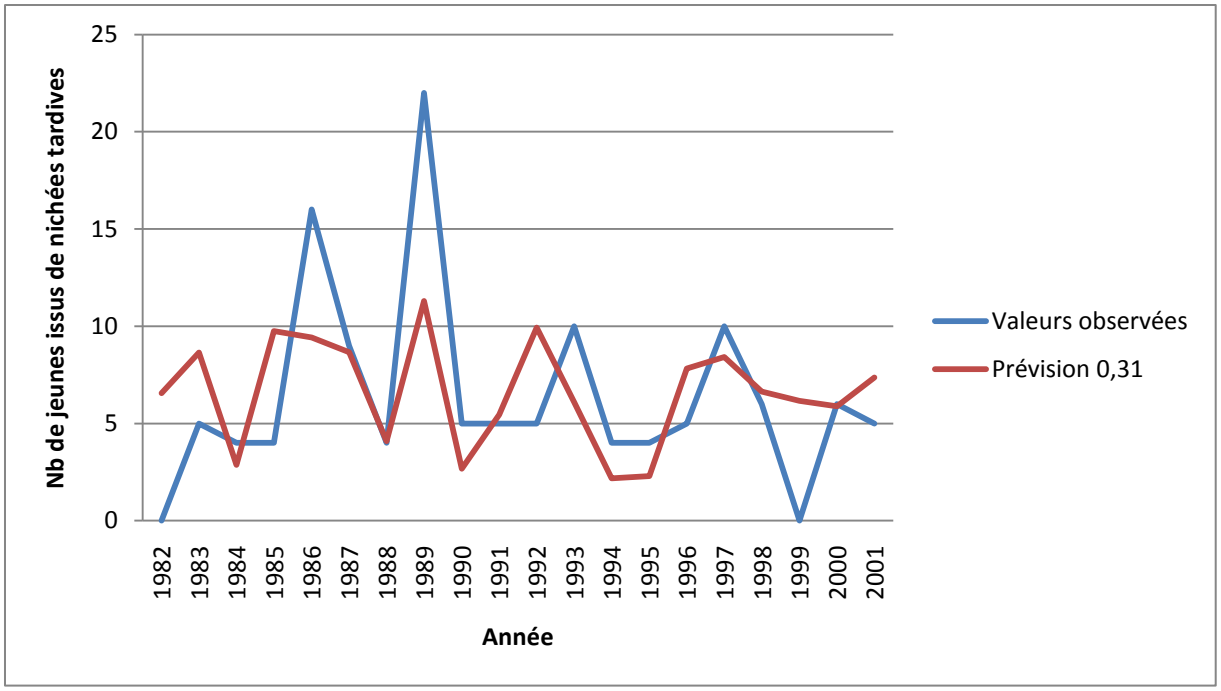


Figure 12.36 : Nombre de jeunes bagués issus de nichées tardives pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Pour l'ensemble des nichées*

Les résultats obtenus pour cette variable sont, ici aussi, fort similaires à ceux obtenus pour la variable 'Nombre total de nichées' (tableau 12.40):

- Le nombre de nichoirs en place est corrélé positivement, et le plus souvent de façon significative avec la variable 'nombre total de jeunes bagués', avec un R^2 partiel variant entre 0,13 et 0,52.
- Il existe des corrélations négatives, significatives (P4 (R^2 = 0,24) et P10 (R^2 = 0,15)) ou pour p < 0,075 (P13 (R^2 = 0,32) et P18 (R^2 = 0,23)) entre les précipitations et le nombre total de nichées.
- Les températures moyennes mesurées en mars-avril (T8 (R^2 = 0,10)) sont corrélées de façon positive et significative avec cette variable.

Tableau 12.40 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre total de jeunes bagués' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,53	0,02	P13 (- ; 0,32) Nb nichoirs (+ ; 0,13) P5 (- ; 0,05) P9 (- ; 0,04)	0,48	0,04	P13 (- ; 0,32) T9 (+ ; 0,05) P5 (- ; 0,04) P9 (- ; 0,06)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,41	0,01	Nb nichoirs (+ ; 0,28) T4 (- ; 0,13)	0,60	0,02	P4 (- ; 0,24) P10 (- ; 0,15) T8 (+ ; 0,10) P8 (+ ; 0,06) P2 (- ; 0,06)
14, 16, 18	0,40	0,02	Nb nichoirs (+ ; 0,28) P16 (- ; 0,12)	0,35	0,08	P18 (- ; 0,23) P16 (- ; 0,08) T18 (+ ; 0,04)
15, 17, 19	0,59	0,001	Nb nichoirs (+ ; 0,52) T15 (- ; 0,07)	0,26	0,08	P19 (- ; 0,17) T17 (+ ; 0,09)

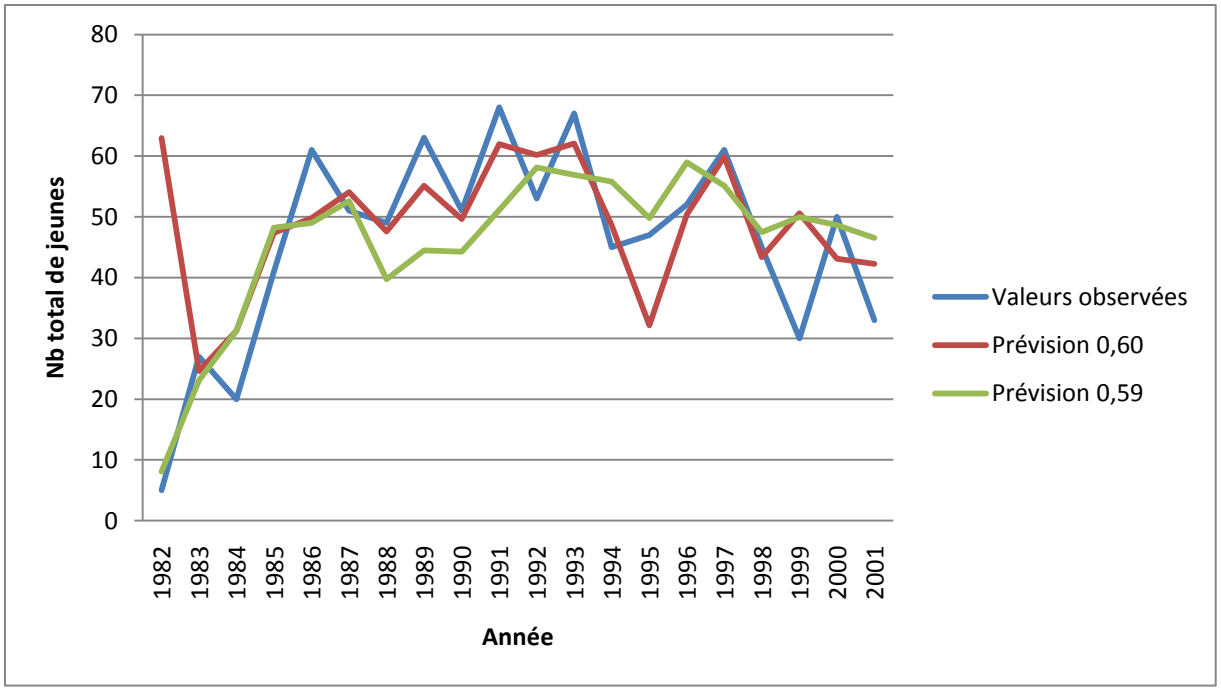


Figure 12.37 : Nombre total de jeunes bagués pour la population de cincles plongeurs installés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1982 et 2001 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- ***Longueur alaire***

  - *Femelles*

Les résultats des régressions effectuées sur cette variable soulignent la corrélation significative qu'il existe entre celle-ci et les températures (corrélation positive, R^2 = 0,25) et précipitations annuelles (corrélation négative, R^2 = 0,21) (tableau 12.41).

Tableau 12.41 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Longueur alaire moyenne des cincles plongeurs femelles' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
Moyennes annuelles	0,53	0,01	Pluie (- ; 0,25) T° (+ ; 0,21) Nb nichoirs (- ; 0,07)	0,45	0,03	Pluie (- ; 0,25) T° (+ ; 0,21)

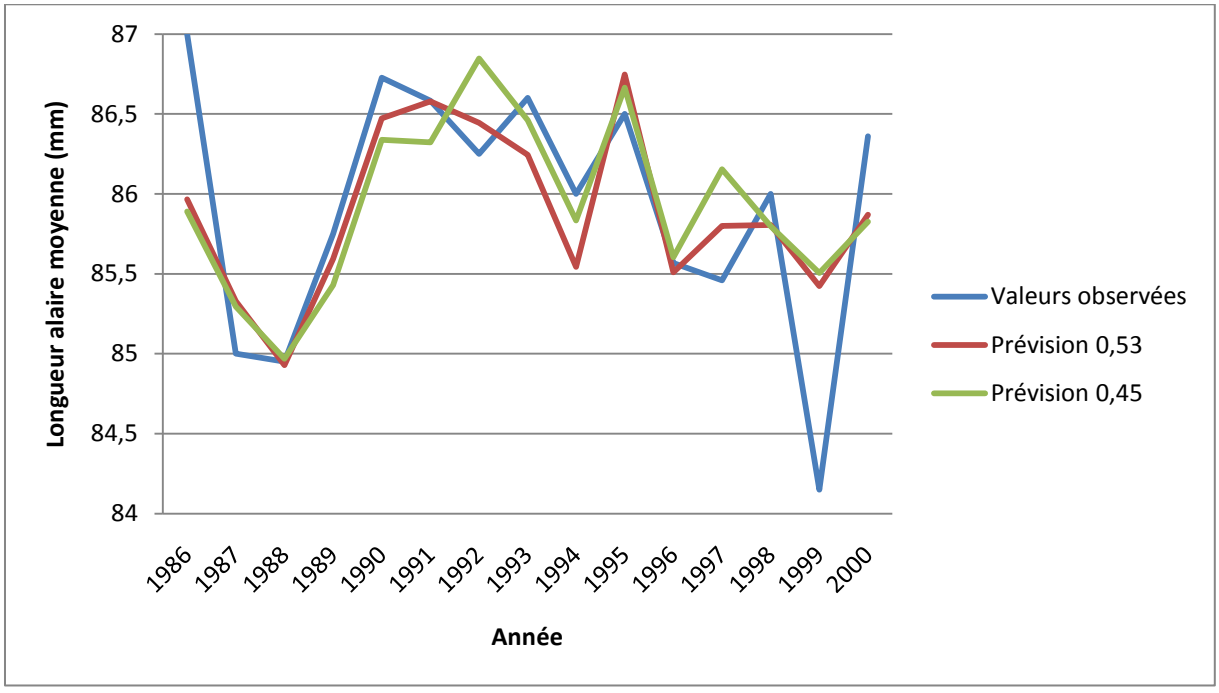


Figure 12.38 : Longueur alaire moyenne des cincles plongeurs femelles capturés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1986 et 2000 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- *Mâles*

Les valeurs de R^2 obtenues pour cette variable sont plus ou moins similaires aux valeurs observées pour les femelles. On note toutefois que les valeurs des R^2 partiels obtenues pour les variables météorologiques sont moins élevées, avec des valeurs de $p > 0,05$. Par contre, la valeur du R^2 partiel pour la variable 'Nombre de nichoirs en place' est corrélée positivement et de façon significative avec la variable 'Longueur alaire moyenne des mâles' ($R^2 = 0,47$) (tableau 12.42).

Tableau 12.42 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Longueur alaire moyenne des cincles plongeurs mâles' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour $p < 0,05$; orange : significatif pour $p < 0,075$; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
Moyennes annuelles	0,54	0,01	Nb nichoirs (+ ; 0,47) Pluie (- ; 0,07)	0,31	0,13	T° (+ ; 0,18) Pluie (- ; 0,13)

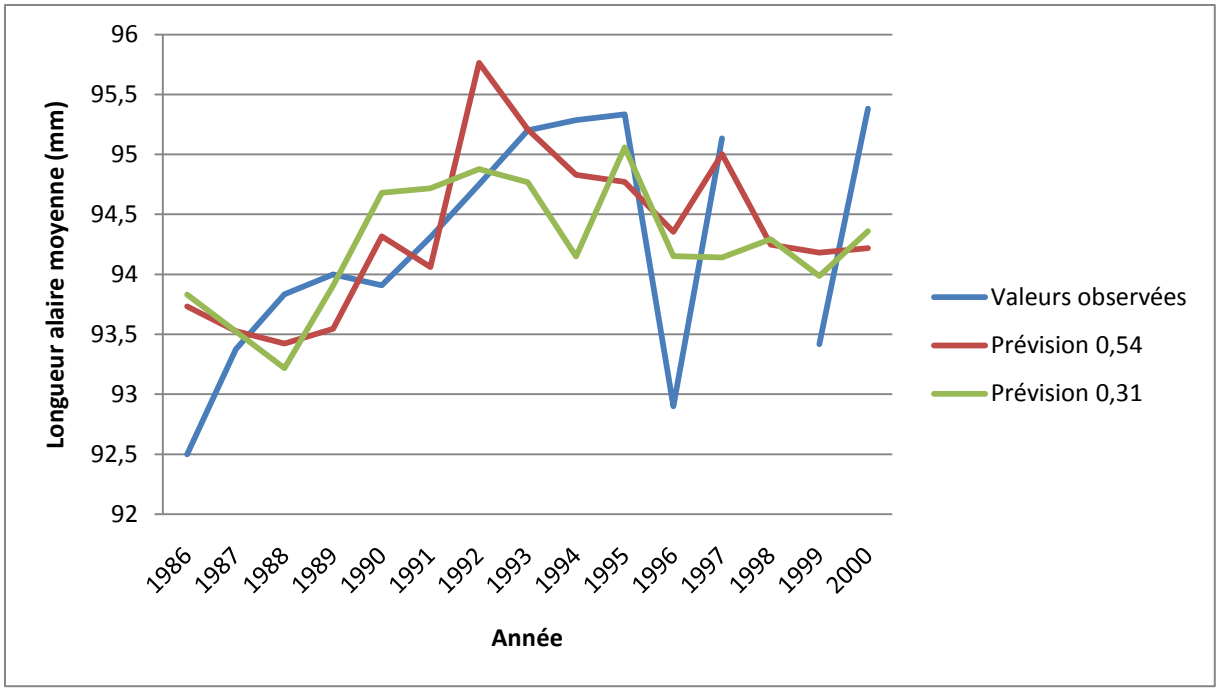


Figure 12.39 : Longueur alaire moyenne des cincles plongeurs mâles capturés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1986 et 2000 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

- ***Poids***

Les résultats des régressions multiples effectuées pour cette variable sont repris dans les tableaux 12.43 et 12.44, ainsi que dans la figure 12.40.

Quel que soit le sexe, le nombre de nichoirs en place a une influence négative significative, avec des valeurs de R^2 respectivement égales à 0,29 (femelles) et 0,50 (mâles).

Les précipitations sont également corrélées de façon négative avec le poids des femelles et des mâles ; mais les valeurs de p pour ces variables ne sont significatives que pour les femelles, avec une valeur de $R^2 = 0,31$.

Aucune corrélation significative n'est observée entre la température moyenne annuelle et le poids. Il existe toutefois une corrélation négative, avec un niveau de p < 0,075, entre la température et le poids moyen des femelles.

- *Femelles*

Tableau 12.43 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Poids moyen des cincles plongeurs femelles' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
Moyennes annuelles	0,59	0,00	Nb nichoirs (- ; 0,29) Pluie (- ; 0,31)	0,27	0,151	T° (- ; 0,20) Pluie (- ; 0,07)

- *Mâles*

Tableau 12.44 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'poids moyen des cincles plongeurs mâles' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p < 0,05 ; orange : significatif pour p < 0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable).

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
Moyennes annuelles	0,54	0,01	Nb nichoirs (- ; 0,50) Pluie (- ; 0,04)	0,19	0,12	T° (- ; 0,19)

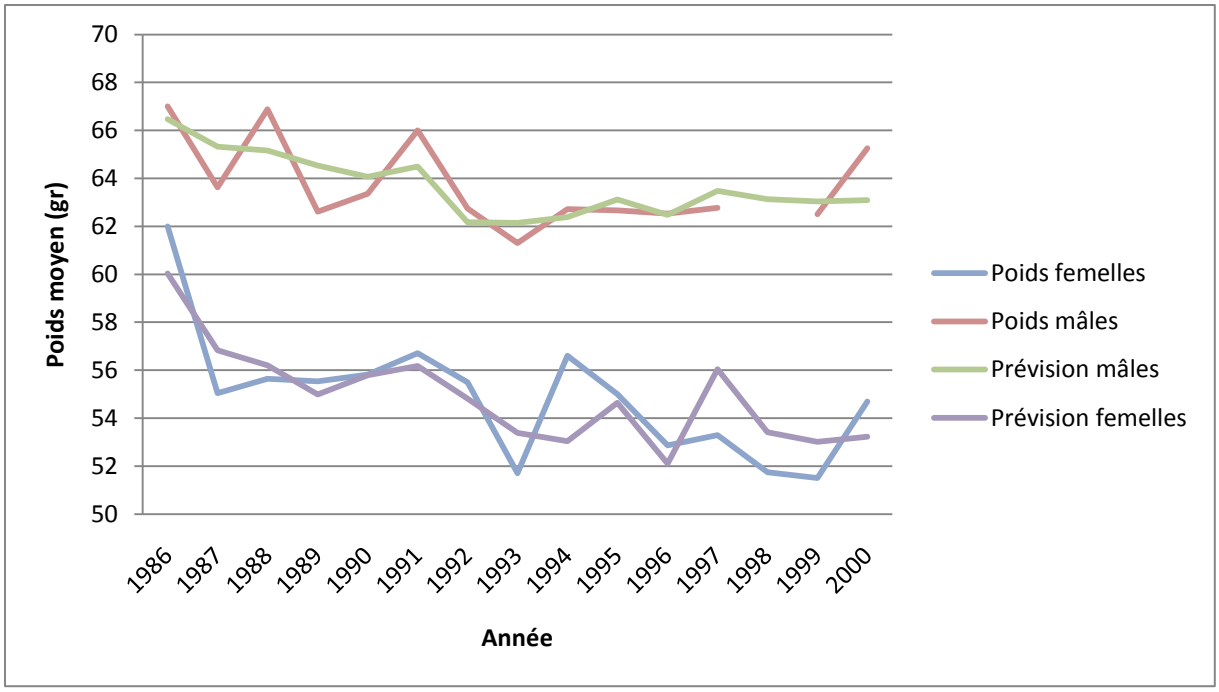


Figure 12.40 : Poids moyen des cincles plongeurs mâles et femelles capturés sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire - Evolution observée entre 1986 et 2000 ; Prévisions calculées à partir des données de température et de précipitations ainsi que du nombre de nichoirs en place.

C. Evolution des variables démographiques et morphologiques entre 1982 et 2001

- Dates des premières pontes

Les figures ci-dessous reprennent les caractéristiques des dates des premières pontes enregistrées pour les 4 périodes que nous avons définies, à savoir les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996, 1997-2001, soit des périodes d'une durée de 5 ans chacune.

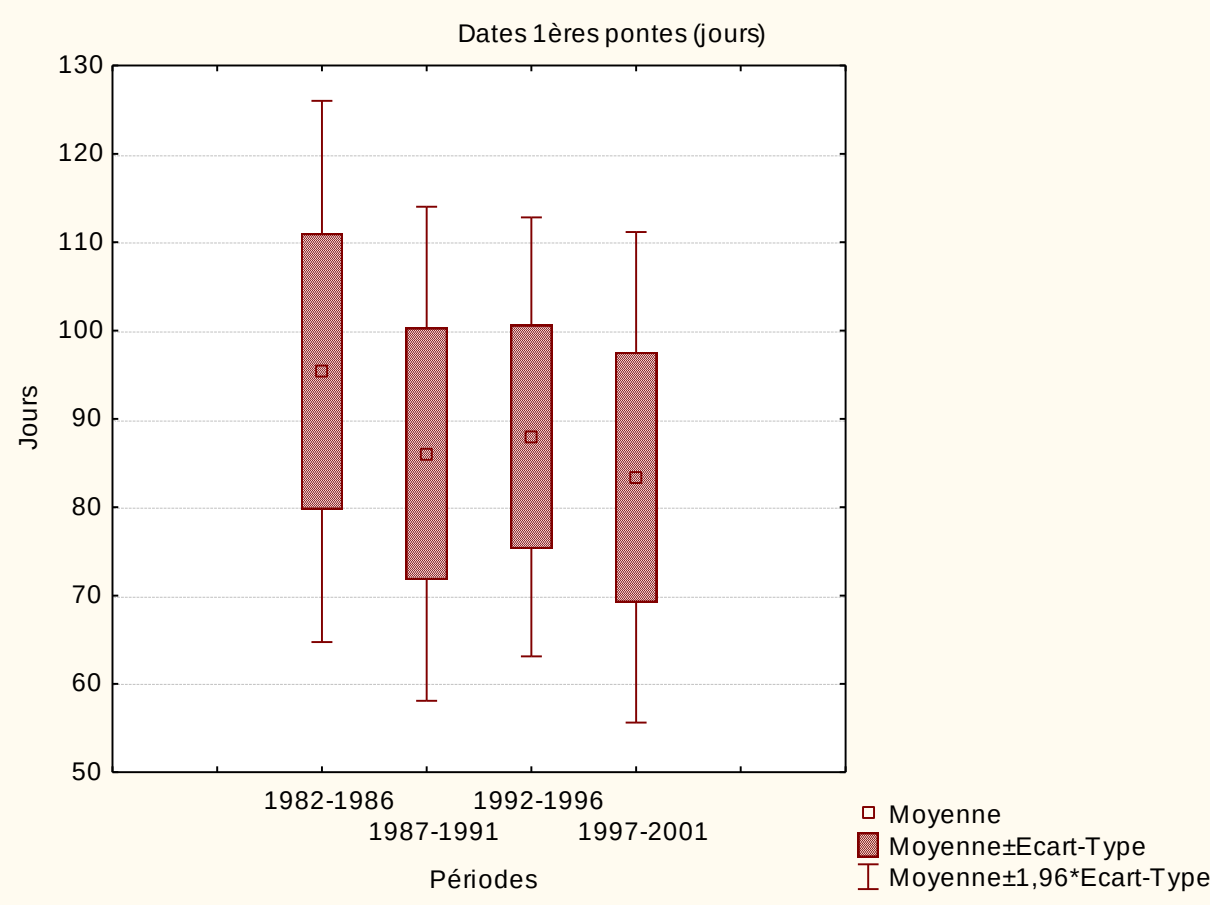


Figure 12.41 : Date moyenne des premières pontes (jours), écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

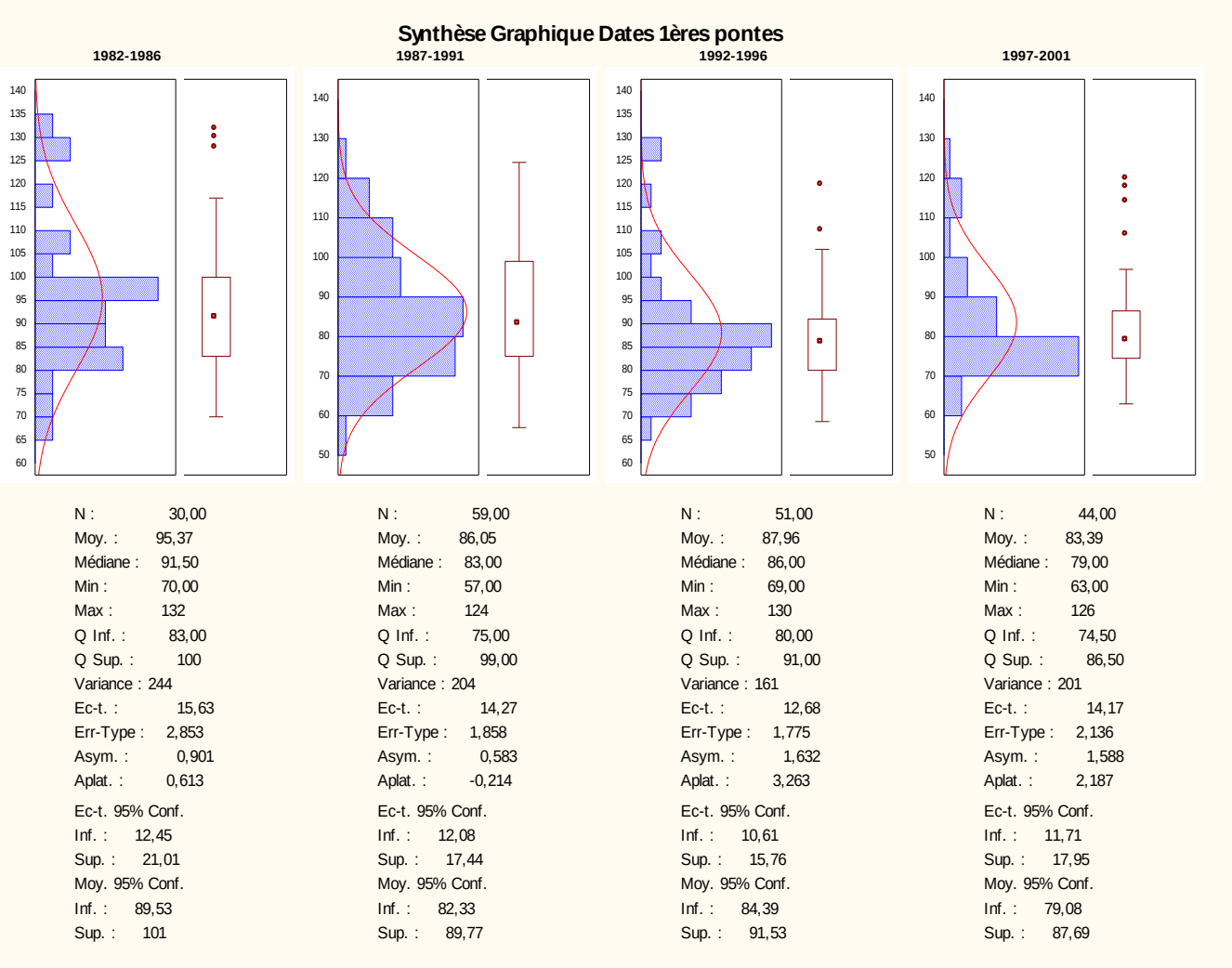


Figure 12.42 : Date moyenne des premières pontes (jours) ; synthèse graphique pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

Les résultats du test de Kruskall-Wallis sont repris dans le tableau ci-après :

Tableau 12.45 : Résultats du test de Kruskall-Wallis effectué entre les différentes périodes pour la variable démographique « dates des premières pontes ».

H (valeur observée)	17,557
H (valeur critique)	7,815
ddl	3
p-value unilatérale	0,001
Alpha	0,05

Au seuil de signification Alpha=0,050, on peut rejeter l'hypothèse nulle d'absence de différence entre les 4 échantillons. Autrement dit, la différence entre les échantillons est significative.

Un test d'analyse de la variance (ANOVA) confirme ces résultats (tableau 12.46) :

Tableau 12.46 : Résultats du test d'analyse de la variance (ANOVA) effectué entre les différentes périodes pour la variable démographique « dates des premières pontes » - Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables (H0 = Y=Moy(Y)).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	3	2735,566	911,855	4,615	0,004
Résidus	180	35564,168	197,579		
Total	183	38299,734			

Le tableau 12.47 reprend, quant à lui, les classements et regroupements effectués à partir de ces ANOVA.

Tableau 12.47 : Classement et regroupements des groupes non significativement différents (méthode Newman-Keuls (SNK)).

Modalités	Moyenne	Regroupements	
1982-1986	95,367	A	
1992-1996	87,961		B
1987-1991	86,051		B
1997	83,386		B

On observe dans ce tableau qu'il y a une différence significative entre les dates des premières pontes observées pour la période 1982-1986 et celles observées pour les autres périodes.

- Dates des secondes pontes

Les figures ci-après reprennent les caractéristiques des dates des premières pontes enregistrées pour les 4 mêmes périodes.

Figure 12.43 : Date moyenne des secondes pontes (jours), écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

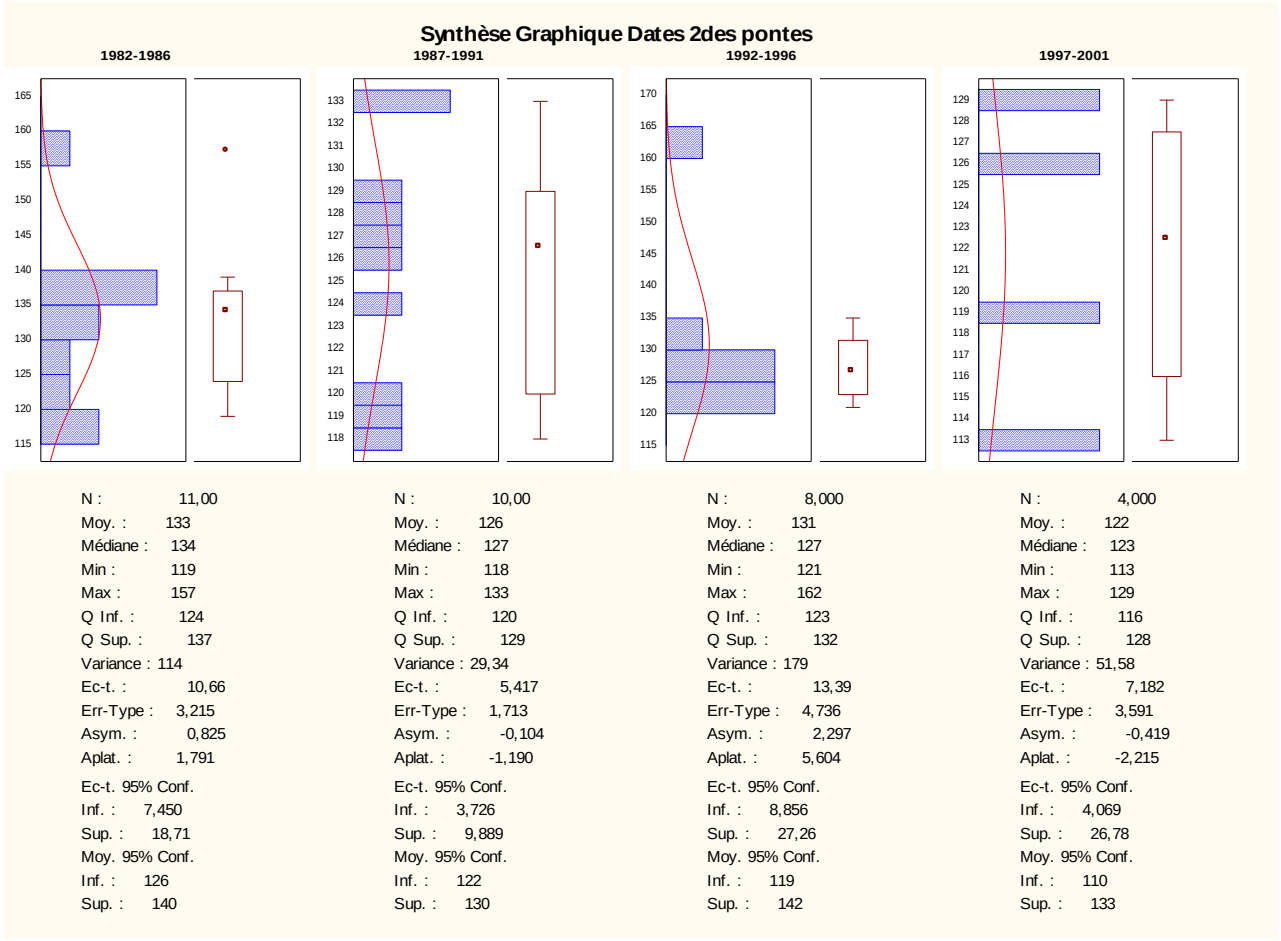


Figure 12.44 : Date moyenne des secondes pontes (jours) ; synthèse graphique pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

D'après les résultats des tests d'analyse de la variance effectués, il n'existe pas de différence significative entre ces différentes périodes concernant les dates des secondes pontes (tableaux 12.48 et 12.49).

Tableau 12.48 : Résultats du test de Kruskall-Wallis effectué entre les différentes périodes pour la variable démographique « dates des secondes pontes ».

H (valeur observée)	5,882
H (valeur critique)	7,815
ddl	3
p-value unilatérale	0,118
Alpha	0,05

Tableau 12.49 : Résultats du test d'analyse de la variance (ANOVA) effectué entre les différentes périodes pour la variable démographique « dates des secondes pontes » - Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables (H0 = Y=Moy(Y)).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	3	610,122	203,374	2,177	0,112
Résidus	29	2708,787	93,406		
Total	32	3318,909			

1

- Nombre d'œufs par couvée – couvées précoces

Les figures ci-dessous reprennent les caractéristiques de la variable « nombre d'œufs par couvée pour les couvées précoces » pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

Figure 12.45 : Nombre d'œufs par couvée pour les couvées précoces ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

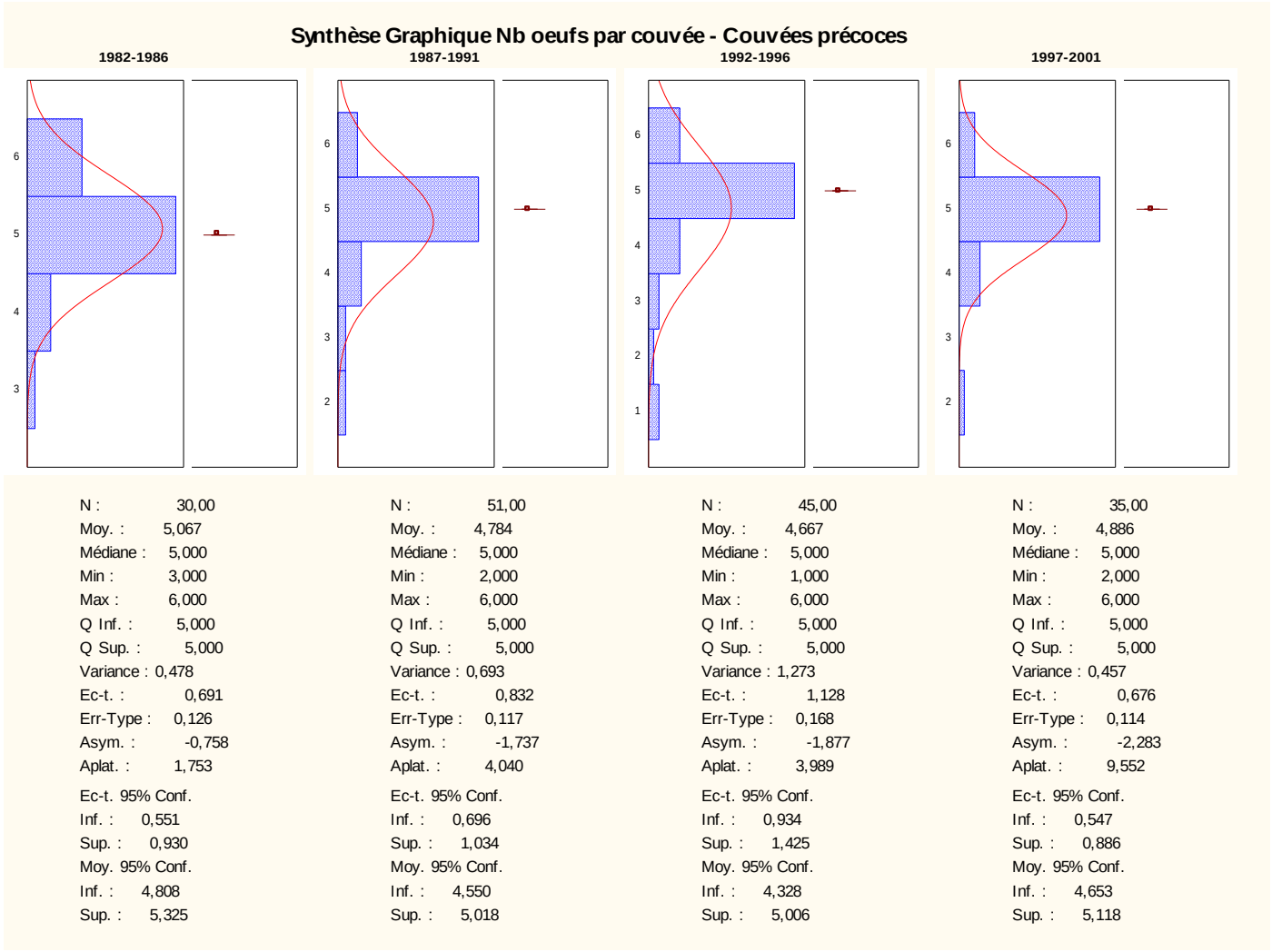


Figure 12.46 : Nombre d'œufs par couvée pour les couvées précoces ; synthèse graphique pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

Les résultats du test G effectué sur les différentes périodes sont repris dans le tableau ci-dessous.

Tableau 12.50 : Résultats du test G effectué entre les couvées (G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Taille des couvées (nb œufs)	G partiel	Chi carré théorique (p=0,05)
1	1,463592	7,815
2	0,384543	7,815
3	0,761817	7,815
4	0,121703	7,815
5	0,799235	7,815
6	2,572222	7,815
G corrigé	**6,103113**	**24,996**

Il n'y a pas de différence significative entre les différentes périodes en ce qui concerne le nombre d'œufs par couvée (couvées précoces) : la valeur de G est égale à 6,10 ; ce qui est inférieur au seuil théorique de 24,996 (15 ddl). De plus, les valeurs des G partiels calculés sont toutes inférieures au seuil théorique de significativité.

- Nombre d'œufs par couvée – Couvées tardives

Les figures ci-après reprennent les caractéristiques de la variable « nombre d'œufs par couvée pour les couvées tardives » pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

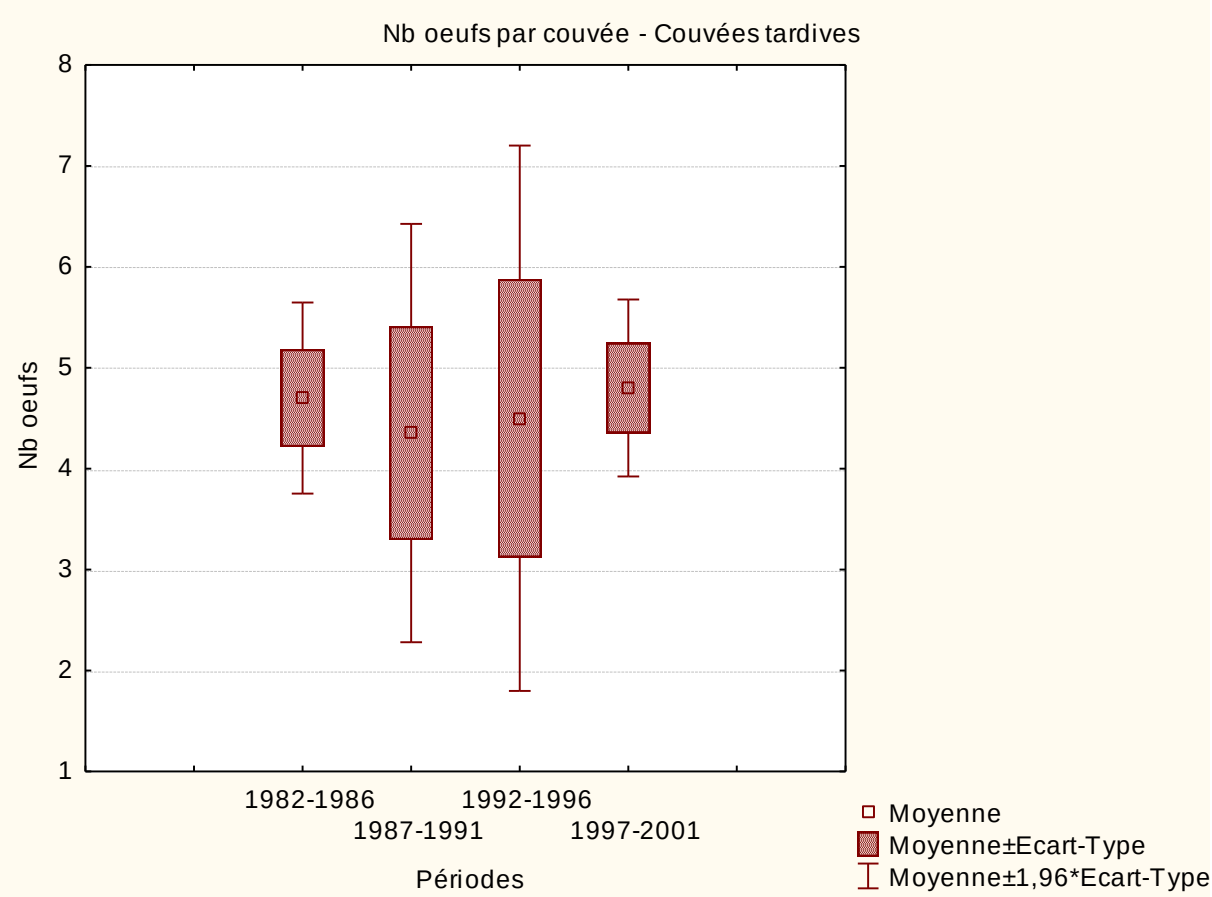


Figure 12.47 : Nombre d'œufs par couvée pour les couvées tardives ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

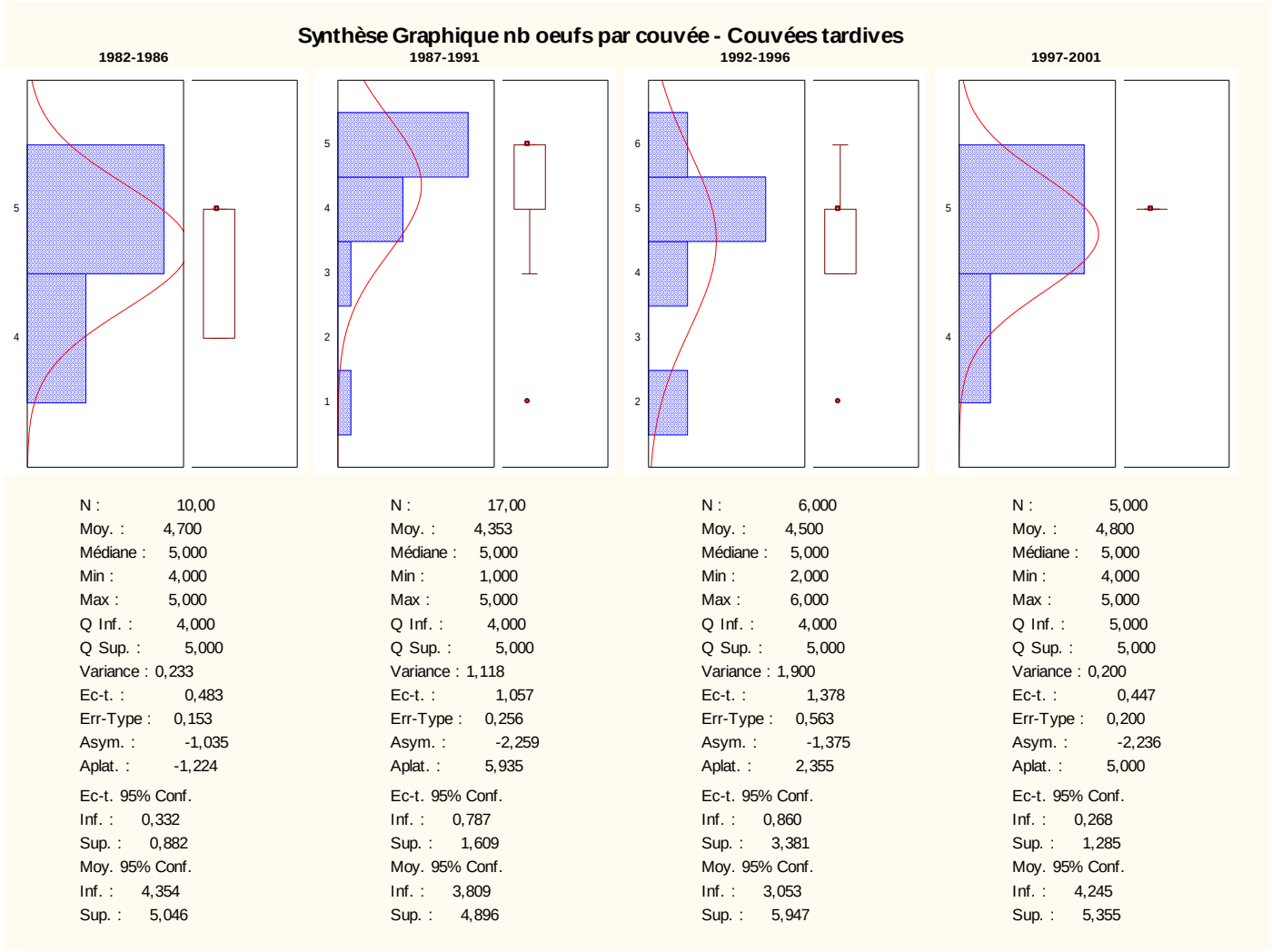


Figure 12.48 : Nombre d'œufs par couvée pour les couvées tardives ; synthèse graphique pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

Les résultats du test G effectué sur les différentes périodes sont repris dans le tableau ci-dessous.

Tableau 12.51 : Résultats du test G effectué entre les couvées (G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Taille des couvées (nb œufs)	G partiel	Chi carré théorique (p=0,05)
1	0,096795	7,815
2	1,39797	7,815
3	0,096795	7,815
4	0,464955	7,815
5	0,525069	7,815
6	1,39797	7,815
G corrigé	**3,979556**	**24,996**

Comme pour les couvées précoces, aucune différence significative n'est observée entre les différentes périodes en ce qui concerne le nombre d'œufs par couvée (couvées tardives) : les valeurs du G corrigé et des G partiels sont toutes inférieures aux seuils théoriques de significativité.

- Nombre de jeunes par nichée – Nichées précoces

Les caractéristiques concernant cette variable démographique pour les différentes périodes sont reprises dans les deux figures ci-après.

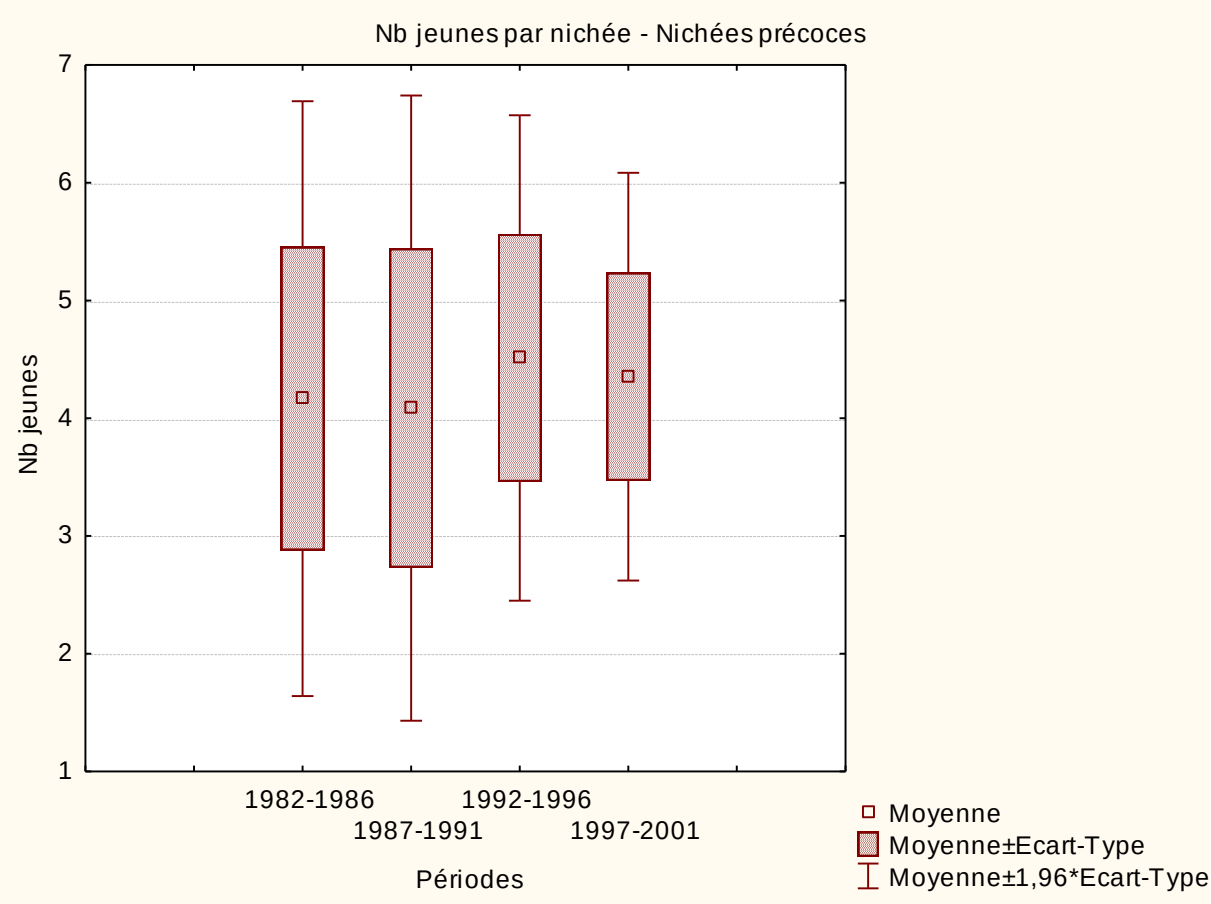


Figure 12.49 : Nombre de jeunes par nichée pour les nichées précoces ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

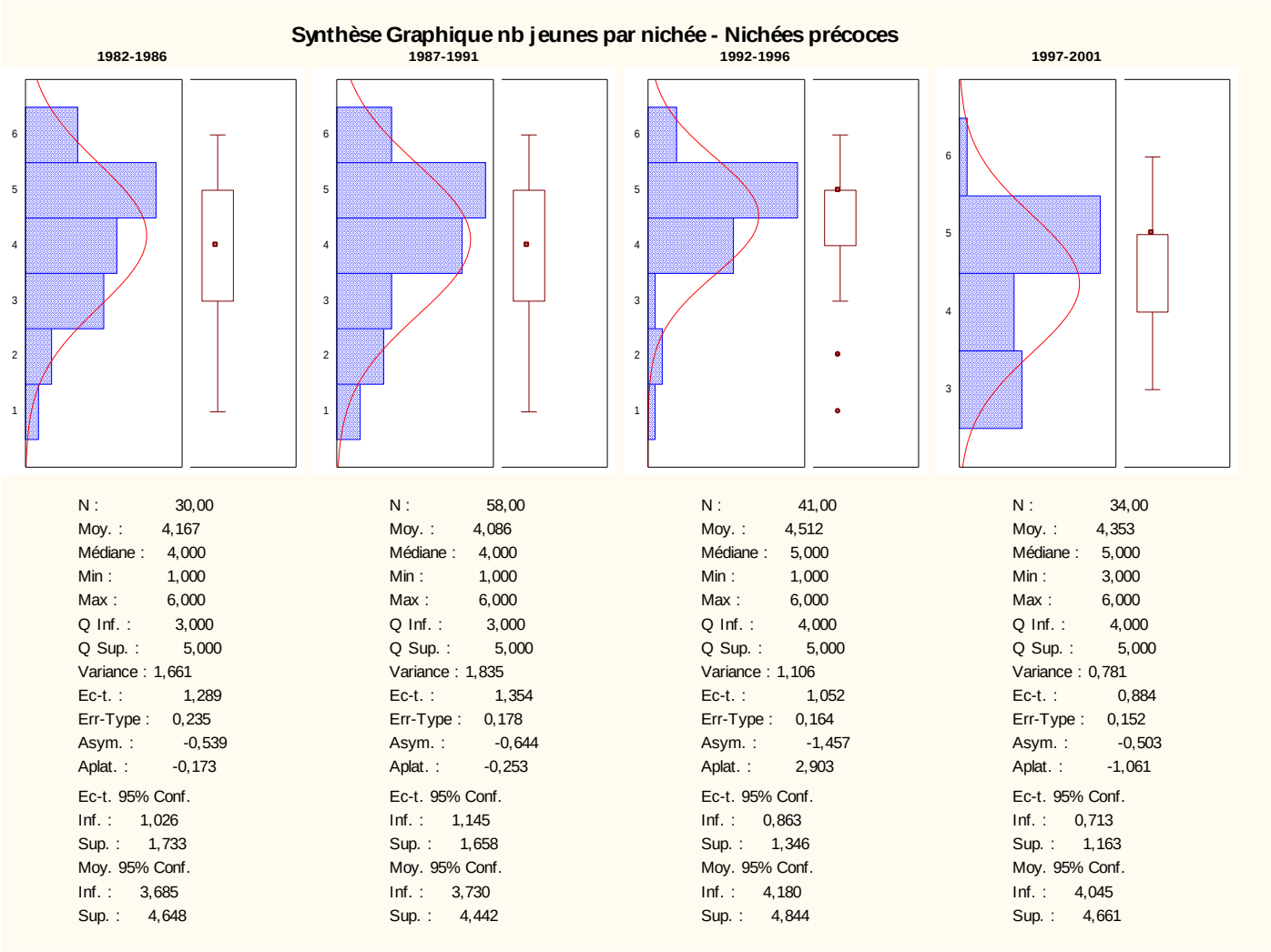


Figure 12.50 : Nombre de jeunes par nichée pour les nichées précoces ; synthèse graphique pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

Les résultats du test G effectué sur les différentes périodes sont repris dans le tableau ci-dessous.

Tableau 12.52 : Résultats du test G effectué entre les couvées (G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Taille des nichées (nb jeunes)	G partiel	Chi carré théorique (p=0,05)
1	0,861955	7,815
2	2,799404	7,815
3	6,921251	7,815
4	0,722814	7,815
5	3,140602	7,815
6	2,013153	7,815
G corrigé	**16,45918**	**24,996**

Comme pour les couvées, aucune différence significative n'est observée entre les différentes périodes en ce qui concerne le nombre de jeunes par nichée (nichées précoces) : les valeurs du G corrigé et des G partiels sont toutes inférieures aux seuils théoriques de significativité.

- Nombre de jeunes par nichée – Nichées tardives

Les caractéristiques concernant cette variable démographique pour les différentes périodes sont reprises dans les figures ci-après.

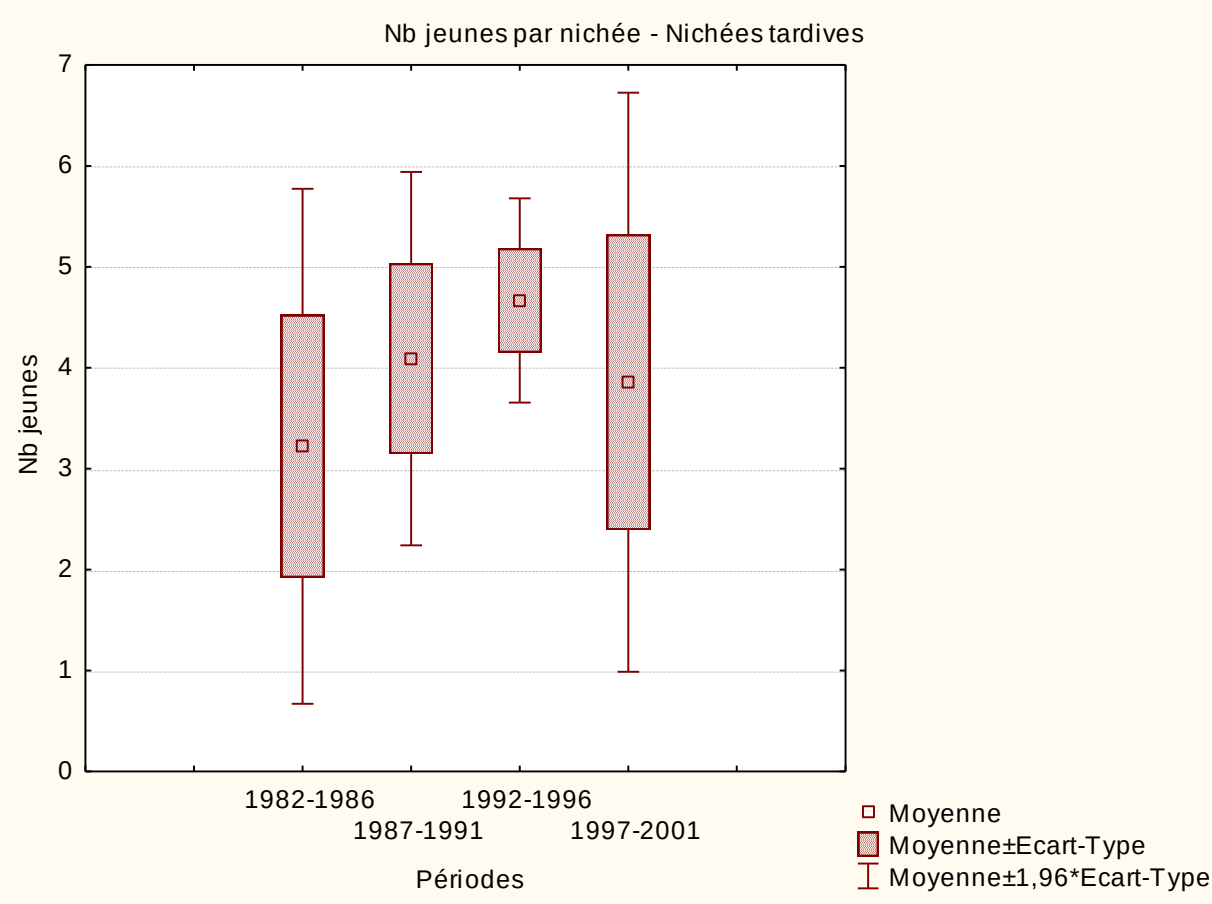


Figure 12.51 : Nombre de jeunes par nichée pour les nichées tardives ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

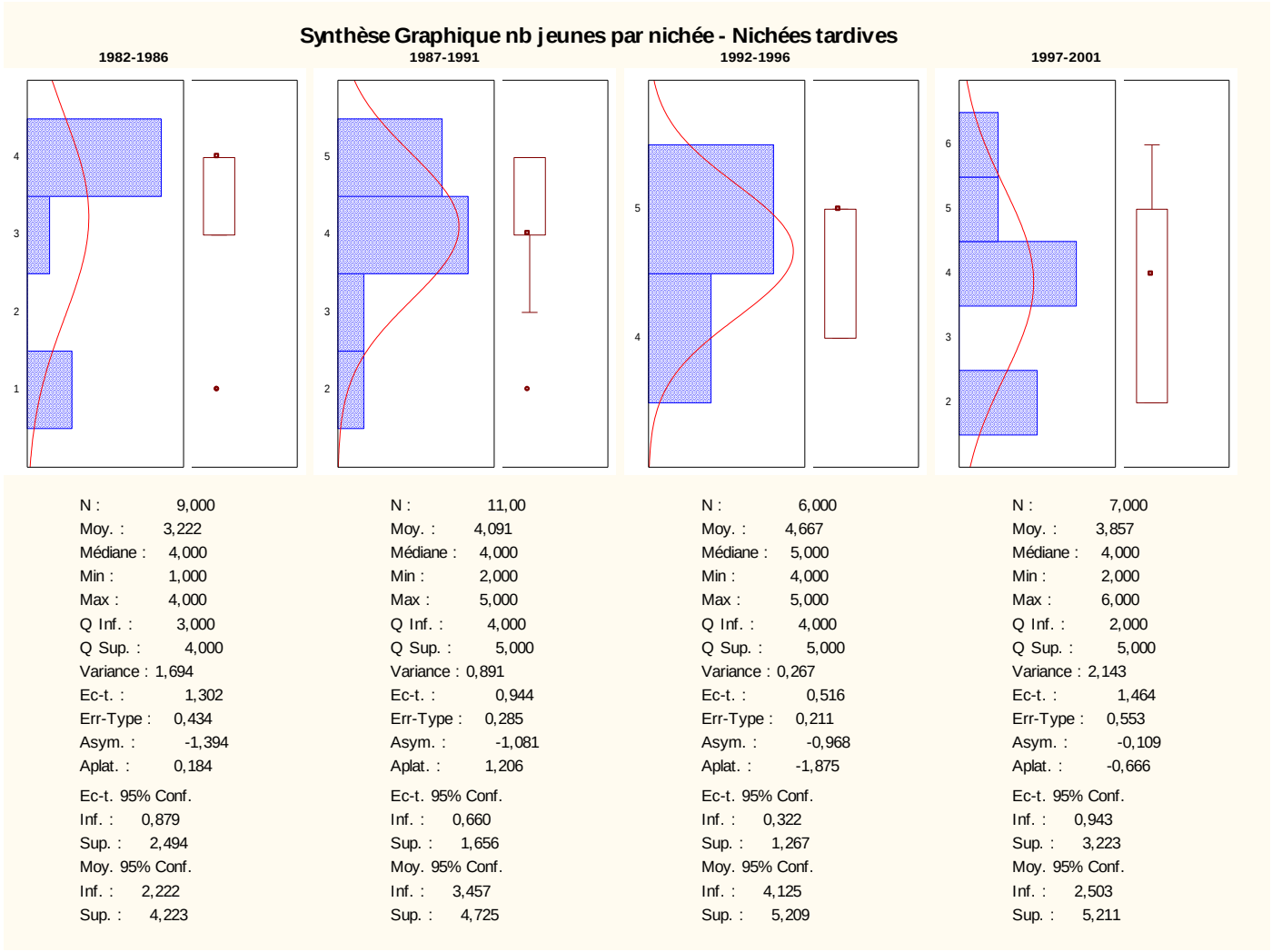


Figure 12.52 : Nombre de jeunes par nichée pour les nichées tardives ; synthèse graphique pour les périodes 1982-1986, 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001.

1

Les résultats du test G effectué sur les différentes périodes sont repris dans le tableau ci-dessous.

Tableau 12.53 : Résultats du test G effectué entre les couvées (G partiel et G corrigé ; Chi carré théorique).

Taille des nichées (nb jeunes)	G partiel	Chi carré théorique (p=0,05)
1	1,592735	7,815
2	1,615775	7,815
3	0,295913	7,815
4	0,978346	7,815
5	4,534899	7,815
6	0,796584	7,815
G corrigé	**9,814253**	**24,996**

Aucune différence significative n'est observée entre les différentes périodes en ce qui concerne le nombre de jeunes par nichée (nichées tardives) : les valeurs du G corrigé et des G partiels sont toutes largement inférieures aux seuils théoriques de significativité.

- Longueur alaire des cincles adultes mâles

Les caractéristiques concernant cette variable morphologique pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000 sont reprises dans les figures qui suivent.

Figure 12.53 : Longueur alaire des cincles adultes mâles ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

1

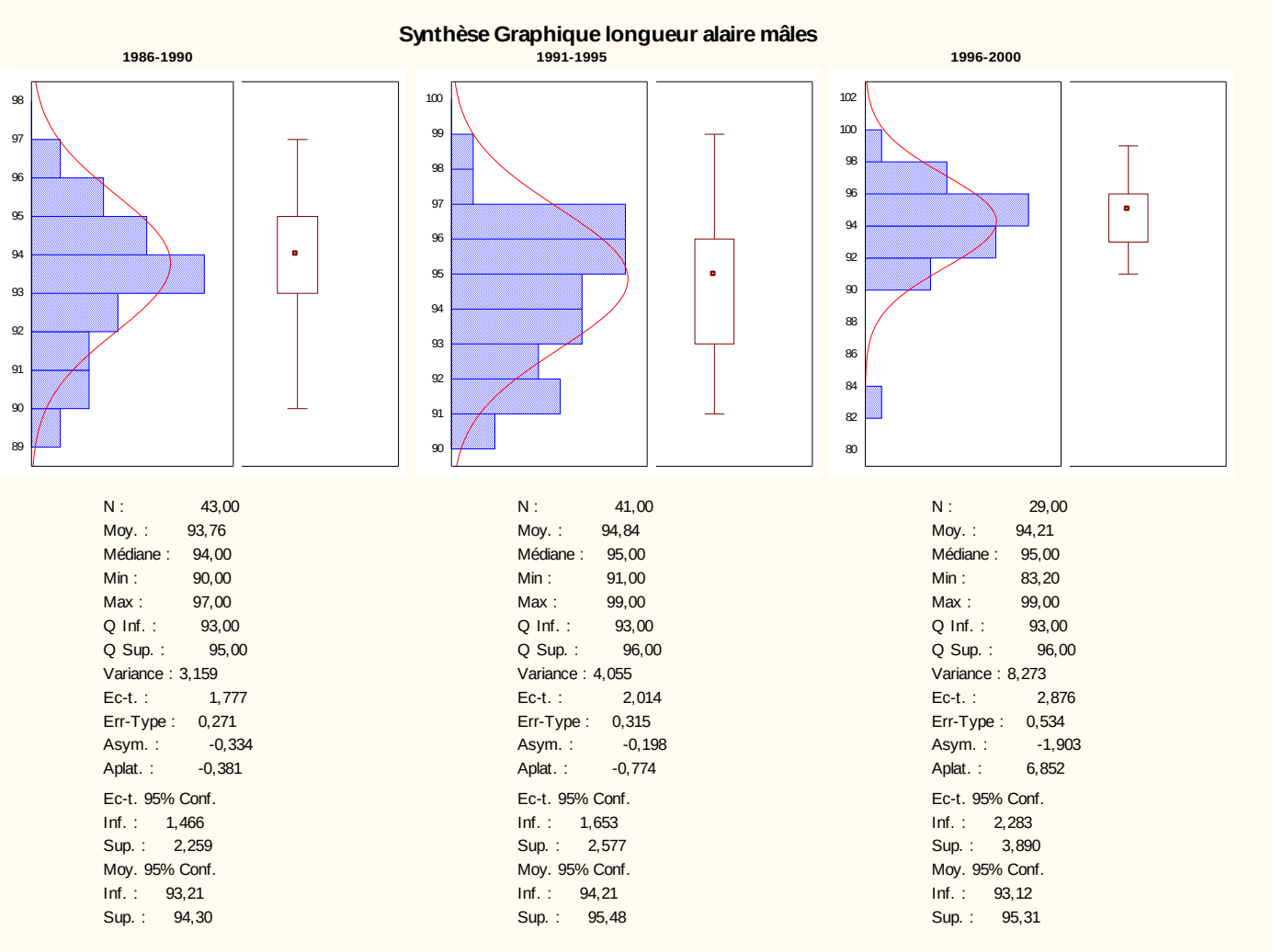


Figure 12.54 : Longueur alaire des cincles adultes mâles ; synthèse graphique pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

Les résultats du test de Kruskall-Wallis sont repris dans le tableau 12.54.

Tableau 12.54 : Résultats du test de Kruskall-Wallis effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « longueur alaire des cincles mâles ».

H (valeur observée)	6,068
H (valeur critique)	5,991
ddl	2
p-value unilatérale	0,048
Alpha	0,05

Au seuil de signification Alpha=0,050 on peut rejeter l'hypothèse nulle d'absence de différence entre les 3 échantillons. Autrement dit, la différence entre les échantillons est significative.

Par contre, les résultats du test ANOVA ne confirment pas ces résultats (tableau 12.55). Le seuil de significativité est, toutefois, ici peu élevé (p = 0,079).

Tableau 12.55 : Résultats du test d'analyse de la variance (ANOVA) effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « longueur alaire des cincles mâles » - Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables (H0 = Y=Moy(Y)).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	2	24,849	12,424	2,595	0,079
Résidus	110	526,560	4,787		
Total	112	551,409			

- Longueur alaire des cincles adultes femelles

Les caractéristiques concernant cette variable morphologique pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000 sont reprises dans les figures qui suivent.

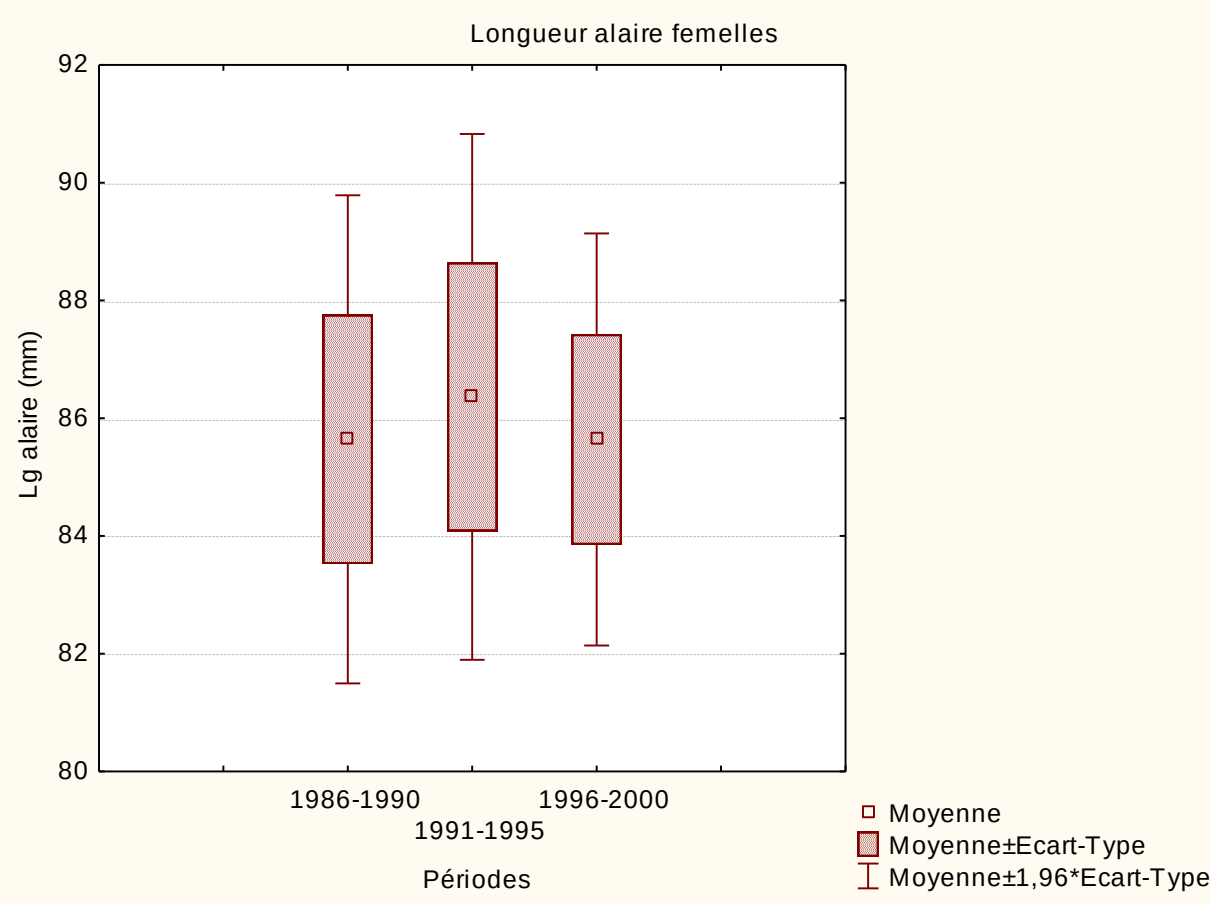


Figure 12.55 : Longueur alaire des cincles adultes femelles ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

1

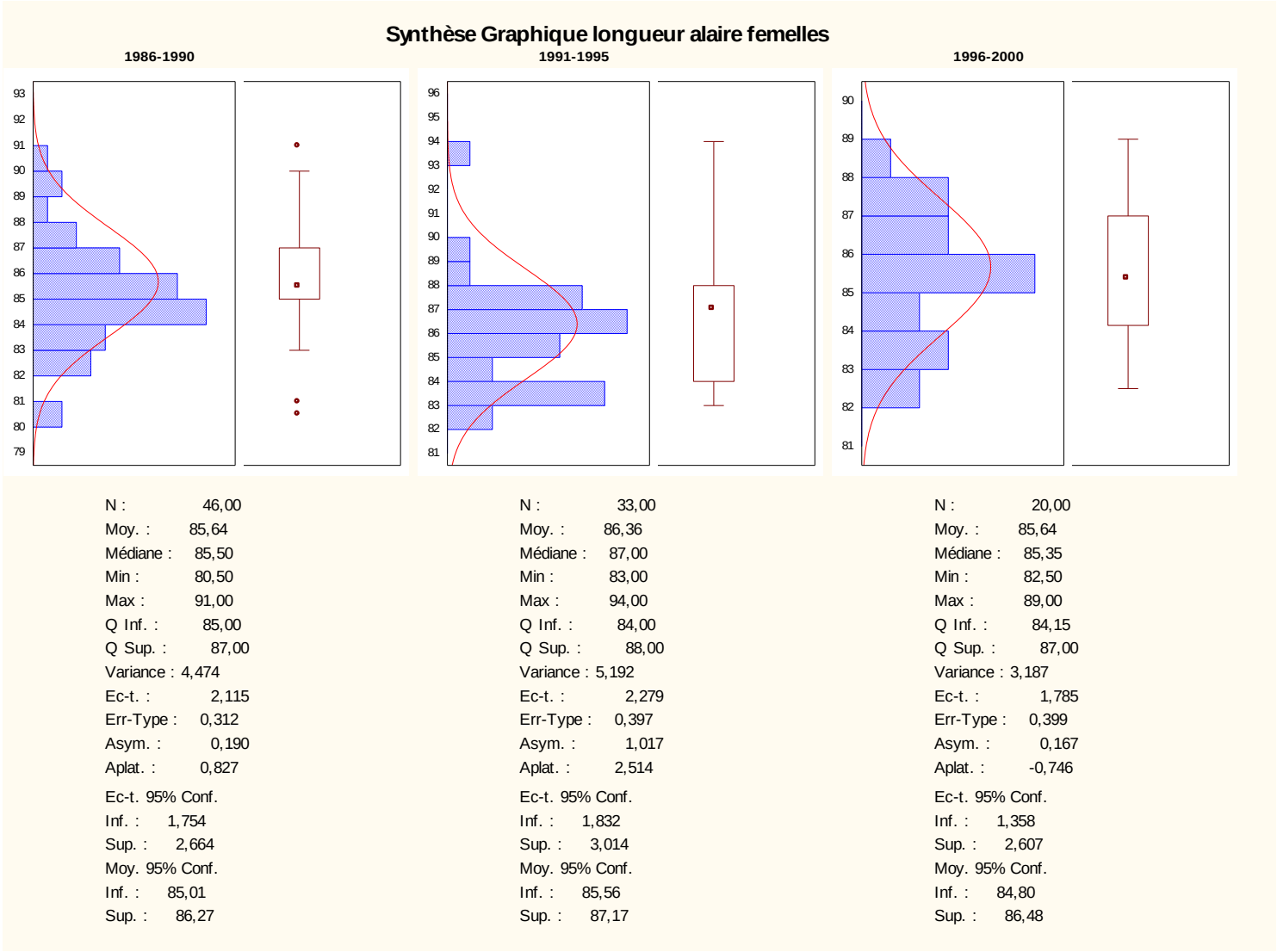


Figure 12.56 : Longueur alaire des cincles adultes femelles ; synthèse graphique pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

Selon les résultats des tests statistiques, il n'y a pas de différence significative entre les différentes périodes concernant cette variable morphologique (tableaux 12.56 et 12.57).

Tableau 12.56 : Résultats du test de Kruskall-Wallis effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « longueur alaire des cincles femelles ».

H (valeur observée)	2,071
H (valeur critique)	5,991
ddl	2
p-value unilatérale	0,355
Alpha	0,05

Au seuil de signification Alpha=0,050 on ne peut pas rejeter l'hypothèse nulle d'absence de différence entre les 3 échantillons. Autrement dit, la différence entre les échantillons n'est pas significative.

Les tests ANOVA confirment ces résultats :

Tableau 12.57 : Résultats du test d'analyse de la variance (ANOVA) effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « longueur alaire des cincles femelles » - Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables (H0 = Y=Moy(Y)).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	2	11,491	5,746	1,289	0,280
Résidus	96	428,016	4,458		
Total	98	439,507			

➢ Poids des cincles adultes mâles

Les caractéristiques concernant cette variable morphologique sont reprises dans les figures qui suivent.

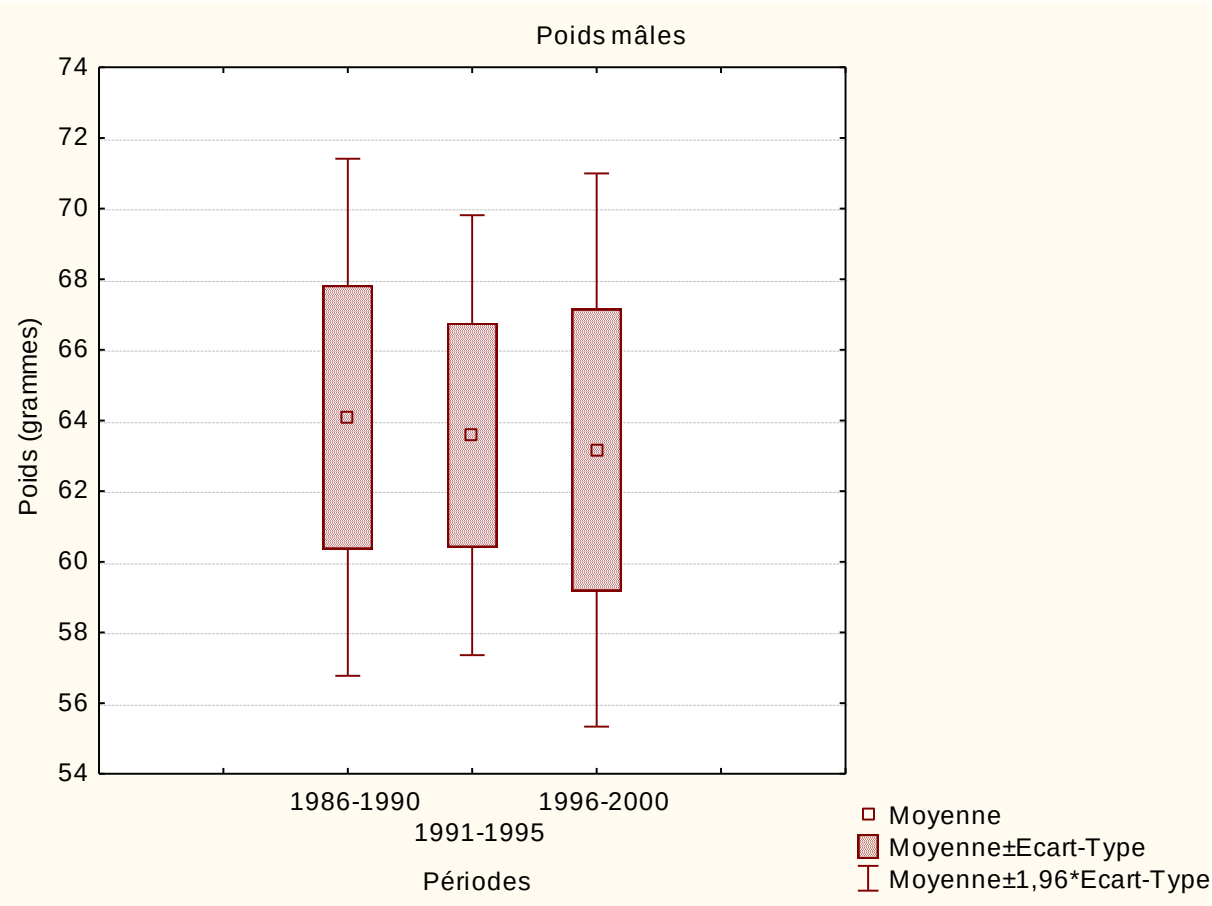


Figure 12.57 : Poids des cincles adultes mâles ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

1

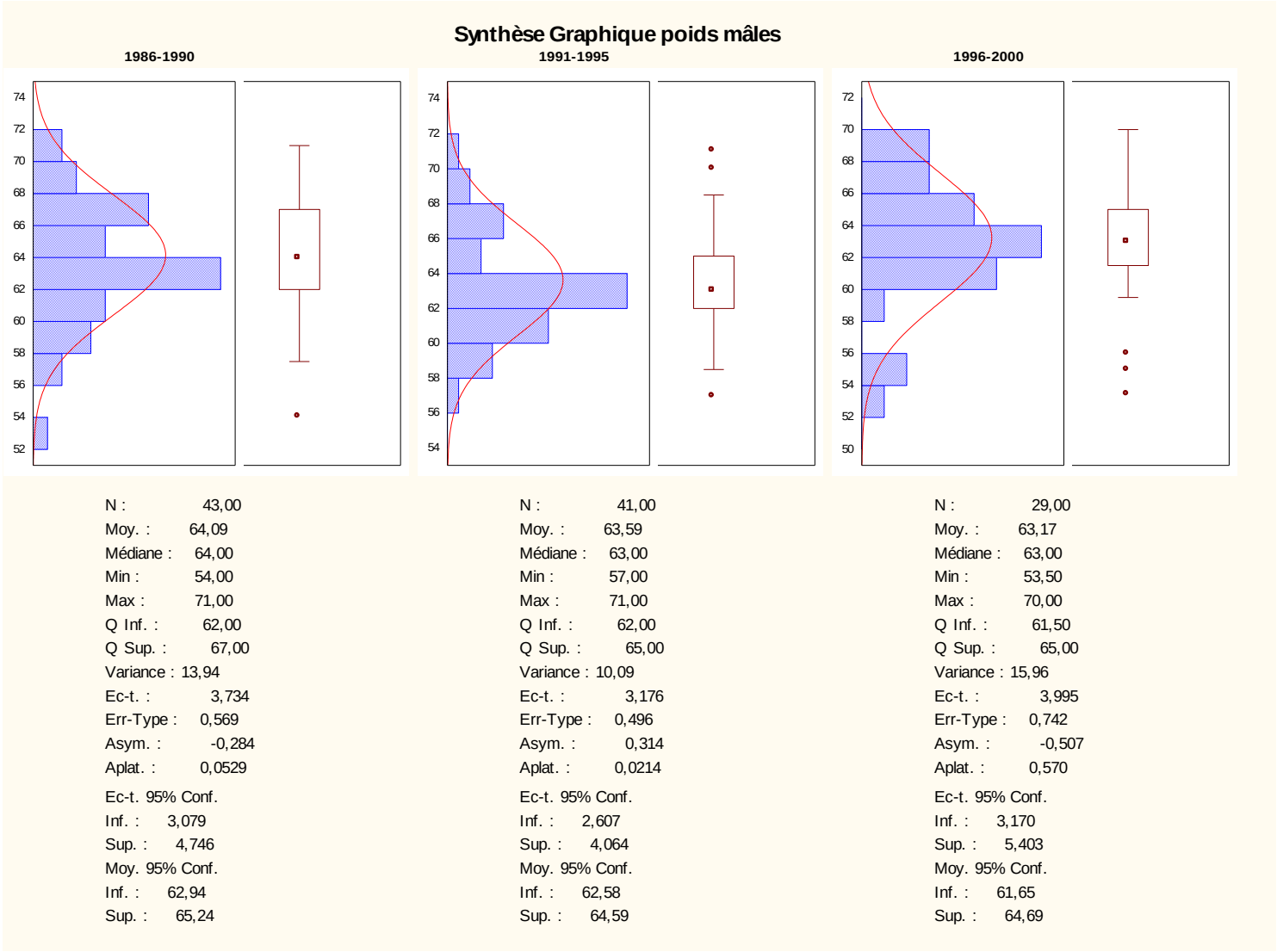


Figure 12.58 : Poids des cincles adultes mâles ; synthèse graphique pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

Aucune différence significative n'est observée entre les différentes périodes pour cette variable, quel que soit le test statistique utilisé (tableaux 12.58 et 12.59).

Tableau 12.58 : Résultats du test de Kruskall-Wallis effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « poids des cincles mâles ».

H (valeur observée)	0,850
H (valeur critique)	5,991
ddl	2
p-value unilatérale	0,654
Alpha	0,05

Au seuil de signification Alpha=0,050 on ne peut pas rejeter l'hypothèse nulle d'absence de différence entre les 3 échantillons. Autrement dit, la différence entre les échantillons n'est pas significative.

Les tests ANOVA confirment, ici aussi, ces résultats :

Tableau 12.59 : Résultats du test d'analyse de la variance (ANOVA) effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « poids des cincles mâles » - Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables (H0 = Y=Moy(Y)).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	2	15,369	7,684	0,589	0,557
Résidus	110	1435,925	13,054		
Total	112	1451,294			

➢ Poids des cincles adultes femelles

Les caractéristiques concernant cette variable morphologique sont reprises dans les figures qui suivent.

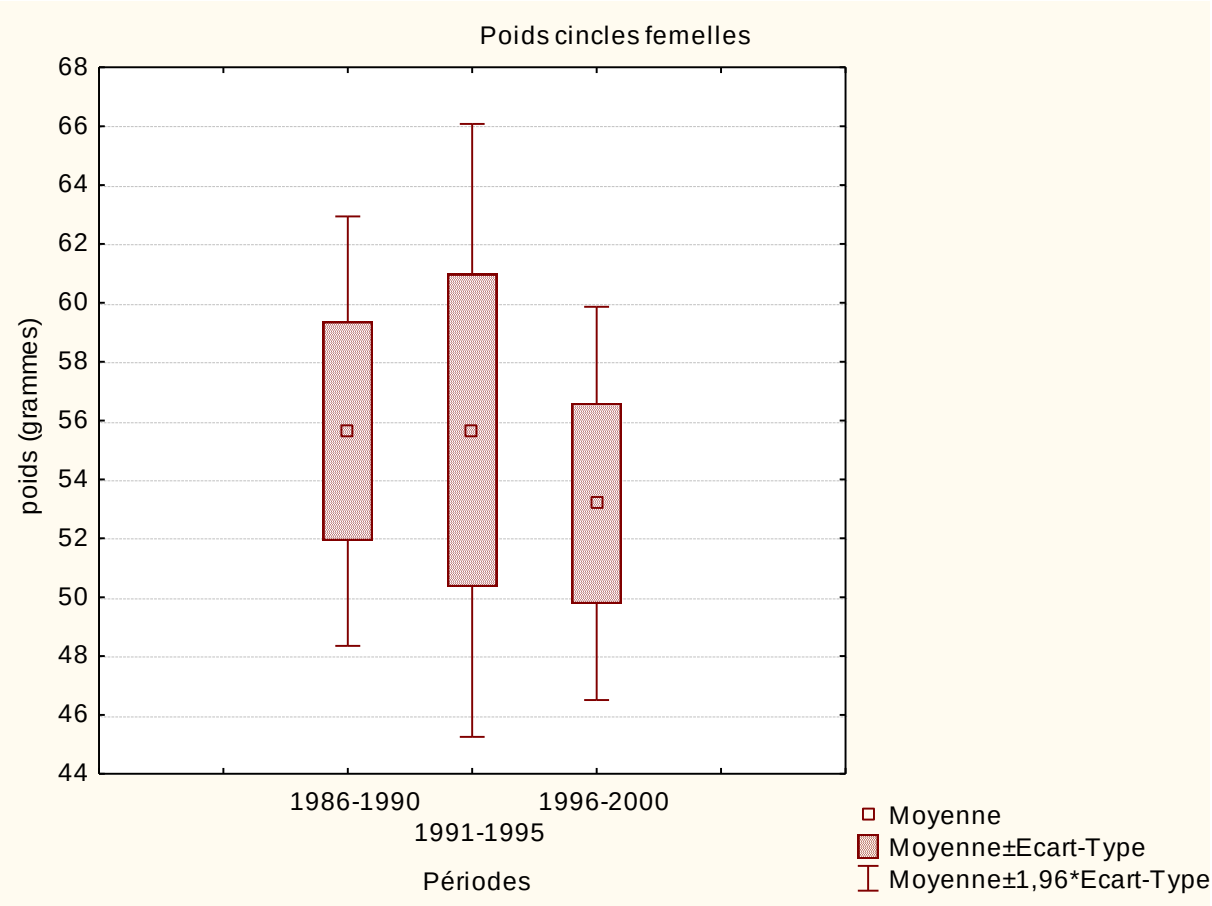


Figure 12.59 : Poids des cincles adultes femelles ; moyenne, écart-type et intervalle de confiance pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

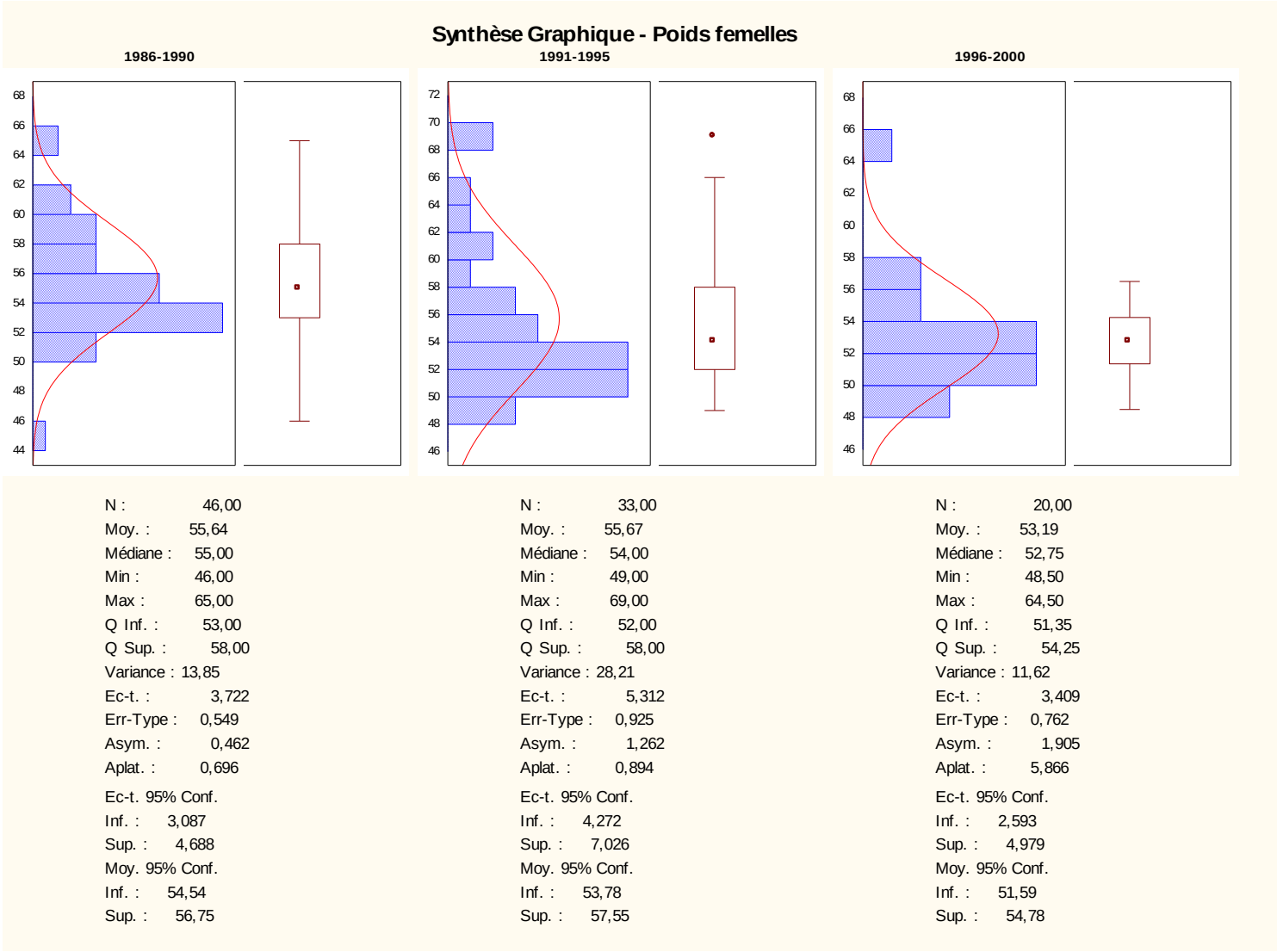


Figure 12.60 : Poids des cincles adultes femelles ; synthèse graphique pour les périodes 1986-1990, 1991-1995 et 1996-2000.

Les résultats du test de Kruskall-Wallis sont repris dans le tableau 12.60.

Tableau 12.60 : Résultats du test de Kruskall-Wallis effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « poids des cincles femelles ».

H (valeur observée)	8,020
H (valeur critique)	5,991
ddl	2
p-value unilatérale	0,018
Alpha	0,05

Au seuil de signification Alpha=0,050 on peut rejeter l'hypothèse nulle d'absence de différence entre les 3 échantillons. Autrement dit, la différence entre les échantillons est significative.

Le test d'analyse de la variance (ANOVA) ne confirme pas ces résultats (tableau 12.61) :

Tableau 12.61 : Résultats du test d'analyse de la variance (ANOVA) effectué entre les différentes périodes pour la variable morphologique « poids des cincles femelles » - Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables (H0 = Y=Moy(Y)).

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	2	97,136	48,568	2,669	0,074
Résidus	96	1746,970	18,198		
Total	98	1844,106			

Toutefois, le seuil de significativité est ici peu élevé. De plus, une analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 %, réalisée selon la méthode Newman-Keuls (SNK), indique qu'il existe une différence significative entre les périodes 1986-1990 et 1996-2000 pour cette variable (tableau 12.62).

Tableau 12.62 : Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % - méthode de Newman-Keuls (SNK)

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
1991-1995 ~ 1996-2000	2,482	2,053	2,381	0,105	Non
1991-1995 ~ 1986-1990	0,025	0,026			Non
1986-1990 ~ 1996-2000	2,456	2,150	1,985	0,034	Oui

12.2. Facteurs influençant la densité de cincles plongeurs sur différents cours d'eau luxembourgeois ——————————

12.2.1. Résultats des recensements effectués sur différents cours d'eau luxembourgeois

Le tableau et la figure ci-après reprennent les résultats des recensements de cincles plongeurs effectués entre 2001 et 2005 sur différents cours d'eau du Grand Duché de Luxembourg.

La longueur des différentes sections de cours d'eau prospectées varie de 1,6 à 23 kilomètres. Les densités de cincles observées vont de 0 (section n°12 : la Woltz de Trois Vierges à Basbellain) à 7,8 territoires/10km de cours d'eau (section n°1 : l'Our des Trois Frontières à Dornauelsmuhle). C'est également sur cette section que l'on observe le plus faible nombre de ponts par kilomètre et une valeur maximale pour l'I.B.G.N. A contrario, c'est sur la section n°12, dont l'indice I.B.G.N. est égal à 3, que l'on observe le plus grand nombre de ponts par kilomètre. La pente de ces sections varie de 0,43 à 27,11 m/km, et l'I.B.G.N. varie de 3 (qualité de l'eau moyenne) à 5 (qualité de l'eau très bonne).

Tableau 12.63 : Résultat des recensements de cincles plongeurs effectués sur différents cours d'eau du Grand Duché de Luxembourg (numéro de section, section prospectée et année de prospection, longueur de la section (km), abondance des cincles sur cette section (nombre de territoires /10 km), qualité biologique de l'eau (mesurée par l'indice I.B.G.N., données fournies par le Centre Gabriel Lippmann), pente de la section (m/km), nombre de ponts par km).

n°	Section + année	Longueur	Abondance	I.B.G.N.	Pente	Ponts
	Our - 2003					
1	3 frontières- Dornauelsmuhle	18	7,8	5	3,33	0,17
2	Dorn.- Stolzembourg	13,2	4,6	4	2,65	0,3
3	Vianden-Sûre	12,2	0,8	3	2,46	0,66
	Wiltz - 2002					
4	Frontière belge - Wiltz	12,2	3,3	4	5,74	1,64
5	Wiltz - Kautenbach	10,6	3,8	4	6,13	2,08
6	Kautenbach - Sûre	5,2	5,8	5	3,85	1,35
7	Kirel	11	5,45	4	10,45	0,64
8	Himmelbaach	1,6	6,25	5	15,63	2,5
	Clerve-Woltz - 2002					
9	Kautenbach - Lellingen	10,4	2,9	5	4,09	2,12
10	Lellingen - Clervaux	13,6	2,9	4	5,7	1,69
11	Clervaux - TroisVierges	9,4	2,1	5	4,26	1,38
12	TroisVierges - Basbellain	6	0	3	5,83	2,5
13	Irbich	5,4	5,6	4	15,74	0,74
14	Tretterbaach	5,6	3,6	5	5,36	1,61
15	Emeschbaach	3	3,3	4	3,33	1
	Syre – 2003					
16	Syre	8,8	2,27	3	8,41	1,82
	Affluents Syre	12	4,17	4	19,83	1,17
17	Schlambaach	4,5	6,67	4	27,11	0,67
18	Breinertbaach + Biwerbaach	4,2	2,38	4	11,42	1,67
19	Wueltbersbaach	3,3	3,03	4	20,6	1,21
	Attert – 2005					
20	Confluence - Rédange	23	0,43	3	2,70	1,09
21	Rédange – Attert (B)	6,6	3,03	4	3,18	1,06

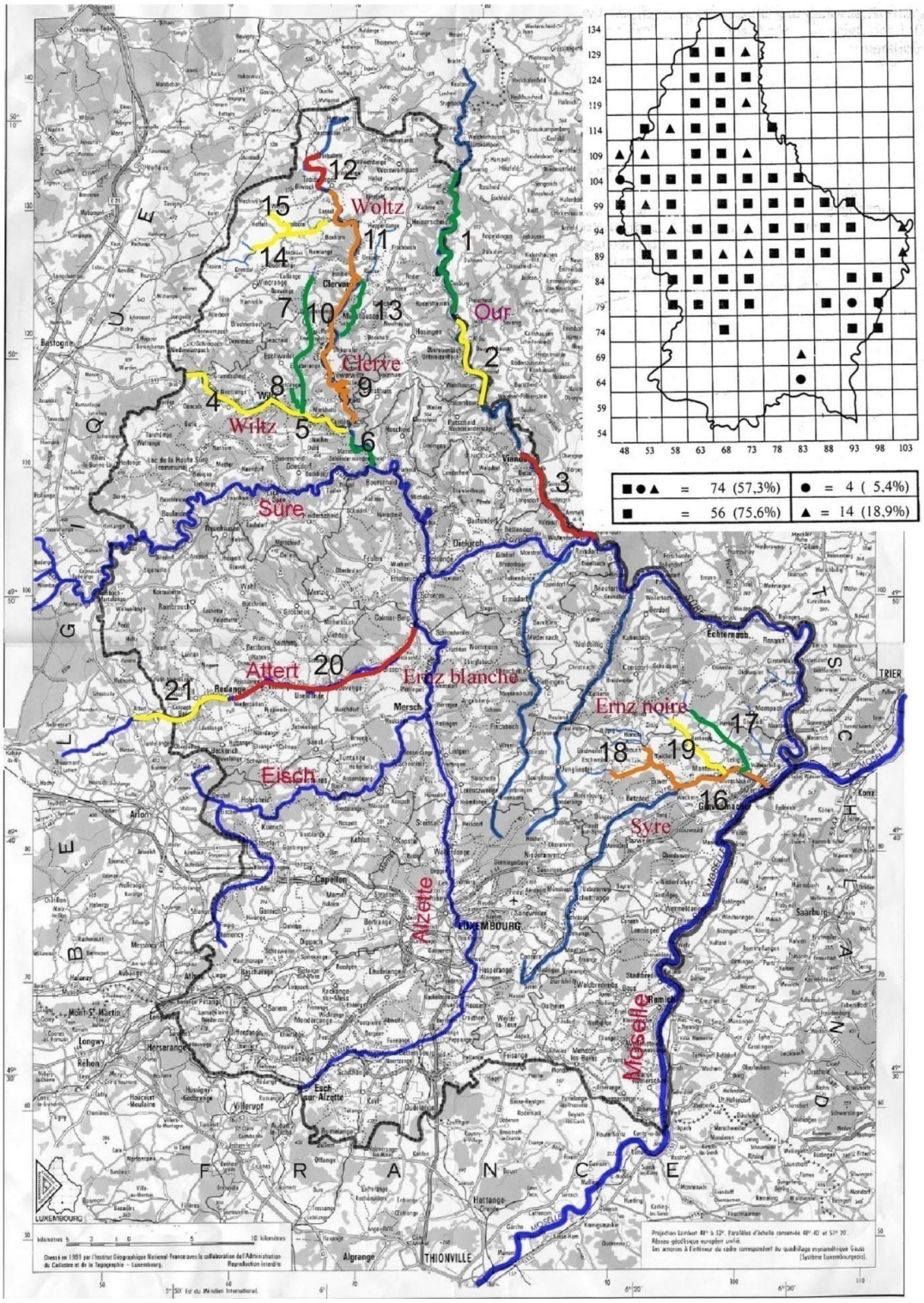


Figure 12.61 : localisation des sections de cours d'eau prospectées (les numéros font référence à la première colonne du tableau 12.46), et densités de cincles sur ces cours d'eau (rouge = moins de 1 territoire/10 km ; orange = de 1 à 3 territoires/10 km ; jaune = entre 3 et 5 territoires/10 km ; vert = plus de 5 territoires/10 km).

12.2.2. Facteurs influençant la densité de cincles sur les cours d'eau luxembourgeois

- ***Influence de la qualité de l'eau, de la pente du cours d'eau et du nombre de ponts/km***

A. <u>Corrélations simples</u>

● *Densité vs. Qualité biologique de l'eau (I.B.G.N.)*

La qualité de l'eau mesurée par la technique de l'IBGN n'étant pas une variable continue, mais bien une variable catégorielle, nous avons utilisé des tests non paramétriques pour vérifier s'il existait bien une corrélation entre la qualité de l'eau et la densité de cincles plongeurs.

Les tests de significativité univariés (ANOVA) réalisés sur les densités de cincles observées sur les différents tronçons ont mis en évidence un lien significatif ($p<0,05$) entre cette variable et la qualité de l'eau (tableau n°12.64 et figure 12.62).

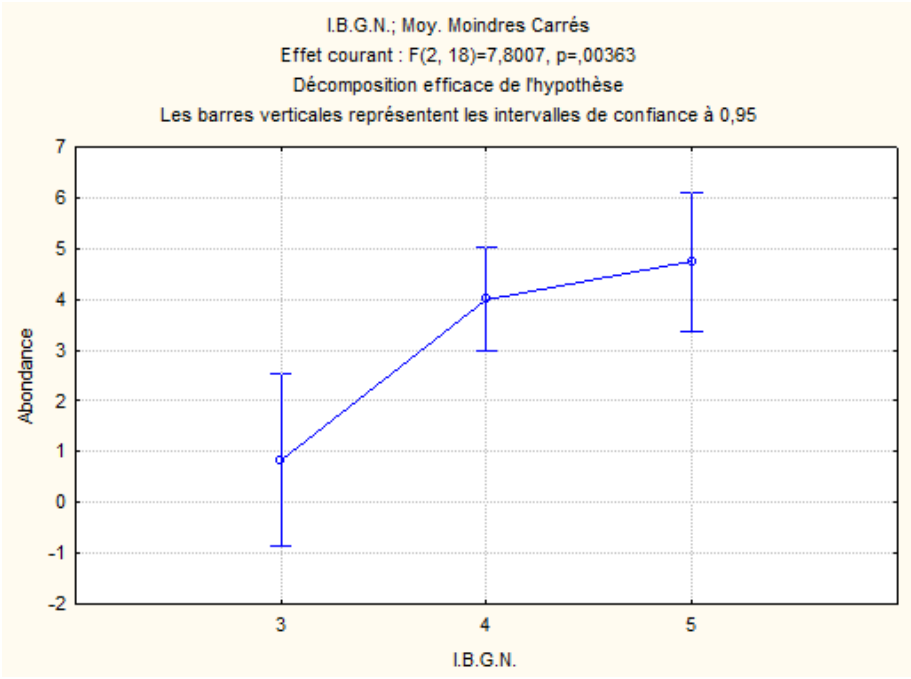


Figure 12.62: Evolution de l'abondance de cincles plongeurs (nb de territoires/10km de cours d'eau) en fonction de l'I.B.G.N.

Tableau 12.64 : Résultats des tests ANOVA réalisés sur les variables 'Abondance des cincles sur les tronçons prospectés' (nb de territoires/10km) et 'I.B.G.N.de ces tronçons'.

Tests Univariés de Significativité pour Abondance (Feuille de données1) Paramétrisation sigma-restreinte Décomposition efficace de l'hypothèse

	SC	Degr. de - Liberté	MC	F	P
ord. origine	181,082	1	181,082	70,459	≤ 0,0000005
I.B.G.N.	40,096	2	20,048	7,801	0,0036
Erreur	46,260	18	2,570		

● *Densité vs. Nombre de ponts*

Aucune corrélation significative n'est observée entre les densités de cincles observées et le nombre de ponts sur ces sections de rivières (p = 0,22) (figure 12.63).

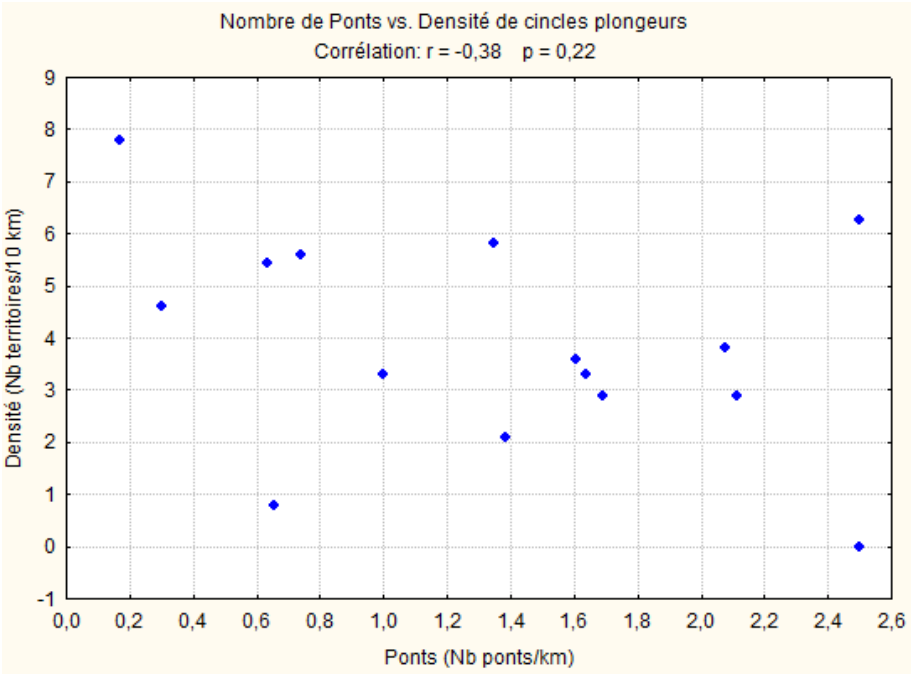


Figure 12.63 :Densités de cincles observées sur différents cours d'eau luxembourgeois (nb territoires/10km) en fonction du nombre de ponts présents sur ces cours d'eau (nb ponts/km).

● *Densité vs. Pente des cours d'eau*

Bien que l'on observe une certaine tendance positive sur le graphe ci-dessous, comme pour le point précédent, la corrélation entre la pente des cours d'eau et la densité de cincles n'est pas significative (p = 0,16).

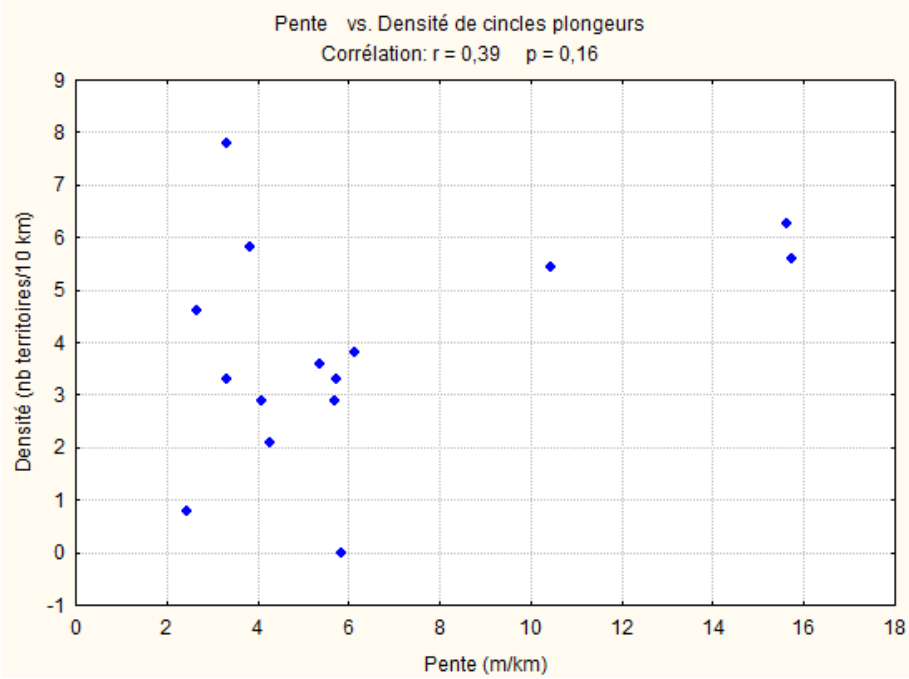


Figure 12.64 :Densités de cincles observées sur différents cours d'eau luxembourgeois (nb territoires/10km) en fonction de la pente de ces cours d'eau (m/km).

B. *Analyse de covariance (ANCOVA)*

Afin d'analyser l'influence combinée de ces 3 facteurs sur les densités de cincles observées, nous avons réalisé une analyse de covariance (Ancova) dont les résultats sont présentés ci-après.

Les résultats obtenus à l'aide de ce test sont très significatifs : ce sont ainsi 69% de la variabilité complète observée dans les densités de cincles plongeurs qui sont expliqués par les variations de la qualité biologique de l'eau, de la pente de ces cours d'eau et du nombre de ponts par section de cours d'eau. L'I.B.G.B. explique à

lui seul 42% de la variabilité complète observée, tandis que la pente des cours d'eau et le nombre de ponts expliquent respectivement 13 et 14% de cette variabilité.

Résultats Régress. Multiple

Var dép. : Abondance R Multiple = 0,830 F = 11,821
R^2= 0,689 dl = 3,16
Nb d'obs. : 20 R^2 ajusté = 0,631 p = 0,0002
Erreur-type de l'estim. : 1,269
Ord.Orig : -3,965 Err.-Type: 1,750 t(16) = -2,266 p = 0,0377

IBGN bêta=,655 Pente bêta=,424 Nb ponts/km bêta=-,39
R^2 partiel IBGN=0,42
R^2 partiel Pente=0,13
R^2 partiel Nb ponts/km=0,14

Les résultats obtenus sont également exposés plus loin, sous la forme de profils de désirabilité. La Désirabilité maximale est définie dans ce cas-ci comme étant les valeurs des différents facteurs (IBGN, pente et nombre de ponts/km) qui permettent d'obtenir la densité la plus élevée de cincles plongeurs. L'étude des profils de désirabilité permet de déterminer visuellement les niveaux des variables prédictives qui produisent les réponses prévues les plus désirables sur les variables dépendantes (StatSoft (2010), STATISTICA (logiciel d'analyse des données), version 9.1. www.statsoft.fr.).

Pour tracer ces graphiques, nous avons dû déterminer à quelles valeurs de désirabilité (comprise entre 0 et 1) correspondent différentes valeurs de densité des cincles plongeurs. Nous avons fixé qu'une désirabilité égale à 0 correspond à une densité de cincles plongeurs égale à 0 territoire par 10 km ; une désirabilité de 0,5 correspond à 4 territoires observés sur 10 km, et une désirabilité égale à 1 correspond à une densité de 8 territoires de cincles sur 10 km, soit le maximum que nous avons pu observer lors de nos recensements.

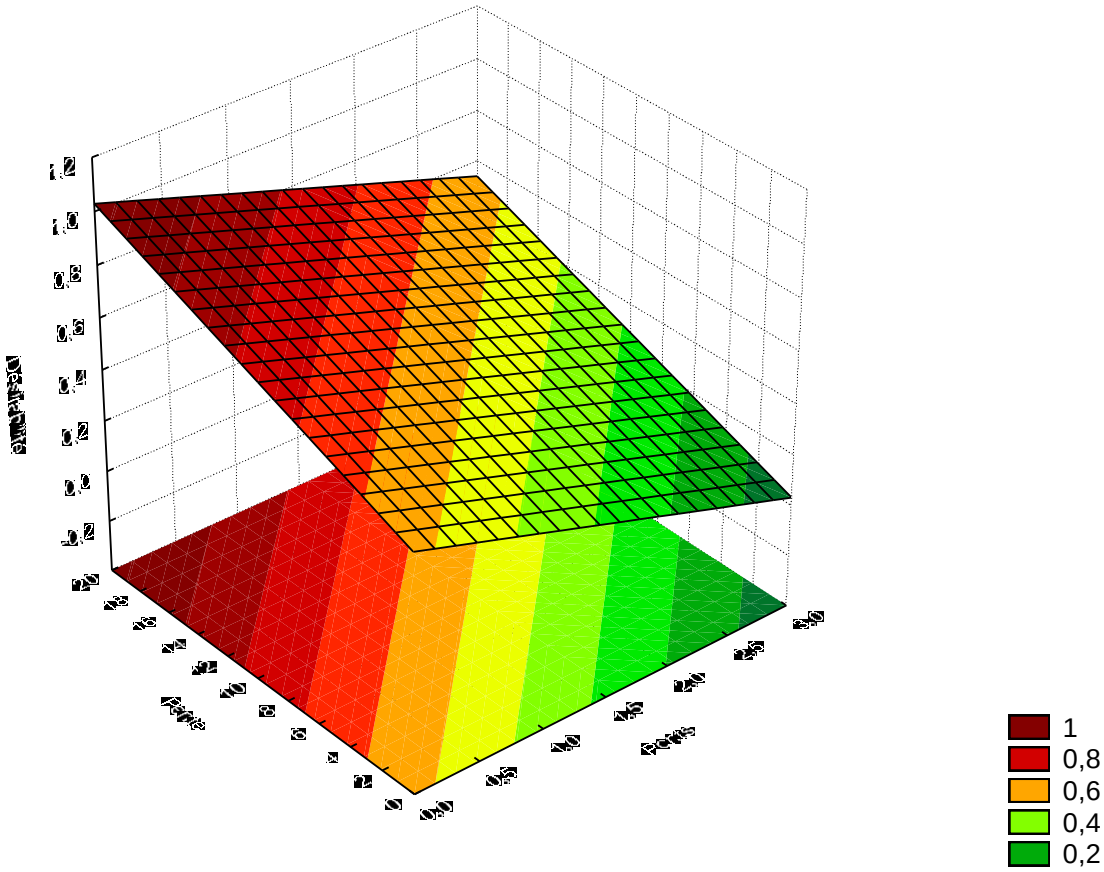


Figure 12.65 : Profil de désirabilité – Influence de la pente (m/km) et du nombre de ponts par section de cours d'eau (nb ponts/km) sur les densités de cincles plongeurs (désirabilité 0 = 0 territoire de cincles recensés par 10 km de cours d'eau ; désirabilité 1 = 8 territoires de cincles recensés par 10 km de cours d'eau).

On observe sur ce premier graphe qu'il existerait une relation quasi linéaire entre la pente et la désirabilité, ainsi qu'entre le nombre de ponts par kilomètre et la désirabilité. En d'autres termes, pour une valeur constante d'I.B.G.N., plus la pente du cours d'eau est élevée et moins il y a de ponts sur ce cours d'eau, plus la densité de cincles plongeurs sera élevée.

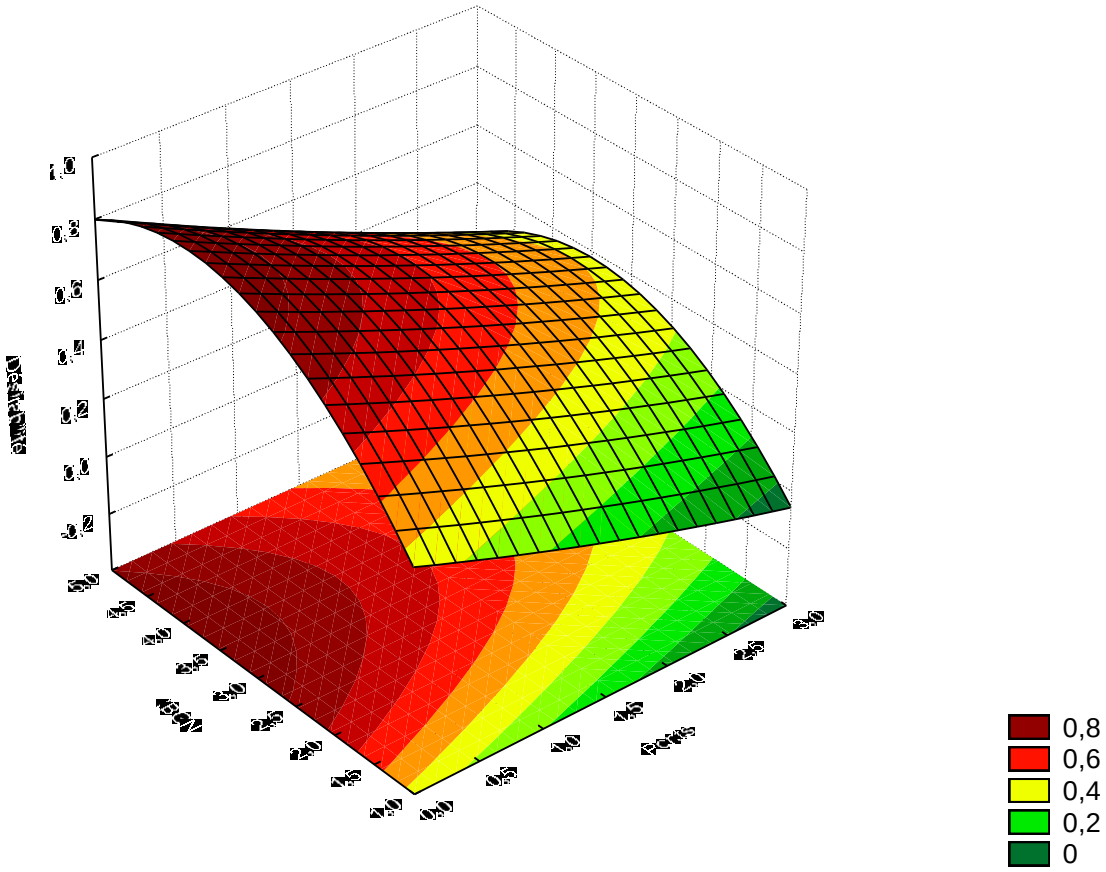


Figure 12.66 : Profil de désirabilité – Influence de la qualité biologique de l'eau (IBGN) et du nombre de ponts par section de cours d'eau (nb ponts/km) sur les densités de cincles plongeurs (désirabilité 0 = 0 territoire de cincles recensés par 10 km de cours d'eau ; désirabilité 1 = 8 territoires de cincles recensés par 10 km de cours d'eau).

De même, pour une pente constante, ce sont les valeurs d'I.B.G.N. les plus élevées qui sont les plus intéressantes pour le cincle plongeur. Mais la relation entre l'I.B.G.N., le nombre de ponts par section et la désirabilité n'est plus linéaire dans ce cas-ci, comme elle l'était pour la pente et le nombre de ponts par section.

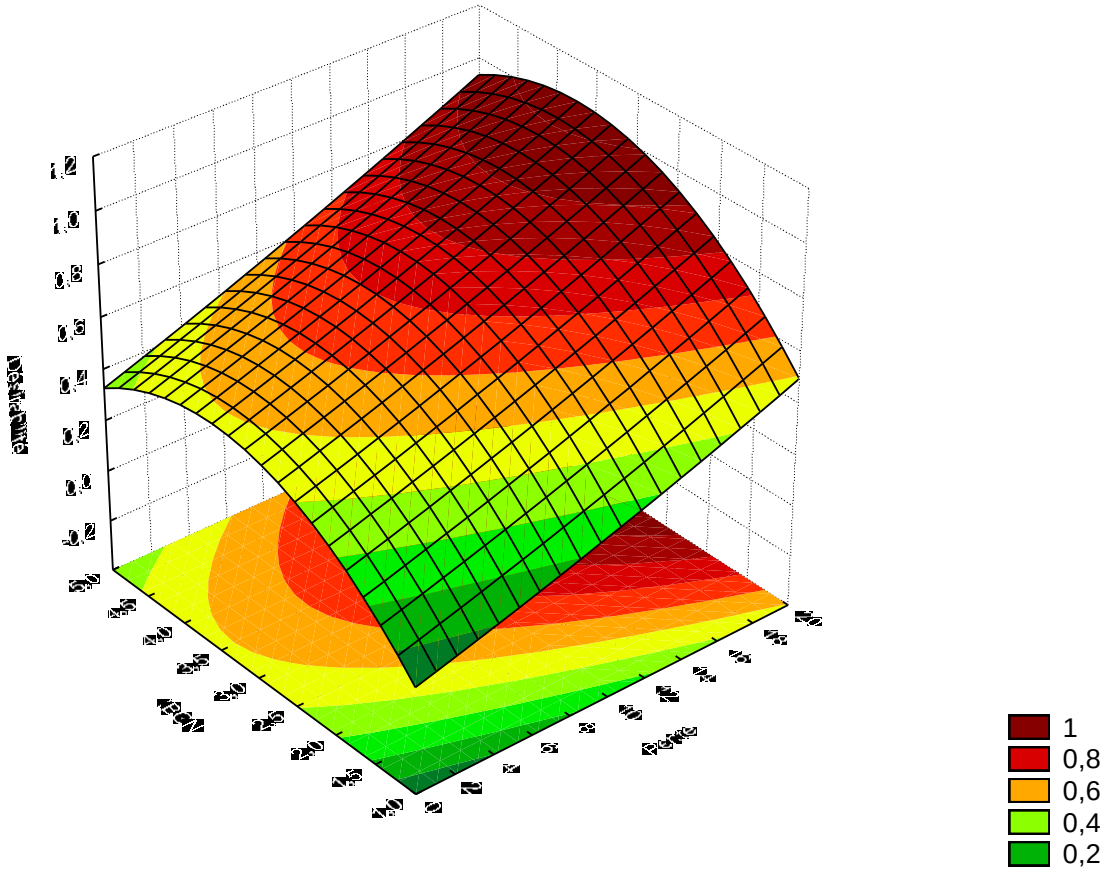


Figure 12.67 : Profil de désirabilité – Influence de la pente (m/km) et de la qualité biologique de l'eau (IBGN) sur les densités de cincles plongeurs (désirabilité 0 = 0 territoire de cincles recensés par 10 km de cours d'eau ; désirabilité 1 = 8 territoires de cincles recensés par 10 km de cours d'eau).

Enfin, on observe sur ce graphe que plus la qualité biologique de l'eau est élevée, plus la désirabilité l'est également. Mais cette relation entre la désirabilité et la qualité de l'eau n'est pas linéaire comme on avait pu l'observer sur le premier graphe pour la pente et le nombre de ponts par tronçon. Comme pour le second graphe, elle a plutôt un profil logarithmique avec des valeurs maximales pour la désirabilité lorsque les valeurs de l'I.B.G.N. sont comprises entre 4 et 5, puis une diminution de cette désirabilité de plus en plus marquée au fur et à mesure que les valeurs d'I.B.G.N. diminuent.

- ***Influence des caractéristiques du cours d'eau et du patron d'occupation des berges***

Le tableau 12.85 et la figure 12.76 repris en annexe 12.6 reprennent les 20 facteurs (F1 à F20) associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACM, ainsi que le pourcentage de variance pour chacun de ces facteurs. On observe ainsi que les facteurs F1, F2 et F3 expliquent respectivement 29,8%, 18,4% et 14% de la variance totale observée.

Le tableau 12.65 reprend également la contribution de ces différentes modalités à la définition des facteurs F1, F2 et F3. Les contributions des différentes modalités pour les 20 facteurs sont reprises dans le tableau 12.86 en annexe 12.7.

Tableau 12.65 : contributions des différentes modalités à la définition des facteurs F1, F2 et F3.

Facteur	Contribution <2,5%	Contribution ≥2,5%	Contribution ≥5%	Contribution ≥7,5%	Contribution ≥10%
F1	ô, po, v, in, pn, pn5, f, tr	v5, ur, a5, r, r5, cy, cy5, y	u, ur5, p, p5, ag, ag5, ff, ch, ch5, z, z5	/	/
F2	ô, in, u, a5, p, p5, ag, ag5, ff, f, r, z, z5	v, r5, cy, z5	v5, ur, ur5, cy5, ch	po, pn, pn5, ch5, y	tr
F3	po, u, a5, r, r5, cy5, tr, ch, ch5, y, z, z5	v5, cy	ô, in, ur, ur5, p5, pn, pn5, ag5, ff, f	v, p, ag	/

Pour la définition du facteur F1, on observe la contribution 'significative' (>2,5%) de nombreuses modalités de type 'constructions anthropiques' telles que v5, ur, ur5, r, r5, cy, cy5, y, z, z5. Mais d'autres modalités telles que la présence de forêts feuillues (ff), de prairies (p, p5) et de champs (ag, ag5) participent également à la définition de F1. Dix-neuf modalités participent chacune pour une valeur supérieure à 2,5% à la définition de F1 (contribution totale de ces 19 modalités = 93%), mais aucune de ces modalités ne participe pour plus de 7,5%, la modalité dont la contribution est la plus élevée étant z5 (6,923%).

Quinze modalités participent chacune pour une valeur supérieure à 2,5% à la définition de F2, la somme des contributions des 6 modalités les plus importantes étant supérieure à 56%. La modalité dont la contribution est la plus élevée est ‘tr’ (10,53%).

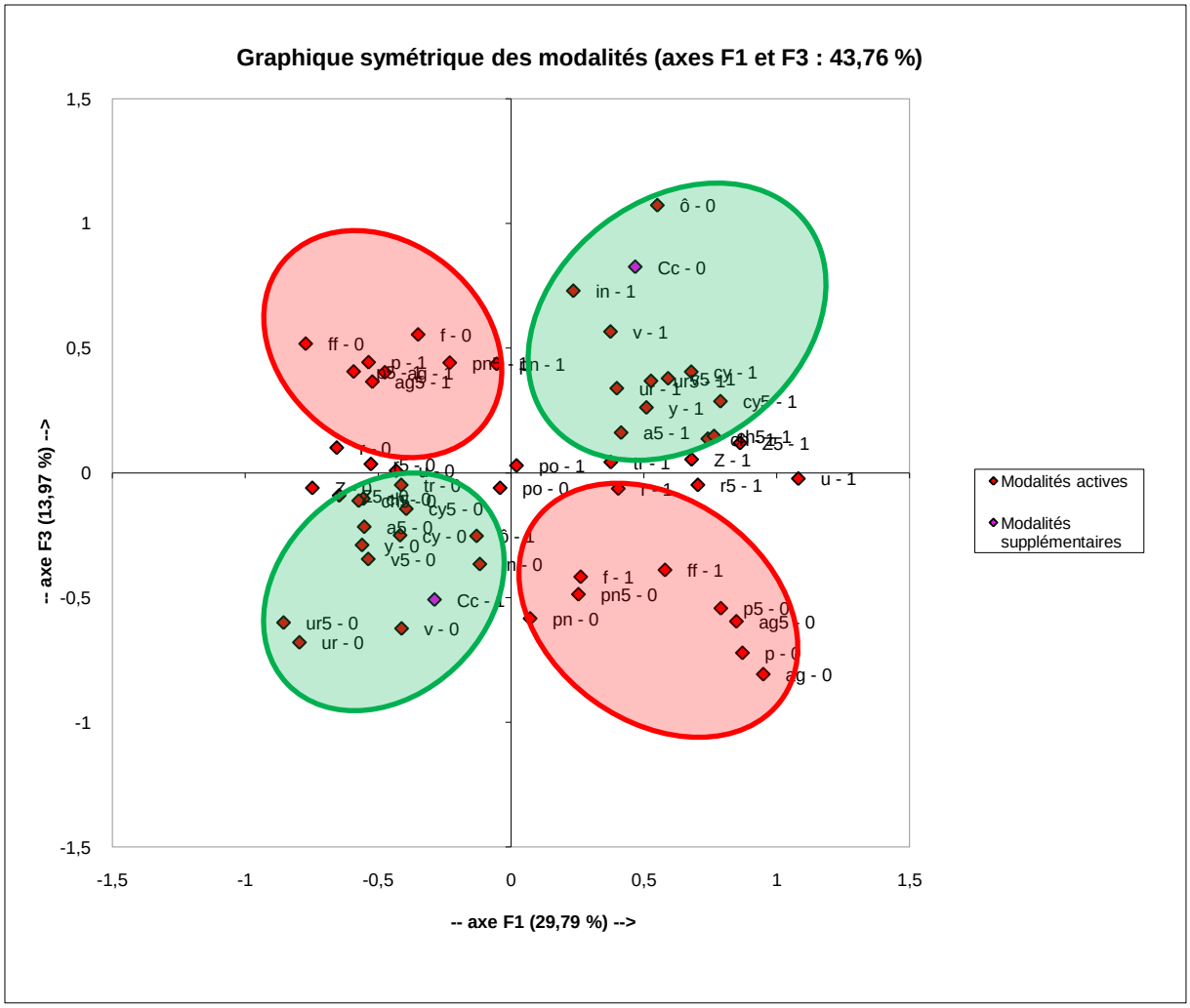
Quinze modalités participent également, chacune pour une valeur supérieure à 2,5%, à la définition de F3, la modalité ayant le ‘score’ le plus élevé étant v avec une valeur de 9,37%. La qualité de l’eau (ô) contribue de façon beaucoup plus importante pour la définition du facteur F3 (7,19%) que pour celle des facteurs F1 et F2 (respectivement 0,89% et 0,81%). De même, les modalités de type ‘urbanisation’ (v, v5, ur, ur5, in), ‘agricoles’ (p, p5, pn, pn5, ag, ag5) et forêts (ff, f) contribuent de façon importante pour la définition de F3. Par contre, les facteurs de type ‘routes, sentiers’ ne contribuent pas de façon importante pour la définition de ce facteur (à l’exception de la modalité ‘pistes cyclables’ cy).

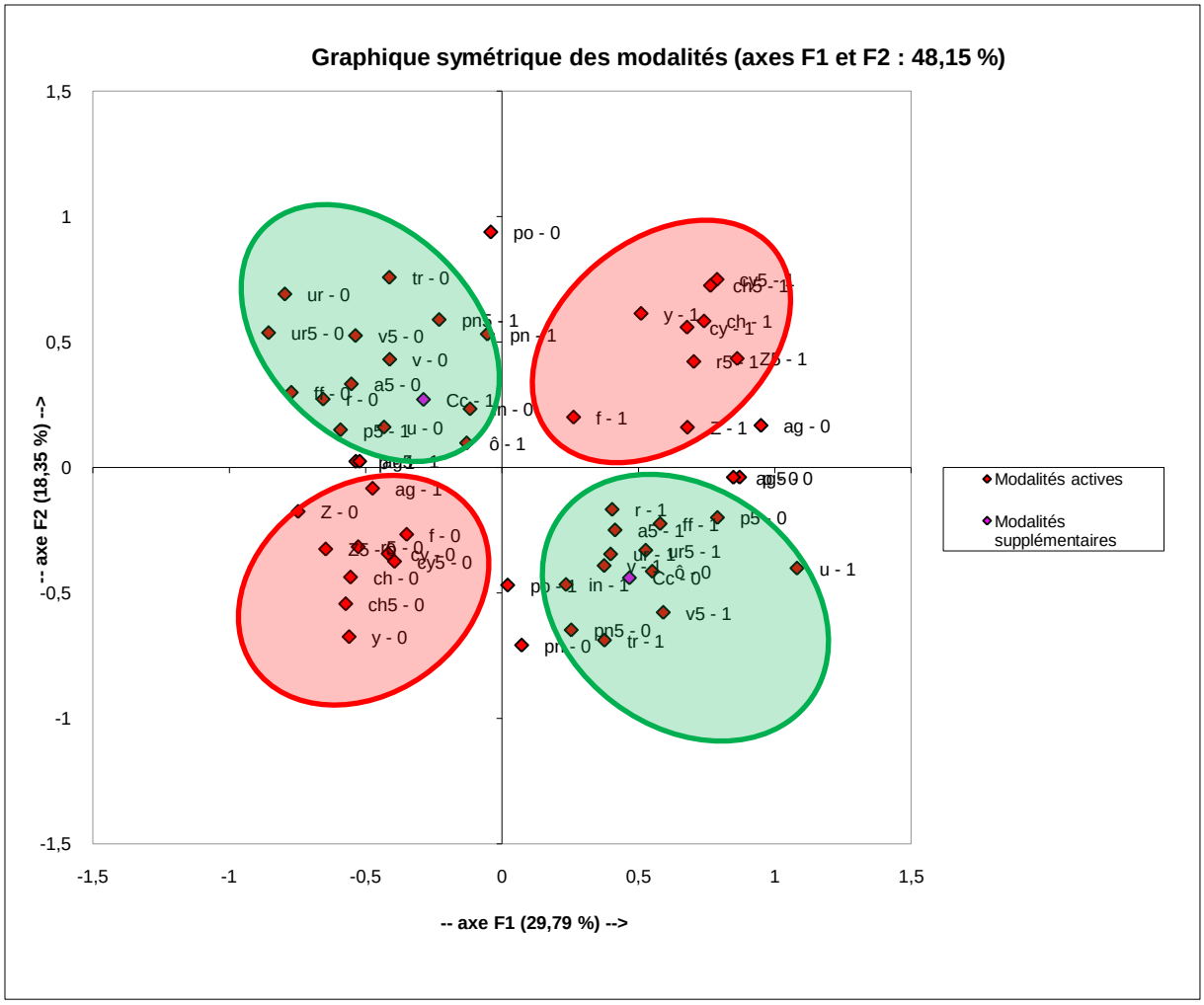
Le tableau Valeurs tests des modalités (annexe 12.8, tableau 12.87) reprend en gras les valeurs de modalités qui sont significatives au seuil α = 0,05, c'est-à-dire les modalités dont la variabilité est corrélée de façon significative avec le facteur concerné. Ces modalités sont reprises dans le tableau 12.66 pour les facteurs F1, F2 et F3.

Tableau 12.66 : modalités dont la variabilité est corrélée de façon significative avec les facteurs F1, F2 et F3.

	F1	F2	F3
Corrélation positive	v5-1, u-1, ur-1, ur5-1, a5-1, p-0, p5-0, ag-0, ag5-0, ff-1, r-1, r5-1, cy-1, cy5-1, ch-1, ch5-1, y-1, y5-1, z5-1, (Cc-0)	po-0, v5-0, ur-0, pn-1, pn5-1, cy-1, cy5-1, tr-0, ch-1, ch5-1, y-1, (Cc-1)	ô-0, v-1, in-1, ur-1, ur5-1, p-1, p5-1, pn-1, pn5-1, ag-1, ag5-1, ff-0, f-0, **Cc-0**
Corrélation négative	v5-0, u-0, ur-0, ur5-0, a5-0, p-1, p5-1, ag-1, ag5-1, ff-0, r-0, r5-0, cy-0, cy5-0, ch-0, ch5-0, y-0, y5-0, z5-0, (Cc-1)	po-1, v5-1, ur-1, pn-0, pn5-0, cy-0, cy5-0, tr-1, ch-0, ch5-0, y-0, (Cc-0)	ô-1, v-0, in-0, ur-0, ur5-0, p-0, p5-0, pn-0, pn5-0, ag-0, ag5-0, ff-1, f-1, **Cc-1**

La variable supplémentaire ‘densité de cincles plongeurs’ (Cc) est corrélée de façon significative avec le facteur F3, mais pas avec les facteurs F1 et F2. Le graphe qui explique le mieux les modalités qui sont associées avec une densité élevée (Cc1) ou faible (Cc0) de cincles plongeurs est donc le graphe F1 vs F3, repris ci-dessous avec le graphe F1 vs F2. En effet, bien qu’il n’y ait pas de corrélation significative entre F1 et la variable illustrative ‘Cc’, ce facteur explique presque 30% de la variance observée.


Graphique symétrique des modalités (axes F1 et F3 : 43,76 %)
-- axe F3 (13,97 %) -->
-- axe F1 (29,79 %) -->
1,5
1
0,5
0
-0,5
-1
-1,5
-1,5
-1
-0,5
0
0,5
1
1,5
ô - 0
Cc - 0
in - 1
v - 1
ff - 0
f - 0
p - 1
ag5 - 1
ur - 1
y - 1
cy5 - 1
a5 - 1
Z - 1
r5 - 1
u - 1
po - 1
po - 0
cy5 - 0
a5 - 0
y - 0
cy - 0
v5 - 0
f - 1
ff - 1
pn5 - 0
p5 - 0
ag5 - 0
pn - 0
ur5 - 0
v - 0
ur - 0
ag - 0
Modalités actives
Modalités supplémentaires



Figures 12.68 et 12.69 : Graphiques symétriques des modalités (aire verte : modalités associées aux modalités supplémentaires Cc-0 et Cc-1 ; aire rouge : modalités indépendantes des modalités supplémentaires).

Le tableau reprenant les coordonnées des modalités pour les différents facteurs est repris en annexe 12.9 (tableau 12.88). Le tableau ci-dessous reprend, pour les graphes F1 vs F2 et F1 vs F3, les modalités proches de Cc0 et de Cc1 ainsi que les modalités qui n'ont aucun lien avec Cc.

Tableau 12.67 : modalités associées et modalités non-associées aux modalités supplémentaires Cc-0 et Cc-1 – Les modalités en gras sont celles qui sont le plus fortement associées aux modalités Cc-0 et Cc-1 (1ère et 2ème lignes), et celles qui ont le moins voire aucun lien avec la modalité Cc (3ème ligne).

	F1 vs F2	**F1 vs F3**
Modalités associées à Cc-0	**ô-0, v5-1, v-1, ur-1, ur5-1, a5-1, ff-1**, r-1, p5-0, u-1, in-1, pn5-1, tr-1	**ô-0, in-1, v-1, ur-1, ur5-1, v5-1, cy-1, y-1, cy5-1**, a5-1, ch-1, ch5-1
Modalités associées à Cc-1	**ô-1, in-0, u-0, a5-0, v-0, v5-0,** r-0, ff-0, ur5-0, ur-0, pn5-1, tr-0	**v-0, in-0, ô-1, v5-0, y-0, cy-0, a5-0**, ur5-0, ur-0, cy5-0, ch-0, ch5-0, tr-0, z5-0
Modalités sans lien avec Cc	**f, y, ch, ch5, cy, cy5, ag, z, z5, r5,** po, ag5, pn	**ff, f, p, pn, p5, ag, ag5**, po, r5, u, z

Que ce soit pour les axes F1 vs F2 ou F1 vs F3, on observe que le facteur ‘densité élevée de Cincles’ (Cc-1) est associé aux facteurs ‘bonne qualité de l’eau’ (ô-1), densités ‘faibles’ de sites urbains (in-0, u-0, v-0, ur-0), densités ‘faibles’ de cultures (a5-0). L’inverse étant observé pour le facteur ‘densité faible de cincles (Cc-0).

On observe également sur le graphe F1 vs F3 que le facteur Cc-1 est associé aux facteurs densités ‘faibles’ de pistes cyclables (Cy-0), de chemins (ch-0) et de voies ferrées (tr-0).

D’après le graphe F1 vs F2, le facteur Cc-1 est également associé aux facteurs densités ‘faibles’ de routes (r-0) et de voies ferrées (tr-0)’ mais également densité ‘faible’ de forêts feuillues (ff-0) et densité ‘élevée’ de prairies naturelles (pn-1).

En plus des facteurs qui ont été supprimés pour la seconde ACM car ils n’avaient pas ou peu d’influence sur les axes F1, F2 et F3, d’autres facteurs semblent n’avoir aucun lien avec les modalités Cc-0 et Cc-1. Ce sont notamment pour les 2 graphes :

les facteurs ‘somme des forêts (f)’, ‘somme des pâtures et cultures (ag), ‘nombre de ponts par km’ (po) et ‘somme des éléments linéaires (routes, chemins, etc.) à 10m’ (z).

XIII DISCUSSION

13.1. Longueur alaire et poids ——————————————

13.1.1. Variations spatiales – Différences entre populations

Le tableau ci-après reprend la longueur alaire moyenne pour différentes populations de cincles plongeurs. Les individus appartenant à la sous-espèce *aquaticus* (dont les individus luxembourgeois), mâles et femelles, présentent la longueur alaire moyenne la plus petite. Les individus présentant la longueur alaire la plus proche de nos individus luxembourgeois proviennent d'Allemagne et de Hongrie, ainsi que de France (Lorraine). Ils sont géographiquement les plus proches de la population luxembourgeoise et appartiennent à la même sous-espèce *aquaticus* (telle que définie par Cramp (1988)). Pour comparaison, les cincles mâles luxembourgeois ont la même longueur alaire moyenne que les cincles femelles du Maroc appartenant à la sous-espèce *minor.*

Comme on peut également le voir dans ce tableau, la différence entre la longueur alaire moyenne des mâles et des femelles est en général égale à ± 8 mm, quelle que soit la sous-espèce ou sa région de provenance.

Tableau 13.1 : Longueur alaire moyenne observée pour les individus mâles et femelles de différentes populations de *C. cinclus* dans la région Paléarctique occidentale. Les chiffres entre parenthèses font référence à la taille de l'échantillonnage. La première colonne fait référence à la sous-espèce à laquelle cette population appartient (selon Cramp 1988), tandis que la dernière colonne fait référence à la lignée à laquelle cette population appartient selon les résultats de notre étude phylogéographique.

Longueur alaire moyenne (mm)					
Sous-sp	**Pays**	**Mâles**	**Femelles**	**Références**	**Lignée**
minor	Maroc	102,8 (9)	94,3 (3)	Tyler & ormerod (1991)	Marocaine
cinclus	N Suède	98,6	90,0	Lundberg, Bergman & Olsson (1981)	NE Europe
cinclus	S Suède	98,41 (266)	89,79 (358)	Andersson & Wester (1971)	NE Europe
cinclus	Norvège	>95 (*)	< 95 (*)	Øigarden, Borge & Lifjeld (2010)	NE Europe
hibernicus	SO Irlande	97,8 (280)	89,8 (246)	O'Halloran, Smiddy & O'Mahoney (1992)	O Europe – NE Europe
gularis	Pays de Galles	96,7 (282)	88,31 (270)	Ormerod et al. (1986)	O Europe (?)
gularis	Ecosse	96,0 (89)	88,1 (81)	Galbraith & Broadley (1980)	O Europe – NE Europe (?)
aquaticus	France	95,85 (225)	87,79 (176)	Marzolin (1990)	O Europe
aquaticus	Allemagne	95,07 (173)	87,01 (152)	Rockenbauch (1985)	O Europe – E Europe
aquaticus	Allemagne	94,7 (91)	86,83 (69)	Schmid & Spitznagel (1985)	O Europe – E Europe
aquaticus	Allemagne	94,3	86,8	Creutz (1988)	O Europe – E Europe
aquaticus	**Luxembourg**	**94,34 (113)**	**85,84 (99)**	**Cette étude**	O Europe – E Europe
aquaticus	Hongrie	93,18	85,6	Horvath (1992)	O Europe – E Europe

(*) : Critère utilisé pour sexer les individus capturés dans le cadre de leur étude génétique.

Différentes hypothèses peuvent être avancées pour expliquer les différences de taille, de longueur alaire et de poids observées entre populations :

- Selon Tyler & Ormerod (1994), la taille importante des oiseaux irlandais et gallois pourrait être due à une **isolation génétique des populations, liée au phénomène d'insularité**. Les résultats de notre étude phylogéographique n'appuient pas cette hypothèse d'isolement génétique pour la population irlandaise (et probablement les populations écossaises et galloises) : l'ensemble des individus irlandais analysés, sauf un, appartenaient au large clade Ouest européen. Par contre, les populations appartenant aux clades NE européen et marocain qui présentent une longueur alaire plus importante sont géographiquement et génétiquement isolées des autres clades.
- Cette zone (Irlande et Ecosse) pourrait toutefois constituer une **zone de suture** où peuvent se rencontrer des individus appartenant aux clades Ouest européen et NE européen. En fonction de la rudesse des hivers, une proportion plus ou moins importante des individus de ce clade effectuent des migrations hivernales pouvant les mener notamment de Norvège ou de Suède jusqu'en Ecosse, voire plus loin (Tyler & Ormerod 1994). Bien que la plupart de ces migrateurs hivernaux retournent vers leur région d'origine au printemps, certains individus nordiques auraient pu s'établir dans ces régions et s'y reproduire. Il semblerait qu'une telle zone de suture entre le clade NE européen et le clade Est ou Ouest européen existe dans le nord de la Pologne (Sikora & Neubauer 2008) : entre 1990 et 2006, des individus provenant de Scandinavie (phénotype *cinclus*) se sont reproduits dans cette région avec d'autres individus ayant le même phénotype pour la plupart, mais aussi avec des individus de phénotype *aquaticus* provenant probablement d'Europe centrale. Les juvéniles issus de ces nichées présentent soit un de ces deux phénotypes, soit un phénotype intermédiaire. Un de ces juvéniles nés en Pologne a par la suite été recapturé en Suède comme adulte reproducteur. Une étude plus poussée des populations de cincles présentes dans ces régions, à la fois d'un point de vue génétique et morphologique, permettrait d'apporter des éléments de réponse quant à l'existence et l'étendue de ces zones de suture, ainsi que sur l'importance des flux géniques entre ces clades

et sur les phénotypes des oiseaux issus de la reproduction d'individus provenant de clades différents.

- Des facteurs autres que génétiques tels que la qualité des territoires, une adaptation aux conditions climatiques sévères que l'on rencontre dans les latitudes et à des altitudes plus élevées ou les habitudes migratrices de certaines populations, pourraient également expliquer, en partie du moins, ces différences entre populations. Les diverses études réalisées sur ces sujets, ainsi que les observations de terrain présentent des résultats contrastés :
    - Selon Tyler & Ormerod (1994), la taille plus importante des individus irlandais et surtout scandinaves pourrait également s'expliquer par la **loi de Bergmann**[6]. Schmid & Spitznagel (1985 *dans* Tyler & Ormerod 1994) ont également observé que les variations géographiques concernant la taille du corps observées entre 4 populations différentes de cincles dans le SO de l'Allemagne correspondaient aux prédictions de cette loi.

      Une revue de l'occurrence de cette loi chez les oiseaux a démontré que, sur 94 espèces examinées, 72% de ces espèces suivent les prédictions de la loi de Bergmann (Meiri & Dayan 2003), comme c'est également le cas pour d'autres espèces telles que le cormoran huppé (Martinez-Abrain *et al.* 2006). Cependant l'étude de Meiri & Dayan conclut que cette loi ne s'appliquait pas aux populations espagnoles de cincle plongeur qui ont été examinées (Esteban *et al*. 2000 dans Meiri & Dayan 2003). Campos *et al.* (2005) confirmèrent ces résultats, i.e. que les populations espagnoles de cincles ne suivent pas la loi de Bergmann. Selon ces auteurs, les espèces qui sont présentes en permanence dans une même région seraient plus affectées par les facteurs climatiques que celles qui évitent les hivers froids en émigrant vers d'autres régions. Or, le cincle peut changer d'altitude, descendant vers des régions plus chaudes en hiver, ce qui pourrait expliquer pourquoi les mesures biométriques des populations espagnoles sont à

[6] La loi de Bergmann prédit une corrélation inverse entre la température ambiante et la taille moyenne du corps chez les animaux endothermiques, de telle sorte que la taille du corps augmente avec la latitude (Campo *et al.* 2005).

l'opposé de ce qui serait prévu par la loi de Bergmann (Campo *et al*. 2005).

La taille importante des individus marocains (Libois *com. pers*. ; Tyler & Ormerod 1994) et iraniens (Tyler & Ormerod 1994) semble également contredire les prévisions de cette loi. Cependant, selon Tyler & Ormerod (1994), les altitudes élevées où vivent ces populations et les conditions climatiques sévères qui règnent à ces altitudes pourraient expliquer leur grande taille. Toutefois, la présence de cincles à des altitudes moyennes, de l'ordre de 1000 m (comme dans le Moyen Atlas : Oum er Rbia et Oued Ourika où certains individus ont été capturés dans le cadre de notre étude ; Libois, *com. pers*.) contredit cette affirmation.

- Pour une même espèce, les **habitudes migratrices ou erratiques** de certaines populations pourraient, selon certains auteurs, également expliquer une longueur alaire plus importante des individus migrateurs (Mila *et al.* 2008[7] ; Salewski *et al*. 2010). Les habitudes migratrices ou erratiques des populations nordiques de cincles (voir §13.3) pourraient donc constituer une raison pour laquelle les cincles nordiques ont une longueur alaire plus importante. Les individus effectuant des migrations altitudinales, moins importantes, en hiver pourraient toutefois ne pas être concernés par ce point : Green *et al*. (2008) n'ont, en effet, pas pu mettre en évidence une différence concernant la longueur alaire entre individus sédentaires et transhumants chez *Cinclus mexicanus*.
- La **qualité des territoires** et notamment les ressources en nourriture disponibles pourraient influencer la croissance, le poids et la longueur des cincles plongeurs, comme divers auteurs l'ont observé pour des populations de cincles installées sur des cours d'eau acides (Ormerod & Tyler, 1983 ; Ormerod *et al.* 1985 ; O'Halloran *et al.* 1990 ; Buckton *et al.* 1998) (cfr. §13.5.2).

[7] Mila *et al*. (2008) ont pu mettre en évidence que, chez la paruline à croupion rouge (*Dendroica coronata*), les individus migrateurs ont des ailes plus longues et plus concaves que les individus sédentaires lorsque les traits sont ajustés à la taille du corps, ce qui suggérerait une sélection pour des ailes permettant un vol rapide et soutenu.

- Enfin, selon Arizaga *et al.* (2009), la diversification morphologique des cincles ibériques est affectée par l'environnement (**pente du cours d'eau, altitude, température, précipitations**), ce qui expliquerait les différences observées entre les individus du nord et du sud de l'Espagne en ce qui concerne le rapport taille du corps *vs*. longueur alaire.

13.1.2. Variations temporelles

- *Evolution du poids avec l'avancement de la saison de reproduction*

L'absence de corrélation significative entre la longueur alaire et le poids chez les femelles (§12.1.1, fig. 12.7) pourrait s'expliquer en grande partie par le fait que les captures des cincles adultes en vue de les baguer ont lieu durant toute la période de reproduction (bien que l'essentiel des captures ait lieu durant le mois d'avril, cfr. Tableau 12.8), c'est-à-dire de février à début juin (voire parfois même plus tôt). Durant cette période, deux femelles de taille très proches, ou une même femelle capturée et pesée à plusieurs jours ou plusieurs semaines d'intervalle, peuvent présenter des poids très différents en fonction du fait qu'elles aient déjà pondu ou non, qu'elles soient en train de couver ou de nourrir leurs jeunes…

Comme on peut le voir sur les figures 12.11 et 12.12, ainsi que sur le graphique ci-après (figure 13.1), le poids moyen des cincles peut varier de plusieurs grammes en un mois (ou même moins). Les femelles des populations luxembourgeoise et galloise voient ainsi leur poids augmenter pendant l'hiver et atteindre son maximum au mois de mars. Ce poids diminue ensuite durant la période de reproduction, et atteint un minimum pendant le mois de juin pour la population galloise (Tyler & Ormerod 1994). Les mâles sont aussi sujets à des variations de poids, avec toutefois, dans le cas de la population galloise étudiée par Tyler & Ormerod un léger décalage temporel par rapport aux femelles: les mâles atteignent leur poids maximum en février, un mois avant les femelles, leur poids diminuant par la suite jusqu'en mai.

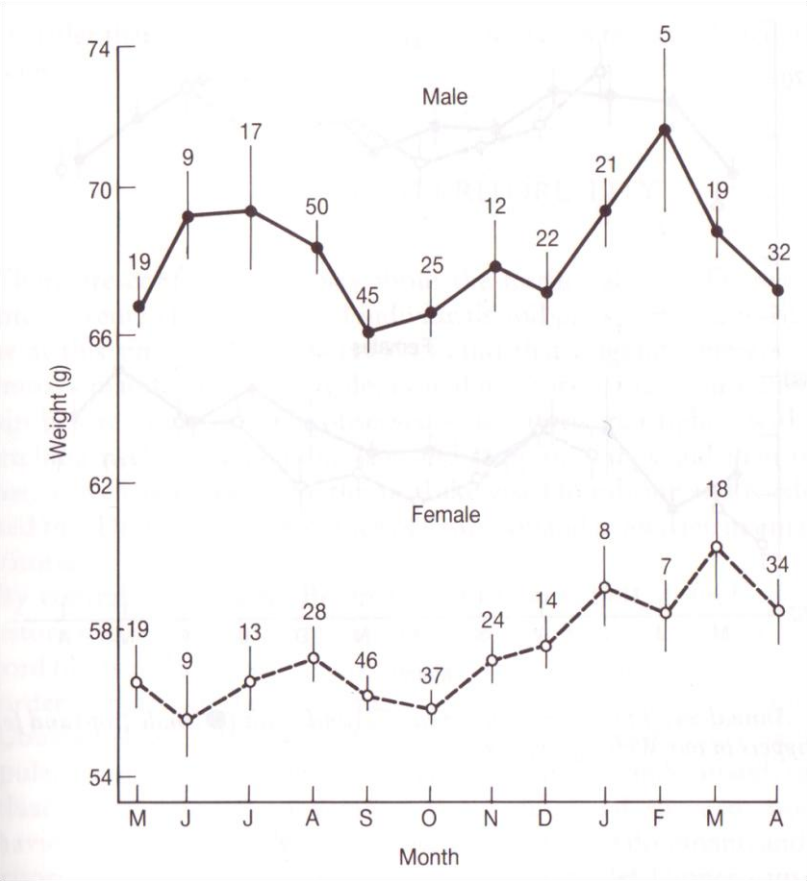


Figure 13.1 : Evolution annuelle du poids moyen (en grammes) des cincles plongeurs mâles et femelles au Pays de Galles (figure reprise de Tyler et Ormerod, 1994).

Alors que dans notre cas, les femelles voient leur poids moyen diminuer fortement (-5 grammes) entre mars et avril puis rester plus ou moins constant entre avril et mai, la diminution semble plus graduelle pour les femelles de la population galloise, s'étalant de mars à mai-juin. Hormis le fait que nous ne possédions que peu de données pour le mois de juin, une raison à cela pourrait être due au fait que les pontes sont, en moyenne, plus tardives pour cette population (cfr. §13.2.1). Des ressources alimentaires plus abondantes pourraient également expliquer cette perte de poids moins importante pour les femelles galloises.

Le décalage d'un mois observé entre les individus mâles gallois et luxembourgeois pourrait, de même, être dû au fait que des habitats de bonne qualité dans cette région du Pays de Galles permettraient aux cincles de constituer rapidement des réserves en vue de la période de reproduction, tandis qu'une densité importante de

population sur ces cours d'eau entraînerait une compétition accrue pour la défense d'un territoire et la conquête d'une femelle au début de la période de reproduction (février-mars), ce qui se traduirait par une diminution importante de poids durant cette période.

Il est également intéressant de noter que les individus gallois ont, en moyenne, un poids plus important que les individus luxembourgeois, ce qui est à mettre en relation avec une longueur alaire plus importante (cfr. Tableau 13.1).

- *Evolution de la longueur alaire avec l'âge*

Comme c'est le cas pour les cincles luxembourgeois, une différence significative entre les individus mâles âgés de 1 an et les mâles plus âgés concernant leur longueur alaire avait déjà été notée par Marzolin (1990) en Lorraine (France). Celui-ci avait également fait la même observation pour les femelles.

Une hypothèse avancée par Ormerod *et al*. (1986, cité par Marzolin) pour expliquer cette différence importante entre les oiseaux âgés de 1 an et les plus âgés serait que les capacités réduites des premiers à exploiter le milieu, ou leur sous-alimentation au nid, limitent leur croissance. D'autres auteurs soutiennent toutefois qu'une aile plus courte leur procure une agilité supérieure pour mieux échapper aux prédateurs (Marzolin 1990). D'après Marzolin (1990), les mâles petits à 1 an sont généralement ceux dont la croissance a été différée. Ces individus compenseraient ce retard dès la 2ème année et semblent avoir un meilleur taux de survie ultérieur.

La croissance des mâles se produit au moins jusqu'à la 3ème année (Marzolin 1990 et obs. pers.) : elle serait due à une augmentation de la longueur alaire moyenne des survivants du groupe à un âge donné et à la disparition plus rapide des individus plus petits, au-delà de la 4ème année.

- *Influence des changements climatiques*

Comme cela a été observé pour de nombreuses autres espèces (box 13.1), les changements climatiques en cours pourraient entraîner, ou entraînent déjà des changements dans la taille du corps, le poids et la longueur alaire chez le cincle plongeur :

- Moreno-Rueda & Rivas (2007) ont ainsi observé en Andalousie des changements dans la morphologie du cincle plongeur entre 1985 et 2005 en réponse au changement climatique : la longueur du tarse aurait diminué alors que, sur la même période, la longueur alaire et de la queue auraient augmenté, le poids restant inchangé. Cette augmentation de la longueur alaire et de la queue pourrait être liée à une variation de la niche trophique en réponse à la diminution du débit des rivières durant la période d'étude. Une explication possible à ces changements est, en effet, que les cincles de cette région auraient augmenté la proportion d'insectes terrestres ou aériens dans leur régime alimentaire au détriment des insectes aquatiques, en réponse à cette diminution de débit des rivières. Puisque les ailes et la queue du cincle sont relativement courtes pour pouvoir plonger, si les cincles augmentent leur consommation de proies non-aquatiques, il devrait y avoir une pression de sélection pour des ailes et une queue plus longues et, peut-être, pour un plus long bec également (Moreno-Rueda & Rivas 2007).

- Notre étude a également pu mettre en évidence certains changements dans la longueur alaire et le poids des cincles luxembourgeois entre 1986 et 2000, ainsi que l'influence qu'ont les températures et les précipitations, mais également les nichoirs, sur ces variables morphologiques :
    - Des températures annuelles élevées et des faibles précipitations sont corrélées avec des longueurs alaires plus importantes chez les cincles femelles (tableaux 12.41 et 12.42).
    - Une tendance inverse est observée pour le poids (tableaux 12.43 et 12.44) : plus les températures moyennes annuelles sont élevées, moins le poids des mâles et des femelles l'est. Mais

cette relation entre poids et température n'est pas significative, contrairement à la relation entre poids et précipitations chez les cincles femelles.

- Le nombre de nichoirs en place, et donc le nombre de sites potentiels de nidification et les densités de population influencent également ces variables morphologiques (voir § 13.4).

Box 13.1. : Influence du changement climatique sur la morphologie de différentes espèces

- En étudiant l'influence des variations des températures annuelles dans le SO de l'Allemagne depuis 1972 sur le poids et la longueur alaire de 12 espèces d'oiseaux, Salewski *et al*. (2010) ont observé que le poids et la longueur alaire variaient de façon significative pour respectivement 8 et 9 espèces. Ces changements étaient corrélés de façon significative avec les fluctuations de températures pour respectivement 6 et 7 des 12 espèces étudiées. Les résultats de cette étude suggèrent que les changements dans la taille du corps pourraient ne pas être seulement le résultat d'une plasticité phénotypique, mais pourraient faire allusion à des processus génétiques de microévolution (Salewski *et al.* 2010).
- Yom-Tov & Yom-Tov (2006) ont observé une diminution de la taille (variables mesurées : longueur alaire, longueur du bec et longueur du tarse) des autours des palombes (*Accipiter gentilis*) au Danemark durant le 20ème siècle. De même, dans une étude portant sur 14 espèces de passereaux au Royaume-Uni, Yom-Tov *et al.* (2006) ont pu démontrer une diminution à long terme du poids pour 6 des 14 espèces étudiées, et une augmentation de la longueur alaire, linéaire ou non, pour 9 de ces 14 espèces (alors qu'une diminution de la longueur alaire a été observée pour 4 espèces) en réponse au changement climatique. Ces changements seraient en accord avec les prédictions de la loi de Bergmann selon les auteurs.
- Une étude portant sur 8 espèces de passereaux en Australie a mis en évidence une diminution significative de la taille du corps (diminution de la longueur alaire de 1,8 à 3,6%) pour 4 des 8 espèces lors du dernier siècle. Les populations méridionales actuelles de ces espèces présentent la même taille que les populations plus nordiques mesurées durant les années 1950 (Gardner *et al*. 2009).
- Dans leur étude portant sur 25 espèces de rongeurs, Pergams & Lawler (2009) ont pu démontrer des changements morphologiques rapides, que ce soit pour des populations insulaires ou continentales. Certains de ces changements semblent être le résultat des changements climatiques et de l'augmentation des populations humaines.

13.2. Démographie du cincle plongeur ——————————————

Que ce soit pour les dates de ponte, la taille des couvées ou la taille des nichées, les données concernant la population luxembourgeoise de cincles plongeurs semblent être en adéquation avec ce qui est décrit dans la littérature concernant cet oiseau. Cependant, des différences, parfois importantes, peuvent être observées par rapport à d'autres populations européennes :

13.2.1. Dates de ponte

- *Comparaisons entre populations*

Les données récoltées concernant les dates de ponte pour la population luxembourgeoise sont en accord avec celles enregistrées pour d'autres populations en Europe, avec toutefois des décalages entre régions (tableau 13.2) :

Tableau 13.2 : Date moyenne de ponte du premier œuf chez le cincle plongeur *Cinclus cinclus* dans différentes régions d'Europe - Tableau repris de Roché & d'Andurain (1995) et complété par nos propres données et celles d'autres auteurs (P1=première ponte ; P2= seconde ponte).

Pays	Altitude (m)	Date moyenne de ponte du premier oeuf		Références
		P1	P2	
Norvège (Hedmark)	?	29-30 avril	-	Øigarden *et al*. (2010)
Suisse	900-1700	29-30 avril	30 mai	Breitenmoser-Wursten (1988)
Autriche	600-1100	12 avril	?	Wagner (1985)
Autriche	250-600	8 avril	26 mai	Sackl & Dick (1988)
Grande-Bretagne	3-350	5-12 avril	10-17 mai	Tyler & Ormerod (1985)
Allemagne	300-600	4 avril	25 mai	Rockenbauch (1985)
Grande-Bretagne	?	2 avril	7 mai	Robson (1956)
Roumanie	?	1-10 avril	1-15 mai	Papadol (dans Roché & d'Andurain (1995))
Luxembourg	*130-300*	***28-29 mars***	***8-9 mai***	***Présente étude***
Allemagne	250-550	25-26 mars	13-14 mai	Schmid (1985)
France (Lorraine)	170-300	25 mars	9 mai	Marzolin (dans Roché & d'Andurain (1995))
Allemagne	80-680	24 mars	?	Kaiser (1988)
France (Bourgogne)	200-400	17 mars	3 mai	CEOB (dans Roché & d'Andurain (1995))
France (Auvergne)	500-1000	10-17 mars	27 avril -4mai	Roché & d'Andurain (1995)
France (Auvergne)	320-1100	7 mars	25 avril	Boitier (2004)
France (Limousin)	430-930	4 mars	Fin avril-début mai	Pallier (dans Roché & d'Andurain (1995))

- En Grande-Bretagne, les cincles plongeurs initient leur ponte à partir de la fin de février. Le pic des pontes se situe entre la fin du mois de mars et le début du mois d'avril : 50% des pontes sont initiées avant la fin de la première semaine d'avril. Les dernières pontes sont, quant à elles, initiées vers la deuxième semaine de juin (fig. 13.2) (Shaw 1978).

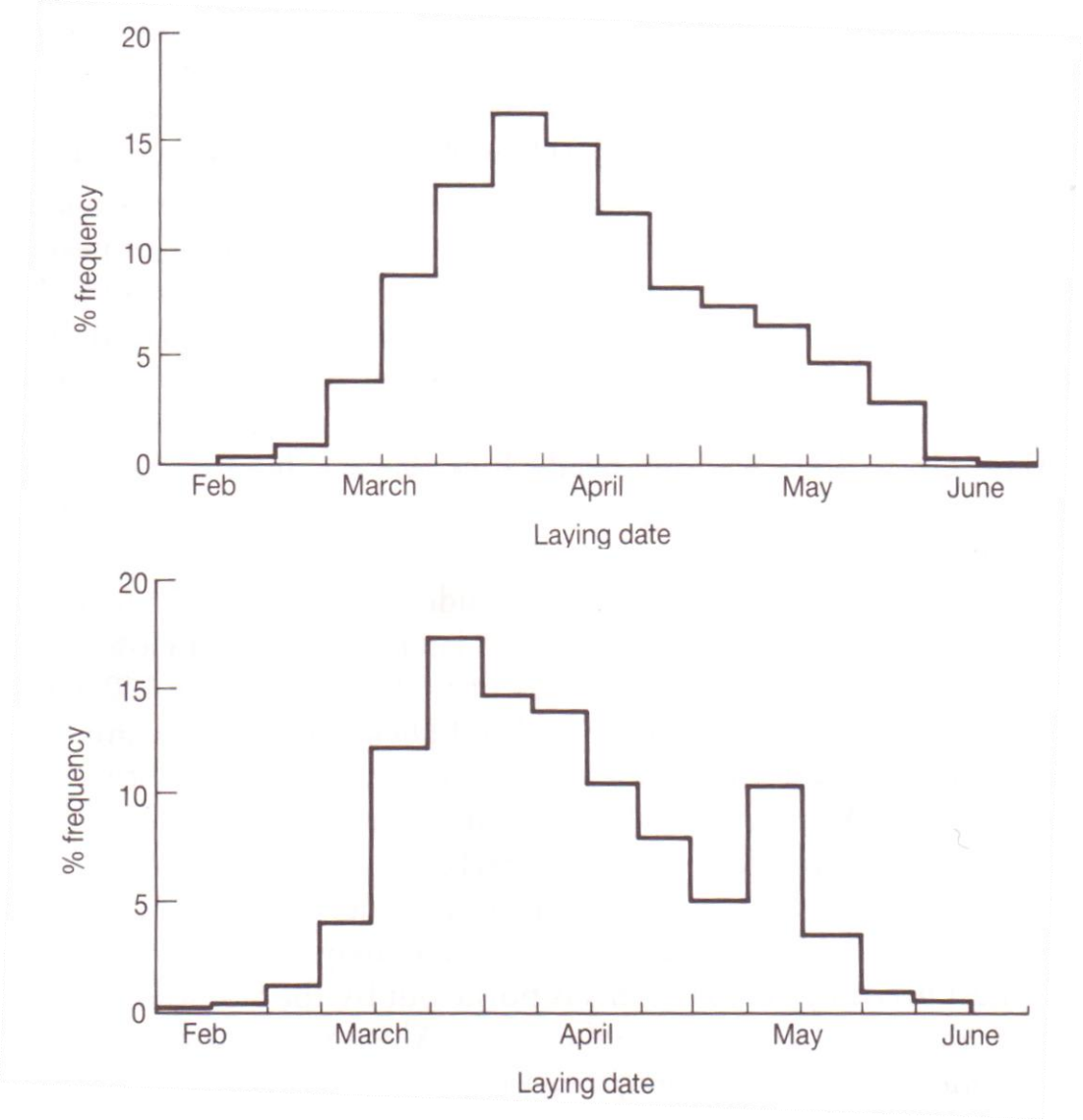


Figure 13.2 : Distribution de fréquence de la date de ponte du premier œuf pour les couvées de cincles plongeurs en Angleterre (1er graphe, Shaw 1978) et au Pays de Galles (2nd graphe, Tyler & Ormerod 1994) (figures reprises de Tyler & Ormerod 1994).

- Comme Shaw (1978), Tyler & Ormerod (1985) qui ont travaillé dans le SE du Pays de Galles observent que 52% des pontes sont initiées avant le 7 avril (fig. 13.2), ce qui est un peu plus tardif qu'au Grand-Duché de Luxembourg. Après un premier pic de ponte vers la fin du mois de mars, un second pic est observé au début du mois de mai. Les pontes initiées avant le mois de mars sont très rares (moins de 1%), de même que celles initiées après la fin du mois de mai.
- Dans le Massif central, la date moyenne des premières et secondes pontes est deux à trois semaines plus précoce que pour la population luxembourgeoise (Roché & d'Andurain 1995 ; Boitier 2004) (fig. 13.3).

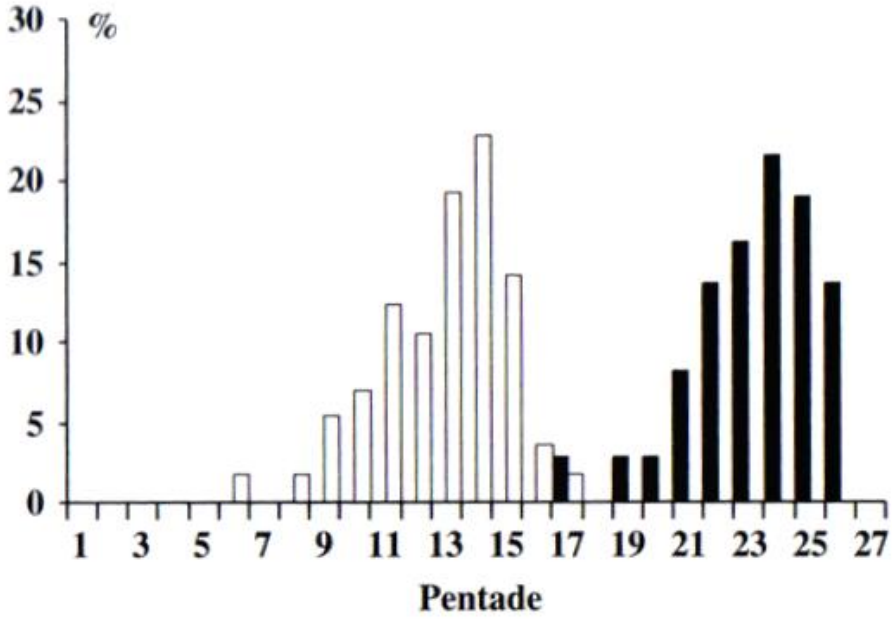


Figure 13.3 : Distribution de fréquence de la date de ponte du premier œuf pour les couvées de cincles plongeurs en France (Massif central) pour la période 1997-2002 (P1 : premières pontes ; P2 : secondes pontes). Le temps est exprimé en pentades (pentade 1= 1-5 janvier) (Figure reprise de Boitier 2004).

- En Autriche et en Allemagne, les pontes les plus précoces sont initiées entre le début et la mi-mars (Zang 1981 ; Tyler & Ormerod 1994), avec un pic de pontes vers la mi-avril pour la population étudiée par Zang dans les montagnes du Harz (Basse Saxe, Allemagne).

- Dans les régions plus nordiques, comme l'Ecosse ou la Norvège, les premières pontes ont lieu plusieurs semaines, voire un à deux mois plus tard que ce qui est observé au Grand-Duché et en Angleterre. Cela pourrait être dû aux températures plus basses dans ces régions (Wilson 1996 ; Haartman (1969) et Efteland (1975) cités par Tyler & Ormerod, 1994 ; Øigarden *et al*. 2010).
- Différentes études ont également montré que, au fur et à mesure que l'on s'élevait en altitude, les pontes étaient décalées. Ce décalage est de plus ou moins 5 jours par 100 mètres d'altitude (Balat 1964 ; Zang 1981 ; Sackl & Dick 1988 ; Tyler & Ormerod 1994). Des différences parfois fort importantes sont toutefois observées d'une région à l'autre : selon les études ce décalage dans les dates de ponte en fonction de l'altitude varie de 2,3 à 18,9 jours par 100 mètres d'altitude (Breitenmoser-Wursten 1988), voire plus (Boitier 2004).

Ces données concernant les dates de ponte semblent donc s'inscrire dans un gradient nord-sud et altitudinal. Toutefois, d'Amico & Boitier (2003) n'ont pas observé ce gradient latitudinal dans les dates de pontes entre les populations de cincles plongeurs installées dans différentes régions de France (Pyrénées, Massif central et Limousin). De plus, d'autres facteurs tels que la qualité de l'eau et la disponibilité en nourriture peuvent également affecter les dates de ponte, celles-ci étant notamment plus tardives sur les cours d'eau acides, comme Ormerod & Tyler (1993) l'ont observé au Pays de Galles (cfr. §13.5.2).

- *Influence des conditions météorologiques sur les dates des premières pontes et les dates médianes des pontes*

Les dates moyennes de ponte calculées pour la période 1983 - 2001[8] varient entre le 14 mars (2001) et le 9 avril (1987) pour les premières pontes, soit un décalage de 26 jours entre les valeurs minimales et maximales (voir annexe 12.3). Pour les secondes pontes, les dates moyennes sont comprises entre le 23 avril (2000) et le 28 mai (1983). Pour la population étudiée par Boitier dans le Massif central (2004),

[8] Une seule ponte ayant été observée en 1982 (*i.e*. la première nichée observée dans un des nichoirs placés sur la Syre), nous avons préféré ne pas en tenir compte dans ce cas-ci.

les dates moyennes des premières pontes calculées pour les années 1997 à 2002 sont comprises entre le 6 et le 13 mars, soit une différence de 7 jours entre les valeurs minimale et maximale. Les dates moyennes pour les secondes pontes sont comprises entre le 21 avril et le 4 mai. Comme nous le verrons plus loin (§ 13.6), une tendance vers des dates de ponte de plus en plus précoces est observée ces dernières années (voir §13.6).

Chez le cincle plongeur, nous avons montré que la date de ponte, et plus spécialement la première ponte, est fortement influencée par les conditions météorologiques qui règnent au début de l'année. Il est donc important de prendre ce facteur en considération lorsque l'on compare les dates de ponte entre différentes populations.

Tout comme nos résultats pointent l'influence importante des températures qui règnent entre la fin février et le début d'avril sur ces dates de ponte, différents auteurs ont également noté cette relation entre la date de ponte chez le cincle plongeur et les conditions météorologiques (Efteland 1975 ; Saeckl & Dick 1988 ; Schmid 1985 *dans* Tyler & Ormerod 1994 ; Marzolin 1994) :

- Tyler & Ormerod (1994) ont noté que, comme dans notre cas, des températures basses à la fin de l'hiver semblaient retarder les pontes. Selon ces auteurs, lors des années avec des hivers rudes en janvier et février, les dates de ponte étaient significativement plus tardives que les autres années.
- En Suisse, Hegelbach (2001) a observé que, pour la population étudiée, la date médiane correspondant à l'apparition des premiers 25% de toutes les couvées était corrélée significativement avec les températures de l'eau et de l'air du mois de février, ainsi qu'avec la floraison de deux phanérogames précoces (i.e. l'anémone des bois (*Anemone nemorosa*) et le tussilage (*Tussilago farfara*)). L'augmentation de la température de l'eau, résultant en partie de l'urbanisation de cette région, entrainerait une accélération du cycle de vie des arthropodes aquatiques. L'émergence plus précoce des insectes qui constituent l'essentiel du régime alimentaire du cincle induirait en réponse des dates d'initiation de la reproduction de plus en plus précoces chez ce dernier (Hegelbach 2001).

- Des coups de froid au moment de la ponte sont susceptibles de stopper la ponte (Zang 1981).

Suivant les résultats obtenus à partir de nos régressions multiples, une augmentation de la température moyenne de 1°C pendant cette période (pour des précipitations restant inchangées) pourrait entraîner chez la population luxembourgeoise :

- l'avancement de plus de 4 jours de la date de la première ponte ;
- l'avancement de 1 à 3 jours de la date moyenne des premières pontes ;
- l'avancement de 3 à 5 jours de la date médiane des pontes.

Ces résultats sont en accord avec ceux de Crick & Sparks (1999) qui ont observé, au Royaume-Uni, un avancement des dates de ponte égal à 1,59 jours/°Celsius pour le cincle plongeur. Ce lien entre température et dates de ponte est également observé pour de nombreuses autres espèces d'oiseaux de nos régions : dans cette même étude, Crick & Sparks ont observé un avancement des dates de ponte de 3 jours/°Celsius en moyenne pour 27 des 45 espèces d'oiseaux étudiées, celui-ci variant de 1,1 jours/°Celsius (rouge-queue à front blanc, *Phoenicurus phoenicurus*) à 5,5 jours/°Celsius (mésange à longue queue, *Aegithalos caudatus*) suivant l'espèce.

Quant aux précipitations, dont l'influence semble toutefois moindre que la température (valeurs de R^2 plus faibles), une augmentation de 10mm par mois durant cette même période pourrait, avec des valeurs de température inchangée, entraîner un avancement des dates de ponte de 0,2 à 1 jour (voir §12.1.4).

Ce lien entre, d'une part, des précipitations abondantes durant la période qui précède la date de ponte et, d'autre part, des pontes plus précoces pourrait s'expliquer par la corrélation positive qui existe entre la température moyenne et les précipitations pour cette période (annexe 12.4, tableau 12.79). Entre la mi-janvier et la mi-mars, des précipitations abondantes sont, en général, associées à des températures plus clémentes, susceptibles d'avancer les dates de ponte.

En revanche, Tyler & Ormerod (1994) ont observé que des fortes pluies à la fin de l'hiver pouvaient retarder la ponte. Il est en effet possible qu'une crue, consécutive à des précipitations trop abondantes durant la période qui précède les premières pontes, puisse provoquer ces retards. Certains nids peuvent être détruits durant ces

crues et les oiseaux ne peuvent le reconstruire rapidement. De plus, ces derniers éprouvent des difficultés à se nourrir lors de ces épisodes de crues.

- *Influence des conditions météorologiques sur la date des secondes pontes*

Comme pour les premières pontes, la date moyenne des secondes pontes est influencée par les conditions météorologiques qui règnent durant ou juste avant cette période. Mais les températures et les précipitations mesurées pour des périodes antérieures pourraient également influencer la date de ponte.

Selon nos résultats, une augmentation de la température moyenne de 1°C pour les périodes précédant ou chevauchant les dates des secondes pontes pourrait avancer la date moyenne des secondes pontes de 2,4 à 6,4 jours. Par contre, une augmentation des précipitations de 10mm pour ces mêmes périodes retarderait la ponte de 1,4 à 2,9 jours.

Il est, de plus, très probable que d'autres variables, dépendantes ou non des conditions météorologiques, influencent également la décision d'entreprendre une seconde nichée et, le cas échéant, le moment de la ponte (cfr § 13.2.2).

13.2.2. Taille des couvées et des nichées – Occurrence des secondes nichées

- *Différences entre populations*

  - *Taille des couvées*

Avec une valeur de 4,75, la taille moyenne des couvées mesurée pour la population luxembourgeoise est très proche des valeurs qui ont été observées pour des populations d'autres pays européens tels que l'Angleterre, l'Allemagne, l'ex-Tchécoslovaquie, ... (tableau 13.3). Ainsi, par exemple :

- Tyler & Ormerod (1985) ont trouvé une moyenne de 4,78 œufs par couvée pour la rivière Wye et ses affluents ;
- Schmid (1985) observe une valeur de 4,72 en Allemagne.

Tableau 13.3 : Taille moyenne des couvées de cincles plongeurs observée pour différentes populations européennes (Tableau repris de Tyler & Ormerod 1994, modifié et complété) (n = taille de l'échantillon).

Région	Moyenne	Ecart-type	n	Source
Norvège (Hedmark)	5,2	-	-	Øigarden *et al*., 2010
France, Massif central	5,13	0,67	134	Boitier, 2004
SO Norvège	5,08	0,72	72	Efteland & Kyllingstad, 1984
Allemagne	5,02	-	179	Rockenbauch, 1985
Alpes Suisses	4,91	0,58	87	Breitenmoser-Wursten, 1988
Pologne	4,9	-	20	Czapulak, 1988
Allemagne de l'Est	4,85	-	88	Zang, 1981
SE Pays de Galles	4,78	0,61	222	Tyler & Ormerod, 1985
NO Yorkshire, Cumbria, Angleterre	4,76	-	65	Mawby, 1961
GD Luxembourg	***4,75***	***0,93***	***199***	***Cette étude***
Tchéquoslovaquie	4,73	-	46	Balat, 1964
Allemagne	4,72	-	142	Schmid, 1985
Ecosse	4,63	0,66	378	Wilson, 1996
Ecosse, Grampian	4,55	0,79	74	Hardey, Rae & Rae, 1978
Basse Autriche (premières couvées)	4,49	1,08	49	Sackl & Dick, 1988
Grande-Bretagne	4,42	0,88	705	Shaw, 1978
Nord Pays de Galles	4,4	0,57	25	Moss
Cumbria, Angleterre	4,34	0,99	38	Baines
Derbyshire, Angleterre	4,31	-	26	Shooter, 1970
Cumbria, Angleterre	4,2	1,01	45	Robson, 1956
Ecosse, Grampian	3,4	-	9	Hewson, 1967

Suivant les études, cette taille moyenne des couvées varie de 3,4 (Ecosse) à 5,08 (Norvège). Toutefois, les faibles valeurs observées pour certaines des études listées dans le tableau 13.3 doivent être prises avec caution en raison de la faible taille de l'échantillonnage qui pourrait ne pas être représentatif de l'ensemble de la population. Cette faible taille des couvées (et des nichées) et l'échantillonnage réduit pour ces études pourraient néanmoins être le signe d'une population en régression, ou d'une population présentant des faibles effectifs, installée dans des habitats moins favorables tels que des cours d'eau plus acides (Logie & Bryant 1994 ; Tyler & Ormerod 1994).

Par contre, la taille élevée des couvées observée pour les populations norvégienne et polonaise, ainsi que pour d'autres populations finlandaises et suédoises (Boitier 2004), pourrait s'expliquer en partie par le fait que, en raison de la période de reproduction plus courte dans ces régions, les secondes nichées sont beaucoup moins fréquentes (tableau 13.5). Les cincles investiraient donc davantage d'énergie dans les premières nichées. Les populations nichant à haute altitude seraient affectées de la même façon.

La très grande majorité des couvées inspectées par Tyler & Ormerod dans le SE du Pays de Galles entre 1975 et 1993, par Boitier dans le Massif central entre 1997 et 2002 (fig. 13.4) et au Grand-Duché de Luxembourg comportent 5 œufs. Ces couvées de 5 œufs représentent 67% des couvées au Pays de Galles et au Grand-Duché. Par contre, on observe des différences entre les populations galloise et luxembourgeoise pour les couvées comportant 4 et 6 œufs : les couvées comportant 4 œufs sont moins fréquentes (14,5% contre 24,3%) et celles comportant 6 œufs plus fréquentes (11% contre 5,3%) pour la population luxembourgeoise que pour la population galloise. Bien que nous n'en ayons pas recensées dans les données fournies par M. Zwickenpflug, des couvées de 7 œufs sont également mentionnées dans la littérature, mais elles sont très rares (en général moins de 1%) (Shaw 1978 ; Tyler & Ormerod 1994 ; Boitier 2004).

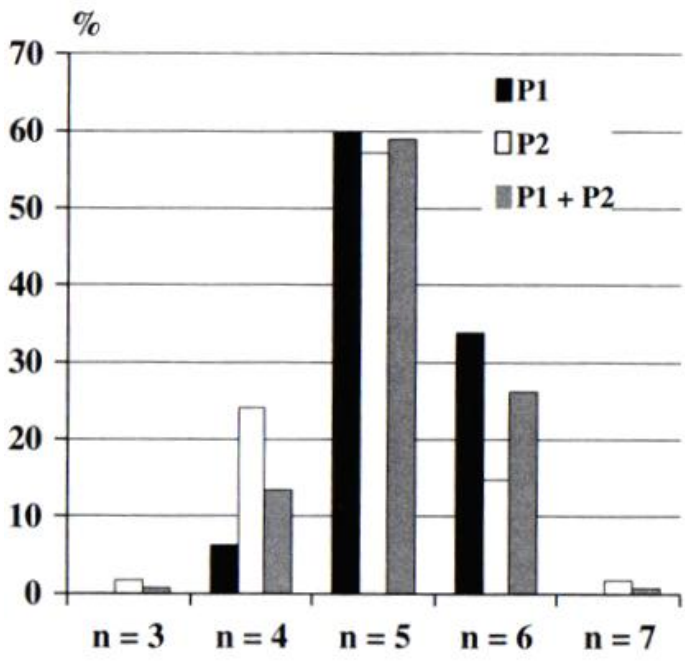


Figure 13.4 : Dispersion des pontes complètes selon le nombre d'œufs (n=134) pour les couvées de cincles plongeurs en France (Massif central) pour la période 1997-2002 (P1 : premières pontes ; P2 : secondes pontes) (figure reprise de Boitier 2004).

Outre le climat lié à la localisation géographique (latitude et altitude) des populations, la qualité des territoires (qualité de l'eau, abondance en nourriture,…) influence également la taille des couvées et des nichées, de même que les autres variables démographiques (cfr. § 13.4.1 et 13.5).

- *Taille des nichées*

Comme pour la population luxembourgeoise, les nichées les plus fréquentes pour la population galloise sont celles comportant 4 oisillons (Tyler & Ormerod 1994). Ces nichées seraient, en effet, les plus productives lorsque l'on compare les taux de survie des jeunes (après la mue) en fonction de la taille des nichées dont ils sont issus (Ormerod & Tyler 1993).

Par rapport au nombre d'œufs par couvée, on observe, pour la population luxembourgeoise, que les nichées comportant 5 jeunes ne constituent plus que 39% du nombre total de nichées, alors que les couvées de 5 œufs constituaient plus de 67% du nombre total de couvées. Cela serait le résultat de la mortalité des jeunes durant leurs premiers jours et des œufs non éclos.

Malgré cette mortalité juvénile, le nombre moyen de jeunes par nichée au Grand-Duché est plus élevé que dans les autres pays européens, à l'exception de la Norvège (tableau 13.4). De même, le rapport taille moyenne des nichées / taille moyenne des couvées est égal à 0,89 dans notre cas, ce qui le situe également dans les valeurs les plus élevées du tableau et traduit un taux de survie des jeunes élevé. Ces chiffres élevés pourraient s'expliquer par le fait que la quasi-totalité des individus de cette population utilisent les nichoirs pour leur reproduction. Il semble en effet que ces dispositifs puissent influencer la survie des pulli (voir § 13.4).

Toutefois, les valeurs affichées dans ce tableau doivent être prises avec prudence pour certaines raisons :

- Comme pour la taille moyenne des couvées, les résultats de certaines études sont basés sur un échantillonnage de faible taille. Ceci pourrait, en partie, expliquer les valeurs généralement plus basses.
- De même, la taille moyenne des nichées indiquée dans le tableau 13.4 inclut, à la fois, les premières et les secondes nichées. Or, l'occurrence de ces secondes nichées, dont la taille est moindre que les premières, peut varier fortement d'une région à l'autre (voir § suivant). Ces dernières influenceraient donc, suivant le cas, de façon plus ou moins importante la valeur moyenne affichée dans le tableau 13.4.

Tableau 13.4 : Taille moyenne des nichées de cincles pour différentes populations européennes (Tableau repris de Tyler & Ormerod, 1994, modifié et complété) (n = taille de l'échantillon ; Nichée/Couvée = taille moyenne des nichées divisée par la taille moyenne des nichées, exprimé en pourcentage).

Région	**Moyenne**	**Ecart-type**	**n**	**Nichée/ Couvée (%)**	**Source**
SO Norvège	4,3	-	72	85	Efteland & Kyllingstad, 1984
GD Luxembourg	***4,25***	***1,17***	***216***	***89***	***Cette étude***
Ecosse, Grampian	4,16	-	64	91	Hardey, Rae & Rae, 1978
Allemagne	4,15	-	-	83	Rockenbauch, 1985
SE Pays de Galles	4,13	1,04	286	86	Tyler & Ormerod, 1985
Alpes Suisses	4,07	-	-	83	Breitenmoser-Wursten, 1988
Allemagne	4,03	-	-	85	Schmid, 1985
Allemagne de l'Est	3,91	-	66	81	Zang, 1981
Ecosse	3,88	0,99	336	84	Wilson, 1996
Ecosse, Midlothian	3,81	0,83	27	-	Serle & Bryson, 1935
Grande-Bretagne	3,55	1,21	637	80	Shaw, 1978
Angleterre, Nord Yorkshire/Cumbria	3,5	1,19	40	81	Baines
Basse Autriche	3,38	1,97	42	75	Sackl & Dick, 1988
Angleterre, Cumbria	3,26	-	40	78	Robson, 1956
Ecosse, Grampian	3	-	15	88	Hewson, 1967
Angleterre, Derbyshire	2,69	-	26	62	Shooter, 1970

- *Occurrence des secondes nichées*

Le pourcentage des secondes pontes pour la population luxembourgeoise est égal à 17,9%, c'est-à-dire : parmi les couples qui eurent une première nichée, 17,9% en ont initié une seconde. Par rapport à d'autres régions d'Europe (tableau 13.5), la situation est très contrastée : alors qu'il n'y a pratiquement pas de secondes pontes (5-6%) pour une population norvégienne de cincles, la proportion de secondes pontes peut atteindre, voire dépasser les 50% pour des populations installées en

France et en Grande-Bretagne. Les chiffres obtenus pour la population luxembourgeoise sont davantage semblables à ceux observés pour d'autres populations en Autriche et en Suisse par exemple.

Tableau 13.5 : Proportion (%) des secondes pontes chez le cincle plongeur dans divers pays d'Europe - * : d'après Tyler & Ormerod (1985) ; ** : d'après Breitenmoser-Wursten (1988) ; *** : *com. pers.* à Roché & d'Andurain (1995) (tableau repris et modifié de Roché & d'Andurain (1995)).

Auteur	Pays	Altitude (m)	Secondes pontes (%)
Wagner (1985)	Autriche	600-1100	0
Efteland*	Norvège	?	5-6
Steffens & Sturm (1978)**	Allemagne	?	10
Balat (1964)*	Tchécoslovaquie	250-350	11
Zang (1981)*	Allemagne	250-700	12
Sackl & Dick (1988)	Autriche	250-600	16
Robson (1956)	Grande-Bretagne	200	17
Cette étude	***GD de Luxembourg***	***150-300***	***18***
Breitenmoser-Wursten (1988)	Suisse	900-1700	(3)-18-(37)
Tyler & Ormerod (1985)	Grande-Bretagne	3-350	19
Wilson (1996)	Ecosse	45-520	19,3
Ormerod *et al*. (1991)	Grande-Bretagne	10-500	22
Ristow (1968)**	Allemagne	200-400	23
Roché & d'Andurain (1995)	France (Loire)	650-850	>28
Hardy et al. (1978)*	Grande-Bretagne	?	33
Roché & d'Andurain (1995)	France (Allier)	510-985	33-45
Rockenbauch (1985)	Allemagne	300-600	38
Priemetzhofer (1987)**	Allemagne	600-750	39
Pallier ***	France	430-900	38-43
Schmid (1985b)	Allemagne	250-550	49
Marzolin ***	France	170-300	(32)-49-(67)
Baines*	Grande-Bretagne	?	53
Baake (1982)	Grande-Bretagne	500-600	56
Boitier (2004)	France	320-1100	77

Des différences importantes dans le pourcentage des secondes pontes sont observées entre des populations pourtant parfois très proches géographiquement. Ainsi, ce pourcentage est égal à 49% pour une population de cincles située en Lorraine (Roché & d'Andurain 1995) alors qu'il n'est que de 17,9% pour la population luxembourgeoise.

Pour Breitenmoser-Wursten (1988), la proportion de secondes pontes serait d'autant plus élevée que la population nicherait en sites artificiels ; ces derniers inciteraient, par la sécurité qu'ils offrent, à des premières pontes précoces et donc, à la production de secondes pontes. Ainsi, Boitier (2004) observe un taux de secondes pontes égal à 77% pour une population dans le Massif central dont plus de 95% des couples nichaient en sites artificiels Cependant, les résultats d'autres études tendent à relativiser quelque peu cette affirmation :

- Roché & d'Andurain (1995) observent une proportion de secondes pontes supérieur à 28% pour deux populations dont plus de 75% des couples étudiés nichaient en sites naturels ;
- Ce taux de secondes pontes (ou plutôt de pontes tardives) est égal à 18% pour la population luxembourgeoise qui niche quasi-exclusivement dans des nichoirs[9].

Selon Boitier (2004) et Roché & d'Andurain (1995), cette proportion serait largement dépendante de la précocité des premières pontes. Une proportion élevée de secondes pontes supposerait une qualité, une quantité et une disponibilité de la ressource trophique précoces en saison, mais aussi durables, au moins jusqu'au début de l'été (Boitier 2004). Toutefois, alors que Boitier (2004) observe une corrélation positive significative entre le taux des secondes pontes et la précocité des premières pontes, nous n'avons pas observé cette corrélation pour la population luxembourgeoise. Une des raisons à cela pourrait être un habitat de moindre qualité pour la population luxembourgeoise installée dans le bassin de la Syre, avec des

[9] Comme Breitenmoser-Wursten (1988) le note, nous avons toutefois pu observer l'influence qu'ont les nichoirs sur les dates des premières pontes et sur la taille des nichées précoces, mais pas sur les nichées tardives (voir §13.4).

ressources trophiques moins abondantes et diminuant au fur et à mesure que la période de reproduction avance.

De plus, comme c'est le cas pour les dates de ponte, la proportion de secondes pontes varie d'une année à l'autre :

- Ainsi, elle varie entre 70 et 85,7% pour la population étudiée par Boitier (2004) entre 1997 et 2002 ;
- Pour la population luxembourgeoise, elle varie entre 0 et 45% pour la période 1982-2001.

Il est donc nécessaire de prendre ce facteur en compte lorsque l'on désire comparer les résultats de différentes études qui recouvrent des périodes différentes (tableau 13.5).

Outre la précocité des premières pontes, liée notamment à la localisation géographique, d'autres facteurs influencent très certainement cette proportion, comme par exemple :

- le taux de réussite de la première nichée ;
- les réserves énergétiques des parents avant et après cette première nichée ;
- les conditions météorologiques pendant ou après la première nichée (voir § suivant) ;
- la qualité des territoires et la quantité de nourriture disponible.

- *Evolution de la taille des couvées et des nichées avec l'avancement de la saison de reproduction*

Comme c'est le cas pour la population luxembourgeoise, différents auteurs dont Tyler & Ormerod (1994), Zang (1981), Breitenmoser-Wursten (1988), Rocher & d'Andurain (1995) et Boitier (2004) notent une diminution de la taille moyenne des couvées et des nichées au fur et à mesure de l'avancement de la période de reproduction (tableau 13.6) :

Tableau 13.6 : Nombre moyen d'œufs et de jeunes pour les premières et les secondes pontes pour différentes populations en Europe (P1= premières pontes et P2= secondes pontes, sauf ** : P1= couvées précoces et P2= couvées tardives ; * : com. pers. à Roché & d'Andurain (1995)).

Auteurs	Pays	Nb oeufs		Nb jeunes	
		P1	P2	P1	P2
Baake (1982)	Norvège	5,61	4,76	4,57	3,0
Boitier (2004)	France	5,28	4,91	/	/
Rockenbauch (1985)	Allemagne	5,17	4,63	4,35	3,6
Pallier (*)	France	5	4,35	/	/
Breitenmoser-Wursten (1988)	Suisse	4,86-5,00	4,00	/	/
Zang (1981)	Allemagne	4,85	4,38	3,91	3,0
Présente étude (**)	***GD de Luxembourg***	***4,83***	***4,53***	***4,32***	***3,94***
Roché & d'Andurain (1995)	France	4,80	4,40	/	/
Robson (1956)	Grande-Bretagne	4,09	3,57	3,02	3,0

- Tyler & Ormerod (1994) observent notamment que les couvées comportant 3 œufs sont proportionnellement plus nombreuses vers la fin de la période de reproduction.

- En Allemagne, Zang (1981) observe un déclin de 0,17 œufs tous les 10 jours, avec une taille moyenne des couvées égale à 4,86 en début de période de reproduction et 4,38 à la fin de cette période, et une diminution de 0,13 jeunes par 10 jours.

Parmi les causes possibles de cette diminution dans la taille des couvées et des nichées avec l'avancement de la saison de reproduction, nous pouvons citer :

- des changements des conditions environnementales, comme une diminution des ressources en nourriture ;
- une compétition plus importante avec d'autres oiseaux comme les bergeronnettes des ruisseaux, les bergeronnettes grises et les

troglodytes pour les sites de nidification et les ressources en nourriture. Cette compétition pour la nourriture entre cincles et bergeronnettes devrait toutefois être fort limitée : alors que les cincles se nourrissent essentiellement de proies qu'ils capturent au fond de l'eau, les bergeronnettes capturent de la nourriture en vol et sur des haut fonds, à fleur d'eau ;

- un épuisement des parents et une diminution de leurs ressources énergétiques ;
- les conditions météorologiques ont également une certaine influence sur la taille des couvée et des nichées (voir § suivant).

➢ *Influence des conditions météorologiques sur la taille des couvées et des nichées*

✓ Couvées et nichées précoces :

Décembre → mi-Février

L'influence négative des précipitations abondantes de mi-décembre à mi-février sur la taille des couvées précoces pourrait être due au fait que cette période correspond à la période durant laquelle les cincles plongeurs constituent des réserves en vue de la reproduction. On peut en effet voir sur les figures 12.11 et 12.12 que le poids des cincles, femelles et mâles, augmente pour atteindre son maximum en mars, pour ensuite chuter en avril suite aux dépenses énergétiques liées à la reproduction (parades nuptiales, défense du territoire, ponte des œufs, couvaison, nourrissage des jeunes). Des pluies abondantes provoquent un accroissement du débit des cours d'eau et de leur turbidité. Le cincle plongeur doit donc dépenser davantage d'énergie et rencontre plus de difficultés pour avoir accès à sa nourriture et constituer des réserves. Durant ces années où les précipitations sont abondantes lors des premiers mois de l'année, les cincles arriveraient donc à la période de reproduction avec des réserves énergétiques moins importantes (Taylor & O'Halloran 2001), ce qui se marquerait par une diminution du nombre moyen d'œufs par couvée.

Les femelles pourraient également ajuster la taille de leur couvée en fonction des ressources alimentaires disponibles, comme Dubois *et al*. (2006) l'ont observé pour le troglodyte. Ces ressources pourraient être moins abondantes ou plus difficilement accessibles les années où le débit des cours d'eau est important et les épisodes de crues plus fréquents durant les premiers mois de l'année (Taylor & O'Halloran 2001). L'abondance et la composition des communautés des macroinvertébrés benthiques varient également en fonction des températures hivernales : une augmentation de la température provoque une diminution de l'abondance et des changements dans la composition des communautés de macroinvertébrés (Durance & Ormerod 2007). Or, comme nous avons pu le constater, il existe une corrélation positive entre la température moyenne et les précipitations : plus la température moyenne est élevée durant les premiers mois de l'année, plus les précipitations sont abondantes (annexe 12.4). La figure ci-dessous montre la corrélation entre les températures moyennes pour la période allant du 29/01 au 25/02 et les précipitations pour la période allant du 12/02 au 11/03.

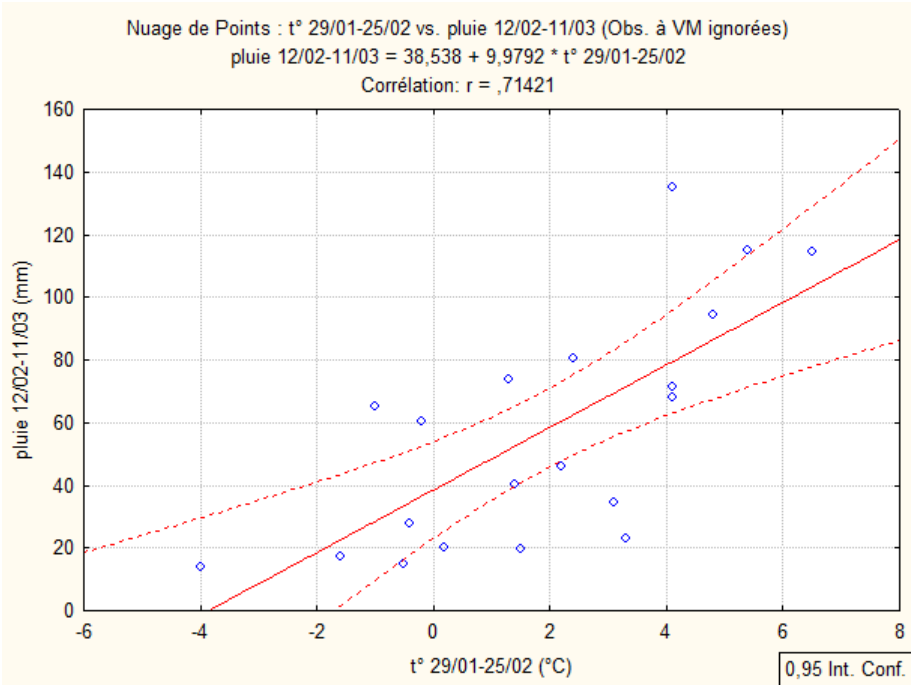


Figure 13.5 : Relation entre les températures moyennes mesurées pour la période allant du 29/01 au 25/02 et les précipitations mesurées pour la période allant du 12/02 au 11/03. Mesures météorologiques relevées à la station de Findel entre 1982 et 2001.

Selon les simulations réalisées à partir de nos résultats, une augmentation de 10mm de pluie / mois, couplée à une augmentation de la température moyenne de 1°C durant cette période, pourrait entraîner une diminution du nombre moyen d'œufs par couvée, ainsi que du nombre de jeunes par nichée de l'ordre de 0,1. De même, cette augmentation des précipitations et des températures entraînerait une diminution égale à 0,6-0,8 du nombre de jeunes bagués, et égale à 0,4-0,6 du nombre de nichées enregistrées pour l'ensemble de la population.

Mi-Février → Avril-Mai

Des températures moyennes élevées et, dans une moindre mesure, des pluies peu abondantes durant la période de ponte, de couvaison et d'élevage des jeunes, issus de ces nichées précoces, ont, le plus souvent, une influence positive sur le nombre de jeunes par nichée.

On peut notamment voir dans le tableau 13.7 comment une augmentation de la température moyenne de 1°C et une diminution des précipitations de 10mm/mois durant cette période pourraient influencer ces différentes variables démographiques.

Tableau 13.7 : Evolution de différentes variables démographiques suite à une augmentation des températures moyennes de 1°C et une diminution des précipitations de 10mm/mois durant la période des couvées et nichées précoces (simulations effectuées à partir des résultats obtenus à l'aide des régressions multiples – (*) : simulations effectuées sur base d'une couvée/nichée de 4 œufs/jeunes).

Variable démographique	T° moyenne : + 1°C	Pluie : - 10 mm/mois
Nb œufs / couvée précoce (*)	0	0
Nb jeunes / nichée précoce (*)	+0,1	-0,1 → +0,1
Nb de jeunes bagués issus de nichées précoces	-1.9 → +3,6	+1,1 → +1,8
Nb de nichées précoces	-0,3 → +1,1	+0,2 → +0,5

Bien que, comme pour les autres périodes, l'influence de la température et des précipitations puisse apparaître ici quelque peu limitée, des températures élevées durant cette période pourraient assurer un meilleur succès reproducteur pour différentes raisons, les parents devant, en outre, dépenser moins d'énergie lors des différentes phases de la reproduction :

- Des températures plus clémentes durant la reproduction permettraient de diminuer la durée de couvaison et donc les dépenses énergétiques de la femelle (à de rares exceptions, c'est la femelle qui couve les œufs, le mâle montant la garde près du nid et apportant occasionnellement de la nourriture à la femelle (Tyler & Ormerod 1994)), comme Garcia-Navas *et al*. (2008) l'ont également observé pour le moineau friquet.
- Une température moyenne élevée est également plus favorable pour la survie des oisillons.

A contrario, comme déjà mentionné auparavant, des épisodes de crues empêchent les cincles d'avoir facilement accès à leur nourriture, pour eux, ainsi que pour leurs jeunes dont la fréquence de nourrissage varie de 2 à 18 fois par heure suivant leur âge (Tyler & Ormerod 1994 ; Taylor & O'Halloran 2001). Lorsque le débit du cours d'eau est trop important, les adultes peuvent alors soit jeûner ou réduire fortement

leur quête alimentaire afin de limiter leurs dépenses d'énergie (D'Amico & Hémery 2007), soit se déplacer sur les affluents pour pouvoir trouver cette nourriture (Herbaut 2002). Des dépenses énergétiques supplémentaires doivent être consenties pour assurer des déplacements plus importants entre leur nid et les sites de nourrissage. Une autre alternative consiste à capturer davantage de proies terrestres (isopodes, coléoptères, oligochètes) lors des épisodes de crues (Taylor & O'Halloran 2001).

- ✓ Couvées et nichées tardives

Comme pour les couvées et les nichées précoces, une température moyenne élevée influence positivement sur le succès des nichées subséquentes (nombre d'œufs par couvée et de jeunes par nichée).

Le tableau 13.8 reprend les résultats de différentes simulations effectuées sur l'évolution des variables démographiques concernant les nichées tardives en réponse à des changements dans la température moyenne et dans le régime des précipitations.

Tableau 13.8 : Evolution de différentes variables démographiques en réponse à des changements dans la température moyenne et dans le régime des précipitations. (simulations effectuées à partir des résultats obtenus à l'aide des régressions multiples – (*) : simulations effectuées sur base d'une couvée/nichée de 4 œufs/jeunes ; / : aucune influence).

Variable	+ 1°C pdt période pontes tardives	- 1°C pdt période pontes précoces	+ 10 mm pluie / mois pdt période pontes précoces
Nb œufs / ponte tardive (*)	+0 ,2→+0,3	+0,2	+0,02
Nb jeunes / nichée tardive (*)	+0,7	+0,04	-0,02
Nb de jeunes bagués issus de nichées tardives	/	/	+0,5
Nb de nichées tardives	/	+0,7	+0,1→+0,4

Les conditions météorologiques qui tendent à diminuer le succès des nichées précoces (i.e. des températures basses et des pluies plus abondantes durant cette période) semblent, en effet, augmenter le succès et le nombre des nichées tardives. Cela pourrait être dû au fait que les couples dont la première nichée a échoué, notamment en raison de mauvaises conditions météorologiques, possèderaient davantage de réserves énergétiques que les couples qui ont mené leur première nichée à terme et seraient plus enclins à entamer une nouvelle nichée.

De même, la réduction du nombre moyen d'œufs par couvée et de jeunes par nichée, dues à de mauvaises conditions météorologiques pendant la période des pontes précoces, 'permettraient' aux parents de diminuer leurs dépenses énergétiques en raison de la diminution de bouches à nourrir. Les parents, dont le nombre de jeunes et le succès reproducteur étaient moins élevé pour ces nichées précoces, disposeraient donc de davantage d'énergie pour entamer une nichée supplémentaire. Il est toutefois difficile de juger de l'importance de ces « considérations énergétiques » dans la prise de décision des couples à entamer ou non une seconde nichée.

13.3. Déplacements et fidélité des adultes ——————————

13.3.1. Mouvements de dispersion des juvéniles et déplacements des adultes

Les données concernant les mouvements de dispersion effectués par les cincles bagués en tant que pulli dans les nichoirs posés sur la Syre et ses affluents sont en accord avec celles renseignées pour les populations du Royaume-Uni et d'Irlande (tableaux 12.18 et 13.5). Ces mouvements de dispersion observés pour différentes populations vivant en Europe centrale et occidentale, et les îles Britanniques dépassent très rarement 40-50 kilomètres (Tyler & Ormerod 1994) :

- En Grande-Bretagne, une étude effectuée à partir des données récoltées par le British Trust for Ornithology a démontré que sur 107 recaptures de cincles juvéniles, seuls 30 (28%) s'étaient déplacés de plus de 5 kilomètres (Galbraith & Tyler 1982).
- Pour la population galloise, suivie par Tyler *et al.* (1990) entre 1978 et 1986, ce sont 30% des juvéniles (sur 166 recaptures) qui se sont déplacés de plus de 5 kilomètres de leur lieu de naissance (médiane : 3.5 km ; distance maximale parcourue : 32 km).
- En Irlande (région de Cork), 43% des mouvements de dispersion sont supérieurs à 5 kilomètres (médiane : 3.8 km ; distance maximale parcourue : 37.5 km) (O'Halloran *et al*. 2000).

Tableau 13.5 : Mouvements de dispersion et déplacements effectués par les cincles plongeurs en tant que pulli, oiseaux de première année et adultes – Proportions (%) de ces mouvements inférieurs et supérieurs à 5 km (tableau repris de O'Halloran *et al*. (2000) complété avec nos données).

Pays	Pulli		1ère année		Adultes		Référence
	< 5km	>5km	< 5km	> 5km	< 5km	>5km	
Irlande	57 (64)	43 (48)	75 (18)	25 (6)	86 (13)	14 (2)	O'Halloran *et al.* 2000
UK, Pays de Galles	71 (118)	29 (48)	98.9 (88)	1.2 (1)	100 (138)	0	Tyler *et al*. 1990
Angleterre	72 (77)	28 (30)	/	/	86 (19)	14 (3)	Galbraith & Tyler 1982
GD de Luxembourg	62.5 (25)	37.5 (15)	/	/	94.9 (74)	5.1 (4)	Cette étude

Comme pour la population luxembourgeoise, des différences marquées ont été observées dans les patrons de dispersion entre les sexes pour les populations galloises et irlandaises : les jeunes mâles effectuent en moyenne des déplacements moins importants que les femelles. Ces dernières seraient plus enclines à changer parfois de bassin hydrographique lors de cette phase de dispersion (Galbraith & Tyler 1982 ; Tyler & Ormerod 1994 ; O'Halloran *et al.* 2000).

Dans ces mêmes populations, les déplacements des adultes sont, en général, moins importants que les mouvements de dispersion des juvéniles (Galbraith & Tyler 1982 ; Tyler & Ormerod 1994 ; O'Halloran *et al*. 2000). Hormis les mouvements de dispersion effectués par les juvéniles, ces populations, tout comme d'autres populations d'Europe centrale et occidentale, sont, en effet, largement sédentaires (Tyler & Ormerod 1994).

Le caractère sédentaire de ces populations contraste toutefois avec ce que l'on observe dans d'autres régions de l'aire de répartition du cincle plongeur, où des contraintes liées à l'environnement obligent les individus à effectuer des déplacements parfois beaucoup plus importants :

- Les cincles vivant en Scandinavie et dans le nord de l'ex-U.R.S.S. sont des migrateurs hivernaux partiels (fig. 13.3) (Tyler & Ormerod 1994 ; Sikora &

Neubauer 2008) (cfr. § 8.2.4). Les individus nordiques qui ne migrent pas durant l'hiver adoptent des comportements très erratiques, passant d'une rivière à l'autre pour trouver des endroits libres de glaces où ils peuvent se nourrir (Tyren & Gustafsson 2005).

Figure 13.3 : routes de migrations empruntées par les cincles plongeurs de la sous-espèce *C.c. aquaticus* de Fenno-Scandie (figure reprise de Tyler & Ormerod 1994).

- Les individus de populations plus méridionales installées à des altitudes élevées effectuent une transhumance vers l'aval en hiver (d'Amico 2004).
- Un comportement erratique a également été observé en d'autres endroits, notamment en Europe centrale où des déplacements pouvant atteindre 200 km ont été observés (Hermann 1973, cité par Horvath 1993). En Hongrie, les déplacements des individus bagués (adultes et juvéniles) varient entre 5 et 80 km (Horvath 1993). L'espèce, qui est essentiellement présente dans le Nord à la frontière avec la Slovaquie (10-20 couples, région de Tokaj), avait, suite à un lent déclin, totalement disparu de ce pays vers le milieu des années nonante. Toutefois, certains individus, en provenance de Slovaquie sont

venus s'installer sur les cours d'eau de la région de Tokaj. Après s'y être reproduits, ces individus sont, néanmoins, contraints de quitter ces cours d'eau chaque été en raison de leur assèchement (R. Horvath, *com. pers*.). Ce comportement a également été observé dans d'autres régions comme le sud-est du Pays de Galles (Tyler & Ormerod 1994).

Bien que sédentaires, les cincles de nos régions sont néanmoins capables d'effectuer également des déplacements importants :

- Melchior *et al.* (1987) mentionnent le cas d'un cincle bagué en tant que juvénile en Ardenne belge et recapturé 110 km plus loin au Grand-Duché de Luxembourg.
- De même, un jeune cincle bagué en Belgique fut repris dans le département de la Loire-Atlantique (France) en 1972 (fig. 12.21). Ce déplacement pourrait être consécutif à des températures rigoureuses durant l'hiver 1971-1972 (source : I.R.M.), ce cincle se comportant comme les individus nordiques.
- Un cincle plongeur mâle de la sous-espèce *aquaticus* bagué en tant que pullus en Suisse en 1992 a été recapturé en novembre 1993 en Pologne où il a hiverné et s'est installé avec une femelle de la sous-espèce *cinclus*. Ce couple s'est reproduit avec succès en 1994 et 1995. Le déplacement effectué par ce cincle est le plus long enregistré pour cette espèce (1055 kilomètres) et constituerait plutôt une exception (Hegelbach & Koch 1994).

Grâce à ces migrations hivernales, ainsi qu'aux déplacements effectués par certains individus, un certain flux génique pourrait être maintenu entre populations et entre lignées géographiquement séparées (voir § 13.1.1).

13.3.2. Taux de recaptures des juvéniles

Le taux de recapture des juvéniles observé pour la population luxembourgeoise peut paraître assez faible (4,5% de recaptures). Il est inférieur à ce que Tyler *et al.* (1990) ont observé pour les populations galloises étudiées entre 1978 et 1986 : sur plus de

2500 juvéniles bagués, 166 ont été recapturés par la suite, soit un taux de recaptures de 6,6%. Un test de l'écart réduit effectué sur ces deux populations a démontré que cette différence est significative ($p<0,02$). Loison *et al*. (2002) ont obtenu un taux de recapture, ou 'taux apparent de survie annuel', égal à 6% (avec une variance de 42%) pour la population norvégienne suivie de 1974 à 1997 (plus de 4000 individus bagués), soit une valeur très proche de celle observée par Tyler *et al*. (1990). Cette différence entre les populations luxembourgeoise et norvégienne n'est cependant pas significative selon le test de l'écart réduit.

Plusieurs causes pourraient expliquer ce taux de recapture plus bas observé pour la population luxembourgeoise :

- Notre échantillonnage et la zone géographique concernée sont beaucoup plus restreints que dans le cas des études effectuées au Pays de Galles et en Norvège : alors que notre zone d'étude concerne au maximum 30 km de cours d'eau (et beaucoup moins lors des premières années de pose des nichoirs), ce sont 60 km de rivières qui étaient prospectés pour l'étude norvégienne et plus de 180 km pour l'étude de Tyler *et al*. La probabilité que des juvéniles « luxembourgeois », bagués sur la Syre et l'Ernz noire, s'installent ailleurs et ne soient pas pris en compte pour le calcul du taux de recapture pourrait donc être plus élevée.
- De plus, alors que l'étude de Tyler *et al.* (1990) s'étend de 1978 à 1986, notre travail ainsi que l'étude norvégienne concernent une période égale ou supérieure à 20 ans. Ces différences dans la taille des zones d'étude, l'époque et la durée de ces études pourraient expliquer, en partie du moins, les différences observées dans les taux de recapture des juvéniles.
- Il est également fort probable que d'autres facteurs, tels que la qualité de l'environnement (voir §13.5) et les conditions climatiques locales régnant durant la période d'étude, influencent le taux de survie des juvéniles et, en conséquence, le taux de recapture. On note, entre autre, que 48% de la variance observée dans le taux apparent de survie annuel de la population norvégienne sont expliqués par les températures hivernales régnant dans cette région (Loison *et al*. 2002).

La question demeure quant à savoir si ce taux de recapture observé pour la population luxembourgeoise est l'indice d'un faible taux de recrutement, et si ce taux est suffisant pour permettre à cette population de maintenir des effectifs stables. Des éléments de réponse quant à l'évolution de la population de cincles, établie sur la Syre, sont apportés dans les chapitres suivants.

13.3.3. Fidélité des adultes à un même site et à un même partenaire

Les données de recaptures concernant les adultes luxembourgeois indiquent un haut degré de fidélité à un même territoire et à un même site de nidification. En plus des 54 cas observés où un adulte a été recapturé au même endroit, une grande partie des déplacements effectifs observés, 18 sur 24 (cfr. Tableau 12.21), pourraient simplement consister en des déplacements d'un site de nidification à l'autre situés tous deux à l'intérieur d'un même territoire, ces déplacements étant inférieurs à 2,5km.

Dans de nombreux cas, en plus d'être fidèle à un même territoire et à un même site de nidification, un cincle reste fidèle à son partenaire pendant plusieurs années. Les raisons qui poussent un cincle à changer de partenaire après plusieurs années pouvant être dues, le plus souvent, à la mort d'un des deux partenaires, celui-ci n'étant plus recapturé l'année suivante.

Cette fidélité à un même territoire et à un même partenaire a également été observé pour d'autres populations européennes (Horvath 1993 ; Tyler & Ormerod 1994 ; O'Halloran *et al*. 2000), ainsi que pour *Cinclus mexicanus* et de nombreuses autres espèces d'oiseaux (Greenwood 1980 & Greenwood & Harvey 1982 *dans* Middleton *et al*. 2006). Dans leur étude d'une population norvégienne de cincles à l'aide de marqueurs microsatellites, *Ø*igarden *et al.* (2010) ont ainsi observé que la fréquence de paternité extraconjugale pour cette population était égale à 2%, ce qui est plutôt faible chez les oiseaux en général et en particulier chez les passereaux.

Les individus fidèles à un même territoire de reproduction d'une année à l'autre seraient plus familiarisés avec ce territoire, ce qui pourrait améliorer leur recherche de nourriture, l'évitement des prédateurs, réduire les conflits avec les voisins et faciliter la rétention d'un partenaire, ce qui en conséquence, améliorerait le succès reproducteur (Middleton 2006).

Toutefois, bien que cela n'ait pas été observé pour la population luxembourgeoise, des cas de polygynie ont été renseignés par plusieurs auteurs (Marzolin 1988 ; Tyler & Ormerod 1994). Cette polygynie, qui ne semble pas être très courante, pourrait être la conséquence d'une sex-ratio déséquilibrée, avec des femelles qui sont localement plus abondantes que les mâles (Tyler & Ormerod 1994). Un cas de changement de partenaire et de territoire pendant une même saison de reproduction a également été renseigné pour un cincle américain femelle (Osborn 2000) qui, après avoir élevé une première nichée, s'est déplacée de 5km pour élever une seconde nichée avec un mâle différent.

13.4 Influence des nichoirs sur les variables morphologiques et démographiques

Les analyses effectuées sur les différentes variables démographiques, mais aussi morphologiques de la population de cincles installée sur la Syre et l'Ernz noire ont permis de mettre en évidence l'influence du nombre de nichoirs en place sur certaines de ces variables.

13.4.1. Nombre de nichées et de jeunes bagués

Les régressions multiples mettent en évidence l'influence positive du nombre de nichoirs en place sur le nombre de nichées enregistrées et sur le nombre de jeunes bagués chaque année, que l'on considère l'ensemble des nichées ou uniquement les nichées précoces (les valeurs du R^2 partiel pour cette variable peuvent atteindre 0,62 (tableau 12.38)). Par contre, cette variable ne semble pas avoir d'influence sur le nombre de nichées tardives et, en conséquence, sur le nombre de jeunes bagués issus de ces nichées tardives. Cette augmentation du nombre total de nichées au fur et à mesure que le nombre de nichoirs en place augmente est surtout visible durant les premières années de pose de ces nichoirs (fig. 13.4). Par la suite, alors que le nombre de nichoirs reste relativement constant, le nombre de nichées diminue quelque peu (voir § 13.6).

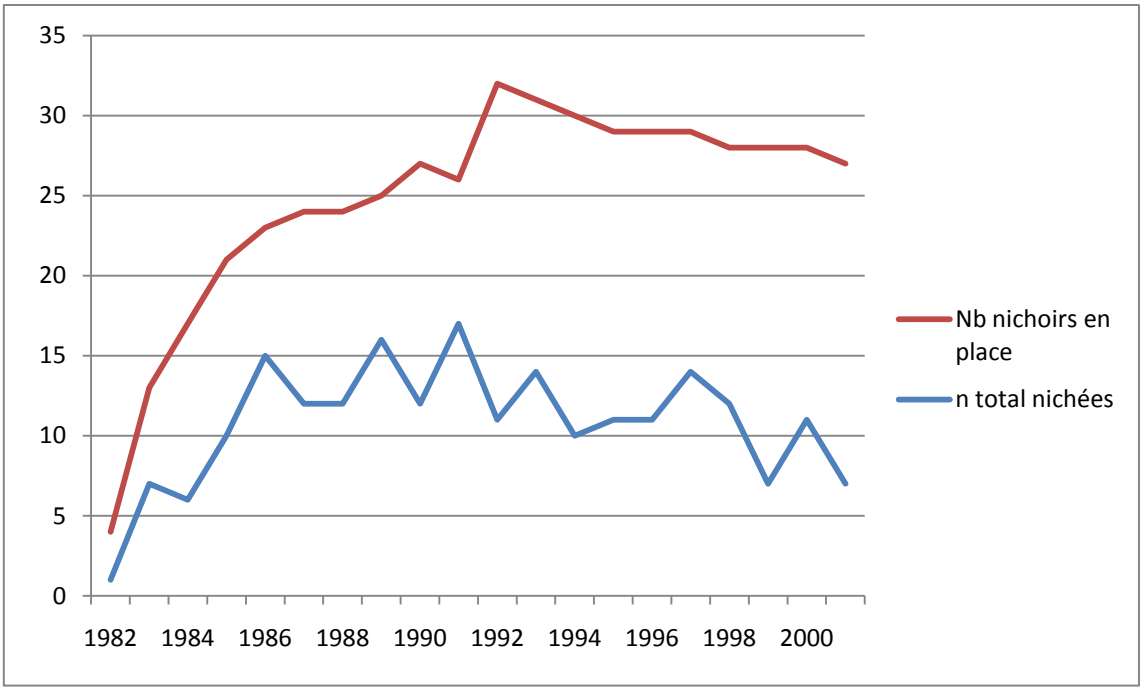


Figure 13.4 : Evolution du nombre de nichoirs en place sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire entre 1982 et 2000, et du nombre total de nichées enregistrées dans ces nichoirs durant cette même période.

Ce lien entre, d'une part, le nombre de nichées et de jeunes et, d'autre part, le nombre de nichoirs s'explique aisément par le fait que, à de rares exceptions (notamment sur l'Ernz noire), seuls les sites équipés de nichoirs pour cincles étaient inspectés durant la période de reproduction.

Bien que nous ne possédions pas de données sur la population de cincles nichant sur l'Ernz noire et surtout sur la Syre et ses affluents avant la pose des premiers nichoirs par M. Zwickenpflug, nous pouvons supposer que la pose de nombreux nichoirs a permis d'augmenter le nombre de sites potentiels de nidification et, par voie de conséquence, la taille de la population, dans un environnement par endroits fortement perturbé par les activités humaines (fig. 11.2a et 11.2b). Ces nichoirs sont en effet rapidement adoptés par les cincles plongeurs, parfois l'année même de leur pose, mais également par d'autres espèces (voir box 13.2). Leur pose permet d'augmenter ou de maintenir les populations de cincles sur des rivières où les sites potentiels sont rares (Staedtler & Bremshey 1988 *cités dans* Tyler & Ormerod 1994).

Ce fut le cas dans différentes régions : Pays de Galles (UK), Allemagne, Hongrie, … (Horvath 1987 ; Tyler & Ormerod 1994).

Les nichoirs présentent en effet de nombreux avantages par rapport aux sites naturels. Ils sont, avec d'autres sites artificiels, souvent préférés par le cincle plongeur pour nicher car :

- ils offrent une protection efficace contre les aléas climatiques, ainsi que contre les prédateurs lorsque le site de pose a été bien choisi ;
- cette protection permet un gain de temps et d'énergie pour la construction du nid, mais également pour les phases de couvaison et d'élevage des jeunes. Breitenmoser-Wursten (1988) a ainsi démontré qu'en Suisse, les cincles qui nichaient sous des ponts, soit dans des conditions assez proches de celles qu'offrent les nichoirs, achevaient la construction de leur nid et pondaient plus tôt que ceux qui nichaient dans des sites naturels.

Dans leur étude comparant, pour quatre espèces d'oiseaux nichant dans des cavités de troncs d'arbre, le succès reproducteur entre les individus nichant en sites naturels et ceux utilisant des nichoirs, Purcell *et al*. (1997) ont démontré que, pour 2 des 4 espèces étudiées, le succès reproducteur était plus élevé pour les individus utilisant les nichoirs. De même, le taux de prédation était plus faible pour les individus utilisant les nichoirs pour 3 de ces 4 espèces. Par contre, des études effectuées sur d'autres espèces ont mis en évidence un taux de prédation plus important pour les individus utilisant les nichoirs (King *et al*. 1999 ; Burke *et al*. 2004), les prédateurs pouvant être différents suivant que les oiseaux nichent en sites naturels ou artificiels (Robinson *et al*. 2005)[10].

[10] Le schéma des poses de nichoirs en forêt peut notamment influencer le taux de prédation. Si les nichoirs sont, par exemple, disposés en ligne, ceux-ci sont détroussés de façon systématique par des prédateurs « malins » comme le lérot ou la martre (R. Libois, *com. pers*.).

Box 13.2 : Autres espèces fréquentant les nichoirs pour cincles plongeurs

Les nichoirs pour cincles plongeurs sont fréquemment adoptés par d'autres espèces, comme on peut le voir sur la figure 13.5. Les troglodytes (*Troglodytes troglodytes*) utilisent souvent ces nichoirs comme sites de nidification, de même que les bergeronnettes des ruisseaux (*Motacilla cinerea*) et grises (*Motacilla alba*). Ces différentes espèces ont en effet des exigences assez proches de celles du cincle plongeur pour le choix des sites de nidification. D'autres espèces comme le rouge-queue noir (*Phoenicurus ochruros*), mais également le loir (*Glis glis*), qui avait choisi un nichoir pour cincles plongeurs comme site d'hibernation, ont également été observées dans ces nichoirs.

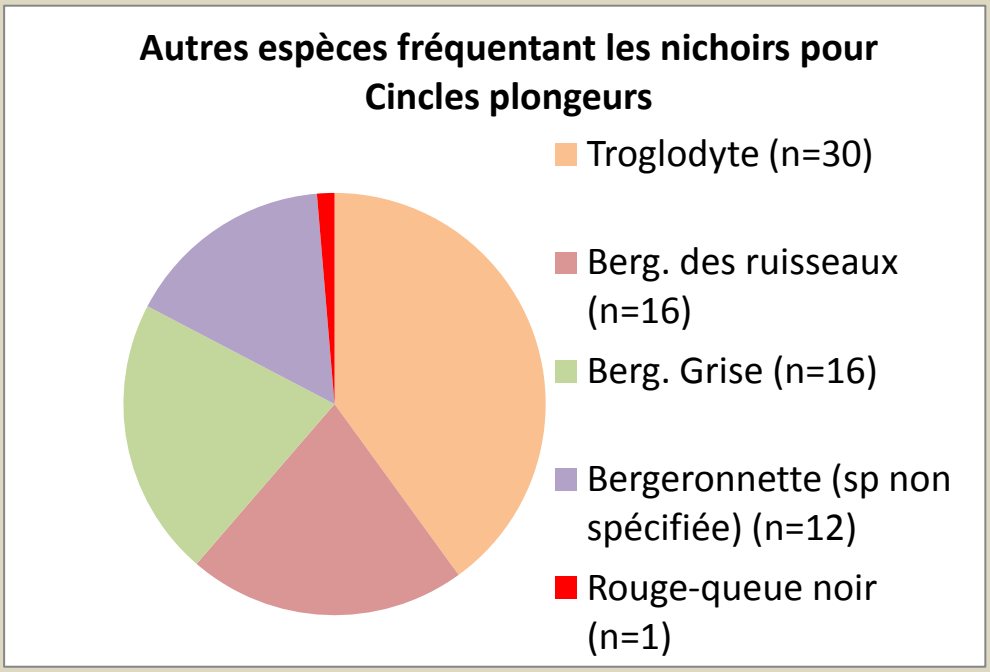


Figure 13.5 : Autres espèces d'oiseaux fréquentant les nichoirs posés pour les cincles plongeurs au Grand-Duché de Luxembourg durant la période de reproduction (n=nombre

Suivant le type de nichoir utilisé, le succès reproducteur peut également varier pour une même espèce. Garcia-Navas *et al.* (2008) ont notamment mis en évidence chez *Passer montanus* des différences dans le succès reproducteur entre les individus nichant en nichoir en béton de type « woodcrete » et les autres nichant en nichoir en bois : les premiers pondaient plus tôt, couvaient moins longtemps et effectuaient davantage de tentatives de nidification par saison que les seconds. Par contre, aucune différence n'a été observée dans la taille des couvées. Une raison de ce succès reproducteur plus élevé pour les individus utilisant les nichoirs de type « woodcrete » est que la température y est en moyenne 1,5°C plus élevée que dans les nichoirs en bois (Garcia-Navas *et al*. 2008).

Ces différences observées entre individus selon qu'ils utilisent des nichoirs ou des sites naturels pour leur reproduction font qu'il est peu prudent de généraliser les résultats d'études obtenus à partir d'individus se reproduisant en nichoirs à l'ensemble de la population d'une espèce donnée (Moller 1989).

13.4.2. Dates de ponte

Le nombre de nichoirs en place pourrait également avoir une influence sur les dates de ponte (tableaux 12.27 et 12.28). Une hypothèse pouvant expliquer ce lien est : durant les premières années de pose des nichoirs, peu de nichées étaient enregistrées en raison du faible nombre de nichoirs en place. Les premiers individus qui s'installèrent dans ces nichoirs nouvellement posés étaient probablement, pour une grande partie d'entre eux, des adultes ou des jeunes d'un an en quête d'un nouveau territoire de reproduction. Ces individus ne possédaient donc pas une bonne connaissance de ce nouveau territoire et n'exploitaient pas ses ressources de façon aussi optimale qu'un individu installé sur le même territoire depuis plusieurs années (voir §13.3.3).

1

Box 13.3 : Sites de nidification – sites artificiels *vs*. sites naturels

2

De façon générale, quand ils en ont l'occasion, les cincles plongeurs semblent préférer les sites artificiels, tels que des vieux ponts de pierre, des murs avec des crevasses, plutôt que des sites

3

naturels, comme des crevasses dans des falaises ou des racines d'arbres dans les berges, pour construire leur nid. Le tableau ci-dessous reprend les proportions des nids bâtis en sites naturels et en

4

sites artificiels pour différentes populations de cincles plongeurs en Europe, tandis que le tableau en annexe 13.1 (repris de Tyler & Ormerod (1994)) reprend des exemples des sites naturels et artificiels choisis par le cincle pour y construire son nid. Les sites naturels sont généralement plus exposés aux risques d'inondations et d'effondrement/éboulement de terrain que les sites artificiels (Tyler & Ormerod 1994). Toutefois, les nouvelles constructions ne présentent souvent que peu d'aspérités où les cincles plongeurs peuvent construire leur nid, d'où l'intérêt de la pose de nichoirs sur ou sous ces constructions ou la nécessité de prévoir des emplacements pour cela dès la conception de l'ouvrage, dans une optique de conservation de l'espèce (un exemple de guide technique pour l'intégration de gîtes de nidification pour le cincle plongeur et la bergeronnette des ruisseaux dans les ponts et autres ouvrages le long des cours d'eau est disponible à l'adresse suivante : http://www.lesbocages.be/images/brochurepdf/cincle_bergeronnette%5B1%5D.pdf).

Tableau 13.6 : Proportion des nids construits en sites naturels et artificiels dans différentes populations de Cincle plongeur *Cinclus cinclus* étudiées en Europe – Compilation des tableaux de Roché & d'Andurain (1995) et de Tyler & Ormerod (1994).

Auteurs	Pays	Nombre de nids	Sites naturels (%)	Sites artificiels (%)	Nichoirs (%)
Kaiser (1988)	Allemagne	72	3	97	65
Hewson (1967)	Grande-Bretagne	12	8,3	91,7	0
Schmid (1985)	Allemagne	180	9	91	65
Rockenbauch (1985)	Allemagne	115	13	87	35
Centrale Ornithologique de Bourgogne	France	20	15	85	5
Perry (1983)	Irlande	41	15	85	0
Czapulak (1988)	Pologne	91	17,5	82,5	?
Wagner (1985)	Autriche	77	21	79	0
Tyler & Ormerod (1994)	Grande-Bretagne	252	28,2	71,7	0,4
Breitenmoser-Wursten (1988)	Suisse	77	36	64	19
Mildenberger (1984)	Allemagne	129	41	59	2
Dick & Sackl (1985)	Autriche	34	41	59	0
Balat (1964)	Tchécoslovaquie	66	47	53	17
Shaw (1978)	Grande-Bretagne	1159	51	49	?
Efteland & Kylingstad (1984)	Norvège	60	55	45	?
Cramp (1988)	Norvège	84	71	29	?
Andersson & Wester (1975)	Norvège	84	71.5	28,5	?
Robson (1956)	Grande-Bretagne	50	70-75	25-30	0
Roché & d'Andurain (1995)	France	17	76	24	0

Ce ‘manque d’expérience’ des individus nouvellement installés sur nichoir pourrait en partie, expliquer le fait que les dates de ponte sont en moyenne plus tardives lors des premières années (fig. 12.24 &12.25). De plus, les couples déjà installés sur un même territoire depuis un certain temps et utilisant les nichoirs comme sites de reproduction (et éventuellement de repos, notamment pendant l’hiver) pourraient, par rapport à des nouveaux arrivants, bénéficier des conditions thermiques favorables liées à ces nichoirs et entamer plus tôt leur saison de reproduction, comme Purcell *et al*. (1997) et Garcia-Navas *et al.* (2008) l’ont observé pour d’autres espèces. La température est, en effet, un des principaux facteurs qui détermine le développement des gonades et donc le timing des pontes chez les passereaux (Garcia-Navas *et al*. 2008) (voir § 13.6).

13.4.3. Nombre moyen de jeunes par nichée

Une tendance à la hausse du nombre moyen de jeunes par nichée précoce entre 1982 et 2001 est observée (fig. 12.30). D’après nos analyses, le nombre de nichoirs installés sur les cours d’eau serait, en partie, responsable de cette augmentation. Comme pour les dates de ponte, le manque d’expérience et de connaissance de leur environnement des couples nouvellement installés dans ces nichoirs pourrait expliquer ce nombre moyen de jeunes par couvée plus faible lors des premières années. Des couples ayant déjà élevé des nichées sur ces cours d’eau et exploitant au mieux les capacités de leur territoire assureraient un meilleur taux de survie de leur progéniture.

13.4.4. Longueur alaire des cincles mâles

L’influence positive du nombre de nichoirs en place sur la longueur alaire des cincles mâles pourrait s’expliquer par l’augmentation de la population de cincles sur ces cours d’eau. Des densités plus élevées entraînent une augmentation de la

compétition entre individus pour l'accès aux ressources alimentaires, la défense d'un territoire et, pour les mâles, la conquête d'une femelle. Les individus mâles les plus forts, de plus grande taille et avec une longueur alaire plus grande, seraient, dans ce cas, avantagés par rapport aux mâles de plus petite taille.

La **loi de Rensch**, observée pour une grande variété de taxa, dont de nombreux oiseaux, prédit que la sélection intrasexuelle pourrait entraîner la sélection de mâles de grande taille quand celle-ci est avantageuse pour le combat ; le dimorphisme en faveur des mâles de grande taille devrait donc augmenter avec la compétition pour l'accès aux femelles, l'inverse étant observé quand ce sont les femelles qui se battent pour les mâles (Székely *et al*. 2004 ; Dale *et al*. 2007).

Toutefois, nos résultats concernant la population luxembourgeoise de cincles ne couvrent que la période allant de 1982 à 2001, avec des effectifs parfois très réduits pour certaines années. Il pourrait donc sembler pour le moins hasardeux de conclure que l'évolution de la longueur alaire moyenne observée chez les mâles résulterait de la compétition entre eux pour la conquête d'un territoire et d'une femelle.

Une autre hypothèse, non exclusive, pour expliquer l'augmentation progressive de la longueur alaire des mâles au fur et à mesure que croît le nombre de nichoirs en place est : les jeunes cincles élevés dans ces nichoirs ont bénéficié de meilleures conditions de croissance. Selon le tableau 13.4, la taille moyenne des nichées pour la population luxembourgeoise, élevée quasi exclusivement dans des nichoirs, est plus importante que pour de nombreuses autres études. Ces meilleures conditions de croissance pourraient se marquer par une longueur alaire plus importante pour les mâles issus de ces nichées par rapport à des mâles 'extérieurs' venant s'installer dans ces nichoirs. La proportion des mâles issus de ces nichées et s'installant comme adultes nicheurs dans cette région augmentant au fur et à mesure que le nombre de nichoirs s'accroît. Les femelles étant moins philopatriques que les mâles, la probabilité que des femelles baguées en tant que pulli dans ces nichoirs s'installent comme adultes reproducteurs dans le même secteur pourrait donc être plus faible. Cela expliquerait pourquoi l'on n'observe pas de lien entre le nombre de nichoirs en place et la longueur alaire des femelles. Un examen plus minutieux des données de bagage pourrait apporter des éléments de réponse.

Cette influence supposée des nichoirs sur ces différentes variables démographiques et morphologiques doit cependant être prise avec caution. Il faut, en effet, noter que, parallèlement à l'augmentation du nombre de nichoirs en place sur la Syre, ses affluents et sur l'Ernz noire entre 1982 et 2001, les conditions météorologiques ont évolué durant cette même période (voir ch. 9). Les changements observés pour certaines variables sont donc très probablement le fruit de l'action conjuguée de la pose des nichoirs et de ces changements météorologiques, ainsi que d'autres variables non prises en compte lors de nos analyses.

13.5 Facteurs influençant les densités de cincles sur les cours d'eau luxembourgeois

13.5.1 Densités observées

Le tableau 13.7 reprend les densités de cincles plongeurs observées sur différents cours d'eau en Europe.

Tableau 13.7 : Densités de cincles plongeurs observées à différents endroits en Europe (Pays – région ; Longueur totale prospectée ; Densité : nombre de territoires / 10 km de cours d'eau prospectés (**m** = moyenne)).

Pays - Région	Longueur (km)	Densité	Références
Belgique (Wallonie)	313	0 à 11,4	De Liedekerke (1980)
Belgique (Vallée de l'Aisne)	100	5,8 (m)	Daulne (1990)
Angleterre	?	0 à 13,8	Carruthers (1986)
Ecosse	?	0 à 8,8	Carruthers (1986)
Pays de Galles	?	2,0 à 16,4	Carruthers (1986)
France (Puy-de-Dôme)	77	5,7 à 19,4 ; 11,4 (m)	Boitier (1998)
Pologne (Sudètes)	970	0 à 11,2 ; 2,5 (m)	Czapulak *et al*. (2001)
Belgique (affluents Hte Meuse)	77,5	4,9 à 13 ; 7,2 (m)	Vangeluwe *et al*. (1993)
Pays de Galles	220	2,9 à 8,5	Ormerod *et al.* (1985)
GD de Luxembourg	***188***	***0 à 7,8 ; 3,5 (m)***	***Cette étude (2002-2005)***

Avec 3,5 territoires / 10 km de cours d'eau prospectés, nos données se situent plutôt dans la fourchette inférieure du tableau. Toutefois, cette densité varie fortement d'une section à l'autre, comme indiqué dans le tableau 12.63. Les valeurs les plus faibles ont été observées sur le cours inférieur de l'Attert ainsi que sur la partie supérieure de la Clerve :

- Par rapport aux autres sections prospectées, cette portion de l'Attert présente une pente assez faible, un cours lent et des berges peu boisées, bordées par de nombreuses constructions.
- Sur ce tronçon, la Clerve coule essentiellement à travers les prés et les cultures, les rares portions boisées étant constituées de résineux.

La densité maximale a été observée sur la partie supérieure de l'Our, juste après la frontière belge : 7,8 territoires / 10 km de cours d'eau. A cet endroit, la qualité de l'eau est bonne, la densité de population humaine faible et il y a peu de constructions le long des berges (annexe 11.3). Cela constitue donc de bonnes conditions pour le cincle plongeur, oiseau réputé très craintif et sensible à la qualité de l'eau.

Ces densités observées sur l'Our n'atteignent toutefois pas les valeurs observées dans d'autres régions plus montagneuses en Europe telles que le Massif central (Boitier 1998) où les cours d'eau rapides sont, en général, davantage préservés de ces types de perturbations (pollutions, dérangements) que dans nos régions.

Marzolin (1996) met toutefois en garde contre l'utilisation de telles mesures de densités pour effectuer des comparaisons inter-populations. Ces mesures ne sont en effet pas assorties d'intervalles de confiance car elles ne sont valables que pour une (des) portion(s) exactement délimitée(s) de rivières à une période donnée. Ces mesures ne permettraient aucune inférence sur la population d'une région car la valeur mesurée est susceptible de varier de 0 à 10 selon les années ou la partie du cours de rivière considéré (Marzolin 1996). De plus, ces densités peuvent, pour un même tronçon de rivière, varier fortement durant une même année, notamment dans les régions montagneuses où les cincles effectuent des transhumances altitudinales (d'Amico 2004). Ce biais est cependant minimisé par le fait que les recensements de populations sont généralement effectués durant la période de reproduction, lorsque les cincles plongeurs sont établis sur un territoire qu'ils défendent.

13.5.2. Facteurs influençant les densités de cincles sur les cours d'eau prospectés

- *Pente du cours d'eau*

Les résultats de l'analyse de covariance mettent en évidence une certaine influence de la pente du cours d'eau sur les densités de cincles : plus elle est élevée, plus la densité en cincles le sera également. Cette relation n'a toutefois pas été observée dans les autres tests statistiques ; les causes possibles à cela sont exposées plus loin.

Tyler & Ormerod (1994) ont mis en évidence cette corrélation pour les populations du Pays de Galles : 40% de la variance dans l'abondance des territoires du cincle plongeur pouvait être expliqué par les différences de pente entre cours d'eau (fig. 13.6). D'autres études menées en Allemagne (Dick & Sackl 1985) et en Espagne (Peris *et al* 1991, *in* Tyler & Ormerod 1994) confirment ce fait : le gradient de pente représente le facteur abiotique le plus important qui affecte la distribution du cincle plongeur. De même, Sarà *et al*. (1994) ont observé qu'en Sicile, où la présence de cette espèce est fortement liée aux cours d'eau permanents, la densité de cincles est fonction, entre autres, du gradient de pente du cours d'eau.

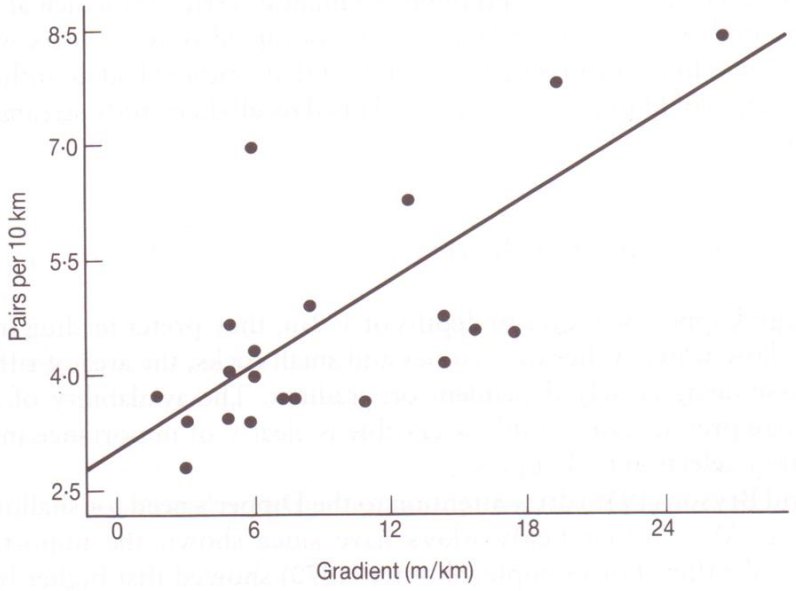


Figure 13.6 : Relation entre l'abondance des cincles plongeurs au Pays de Galles (nombres de couples reproducteurs/10km de cours d'eau) et le gradient de pente du cours d'eau (m/km) (figure reprise de Tyler & Ormerod 1994).

Par contre, comme l'observent Boitier (1998) dans le Massif central et Breitenmoser-Würsten & Marti (1987) dans les Alpes suisses, le gradient de pente ne semble pas avoir d'influence sur la répartition du cincle plongeur dans ces régions montagneuses. Selon Boitier (1998), les cours d'eau de ces régions ont toujours une pente suffisante et elle ne constitue donc pas un facteur limitant, contrairement aux régions où le relief est moins marqué, comme le Pays de Galles et le Grand-Duché de Luxembourg.

Ce lien entre le gradient de pente et la densité de cincles plongeurs s'explique par le fait que ce facteur influence d'autres caractéristiques du cours d'eau tels que le débit, l'oxygénation, la granulométrie du substrat, la température, … qui vont, à leur tour, influencer les communautés de macroinvertébrés dans ces cours d'eau et constituant l'essentiel du régime alimentaire du cincle plongeur.

- *Qualité de l'eau*

Les tests statistiques effectués s'accordent pour mettre en avant le lien qui existe entre la qualité biologique de l'eau, mesurée par l'indice I.B.G.N., et les densités de cincles plongeurs. Ils confirment les résultats obtenus pour d'autres populations de cincles, ainsi que la qualité de cette espèce en tant qu'indicateur de la bonne qualité biologique du cours d'eau :

- En Italie centrale, sur des torrents méditerranéens, le cincle plongeur était présent sur les tronçons non pollués dans 93,3% des cas, et absent des tronçons pollués dans 93,7% des cas (Sorace *et al.* 2002). Cette étude, qui a également mis en évidence la disparition du cincle des tronçons où il était présent dans le passé, suite à des évènements de pollutions, a conclu à la bonne qualité de cette espèce en tant que bio-indicateur de la qualité de l'eau des torrents méditerranéens.
- Une étude menée en Galice (NW Espagne) a démontré que, parmi les mammifères et les oiseaux habitant les rivières en Galice (loutre, desman, bergeronnette des ruisseaux et cincle plongeur), le cincle plongeur est l'espèce la plus sensible à une diminution de la qualité biotique de l'eau (Santamarina 1995).
- Czapulak *et al*. (2001) ont également noté une augmentation de la population de cincles plongeurs sur des cours d'eau dans les Sudètes (Pologne) suite à une amélioration de la qualité biologique.
- Sarà *et al*. (1994) ont mis en évidence qu'en Sicile le cincle plongeur niche sur des tronçons de cours d'eau pour lesquels la qualité de l'eau est élevée et la faune plus riche en macroinvertébrés qu'ailleurs.

Ce lien entre la qualité biologique de l'eau et la densité de cincles s'explique essentiellement par le caractère sédentaire et le régime alimentaire de ce dernier, constitué quasi-exclusivement de macroinvertébrés benthiques. Puisque la présence du cincle est strictement liée à l'abondance de ces invertébrés, il devrait donc être essentiellement présent sur les cours d'eau de bonne qualité telle qu'évaluée par les diverses méthodes des indices biotiques (Sorace *et al.* 2002). Dans une étude effectuée sur 220 km de cours d'eau au Pays de Galles (UK), Ormerod *et al*. (1985) avaient en effet démontré cette forte corrélation entre, d'une part, l'abondance de cincles et, d'autre part, l'abondance de larves de

trichoptères et de nymphes de plécoptères et aussi le gradient de pente. Ces variables expliquent 75% de la variance observée. Au GD de Luxembourg, cette valeur est moindre : la qualité de l'eau (mesurée par l'indice I.B.G.N.) et le gradient de pente expliquent 55% de la variance observée (cfr. §12.2.2).

Par ailleurs, l'abondance du cincle et son succès reproducteur sont affectés par une acidification de l'eau (Ormerod *et al.* 1985 ; O'Halloran *et al.* 1990 ; Buckton *et al.* 1998). Les densités des insectes proies sont en effet fortement réduites dans les cours d'eau acides (Sorace *et al.* 2002). Les cincles installés sur des cours d'eau acides ont des territoires plus grands en raison de cette nourriture moins abondante et doivent donc passer proportionnellement plus de temps pour la recherche de nourriture. Ils dépensent jusqu'à 1,6 fois plus de temps pour leur recherche de nourriture et éprouvent dès lors plus de difficultés pour trouver l'énergie nécessaire pour eux-mêmes et pour nourrir leurs jeunes (O'Halloran *et al*. 1990). En conséquence, leurs performances de reproduction sont plus faibles : leur poids est moindre, ils pondent plus tard, leurs couvées sont plus petites et la survie de leurs jeunes est moindre. De plus, la coquille des œufs est plus mince : le métabolisme du calcium est perturbé (O'Halloran *et al.* 1990 ; Ormerod & Tyler 1993 ; Buckton *et al.* 1998).

Les plantations extensives d'épicéas et d'autres conifères dans de nombreuses régions d'Europe sont en partie responsables de cette acidification des eaux, ou ont exacerbé ses effets. Une autre conséquence de cette acidification de l'eau est la libération d'aluminium dans ces cours d'eau (Tyler & Ormerod 1994). De même, un ombrage excessif et une température plus froide de l'eau causés par ces plantations de conifères surplombant les cours d'eau entraînent un appauvrissement des communautés de macroinvertébrés benthiques et de poissons.

Les analyses ACM effectuées n'ont toutefois pas permis de confirmer l'influence négative des plantations d'épicéas sur la répartition des cincles plongeurs. Ces plantations sont en effet peu représentées le long des différents cours d'eau prospectés : le taux d'occupation des berges par ces plantations de conifères varie entre 0 et 24% suivant les tronçons prospectés et est inférieur à 10% pour plus de la moitié de ces tronçons. Par comparaison, le taux d'occupation des

berges par les forêts feuillues variant, quant à lui, de 0 à 44%. Nous avons cependant pu nous rendre compte, sur certaines parties des tronçons prospectés (notamment les parties amont de la Clerve (tronçon n°12) et de l'Irbich (tronçon n°13)), de l'impact négatif de ce type de plantations sur les cours d'eau : mauvais état des berges, chablis en travers du cours d'eau, lit de la rivière dégradé, manque de lumière et aucun site propice pour nidifier. Le cincle plongeur est absent de ces tronçons.

L'acidification des eaux n'est pas la seule forme de pollution à laquelle doit faire face le cincle plongeur. L'agriculture, l'industrie et, plus généralement, les activités humaines sont sources de nombreux types de pollutions. Ces perturbations peuvent réduire les concentrations en oxygène dissous, affecter les macroinvertébrés les plus sensibles, comme les éphéméroptères, et, en conséquence, l'abondance en cincles plongeurs. Les analyses ACM ont pu mettre en évidence un lien entre, d'une part, une faible densité de cincles et, d'autre part, une mauvaise qualité biologique de l'eau et la proximité immédiate d'activités humaines susceptibles de générer des pollutions (cultures droguées aux herbicides, sites urbains, sites industriels, routes,…).

Bon bio-indicateur de la qualité biologique de l'eau, le cincle plongeur a été utilisé dans différentes études visant à estimer la contamination du milieu aquatique en divers polluants tels que les métaux lourds, les composés organochlorés (pesticides, PCB) et divers autres polluants (Ormerod & Tyler 1993 ; Nybo *et al.* 1996 ; Ormerod *et al*. 2000 ; O'Halloran *et al*. 2003 ; d'Amico 2006) (box 13.5).

Box 13.5 : Utilisation du cincle plongeur en tant qu'indicateur pour estimer la contamination du milieu aquatique en divers polluants

Bon bio-indicateur de la qualité de l'eau, le cincle plongeur a également été utilisé pour estimer la contamination du milieu aquatique en divers polluants tels que les métaux lourds, les organochlorés et divers autres polluants (Ormerod & Tyler 1993 ; Nybo *et al.* 1996 ; Ormerod *et al*. 2000 ; O'Halloran *et al*. 2003 ; d'Amico 2006). La détection de ces polluants se fait à partir d'œufs non éclos, de plumes, d'excréments, de pelotes de réjection ou de cadavres d'oiseaux adultes.

Dans le cas des PCB, les résultats des études menées sur des cours d'eau au Pays de Galles n'ont pas permis d'observer de différences dans les taux de survie et les performances de reproduction entre populations contaminées et populations non contaminées ; la raison à cela pouvant être un niveau de contamination trop faible, certains passereaux pouvant supporter des concentrations en PCB beaucoup plus élevées que celles détectées chez le cincle plongeur sans que l'on détecte d'effet significatif sur leur reproduction et la survie des jeunes (Ormerod *et al*. 2000). L'analyse d'œufs non éclos peut toutefois s'avérer utile pour dresser des patrons spatiaux de contamination en pesticides organochlorés, ainsi que pour détecter les tendances temporelles lorsque celles-ci sont prononcées et soutenues (Ormerod & Tyler 1993).

De même, une étude similaire menée par Morissey *et al*. (2004) sur *C. mexicanus* a pu mettre en évidence des différences dans le profil de contamination en divers polluants (organochlorés, PCB, mercure, DDE) entre les individus sédentaires vivant sur un cours d'eau et les individus migrants altitudinaux se reproduisant sur les affluents de ce même cours d'eau. Ces différences sont liées au régime alimentaire : les oiseaux résidents mangent proportionnellement plus de poissons (alevins de saumons) qui constituent la source première de contamination, ces derniers tendant à bioaccumuler et bioamplifier les composés persistants à des concentrations bien plus élevées que les invertébrés.

- *Autres facteurs influençant la répartition du cincle plongeur*

En plus de générer des pollutions diverses, les routes, voies de chemin de fer, habitations,… constituent également des sources de dérangements et de stress pour le cincle plongeur réputé très craintif et s'enfuyant au moindre bruit (Tyler & Ormerod 1994).

Si d'anciens ponts et murs sont souvent choisis par les cincles plongeurs pour nicher (cfr §13.4), il n'en va pas de même des nouvelles constructions qui n'offrent pas ou peu de possibilités pour nicher. La construction de ces différents ouvrages en bordure de cours d'eau où à proximité implique bien souvent des modifications des berges (consolidation/bétonnage des berges, rectification et curage du lit de la rivière, dévégétalisation des berges, …) défavorables pour le cincle plongeur.

De même, les cultures et pâtures situées trop près des berges peuvent entraîner des phénomènes d'érosion, un colmatage partiel du lit de la rivière par des sédiments fins et, enfin, la destruction de sites de nidification potentiels.

Les désagréments et perturbations engendrés par ces facteurs expliquent le lien négatif mis en évidence par nos analyses entre ces derniers et les densités de cincles.

La Sicile constitue un exemple extrême de l'impact que peuvent avoir des modifications des cours d'eau sur les populations de cincles (Sarà *et al*. 1994) : le bétonnage des berges ainsi que la canalisation des cours d'eau et la construction de retenues et de bassins artificiels ont entrainé la désertion de nombreuses rivières autrefois fréquentées par le cincle plongeur. Plusieurs années de sécheresse associées à ces modifications anthropiques ont conduit la population sicilienne au seuil de l'extinction : le cincle ne subsisterait plus que sur quelques cours d'eau, notamment dans le NE de l'île (Parco dei Neibrodi) (M. Sarà, *com. pers*.).

- Sur la méthode utilisée : résultats et perspectives

Des approches plus ou moins similaires à l'analyse ACM ont été développées par différents auteurs afin d'étudier l'influence du patron d'occupation des berges et de différentes caractéristiques du cours d'eau sur les densités de cincles plongeurs :

- Suite à des recensements et à la caractérisation de l'habitat rivulaire des tronçons prospectés par la méthode standardisée dite 'EA'[11], Buckton & Ormerod (1997) ont pu, grâce à des analyses multidiscriminantes déterminer les préférences du cincle en matière d'habitat et quelles étaient les variables qui permettaient de prédire au mieux sa répartition. Le cincle plongeur marquerait une préférence pour les sites arborés, et pour les cours d'eau avec des ponts et des murs souvent utilisés comme sites de nidification ou de repos. Les variables prédisant le mieux la répartition de cet oiseau seraient celles concernant la largeur du cours d'eau, le débit, les berges et la zone rivulaire, ainsi que le pH de l'eau (Buckton & Ormerod 1997).
- Selon Sarà *et al.* (1994), la densité de cincles sur les cours d'eau en Sicile est liée à leur qualité biologique et à la morphologie de leur lit (gradient de pente, granulométrie du substrat, température de l'eau et profondeur).

Nos résultats et ceux de ces différentes études confirment les exigences du cincle plongeur en matière de qualité biologique de l'eau et son caractère farouche, fuyant les sources de dérangement.

Certains de nos résultats peuvent toutefois sembler en contradiction avec les résultats de Buckton & Ormerod (1997) et de Sarà *et al.* (1994), ainsi qu'avec ce qui a été écrit plus généralement dans la littérature concernant l'écologie de cet oiseau. Ce sont notamment :

- L'absence d'influence des plantations de résineux à proximité des berges de cours d'eau (Tyler & Ormerod 1994), déjà évoquée précédemment.

[11]La méthode standardisée dite 'EA' prend en compte 148 variables telles que la pente, l'altitude, les dimensions du cours d'eau, la végétation rivulaire, l'utilisation du sol, le pourcentage des berges bordées de feuillus et de conifères, les caractéristiques physico-chimiques de l'eau…

- L’absence d’influence, voire l’influence négative, de la présence de forêts de feuillus le long des berges ;
- L’absence d’influence de la modalité « somme des éléments linéaires (routes, voies ferrées, pistes cyclables, chemins, sentiers) » pour certaines des analyses réalisées.
- Etc.

Ces contradictions entre nos résultats et la littérature consacrée au cincle plongeur peuvent s’expliquer par :

- ✓ La fixation plus ou moins arbitraire des seuils pour la transformation des données en modalités binaires pour pouvoir effectuer l’analyse ACM (voir § 11.2.3).
- ✓ Une faible variabilité de certaines de ces modalités entre les différents tronçons prospectés ou, comme c’est le cas pour la pente des cours d’eau dans le Massif central (Boitier 1998), le fait que, sur aucun des tronçons prospectés, les valeurs de la modalité concernée ne constitueraient un facteur limitant pour le cincle plongeur (ou le contraire).
- ✓ L’utilisation, pour la réalisation de l’analyse ACM, de modalités ‘combinées’, c’est à dire constituées par la somme d’autres modalités, comme les modalités « somme des forêts » ou « somme des éléments linéaires ». Les différentes modalités ainsi combinées en une seule n’ont pas nécessairement la même influence, voire ont des influences diamétralement opposées, sur la densité de cincles plongeurs.
- ✓ Le choix des tronçons prospectés. La plupart des tronçons sont en effet des tronçons où la présence de cincles était suspectée ou avérée.

Au vu de cela, Il pourrait s'avérer intéressant d'affiner ces analyses, notamment en faisant varier pour certaines modalités (comme la pente et les modalités de type 'forêt') les seuils de conversion. De même, une augmentation des stations d'observation ou un « redécoupage » des tronçons prospectés[12], notamment dans le but d'accroître la variabilité observée pour différentes modalités, pourrait s'avérer éventuellement utile.

L'ajout ou l'utilisation d'autres variables, telles que celles prises en compte par Sarà *et al*. (1994) et Buckton & Ormerod (1997) (voir annexe 13.2) et la suppression des variables non ou peu pertinentes permettraient ainsi de déterminer quelles sont, pour les cours d'eau luxembourgeois, les variables permettant de prédire au mieux la répartition du cincle plongeur.

L'élaboration d'un tel outil de prédiction du potentiel d'accueil de ces cours d'eau pour le cincle plongeur pourrait s'avérer utile dans la mise en place d'une politique de conservation de l'espèce, si cela s'avérait nécessaire.

[12] Buckton & Ormerod (1997) ont, par exemple, effectué leurs recensements sur des tronçons de rivière d'une longueur homogène de 2 km pour leur étude.

13.6 Impacts actuels et futurs du changement climatique sur la démographie et la répartition géographique du cincle plongeur —

13.6.1. Evolution des paramètres démographiques et morphologiques en réponse aux récentes modifications climatiques

- *Dates de ponte*

Un avancement de la date de ponte a été observé pour la population de cincles luxembourgeois entre 1982 et 2001, que ce soient les premières ou les secondes pontes, ou les dates médianes de pontes (fig. 13.9).

Alors que la date moyenne des premières pontes pour la période 1982-1986 est égale à 95 jours à dater du 1er janvier, soit le 5 avril, elle est égale à 83 jours, soit le 24 mars, pour la période 1997-2001, soit un avancement de 12 jours, en réponse à l'augmentation des températures mesurées entre janvier et mars.
Cet avancement des dates des premières pontes entre 1982 et 2001 n'est toutefois pas constant :

- On observe une avancée de 9 jours dans les dates de ponte entre les périodes 1982-1986 et 1987-1991 ;
- Ces dates de ponte ré-augmentent ensuite durant la période 1992-1996, pour diminuer de nouveau durant la période 1997-2001.

La date moyenne des premières pontes pour l'année 2001 est ainsi la plus faible observée pour la population étudiée, avec une valeur de 73 jours (soit le 14 mars) (voir annexe 12.3).

Les dates des secondes pontes suivent la même évolution, avec un avancement de 11 jours entre les périodes 1982-1986 et 1997-2001. Toutefois, contrairement aux dates des premières pontes, aucune différence significative entre les différentes périodes n'est observée, probablement en raison de la taille réduite de l'échantillonnage. Les secondes nichées sont en effet peu fréquentes par rapport aux premières pour cette population (taux d'occurrence : 18% ; voir §13.2).

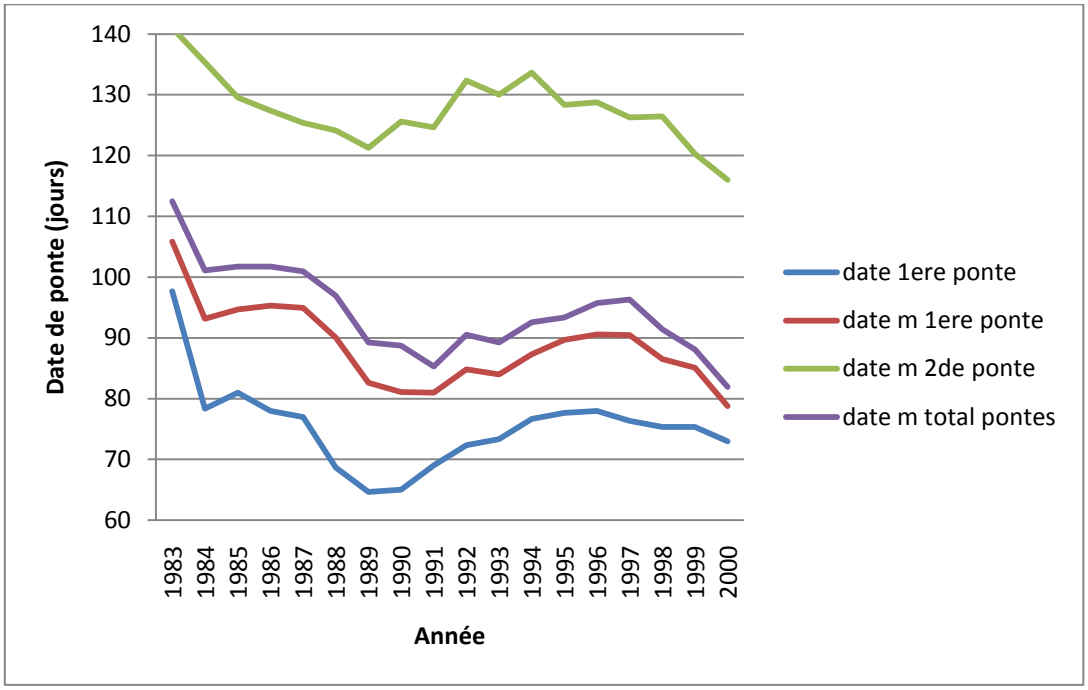


Figure 13.9 : Evolution des dates de pontes (1ère ponte, date moyenne des 1ères pontes, date moyenne des 2des pontes, date médiane de ponte) entre 1983 et 2000 (jours ; moyennes lissées sur 3 ans).

Cet avancement des dates de ponte a également été observé pour des populations anglaises (Crick & Sparks 1999 ; tableau 13.8) et suisses (Hegelbach 2001).

Le réchauffement climatique observé ces dernières décennies a provoqué un avancement des dates de ponte chez de nombreuses espèces d'oiseaux. Ainsi, Crick et *al.* (1997) ont noté, pour les différentes espèces étudiées au Royaume-Uni, un avancement des dates de ponte de 8,8 jours en moyenne entre 1971 et 1995. Des exemples de cet avancement des dates de ponte pour différentes espèces européennes et nord américaines sont repris dans le tableau 13.8. On y observe la relation négative significative entre les dates de ponte et la température de l'air pour 45 des 57 espèces étudiées (Dunn 2006).

Tableau 13.8 : Etudes de la relation entre la date de ponte et la température de l'air pour diverses espèces d'oiseaux d'Europe et d'Amérique du Nord (tableau repris de Dunn 2006).

Table 1 Studies of the relationship between laying date and air temperature

Species	Location	Slope	Significance	*n* nests	Years	Reference
American coot (*Fulica americana*)	North America		ns	216	1956–1983	Torti and Dunn (unpubl. data)
American robin (*Turdus americana*)	North America	−0.71	*	2695	1951–1999	Torti and Dunn (unpubl. data)
Barn swallow (*Hirundo rustica*)	Great Britain	−2.76	*	2893	1962–1995	Crick and Sparks (1999)
Black-billed magpie (*Pica pica*)	Great Britain		ns	1326	1942–1995	Crick and Sparks (1999)
Blackcap (*Sylvia atricapilla*)	Great Britain	−5.37	*	1397	1940–1995	Crick and Sparks (1999)
Blue tit (*Parus caeruleus*)	France		*		1979–1989	Bellot *et al.* (1991)
Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*)	Great Britain	−6.98	*	1689	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Carrion crow (*Corvus corone*)	Great Britain		ns	1258	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Chaffinch (*Fringilla coelebs*)	Great Britain	−4.42	*	4651	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*)	Great Britain	−3.98	*	1255	1937–1995	Crick and Sparks (1999)
Cliff swallow (*Petrochelidon pyrrhonota*)	USA		*	1093	1982–1989	Brown and Brown (1999)
Collared dove (*Streptopelia decaocto*)	Great Britain		ns	1088	1960–1995	Crick and Sparks (1999)
Common moorhen (*Gallinula chloropus*)	Great Britain		*	2399	1962–1995	Crick and Sparks (1999)
Common redstart (*Phoenicurus phoenicurus*)	Great Britain	−1.11	ns	2078	1941–1995	Crick and Sparks (1999)
Common coot (*Fulica atra*)	Netherlands		*	204		Perdeck and Cave (1989)
Dunnock (*Prunella modularis*)	Great Britain	−2.33	*	4106	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Common crane (*Grus grus*)	Ukraine	−1.19	*	100		Winter *et al.* (1999)
Eastern bluebird (*Sialis sialia*)	North America	−0.62	*	9494	1950–2000	Torti and Dunn (unpubl. data)
Eurasian oystercatcher (*Haematopus ostralegus*)	Great Britain		ns	1533	1962–1995	Crick and Sparks (1999)
European robin (*Erithacus rubecula*)	Great Britain	−3.51	*	5909	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
European starling (*Sturnus vulgaris*)	Great Britain	−3.27	*	3838	1940–1995	Crick and Sparks (1999)
European starling	Germany	−0.24	*	164	1981–1990	Meijer *et al.* (1999)
Great tit (*Parus major*)	Switzerland	−3.84	*		1988–1992	Nager and van Noordwijk (1995)
Great tit	Great Britain	−0.08	*		1947–1997	McCleery and Perrins (1998)
Great tit	Netherlands		*		1973–1995	Visser *et al.* (1998)
Great tit	Finland		*	93	1983–1994	Eeva *et al.* (2000)
Greenfinch (*Carduelis chloris*)	Great Britain	−3.73	*	3457	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Grey wagtail (*Motacilla cinerea*)	Great Britain		ns	2118	1949–1995	Crick and Sparks (1999)
Hawfinch (*Coccothraustes coccothraustes*)	Netherlands	−3.50	*	249	1989–1997	Bijlsma (1998)
Killdeer (*Charadrius vociferus*)	North America	−2.08	*	319	1961–1997	Torti and Dunn (unpubl. data)
Linnet (*Carduelis cannabina*)	Great Britain	−2.92	*	4269	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Little swift (*Apus affinis*)	Japan		*	96	1986–1989	Hotta (1996)
Long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*)	Great Britain	−5.51	*	1420	1940–1995	Crick and Sparks (1999)
Marsh harrier (*Circus aeruginosus*)	Netherlands	−0.57	*	1379	1975–1994	Dijkstra and Zijlstra (1997)
Meadow pipit (*Anthus pratensis*)	Great Britain	−3.93	*	1656	1950–1995	Crick and Sparks (1999)
Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*)	USA	−0.40	*	458	1971–1998	Brown *et al.* (1999)
Mistle thrush (*Turdus viscivorus*)	Great Britain	−5.21	*	1385	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Northern lapwing (*Vanellus vanellus*)	Great Britain		ns	1078	1962–1995	Crick and Sparks (1999)
Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)	Netherlands	−1.67	*	414	1980–2000	Both and Visser (2001)
Pied flycatcher	Finland		*	470	1983–1994	Eeva *et al.* (2000)
Pied wagtail (*Motacilla alba*)	Great Britain	−0.75	*	2925	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Redstart (*P. phoenicurus*)	Finland		*	138	1983–1994	Eeva *et al.* (2000)
Red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*)	North America	−1.02	*	3868	1956–2000	Torti and Dunn (unpubl. data)
Reed bunting (*Emberiza schoeniclus*)	Great Britain	−2.64	*	2248	1943–1995	Crick and Sparks (1999)
Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*)	Great Britain	−1.24	ns	5305	1940–1995	Crick and Sparks (1999)
Ringed plover (*Charadrius hiaticula*)	Great Britain	−1.09	*	1332	1944–1995	Crick and Sparks (1999)

(*Continued*)

Table 1 Continued

Species	Location	Slope	Significance	*n* nests	Years	Reference
Sedge warbler (*Aerocephalus schoenobaenus*)	Great Britain	−2.04	*	2218	1940–1995	Crick and Sparks (1999)
Siberian tit (*Poecile cinctus*)	Finland		ns	113	1983–1994	Eeva *et al.* (2000)
Song sparrow (*Melospiza melodia*)	North America		*			Arcese *et al.* (2002)
Song thrush (*Turdus philomelos*)	Great Britain	−1.23	*	6388	1962–1995	Crick and Sparks (1999)
Spotted flycatcher (*Muscicapa striata*)	Great Britain	−2.72	*	3294	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Tree sparrow (*Passer montanus*)	Great Britain	−4.83	*	4034	1942–1995	Crick and Sparks (1999)
Tree swallow (*Tachycineta bicolor*)	North America		*	3450	1959–1991	Dunn and Winkler, (1999)
Whinchat (*Saxicola rubetra*)	Great Britain		ns	1066	1941–1995	Crick and Sparks (1999)
White-backed woodpecker (*Dendrocopus leucotos*)	Norway		*	69	1983–1994	Hogstad and Stenberg (1997)
White-tailed ptarmigan (*Lagopus leucurus*)	USA	−2.32[a]	*		1975–1999	Wang *et al.* (2002)
Whitethroat (*Sylvia communis*)	Great Britain		ns	1108	1940–1995	Crick and Sparks (1999)
White-throated dipper (*Cinclus cinclus*)	Great Britain	−1.59	*	2074	1943–1995	Crick and Sparks (1999)
Willow warbler (*Phylloscopus trochilus*)	Great Britain	−1.47	*	3931	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Winter wren (*Troglodytes troglodytes*)	Great Britain	−3.88	*	3620	1939–1995	Crick and Sparks (1999)
Wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*)	Great Britain	−1.93	*	1301	1941–1995	Crick and Sparks (1999)
Woodcock (*Scolopax rusticola*)	Great Britain		*	449	1945–1989	Hoodless and Coulson (1998)
Yellowhammer (*Emberiza citrinella*)	Great Britain		ns	1181	1939–1995	Crick and Sparks (1999)

Blanks indicate data were not reported. Slope is from linear regressions. Note that studies of the relationship between laying date and other climate variables (NAO, SOI) were not included. * indicates $p < 0.05$ and ns indicates $p > 0.05$ from linear regressions or Spearman correlations. Relationships were all negative when significant.

[a] Hatch date was analysed rather than laying date.

Cette relation négative entre la température de l'air et les dates de ponte s'explique par :

- L'effet direct de la température sur les demandes énergétiques des femelles, ce qui influence leur timing de ponte[13] (Dunn 2006) ;
- L'influence de la température sur la croissance des gonades, ce qui pourrait indirectement affecter le timing des pontes (les précipitations pouvant avoir un effet similaire) ;
- L'influence de la température sur la disponibilité en nourriture, particulièrement les insectes, ce qui en retour pourrait limiter la capacité des femelles à produire des œufs. Chez beaucoup d'espèces d'oiseaux, le timing de la reproduction est, en effet, synchronisé avec les pics d'abondance des insectes

[13] Les changements dans les dates de ponte sont toutefois plus faibles chez les grandes espèces que chez les petites car ces dernières ont, proportionnellement à leur poids, des dépenses énergétiques plus grandes, ce qui augmente leurs coûts pour la thermorégulation et les rend plus sensibles aux changements de température. De même, les espèces avec un régime alimentaire plus généraliste répondraient moins aux changements climatiques que celles avec un régime alimentaire spécialisé (Dunn 2006).

(Daan *et al*. 1988 cité par Dunn 2006) qui sont souvent corrélés avec la température (Visser & Holleman 2001 ; Tulp & Schekkerman 2008[14]).

Ces différents mécanismes ne sont pas exclusifs et sont susceptibles d'agir ensemble pour influencer le timing des pontes.

Cependant, au sein d'une même espèce, les différentes populations ne répondent pas nécessairement toutes de la même façon face à ces changements climatiques. Des études menées sur différentes espèces telles que les mésanges charbonnière (*Parus major*) et bleue (*Cyanistes caerulens*) ont ainsi mis en évidence des variations considérables entre les sites d'étude (cfr. Ch. 1) (McCleery & Perrins 1998 ; Visser *et al*. 1998, 2003[15] ; Nussey *et al*. 2005).

---

[14] Une étude sur les changements dans la disponibilité en proies (arthropodes) pour les oiseaux vivant dans les régions arctiques, qui sont parmi les régions les plus impactées par les changements climatiques durant ces dernières décennies, a ainsi pu mettre en évidence que :

- L'abondance journalière des insectes est étroitement corrélée avec la date, la température, le nombre de degrés-jours et, pour certaines années, avec le vent et les précipitations ;
- L'augmentation de la température et des précipitations et la diminution de la couverture neigeuse ont entrainé un avancement du pic d'abondance de ces arthropodes de 7 jours entre 1973 et 2003, ce qui a pour conséquence un changement du timing de la période durant laquelle les oiseaux ont une probabilité raisonnable de trouver suffisamment de nourriture pour leur croissance ;
- Par contre, aucun changement n'a été observé dans la durée de cette période.

Cela donne donc lieu a l'avancement de la date optimale de reproduction pour les oiseaux nicheurs. Pour profiter de la nouvelle période de reproduction optimale, les oiseaux de rivages de l'Arctique et les passériformes doivent donc avancer le début de leur période de reproduction, ce qui pourrait avoir des effets sur tout le calendrier de migration (Tulp & Schekkerman 2008).

[15] Une étude menée par Visser *et al*. (2003) sur 24 populations de mésanges charbonnières et bleues réparties dans 6 pays a notamment démontré que moins de la moitié des populations étudiées pour chaque espèce ont avancé de façon significative leur date de ponte entre 1979 et 1998. Les raisons pour lesquelles les autres populations n'ont pas avancé leur date de ponte seraient :

- l'absence d'augmentation de la température dans certaines régions comme la Russie et la Finlande,
- des ressources alimentaires pas ou peu affectées par cette augmentation de la température.

➢ *Taille et nombre des couvées et des nichées*

Alors que nos résultats pointent une certaine influence de la température et des précipitations sur la taille des couvées et des nichées du cincle plongeur (voir § 13.2), aucune différence significative n'a été observée pour ces variables entre les différentes périodes testées pour la population luxembourgeoise. Les figures 13.11 et 13.12 reprennent l'évolution de ces variables.

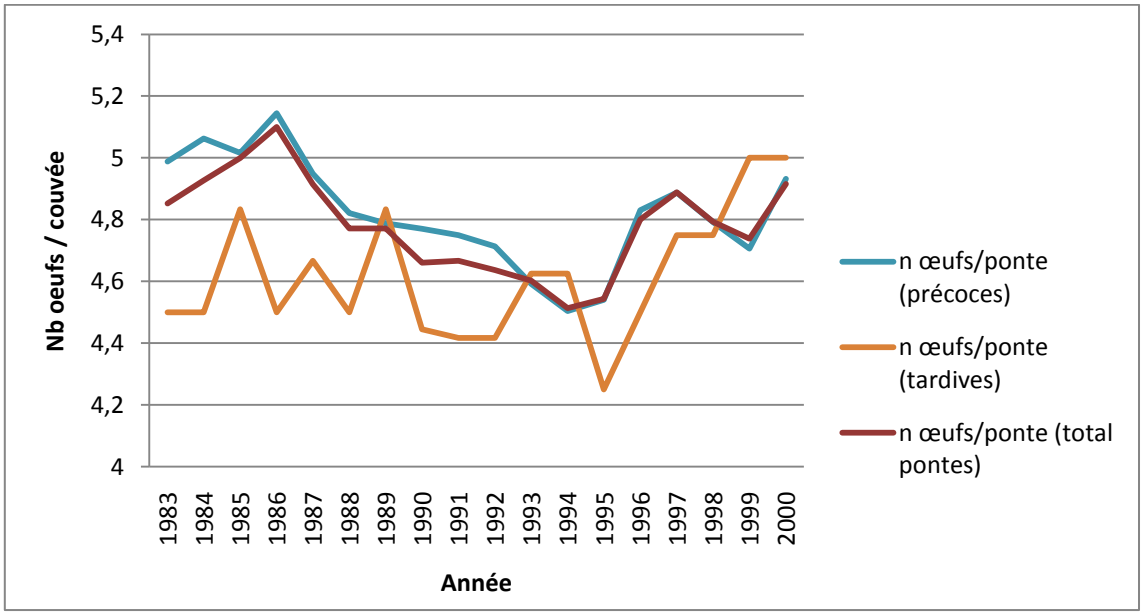


Figure 13.11 : Evolution de la taille des couvées (couvées précoces, tardives et ensemble des couvées) entre 1983 et 2000 (moyennes lissées sur 3 ans).

L'importance de la réponse de ces différentes populations pourrait également être liée au taux de secondes nichées pour ces populations (Visser *et al*. 2003 ; Jiguet *et al*. 2007).

Figure 13.12 : Evolution de la taille des nichées (nichées précoces, tardives et ensemble des nichées) entre 1983 et 2000 (moyennes lissées sur 3 ans).

Bien que l'on observe, sur ces graphes, une diminution du nombre moyen d'œufs par couvée entre 1982 et 1993-1994 suivie d'une augmentation, et la tendance inverse pour le nombre de jeunes par nichée, aucune tendance significative à la hausse ou à la baisse n'a pu être observée pour ces variables. De même, aucune corrélation négative significative n'a été observée entre le nombre d'œufs par couvée et le nombre de jeunes par nichée, ou entre ces variables et le nombre de nichées enregistrées ou de jeunes bagués. Il semble donc que, durant la période d'étude, les changements observés au niveau de la température et des précipitations n'ont eu aucun effet significatif sur ces variables. Les adultes trouveraient donc encore suffisamment de nourriture pour la production d'œufs et l'élevage des jeunes jusqu'à leur envol hors du nid, malgré ces modifications climatiques[16].

[16] Pour certaines espèces, les changements climatiques peuvent se révéler bénéfiques, une évolution positive étant observée pour certaines variables démographiques : on observe une augmentation à long terme de la taille des couvées chez le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) dans le nord de l'Allemagne (Winkel & Hudde 1997) et des premières couvées chez une population d'hirondelles de cheminée (*Hirunda rustica*) nichant au Danemark (Moeller 2002 cité par Dunn 2006).

Cependant, après une augmentation du nombre de nichées et de jeunes bagués à l'envol entre 1982 et 1990 (principalement en réponse à l'installation de nichoirs, voir §13.4), il semble que l'on assiste entre 1991 et 2001 à une diminution (figure 13.13), alors que le nombre de nichoirs en place reste constant : tandis que 17 nichées ont été enregistrées et 68 jeunes bagués en 1991, seulement 7 nichées ont été enregistrées en 1999 et 2001 pour respectivement 30 et 33 jeunes bagués.

Figure 13.13 : Evolution du nombre de nichées et de jeunes bagués (nichées précoces, tardives et ensemble des nichées) entre 1983 et 2000 (moyennes lissées sur 3 ans).

Une tendance similaire à la baisse est observée pour l'ensemble des cincles bagués en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg durant cette même période (figure 13.14). Il n'existe toutefois pas de corrélation significative avec la population luxembourgeoise étudiée, mais la probabilité est plutôt faible : p=0,074 pour r=0,408. La raison principale résiderait dans l'effort de bagage qui a fortement varié durant les dix premières années pour cette population en raison de l'installation progressive des nichoirs.

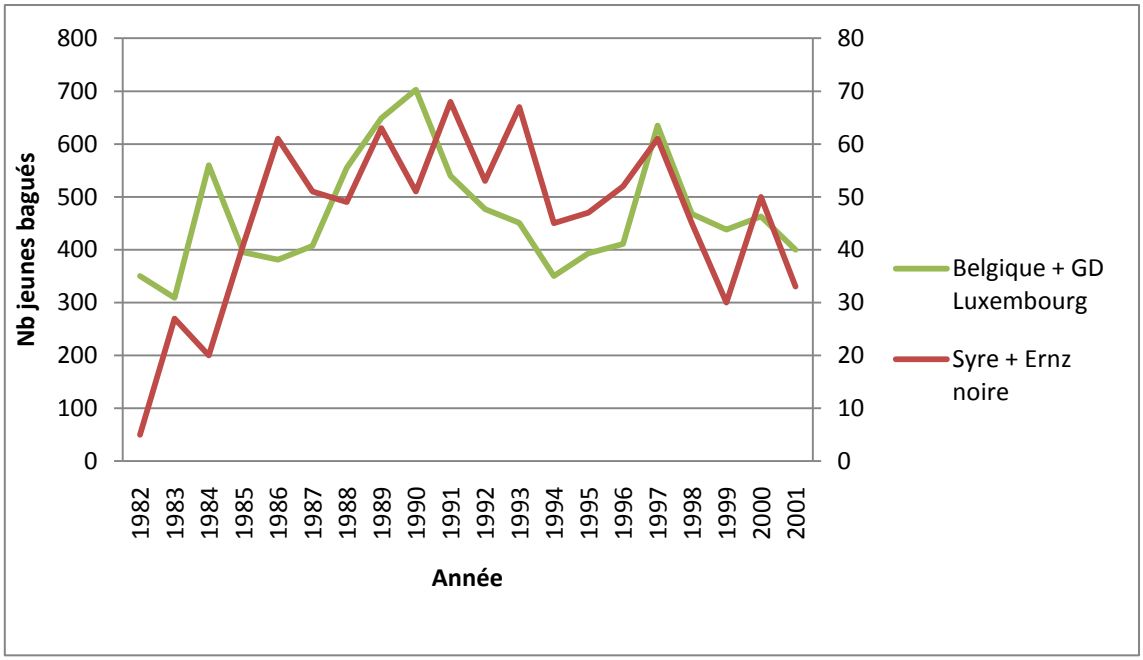


Figure 13.14 : Nombre total de jeunes cincles bagués sur la Syre et l'Ernz noire (rouge) et pour l'ensemble de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg (vert) entre 1982 et 2001.

Une population de cincles plongeurs étudiée en Norvège semble également suivre les mêmes tendances que celles observées pour la Syre et l'ensemble de la Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg (fig. 13.15) : on observe, comme pour les données concernant la Belgique et le Luxembourg, une augmentation importante des effectifs de 1986 à 1990-1993, suivie d'une chute importante les années suivantes (Saether *et al*, 2000).

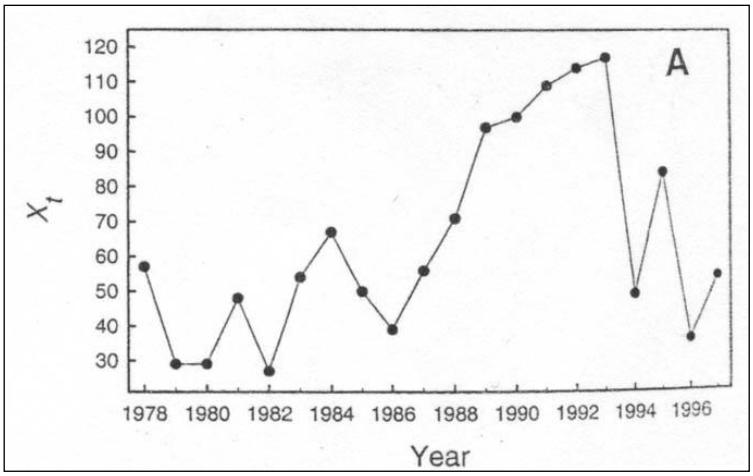


Figure 13.15 : Variation annuelle de la taille de la population (X_t) de cincles plongeurs étudiée par Saether *et al* en Norvège (graphe repris de l'article de Saether *et al*, 2000).

Des facteurs communs à ces différentes populations européennes influenceraient donc la démographie de ces populations. L'étude de la population norvégienne de cincles entre 1978 et 2008 a permis de démontrer l'influence des conditions météorologiques sur la croissance de cette population. Cette dernière est, en effet, influencée par l'Oscillation de l'Atlantique Nord (NAO), la température moyenne hivernale, les précipitations et le timing de la formation des glaces sur les cours d'eau et lacs fréquentés par les cincles. Ces variables expliquent 84% de la variation observée dans la croissance de la population durant cette période. L'augmentation de la fréquence des hivers doux dans cette région pourrait, dans le futur, conduire à une augmentation importante et rapide de la population de cincles, comme vers la fin des années 80 (voir figure 13.15) (Saether *et al.* 2000). Toutefois, Ces périodes de croissance rapide de la population pourraient être suivies de déclins sévères et tout aussi rapides, en réponse à l'augmentation future de la fréquence de conditions climatiques extrêmes et de la variabilité climatique (Nilsson *et al*. 2011).

Les changements climatiques et, plus particulièrement le changement des conditions météorologiques précédant la période de reproduction, pourraient, en effet, être, en partie, responsables du déclin des populations observé récemment pour de nombreuses espèces d'oiseaux (Jetz *et al*. 2007 ; Pimm 2008). Selon Sæther *et al*. (2006), les fluctuations des populations d'oiseaux nidicoles vivant dans les régions

nordiques tempérées sont en effet le mieux prédites par les conditions météorologiques régnant durant cette période.

La raison principale à la diminution des nichées et des jeunes bagués pour la population luxembourgeoise de cincles pourrait donc être un environnement devenant plus instable ou moins prévisible. Cela entrainerait une diminution du taux de survie des adultes et des jeunes et, en conséquence, une diminution de la taille de la population.

En raison de cette instabilité, les adultes pourraient éprouver plus de difficultés pour constituer des réserves en vue de la période de reproduction, mais également pour nourrir leurs jeunes. Cette nourriture, en plus d'être moins accessible, serait également moins abondante (Durance & Ormerod 2007). Il deviendrait ainsi de plus en plus difficile pour cette espèce d'accomplir son cycle de reproduction, mais également de trouver simplement suffisamment de nourriture pour survivre[17].

On observe ainsi, sur la figure 13.16, une diminution progressive du poids moyen des adultes entre 1986 et 2000. Cette diminution est significative pour les femelles : leur poids moyen est passé de 55,6 grammes pour les périodes 1986-1990 et 1991-1995 à 53,2 grammes pour la période 1996-2000, soit une diminution de 2,4 grammes. Chez les mâles, cette diminution de poids est toutefois moins marquée : leur poids moyen est passé de 64,1 grammes pour la période 1986-1990 à 63,2 grammes pour la période 1996-2000. La majorité de ces adultes ont été pesés au moment du baguage des jeunes issus de nichées précoces (avril).

[17] Ces dernières années, plusieurs épisodes extrêmes de sécheresse ayant entraîné l'assèchement de nombreux cours d'eau dans différentes régions en Europe telles que la Sicile, la Hongrie et le nord de la Suède ont entraîné la désertion de ces cours par le cincle plongeur (M. Sarà, R. Horvath et P. Lindström, *com. pers*.).

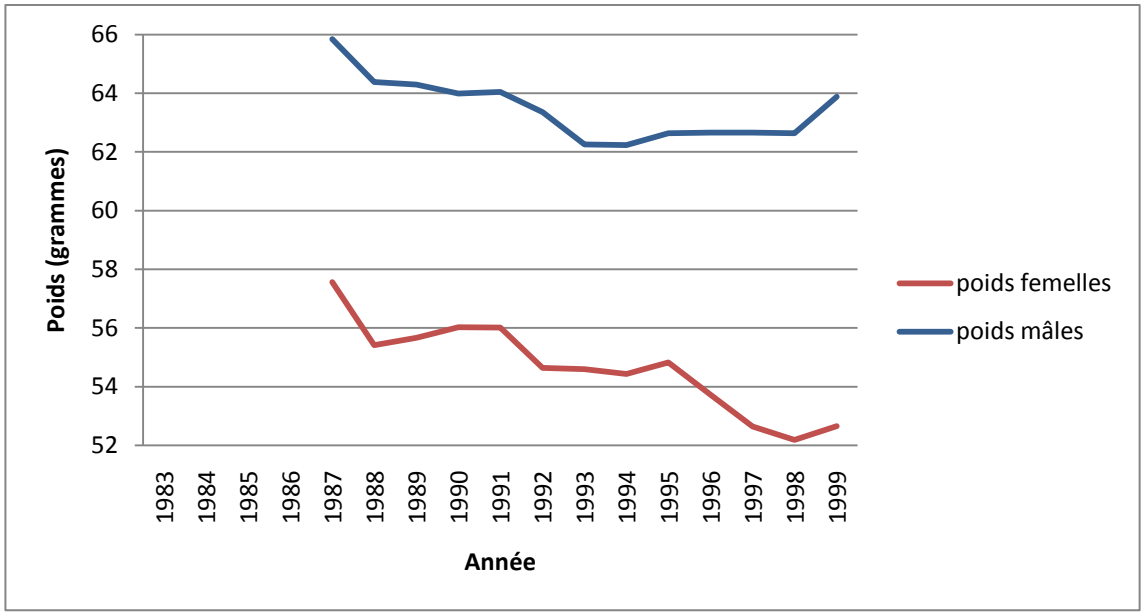


Figure 13.16 : Evolution du poids moyen des cincles adultes mâles et femelles entre 1987 et 2000 (grammes ; moyennes lissées sur 3 ans).

Cette diminution de poids observée entre 1986 et 2001 chez les cincles adultes qui arrivent au terme de leur première nichée signifierait une diminution des réserves énergétiques nécessaires pour entamer une seconde nichée ou, plus généralement, pour leur survie quotidienne. Bien qu'ils n'aient pas noté de changement significatif du poids moyen, Moreno-Rueda & Rivas (2007) ont également observé entre 1985 et 2005, pour une population andalouse de cincles plongeurs, des modifications morphologiques en réponse aux changements climatiques : changements au niveau de la longueur du tarse, de la longueur alaire et de la queue. Ces changements seraient liés à une variation de la niche trophique en réponse à la diminution du débit des rivières durant la période d'étude (voir § 13.1). Une légère augmentation de la longueur alaire des cincles mâles luxembourgeois a également été observée entre 1986 et 2001. Il ne nous est toutefois pas possible de dire si cette augmentation de la longueur alaire est imputable uniquement au changement climatique, ou si d'autres facteurs peuvent expliquer ce phénomène (voir §13.4).

Une étude effectuée sur de nombreuses espèces d'oiseaux migrateurs capturés à une station de baguage en Pennsylvanie (Amérique du Nord) a démontré une diminution constante de leurs réserves de graisse et de leur longueur alaire depuis 1961, en réponse à un climat plus chaud. Cette étude, ainsi que de nombreuses

autres comme celle de Moreno-Rueda & Rivas (2007), confirme que des réponses phénotypiques au changement climatique sont actuellement en cours dans l'ensemble des assemblages d'oiseaux (Van Buskirk *et al*. 2010).

Aux difficultés rencontrées durant la période de reproduction et la période hivernale s'ajouteraient donc également des difficultés supplémentaires telles que des périodes d'étiage plus fréquentes en été. Ces différents facteurs entraineraient ainsi une mortalité accrue des adultes, mais aussi et surtout des juvéniles moins expérimentés. En conséquence, le taux de recrutement pourrait ne plus être suffisant pour maintenir les effectifs de la population luxembourgeoise à des niveaux aussi élevés que ceux observés au début des années nonante. Les modifications du milieu et notamment la diminution possible des ressources alimentaires, entraineraient une diminution de la capacité d'accueil de ce milieu pour le cincle plongeur et donc des densités de populations moindres.

Une étude de Jiguet *et al*. (2007) suggère que le cincle plongeur, en raison de sa spécialisation en matière d'habitat et de nourriture et d'autres caractéristiques écologiques, pourrait subir un déclin plus important que d'autres espèces plus généralistes. Cette étude, portant sur les capacités de différentes espèces d'oiseaux (71 espèces nicheuses en France) de répondre au changement climatique et à la dégradation de leur habitat, a pu mettre en évidence que :

- Les espèces plus sélectives dans le choix de leur habitat déclinaient à un taux beaucoup plus élevé que les espèces plus généralistes ;
- Plus le maximum thermique pour ces espèces était bas, moins ces espèces étaient tolérantes au changement climatique ;
- Les espèces n'élevant qu'une seule nichée par an pourraient être plus sensibles au changement climatique en raison d'une augmentation du risque de désynchronisation entre le pic de nourriture et la période d'élevage des jeunes, par rapport aux espèces (ou populations) élevant deux ou plusieurs nichées par an ;
- Les espèces ayant une espérance de vie plus courte sont plus sensibles au changement climatique car elles ont moins de temps pour apprendre et s'adapter aux changements de leur environnement ;

- Le déclin des populations est plus faible pour les espèces présentant un haut taux de dispersion chez les juvéniles ; plus ce taux de dispersion est élevé, plus élevée est la capacité de ces espèces de se déplacer pour faire face à des changements du climat ou de l'habitat, afin de traquer les conditions optimales et s'adapter au changement global.

13.6.2. Changements futurs de l'aire de répartition du cincle plongeur – conséquences possibles sur sa diversité génétique

Différentes études ont pu mettre en évidence les récents changements dans les aires de répartition de nombreuses espèces d'oiseaux, en réponse aux changements climatiques (Thomas & Lennon 1999 ; Brommer 2004 ; Huntley *et al*. 2006)[18].

Dans leur ouvrage, 'A climatic atlas of European breeding birds', Huntley *et al*. (2007) ont tracé les cartes de répartitions potentielles à la fin du 21ème siècle pour les différentes espèces d'oiseaux nichant en Europe (des exemples de ces cartes sont présentés dans la figure 1.6). La méthode employée par ces auteurs pour effectuer ces simulations consiste à mesurer « l'enveloppe climatique » dans laquelle vit actuellement une espèce d'oiseau en Europe et à prédire les changements géographiques de cette enveloppe climatique, ceci afin de déterminer où l'espèce concernée pourra vivre dans le futur[19].

[18] D'autres facteurs tels que les modifications de l'habitat par l'homme et une diminution de la pression de la chasse dans certaines régions durant les récentes décennies ont également permis à certaines espèces de recoloniser des régions, nordiques notamment, d'où elles avaient été éliminées auparavant (Newton 2003). Il est donc important de prendre en considération ces facteurs lorsque l'on analyse les changements de répartition d'une espèce donnée.

[19] Cette méthode souffre toutefois de quelques limitations qu'il faut prendre en considération lors de l'interprétation des cartes de distribution obtenues. Ces limitations sont liées notamment à l'échelle utilisée pour effectuer ces simulations (des carrés de 50 x 50 km). Dans ce cas, ce sont les facteurs climatiques qui prévalent pour expliquer la répartition d'une espèce donnée, tandis que si l'on travaillait à une échelle plus

La figure 13.17 reprend les cartes tracées pour le cincle plongeur, à savoir :

- Sa répartition actuelle (reprise de Hagemeijer & Blair 1997) ;
- La simulation de sa répartition actuelle, calculée à partir des facteurs climatiques : le cincle plongeur niche en Europe dans les régions où la somme des degrés-jours est comprise entre 200 et 4000, et où le déficit saisonnier en humidité n'est pas extrême (Huntley *et al*. 2007) ;
- La simulation de sa répartition à la fin du 21ème siècle, calculée sur base d'une simulation effectuée à l'aide du modèle HadCM3.

Selon la carte de simulation reprenant la répartition potentielle du cincle à la fin du 21ème siècle, son aire, à cette époque, sera toujours discontinue comme elle l'est actuellement et plus ou moins de même taille. Mais elle sera, comme pour de nombreuses autres espèces, décalée vers le nord, des régions nordiques comme l'Islande, le Spitzberg et la Nouvelle-Zemble devenant potentiellement accueillantes pour le cincle plongeur tandis que la plupart des régions méridionales de son aire actuelle ne le seraient plus (Huntley *et al*. 2007).

fine, d'autres facteurs comme la topographie, la géologie, les interactions avec d'autres espèces … entreraient également en ligne de compte. Cette méthode permet cependant, d'après les auteurs, d'obtenir une bonne concordance entre les distributions actuelles des espèces et les cartes simulant ces distributions à partir des facteurs climatiques.

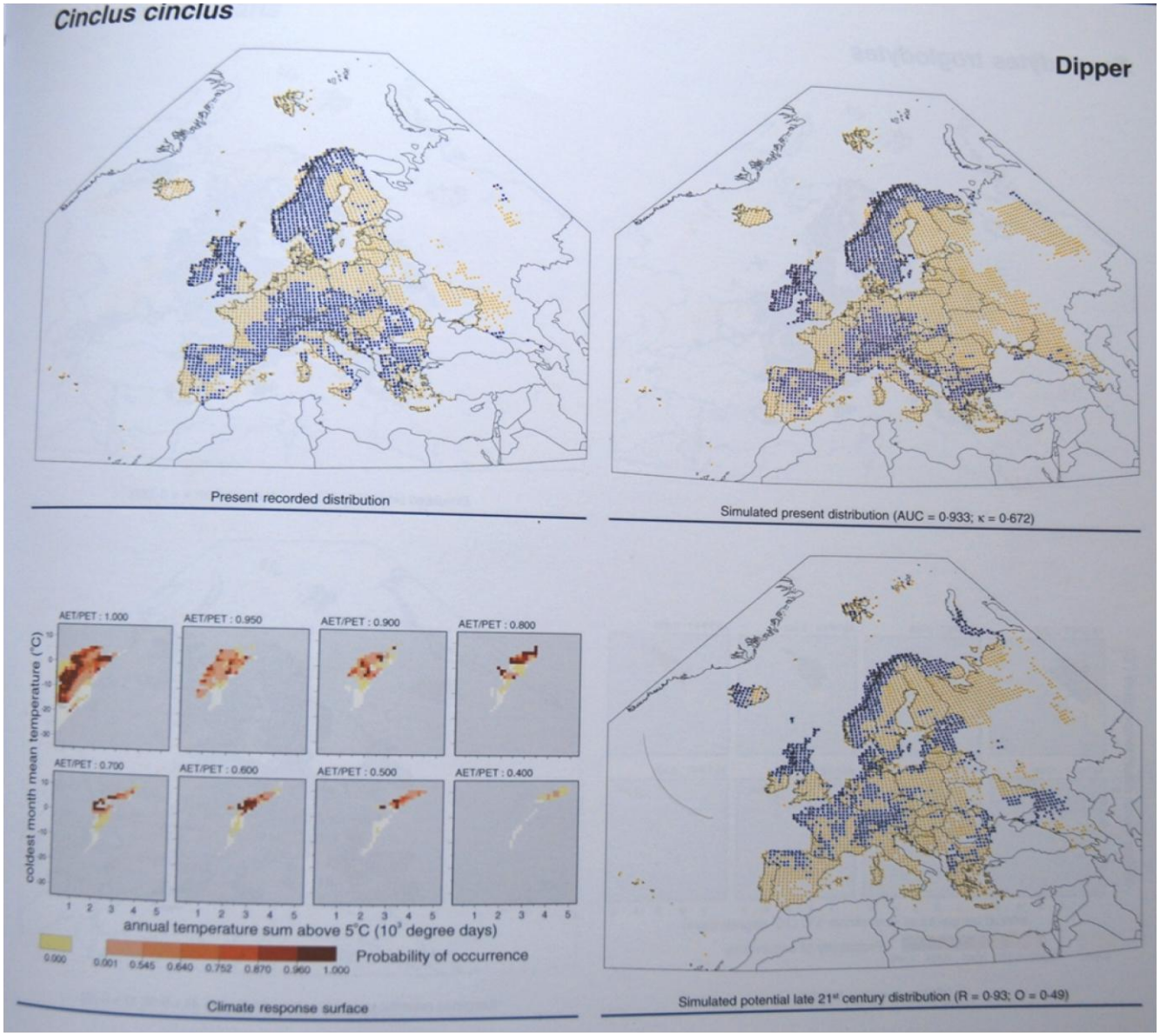


Figure 13.17 : Répartition actuelle du cincle plongeur et simulation de son aire potentielle à la fin du 21ème siècle (figure reprise de Huntley *et al.* 2007) :

- répartition actuelle (reprise de Hagemeijer & Blair 1997) (coin supérieur gauche)
- simulation de sa répartition actuelle (coin supérieur droit)
- simulation de sa répartition à la fin du 21ème siècle (coin inférieur droit)
- Surface de réponse de l'espèce en fonction des 3 variables climatiques utilisées dans le modèle (coin inférieur gauche).

Toutefois, cette carte représente non pas la répartition future du cincle, mais une simulation des habitats potentiellement accueillants pour cette espèce, soit le scénario le plus 'optimiste'.

On peut notamment observer sur cette carte que des régions déterminées comme 'accueillantes' pour le cincle plongeur correspondent en fait à des régions de basse altitude, comme le SO de la France, la Flandre, le Danemark et les pays baltes, où il n'y a pas, ou très peu, de cours d'eau appropriés pour le cincle plongeur. Bien que l'espèce soit régulièrement observée au Danemark et dans les pays baltes, il s'agit essentiellement de migrateurs hivernaux qui, dès le printemps, rejoignent leur région d'origine plus au nord. De rares cas de reproduction par des migrateurs hivernaux qui ne sont pas retournés dans leur région d'origine au printemps ont toutefois été observés, comme c'est le cas dans le nord de la Pologne (Sikora & Neubauer 2008) (voir §13.3.1).

De même, les îles comme l'Islande et le Spitzberg, déterminées comme potentiellement accueillantes pour le cincle plongeur à la fin du 21ème siècle, sont très éloignées des autres terres où le cincle est présent actuellement (Norvège et Ecosse pour les plus proches). La colonisation de ces régions par le cincle plongeur pourrait sembler peu probable. Toutefois, ce scénario n'est pas impossible, comme le prouvent les distances parcourues par certains individus nordiques lors des migrations hivernales durant lesquelles ils traversent d'importants bras de mer (Tyler & Ormerod 1994). De plus, l'espèce a déjà été renseignée comme visiteur rare ou de passage sur les îles Shetland (http://www.gla.ac.uk/~gbza22/foula4.html) et Féroé (http://www.oiseaux.net/oiseaux/iles.feroe.html) qui se trouvent à mi-chemin entre la Norvège et l'Islande ; les oiseaux signalés étant probablement des migrateurs hivernaux en provenance de Scandinavie.

La liste des espèces d'oiseaux « visiteurs rares » en Islande (http://notendur.hi.is/yannk/birdnews.html), provenant aussi bien d'Europe que d'Amérique du Nord, et l'histoire de la colonisation de cette région par les oiseaux démontrent que l'isolement de cette île n'est que relatif : entre 1900 et 1950, 7 espèces 'méridionales', auparavant absentes, se sont établies en tant qu'oiseaux nicheurs en Islande (ce sont : l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*), le hibou des marais (*Asio flammeus*), le canard souchet (*Anas clypeata*), le fuligule morillon

(*Aythya fuligula*), la mouette rieuse (*Larus ridibundus*), le goéland argenté (*Larus argentatus*) et le goéland brun (*Larus fuscus*)) alors que d'autres espèces 'méridionales' déjà présentes ont étendu leur aire de répartition sur cette île (i.e. : la barge à queue noire (*Limosa limosa*), l'huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*) et le canard chipeau (*Anas strepera*)). Durant la même période, des espèces nordiques ont décliné, comme le mergule nain (*Alle alle*) et le garrot à œil d'or (*Bucephala clangula*) (Newton 2003). La plupart de ces espèces sont des oiseaux marins ou des oiseaux d'eau. Toutefois certains passereaux ont également réussi à coloniser ce territoire, comme le pinson du nord (*Fringilla montifringilla*), le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et la fauvette à tête noire *(Sylvia atricapilla).* D'autres sont observés en tant que visiteurs rares ou occasionnels, comme la bergeronnette printanière (*Motacilla flava*), la gorgebleue (*Luscinia svecica*), le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), le bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*)… Il pourrait donc être possible pour un oiseau de la taille du cincle plongeur de rejoindre cette île et de s'y installer à condition d'y trouver des conditions favorables.

De plus, alors que Saether *et al*. (2000) prédisent une augmentation des effectifs de cincles dans sa région d'étude (sud de la Norvège) à l'horizon 2100 en réponse au changement climatique (en se basant sur les scénarios développés par l'IPCC), on observerait, selon le modèle utilisé par Huntley *et al.* (2007), une contraction de son aire dans les régions voisines (Suède).

L'aire de répartition future du cincle plongeur pourrait donc, si le scénario climatique à partir duquel a été tracée cette carte se confirme, être beaucoup plus réduite que l'aire prédite par Huntley *et al*. (2007).

Cette simulation réalisée par Huntley *et al*. (2007) contraste avec ce que Peterson (2003) prédit pour *Cinclus mexicanus* à l'horizon 2055. Selon cet auteur, cette espèce verrait également son aire de répartition se décaler vers le nord et se rétracter légèrement dans sa partie sud. Toutefois, grâce aux nouveaux habitats disponibles vers le nord (Alaska), on pourrait observer une forte expansion de son aire dans ces régions actuellement inhospitalières (figure 13.18).

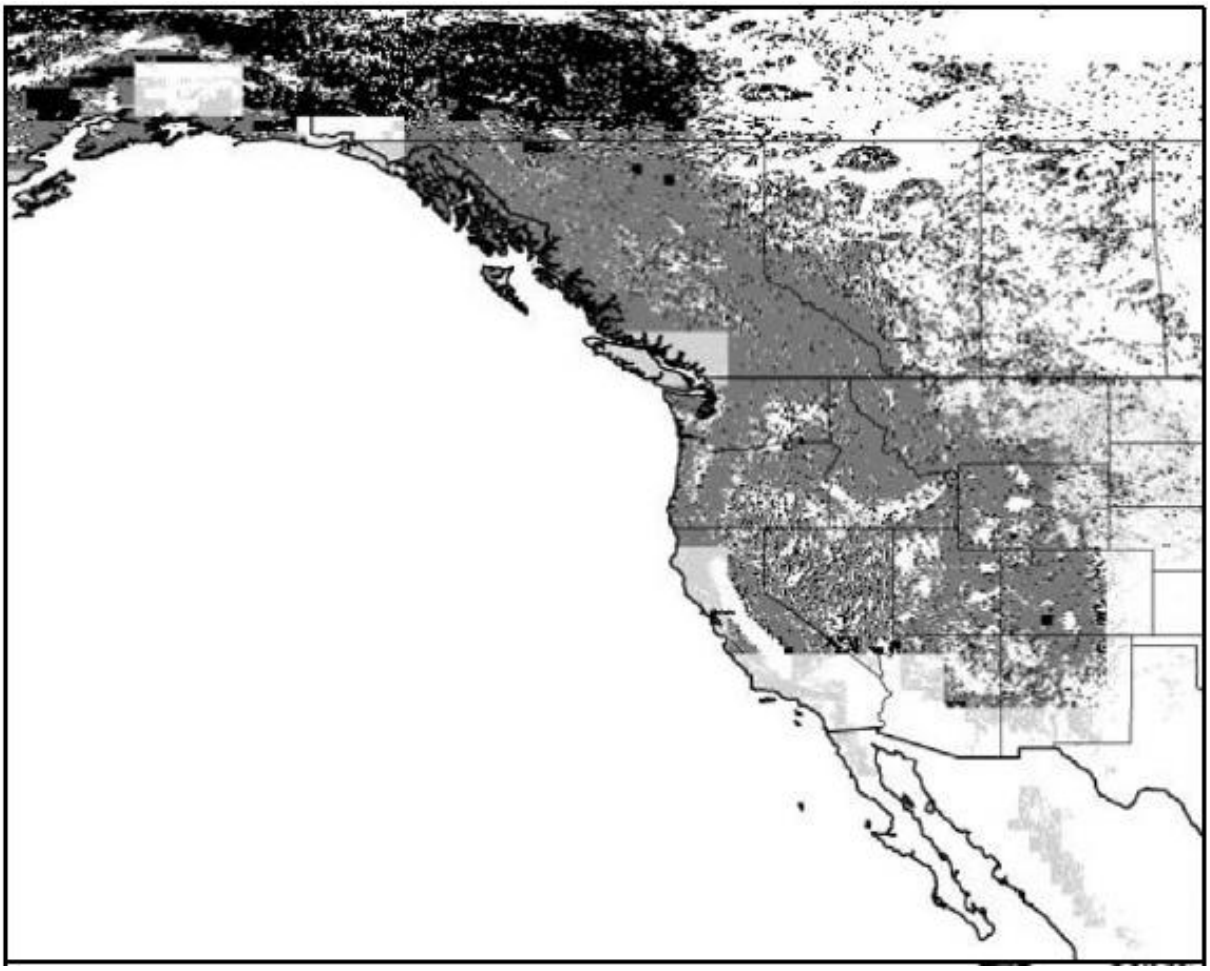


Figure 13.18 : Changement de la répartition géographique du cincle américain (*Cinclus mexicanus*) à l'horizon 2055 en réponse au changement climatique (scénario de changement climatique HHGGAX50). Zones gris clair = zones actuellement habitables mais qui ne le resteront pas, gris foncé = zones actuellement habitables et qui le resteront, noir = zones actuellement non habitables mais qui le deviendront (carte reprise de Peterson 2003).

En effet, contrairement au cincle plongeur qui présente une répartition discontinue en Europe où les principales chaînes de montagnes sont orientées selon un axe est-ouest et séparées par divers obstacles tels que des plaines et des bras de mer, l'aire de *C. mexicanus*, c'est-à-dire la chaîne des Rocheuses, constitue un habitat (quasi) continu orienté selon un axe nord-sud et s'étendant depuis l'Alaska jusqu'au Mexique. L'étendue et la continuité de son habitat, ainsi que la possibilité d'étendre son aire de répartition vers des régions nordiques non encore colonisées constituent ainsi autant d'atouts qui devraient permettre à *C. mexicanus* de répondre au mieux aux modifications de son habitat qui seront engendrées par les changements climatiques. Selon Peterson (2003), en Amérique du Nord, les oiseaux des plaines

seraient en effet beaucoup plus affectés par les changements climatiques que les oiseaux montagnards. Les espèces vivant en plaine devraient effectuer des mouvements beaucoup plus importants pour suivre les changements climatiques, alors que les oiseaux montagnards, à l'exception des oiseaux vivant aux plus hautes altitudes, ont le choix entre monter en altitude ou se déplacer vers le nord.

Le décalage vers le nord de l'aire de répartition du cincle plongeur pourrait, à terme, entrainer un appauvrissement de sa diversité génétique dans la région Paléarctique occidentale, en raison de la disparition possible de certaines lignées comme la lignée marocaine, la (probable) lignée corse et la lignée caucasienne, ainsi que de la régression ou de la disparition de certaines populations méridionales appartenant aux lignées ouest et est européennes. Ces zones méridionales sont, d'après les résultats de notre étude phylogéographique, des zones où la diversité génétique est plus élevée par rapport aux populations plus septentrionales appartenant aux mêmes lignées. Bien qu'il soit possible que les oiseaux appartenant à ces populations méridionales se déplacent vers le nord en réponse à ces changements de leur environnement, les déplacements à effectuer par certains de ces oiseaux pourraient être importants en raison de la répartition géographique fragmentée des habitats favorables (figure 6.1). De plus, si ces individus trouvent un endroit favorable où s'installer, ils entreront certainement en compétition avec les individus déjà présents. Bien que ces « immigrants méridionaux » puissent être mieux adaptés pour résister à des températures élevées, ils pourraient être moins bien adaptés pour d'autres points tels que le timing du déclenchement de la reproduction, déterminé essentiellement par la photopériode (Newton 2003). Chez les oiseaux, le changement annuel de la durée du jour constitue, en effet, le signal environnemental le plus important pour la synchronisation de la reproduction, de la mue et de la migration. Les changements dans l'aire de répartition et les expansions d'aire pourraient donc exposer les oiseaux à de nouvelles conditions photopériodiques, ce qui pourrait limiter leur potentiel de quitter des régions devenues défavorables et de s'établir dans des nouveaux territoires de reproduction ou d'hivernage. Cependant, de nombreuses incertitudes persistent concernant les capacités d'adaptation des oiseaux à ces changements brusques de leur environnement (Coppack & Pulido 2004).

CONCLUSIONS

XIV CONCLUSIONS

Comme cela a déjà été reporté pour de nombreuses espèces d'oiseaux paléarctiques (Seutin *et al.* 1995; Zink *et al*. 2002a; Pavlova *et al*. 2003; Koopman *et al*. 2005), le manque de concordance que nous avons observé entre les sous-espèces de *Cinclus cinclus* telles que décrites par Cramp (1988) et les lignées génétiques telles que définies par nos résultats met clairement en doute la validité de certaines de ces sous-espèces. D'autres études menées sur plusieurs populations européennes de cincles plongeurs (Tyler & Ormerod 1994), et notamment sur les populations espagnoles (Campos *et al*. 2010), remettent également en cause cette validité.

Une cause possible à cette discordance est que : une importante différentiation morphologique ou comportementale peut évoluer rapidement chez les oiseaux avec peu ou pas de différenciation génétique (Zink & Ditman 1993; Ödeen *et al*. 2003). Cela serait le fruit d'une sélection sexuelle (Ödeen *et al*. 2003) ou d'une adaptation locale rapide à des ressources fluctuantes (Questiau *et al*. 1999), comme cela a également été suggéré pour une population andalouse de cincles plongeurs en réponse à des modifications récentes du régime hydrique (Moreno-Rueda & Rivas 2007). De façon plus générale, le choix des caractères et les critères utilisés pour faire la distinction entre les différentes sous-espèces est également sujet à discussion.

En conséquence, cette étude souligne la nécessité de reconsidérer le statut des différentes sous-espèces européennes du cincle plongeur et la pertinence des caractères et critères employés pour distinguer ces sous-espèces.

Cette étude fournit des preuves de l'impact qu'eurent les périodes glaciaires sur la structuration génétique d'une espèce tempérée. Cependant, et par rapport aux nombreuses autres études phylogéographiques effectuées sur les oiseaux, notre étude démontre également l'impact des périodes interglaciaires sur la structuration génétique du cincle plongeur. L'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires entraina l'isolation de populations dans de nombreux refuges en Europe, et conduisit à des patrons phylogéographiques très complexes pour le cincle plongeur dans la partie Ouest-paléarctique de son aire de répartition avec, à la clef, la détermination de plusieurs lignées génétiques géographiquement bien distinctes.

Il pourrait s'avérer intéressant de compléter cette étude phylogéographique par un échantillonnage plus ciblé de certaines populations, notamment les populations corses, de l'Oural, des Balkans, du Caucase et du Proche-Orient pour lesquelles nous n'avions que très peu d'échantillons à disposition. Les résultats ainsi obtenus permettraient d'affiner les contours de l'aire géographique de ces différentes lignées génétiques. De même, la récolte d'échantillons supplémentaires au niveau des zones de suture supposées permettrait de confirmer la présence et de préciser l'étendue de ces zones de suture. Les différentes informations obtenues permettraient de préciser le scénario phylogéographique proposé pour cette espèce. L'utilisation d'autres marqueurs génétiques que ceux employés pour cette étude, comme des marqueurs nucléaires, permettrait également de confirmer et d'affiner ces résultats. Toutefois, étant donné le peu de variabilité observé pour les différents marqueurs génétiques testés sur cette espèce (Øigarden *et al*. 2010), cette technique pourrait s'avérer assez complexe à mettre en œuvre ou, du moins, laborieuse.

Tout comme de nombreuses autres espèces, le cincle plongeur doit actuellement faire face aux modifications de son environnement provoquées par le changement climatique, mais également par d'autres perturbations d'origine anthropiques.

Ce changement climatique pourrait constituer une menace sérieuse pour cette espèce et entraîner une sérieuse diminution de sa diversité génétique. On pourrait, en effet, assister, à moyen terme, à une réduction, voire une disparition des populations les plus méridionales, et à une possible extinction de certaines lignées comme le suggèrent Huntley *et al.* (2007).

Notre étude a permis de mettre en évidence l'influence plus ou moins importante qu'ont les conditions météorologiques sur différents aspects de la démographie du cincle plongeur. Comme cela a également été observé pour de nombreuses autres espèces, l'évolution des températures et des précipitations durant la période 1982-2001 a, entre autres, provoqué un avancement notable des dates de ponte.

Bien que le changement climatique puisse avoir un impact positif pour certaines populations de cincles (notamment en rallongeant la période de reproduction pour les populations les plus nordiques (Saether *et al*. 2000)) ou certains aspects de sa démographie, l'impact global actuel et futur semble plutôt négatif pour la population luxembourgeoise étudiée. Malgré l'installation de nichoirs qui ont permis, entre autres, une augmentation des effectifs durant les premières années de leur pose entre 1979 et 1990, on note, par la suite, une diminution progressive du nombre de nichées et de jeunes bagués. Une diminution du poids moyen des femelles est également observée durant cette période.

L'augmentation de l'instabilité du climat et, plus particulièrement, l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des phénomènes exceptionnels tels que les crues et étiages sévères, sont probablement en grande partie responsables de ces changements observés au sein de la population luxembourgeoise de cincles. Cela a été observé pour d'autres populations de cincles et d'autres espèces d'oiseaux.

Ces perturbations de l'environnement liées au changement climatique viennent s'ajouter aux nombreuses autres menaces d'origine humaine qui pèsent déjà sur le cincle plongeur. Nos résultats ont permis de confirmer ou de préciser quelles étaient

les préférences du cincle plongeur en matière d'habitat et quels étaient les éléments pouvant constituer un obstacle à l'installation de cincles sur les cours d'eau de cette région.

La réalisation d'analyses supplémentaires et une éventuelle augmentation de la taille de notre échantillonnage, permettraient d'affiner les résultats ainsi obtenus concernant l'écologie de la population luxembourgeoise, notamment ses préférences en matière d'habitat et la façon dont elle réagit face au changement climatique.

Les résultats obtenus pour les différents volets de cette étude constituent une importante avancée dans la connaissance de cette espèce, que ce soit au niveau de sa taxonomie, de sa phylogéographie ou de son écologie et, dans ce dernier cas, de la façon dont cette espèce réagit face aux modifications de son environnement causées par l'homme.

Les enseignements tirés de cette étude pourront, le cas échéant, constituer une aide précieuse pour la mise en œuvre d'une politique de conservation de l'espèce, si cela s'avérait nécessaire, que ce soit à un niveau local ou international.

XV BIBLIOGRAPHIE

A

Agnew, P., Perry, K.W., 1993. The diet of breeding Dippers in north-west Ireland during the period of incubation. Irish Birds 5, 49-54.

Arctander, P., 1988. Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis : Convenient procedures based on blood samples from live birds. J. Ornith. 129, 205-216.

Arizaga, J., Angeles-Hernandez, M., Rivas, J., Miranda, R., 2009. Biometrics of Iberian Dippers *Cinclus cinclus* : environmental sources of among-population variation. Ardea 97 (1), 23-30.

Avise, J.C, 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

Avise, J.C., Alisauskas, R.T., Nelson, W.S., Ankney, C.D., 1992. Matriarchal population genetic structure in an avian species with female natal philopatry. Evolution 46, 1084-1096.

Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A., Saunders, N.C., 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18, 489–522.

Avise, J.C., Walker, D., 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. Proc. R. Soc. Lond., B 265, 457– 463.

Avise, J.C., Walker, D., Johns, G.C., 1998. Speciations durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. Proc. R. Soc. Lond., B. 265, 1707-1712.

B

Baake, W., 1982. Ein Harzbach und seine Wasseramseln. Falke 1982, 373-376.

Babik, W., Branicki, W., Crnobrnja-Isailovic, J., Cogalniceanu, D., Sas, I., Olgun, K., Poyarkov, N.A., Garcia-París, M., Arntzen, W., 2005. Phylogeography of two european newt species — discordance between mtdna and morphology. Mol. Ecol. 14, 2475–2491.

Baker, A.J., Daugherty, C.H., Colbourne, R., McLennan, J.L., 1995. Flightless brown kiwis of New-Zealand possess extremely subdivided population structure and cryptic species like small mammals. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92, 8254-8258.

Balat, F., 1964. Breeding biology and population dynamics of the Dipper. Zool. Listy. 13, 305-320.

Ball, R.M., Avise, J.C., 1992. Mitochondrial DNA phylogeographic differentiation among avian populations and the evolutionary significance of subspecies. Auk 109, 626-636.

Ball, R.M., James, F.C., Freeman, S., Bermingham, E., Avise, J.C., 1988. Phylogeographic population structure of red-winged blackbirds assessed by mitochondrial DNA. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85, 1558-1562.

Bandelt, H.J., Forster, P., Röhl, A., 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Mol. Biol. Evol. 16, 37-48.

Barnola, J.-M., P. Pimienta, D. Raynaud, and Y.S. Korotkevich. 1991. CO_2-climate relationship as deduced from the Vostok ice core: A re-examination based on new measurements and on a re-evaluation of the air dating. *Tellus* 43(B), 83- 90.

Bartram, W. 1791. Travels through North & South Carolina, Georgia, East & West Florida, the Cherokee Country, the extensive territories of the Muscogulges, or Creek Confederacy, and the Country of the Chactaws. Bartram's Travels.

Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., Willis, K.J., 1991. Quaternary refugia of north European trees. J. Biogeogr. 18, 103–115.

Bensch, S., Hasselquist, D., 1999. Phylogeographic population structure of great reed warblers: an analysis of mtDNA control region sequences. Biol. J. Linn. Soc. 66(2), 171–185.

Berthold P., Møller A.P. & Fiedler W., 2006. Preface. *In* : Birds and Climate Change, Edited by Møller, A.P., Fiedler, W., and Berthold, P., Elsevier Academic Press.

BirdLife International, 2008. State of the world's birds: indicators for our changing world. Cambridge, UK: BirdLife International.

Blondel, J., 1997. The evolution and history of European Bird Fauna. In: The EDCC Atlas of European Breeding Birds Eds W.J.M.Hagemeijer and MJ Blair. Poyser London.

Bochenski, Z., 1997. List of European fossil bird species. Acta Zool. Cracov. 40 (2), 293-333.

Boev, Z., 2000. Early Pleistocene and early Holocene avifauna of the Cherdzhenitsa cave, Northwestern Bulgaria.Historia Naturalis Bulgarica, 11, 107-116.

Boev, Z., 2006. Pleistocene avifaunas of Bulgaria: a brief review. Historia naturalis bulgarica 17, 95-107.

Boitier, E., 1998. Densité et facteurs de répartition du cincle plongeur Cinclus cinclus dans le Pays des Couzes (Puy-De-Dôme). Alauda 66 (3), 185-194.

Boitier, E., 2004. Biologie de reproduction du cincle plongeur Cinclus cinclus dans le nord du massif central: phénologie et importance des pontes. Alauda 72 (1), 1-10.

Bond, G.C., Lotti, R., 1995. Iceberg Discharge into the North Atlantic on Millenial Time Scales During the Last Glaciation, Science, 267, 1005-1010.

Bosselin , B., Djindjian, F., 2002. Un essai de reconstitution du climat entre 40.000 bp et 10.000 bp à partir de séquences polliniques de tourbières et de carottes océaniques et glaciaires à haute résolution. Archeologia e calcolatori 13, 275-300.

Breitenmoser-Wursten, C., 1988. Zur Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) in Saaneland (Berner Oberland, Schweize Nordalpen). Okol. Vogel 10, 119-150.

Breitenmoser-Würsten, C., Marti, C., 1987. Verbreitung und Siedlungsdichte von Wasseramsel *Cinclus cinclus* und Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland (Berner Oberland). Der Orn. Beob. 84 (3), 151-172.

Brito, P.H., 2005. The influence of Pleistocene glacial refugia on tawny owl genetic diversity and phylogeography in Western Europe. Mol. Ecol. 14, 3077-3094.

Brommer, J., 2004. The range margins of northern birds shift polewards. Ann. Zool. Fennici 41, 391–397.

Brunhoff, C., Galbreath, K.E., Fedorov, V.B., Cook, J.A., Jaarola, M., 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. Mol. Ecol., 12, 957–968.

Buckton, S.T., Brewin, P.A., Lewis, A., Stevens, P., Ormerod, S.J., 1998. The distribution of dippers, *Cinclus cinclus* (L.) in the acid-sensitive region of Wales, 1984-1995. Freshwater Biology 39, 387-396.

Buckton, S.T., Ormerod, S.J., 1997. Use of a new standardized habitat survey for assessing the habitat preferences and distribution of upland river birds. Bird Study 44, 327-337.

C

Campos, F., Angeles-Hernandez, M., Arizaga, J., Santamaria, T., Corrales, L., 2010. The White-throated Dipper *Cinclus cinclus* subspecies in Spain. Ringing & Migration 25, 3-6.

Campos, F., Gutiérrez-Corchero, F., Hernández, M.A., Rivas, J.M., López-Fidalgo, J., 2005. Biometric differences among the Dipper Cinclus cinclus populations of Spain Acta Ornithologica 40 (2), 87-93.

Campos, F., Gutiérrez-Corchero, F., Lopez-Fidalgo, J., Angeles Hernandez, M., 2005. Un nuevo criterio para sexar Mirlos Acuaticos *Cinclus cinclus* en la Peninsula Ibérica. Revista Catalana d'Ornitologia 21, 43-46.

Carlsson, M., 2003. Phylogeography of the Adder, *Vipera berus*. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology, 849, Acta Universitatis Upsaliensis, 34pp.

Carruthers, T.D., 1986. Waterways bird survey on the River Flesk, Co. Kerry. Irish Birds 3, 229-236.

Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B., Sheldon, B.C., 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science 320, 800-803.

Chaves, J.A., Pollinger, J.P., Smith, T.B., LeBuhn, G., 2007. The role of geography and ecology in shaping the phylogeography of the speckled hummingbird (*Adelomyia melanogenys*) in Ecuador. Mol. Phyl. Evol. 43, 795–807.

Clement, M., Posada, D., Crandall, K.A., 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. Mol. Ecol. 9, 1657-1659.

Clot, A., Evin, J., 1986. Gisements naturels Pléistocènes et Holocènes des cavités des Pyrénées Occidentales Françaises : Inventaire et datage 14C. Munibe (Antropologia y Arqueologia), 38, 185-194.

Clot, A., Mourer-Chauviré, C., 1986. Inventaire systématique des oiseaux quaternaires des Pyrénées françaises. Munibe (Antropologia y Arqueologia), 38, 171-184.

Comes, H.P., Kadereit, J.W., 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends Plant Sci. 3 (11), 432-438.

Conzemius T., Lorgé P., Melchior Ed., Weiss J. Rote Liste der Brutvögel Luxemburgs, Version 2005 (http://www.luxnatur.lu/luxnatur/lnv005.htm).

Coppack T., Pulido F., 2004. Photoperiodic response and the adaptability of avian life cycles to environmental change. Advances in Ecological Research, 35, 131–150.

Coppack, T., Pulido, F., 2006. Photoperiodic response and the adaptability of avian life cycles to environmental change. *In*: Birds and Climate Change, Edited by Møller, A.P., Fiedler, W., and Berthold, P., Elsevier Academic Press, 131-150.

Cortes-Rodrıguez, N., Hernandez-Banos, B.E., Navarro-Siguenza, A.G., Townsend Peterson, A., Garcıa-Moreno, J., 2008. Phylogeography and population genetics of the Amethyst-throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). Mol. Phyl. Evol. 48, 1–11.

Cosson, J.F., Hutterer, R., Libois, R., Sarà, M., Taberlet, P., Vogel, P., 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: *Soricidae*). Mol. Ecol. 14, 1151–1162.

Cramp, S.(Ed.), 1988. Handbook of the Birds of Europe, the Middle-East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic, Volume V: Tyrant Flycatchers to Thrashes, 509-524. Oxford Univ. Press, Oxford.

Crick, H. Q., Dudley, C., Glue, D. E., Thomson, D. L., 1997. UK birds are laying eggs earlier. Nature 388, 526.

Crick, H., Sparks, T., 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399, 423-424

Crochet, P.A., Bonhomme, F., Lebreton, J.D., 2000. Molecular phylogeny and plumage evolution in gulls (Larini). J. Evol. Biol. 13, 47-57.

Crowley, T.J., North, G.R. 1991. Paloeclimatology. Oxford University Press.

Czapulak, A., 1988. Distribution and breeding ecology of dippers in Klodzko Land. Birds of Silesia 6, 97-116.

Czapulak, A., Fura, M., Szelag, D., Wtan, K., Gramsz, B., 2001. Numbers and distribution of the Dipper Cinclus cinclus in the Polish part of the Sudete Mountains. Notatki Ornitologiczne 42, 3, 159-175.

D

D'Amico, F., 2004. Utilisation d'un hydrosystème de montagne par les oiseaux de rivière : variations d'abondance et connectivité. Alauda 72 (3), 173-185.

D'Amico, F., 2006. Eléments Traces Métalliques (ETM) et nourriture d'une espèce sentinelle - le Cincle: résultats préliminaires dans un hydrosystème fragmenté (gave d'Ossau). Présentation PP ECOBAG P2, Bordeaux, 28 mars 2006, 13pp.

D'Amico, F., Boitier, E., Marzolin, G., 2003. Timing of onset of breeding in three different Dipper *Cinclus cinclus* populations in France. Bird Study 50, 189-192.

D'Amico, F., Hémery, G. (2007). Time-activity budgets and energetics of the annual cycle of Dippers *Cinclus cinclus* in upland streams are dictated by temporal variability of river flow? Comp. Biochem. Physiol. 148: 811 – 820.

Da Silva, M.N.F., Patton, J.L., 1998. Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. Mol. Ecol. 7, 475–486.

Daulne, J.M., 1990. Distribution du cincle plongeur (Cinclus cinclus) dans le bassin de l'Aisne (province de Luxembourg). Aves 27 (1), 27-38.

De Liedekerke, R., 1980. Recensement des cincles plongeurs (*Cinclus cinclus*), bergeronnettes des ruisseaux (*Motacilla cinerea*) et martins-pêcheurs (*Alcedo atthis*) sur des rivières wallonnes en 1978 et 1979. Aves 17 (3-4), 57-71.

Deffontaine Deurbroeck, V., 2008. Histoire évolutive du campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) en Eurasie. Thèse de doctorat, Unité de Recherches zoogéographiques, ULg, 174pp.

Deffontaine, V., Libois, R., Kotlík, P. *et al.,* 2005. Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). Mol. Ecol. 14, 1727–1739.

Dick, G., Sackl, P., 1985. Untersuchungen zur Verbreitung, Siedlungsdichte und Nestplatzwahl der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) im Flusssystem des Kamp (Niederösterreich). Ökol. Vögel 7, 197-208.

Drovetski, S.V., Zink, R.M., Rohwer, S., Fadeev, I.V., Nesterov, E.V., Karagodin, I., Koblik, E.I., Red'kin, Y.A., 2004. Complex biogeographic history of a Holarctic Passerine. Proc. R. Soc. Lond. B 271, 545–551.

Dubey, S., Cosson, J.F., Vohralik, V., Krystufek, B., Diker, E., Vogel P., 2007. Molecular evidence of Pleistocene bidirectional faunal exchange between Europe and the Near East: the case of the bicolored shrew (*Crocidura leucodon*, Soricidae). J. Evol. Biol. 20, 1799-1808.

Dubois, N.S., Kennedy, E.D., Getty, T., 2006. Surplus nest boxes and the potential for polygyny affect clutch size and offspring sex ratio in house wrens. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 273(1595), 1751–1757.

Dunn, P., 2006. Breeding dates and reproductive performances. *In*: Birds and Climate Change, Edited by Møller, A.P., Fiedler, W., and Berthold, P., Elsevier Academic Press, 69-87.

Durance, I., Ormerod, S.J., 2007. Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period. Global Change Biology 13, 942–957

Durand, J.D., Persat, H., Bouvet, Y., 1999. Phylogeography and postglacial dispersion of the chub (*Leuciscus cephalus*) in Europe. Mol. Ecol. 8, 989-997.

Durka,W.,Babik, W., Ducroz, J.F., Heidecke, D., Rosell, F., Samjaa, R.C., Saveljev, A.P., Stubbe, A., Ulevicius, A., Stubbe, M., 2005. Mitochondrial phylogeography of the Eurasian beaver *Castor fiber* L. Mol. Ecol. 14, 3843–3856.

E

Edwards, S.V., 1997. Relevance of microevolutionary processes to higher level molecular systematic. *In*: Avian Molecular Evolution and Systematics, D.P. Mindell (ed.). New York: Academy Press, 251-278.

Edwards, S.V., Beerli, P., 2000. Perspective: gene divergence, population divergence and the variance in coalescence time in phylogeographic studies. Evolution 54, 1839-1854.

Efteland, S., 1975. Early breeding in the dipper. Sterna 14, 185-189.

Efteland, S., Kyllingstad, K., 1984. Nesting success in a SW-Norwegian Dipper *Cinclus cinclus* population. Fauna norv. Ser. C. Cinclus 7, 7-11.

Emerson, B.C, Paradis, E., Thebaud, C., 2001. Revealing the demographic histories of species using DNA sequences. Trends Ecol. Evol. 16, 77–716.

F

Farris, J. S., 1985. Distance data revisited. Cladistics 1, 67-85.

Fedorov, V., Goropashnaya, A., Jarrell, G.H., Fredga, K., 1999. Phylogeographic structure and mitochondrial DNA variation in true lemmings (*Lemmus*) from the Eurasian Arctic. *Biol.* J. Linn. Soc. 66, 357-371.

Felsenstein, J., 1981. Evolutionary tree from DNA sequences : a maximum likelihood approach. J. Mol. Evol. 17, 368-376.

Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39, 783-791.

Fitch, W.M., 1971. Towards defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. Syst. Zool. 20, 406-416.

Fu, Y.X., 1997. Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. Genetics 147, 915-925.

Furlong, R.F., Brookfield, J.F.Y., 2001. Inference of past population expansion from the timing of coalescence events in a gene genealogy. Journal of Theoretical Biology 209, 75–86.

G

Galbraith, H., 1979. Polygamy in the Dipper. Scottish Birds 10 (5), 180-181.

Galbraith, H., Broadley, B., 1980. Biometrics and sexing of the British race of the Dipper. Ring. & Migr. 3, 62-64.

Galbraith, H., Tyler, S.J., 1982. Movements and mortality of the Dipper as shown by ringing recoveries. Ringing and Migration 4, 9-14.

Garcia-Navas, V., Arroyo, L., Sanz, J.J., Diaz, M., 2008. Effect of nestbox type on occupancy and breeding biology of Tree Sparrows *Passer montanus* in central Spain. Ibis, 150, 356-364.

Gardner, J., R. Heinsohn, Joseph, L., 2009. Shifting latitudinal clines in avian body size correlate with global warming in Australian passerines. . Proc. R. Soc. Lond. Ser. B 276, 3845-3852.

Gay, L., Defos Du Rau, P., Mondain-Monval, J.Y., Crochet, P.A., 2004. Phylogeography of a game species: the red-crested pochard (*Netta rufina*) and consequences for its management. Mol. Ecol. 13, 1035-1045.

GIEC, 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Équipe de rédaction principale, Pachauri, R.K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de~)]. GIEC, Genève, Suisse, 103 pages.

Gill, F. B., Mostrom, A., Mack, A., 1993. Speciation in North American chickadees: I. Patterns of mtDNA genetic divergence. Evolution 47, 195-212.

Griswold, C.K., Baker, A.J., 2002. Time to the most recent common ancestor and divergence times of populations of common chaffinches (*Fringilla coelebs*) in Europe and North Africa: insights into the Pleistocene refugia and current levels of migration. Evolution 56 (1), 143-153.

Gu, X., Fu, Y.X., Li, W.H., 1995. Maximum likelihood estimation of the heterogeneity of substitution rate among nucleotide sites. Mol. Biol. Evol. 12, 546-557.

Guindon, S., Gascuel, O., 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. Syst. Biol. 52, 696-704.

H

Hackett, S.J., 1996. Molecular phylogenetics and biogeography of Tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). Mol. Phyl. Evol. 5: 368–382.

Hagemeijer, W.J.M., Blair M.J., 1997. The EBC atlas of european breeding birds, their distribution and abundance. T & AD Poyser, London.

Hansen, J., Sato, Mki., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W., Medina-Elizade, M., 2006. Global temperature change. Proc. Natl. Acad. Sci., 103, 14288-14293.

Hardy, O., Petit, R., 2006. Signal phylogéographique, 'statistical phylogeography' et méthodes spatialisées. Présentation ppt effectuée à l'Atelier des 19-21 juin 2006 à Banyuls portant sur les interactions biotiques dans les communautés : théories & modèles.

Haring, E., Gamauf, A., Kryukof, A., 2007. Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. Mol. Phyl. Evol.,45, 840-862.

Hasegawa, M., Kishino, H., Yano, T., 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. J. Mol. Evol. 21, 160-174.

Haynes, S., Jaarola, M., Searle, J.B., 2003. Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. Mol. Ecol. 12 (4), 951-956.

Haywood, A.M., Valdes, P.J., Sellwood, B.W., 2000. Global scale paleoclimate reconstruction of the middle Pliocene climate using the UKMO GCM: initial results. Global Planet. Change 25, 239–256.

Hegelbach, J., 2001. Wassertemperatur und Blütenphänologie als Anzeiger des früheren Brutbeginns der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) im schweizerischen Mittelland. J. Ornithol. 142, 284-294.

Hegelbach, J., Koch, B., 1994. A male Dipper *Cinclus cinclus aquaticus*, ringed as nestling in Switzerland, migrated 1,055 km and bred in Poland with a Swedish female Dipper *C.c. cinclus*. Orn. Beob.91, 295-299.

Heinrich, H., 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. Quaternary Research 29 (2), 142–152.

Helm-Bychowski, K., Cracraft, J., 1993. Recovering phylogenetic signal from DNA sequences: Relationships within the corvine assemblage (Class Aves) as inferred from complete sequences of the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene. Mol. Biol. Evol. 10: 1196–1214.

Herbaut, L., 2002. Etude par radiopistage du comportement et de l'utilisation de l'espace et du temps chez un cincle plongeur (*Cinclus cinclus aquaticus*) de la vallée du fond d'Oxhe (Ombret, Province de Liège). Mémoire de D.E.S. en Sciences Naturelles pour les Pays en Voie de Développement, 71pp.

Hewitt, G.M., 1996. Some genetics consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biol. J. Linn. Soc. 58. 247-276.

Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. Biol. J. Linn. Soc. 68, 87–112.

Hewitt, G.M., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 2000, 405:907-913.

Hewitt, G.M., 2004. The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. Front. Zool. I : 4, 1-16.

Hewson, R., 1967. Territory, behaviour and breeding of the dipper in Banffshire. British Birds 60, 244-252.

Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Cooper, A., Drummond, A.J., 2005. Time Dependency of Molecular Rate Estimates and Systematic Overestimation of Recent Divergence Times. Mol. Biol. Evol. 22(7), 1561–1568.

Horvath, R., 1992. Morphometric parameters and sex differentiation of dipper (*Cinclus cinclus*) populations of Hungary. Aquila 99, 111-118.

Horvath, R., 1993. Occurence of the dipper (*Cinclus cinclus*) in Hungary. Aquila 100, 225-240.

Hudson R.R., Slatkin M., Maddison, P.W., 1992. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. Genetics 132, 583-589.

Huntley, B., 1993. Species-richness in north-temperate zone forests. J. Biogeog. 20, 163-180.

Huntley, B., Collingham, Y.C., Green, R.E., Hilton, G.M., Rahbek, C., Willis, S.G., 2006. Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds. Ibis, 148, 8–28.

Huntley, B., Green, R., Collingham Y., Willis, S. G., 2007. A climatic atlas of European breeding birds. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.

J

Jarvinen, A., 1994. Global warming and egg size of birds. Ecography 17, 108–110.

Jenni, L., Kéry, M., 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B 270, 1467–1471.

Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Stroeve, J., Weimerskirch, H., 2009. Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A 106 (6), 1844-1847.

Jetz, W., Wilcove, D.S., Dobson, A.P., 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. PLaS Biology 5, 1211-1219.

Jiguet, F., Gadot, A.S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Global Change Biology 13, 1672-1684.

Johnson, J.A., Burnham, K.K., Burnham, W.A., Mindell, D.P., 2007. Genetic structure among continental and island populations of gyrfalcons. Mol. Ecol., 16, 3145–3160.

Johnson, K.P., Sorenson, M.D., 1998. Comparing Molecular Evolution in Two Mitochondrial Protein Coding Genes (Cytochrome *b* and ND2) in the Dabbling Ducks (Tribe: Anatini). Mol. Phyl. Evol. 10 (1), 82–94.

Jukes, T.H., Cantor, C.R., 1969. Evolution of Protein Molecules. New York: Academic Press. pp. 21–132.

K

Kaiser, A., 1985. Zur Verbreitung und Bestandssituation der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) in Rheinhessen, Rheingau und östlichem Hunsrück. Ökol. Vögel 7, 185-196.

Kerdelhué, C., 2006. Objectifs et principes de la phylogéographie. Présentation ppt effectuée à l'Atelier des 19-21 juin 2006 à Banyuls portant sur les interactions biotiques dans les communautés : théories & modèles.

Kidd, M.G., Friesen V.L., 1998. Analysis of mechanisms of microevolutionary change in *Cepphus* guillemots using patterns of control region variation. Evolution 52, 1158-1168.

Kocher, T.D., Thomas, W.K., Meyer, A. et al., 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 86: 6196–6200.

Koopman, M.E., McDonald, D.B., Hayward, G.D. et al., 2005. Genetic similarity among Eurasian subspecies of boreal owls *Aegolius funereus*. J. Avian Biol. 36, 179-183.

Kotlik, P., Deffontaine, V., Mascheretti, S. et al., 2006. A northern glacial refugium for Bank voles (*Clethrionomys glareolus*). Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 103, 14860-14864.

Kryukov, A. P., Suzuki, H., 2000. Phylogeography of carrion, hooded, and jungle crows (Aves, Corvidae) inferred from partial sequencing of the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene. Genetika, 36, 1111–1118.

Kumar, S., Tamura, K., Jakobsen, I.B.M., Nei, M., 2001. MEGA2 : molecular evolutionary genetics analysis software. Bioinformatics 17, 1244-1245.

Kvist, L., 2000. Phylogeny and phylogeography of European Parids. Department of Biology, University of Oulu, FIN-90401 Oulu, Finland. Acta Univ. Oul. A 341, 2000, Oulu, Finland, 51 pp.

Kvist, L., Martens, J., Ahola, A., Orell, M., 2001. Phylogeography of a Palearctic sedentary passerine, the willow tit (*Parus montanus*). J. Evol. Biol. 14, 930–941.

Kvist, L., Martens, J., Higuchi, H., Nazarenko, A.A., Valchuk, O.P., Orell, M., 2003. Evolution and genetic structure of the great tit (*Parus major*) complex. Proc. R. Soc. Lond. B 270, 1447–1454.

Kvist, L., Viiri, K., Dias, P.C., Rytkönen, S., Orell, M., 2004. Glacial history and colonization of Europe by the blue tit *Parus caeruleus*. J. Avian Biol. 35, 352-359.

L

Lamb, S., Sington, D. 1998. Earth Story. The Shaping of Our World. British Broadcasting Corporation Books, 240pp.

Lambeck, K., Esat, T.M., Potter, E.K., 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. Nature 419, 199-206.

Lauga, B., Cagnon, C., D'Amico, F., Karama, S., Mouchès, C., 2005. Phylogeogaphy of the white-throated dipper *Cinclus cinclus* in Europe. J. Ornith. 146, 257-262.

Lemoine, N., Bohning-Gaese, K., 2003. Potential impact of global climate change on species richness of long-distance migrants. Conserv. Biol. 17, 577–586.

Liebers, D., Helbig, A.J., De Knijff, P., 2001. Genetic differenciation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans – fuscus* group (Aves: Charadriiformes). Mol. Ecol. 10, 2447-2462.

Liukkonen-Anttila, T., Uimaniemi, L., Orell, M., Lumme, J., 2002. Mitochondrial DNA variation and the phylogeography of the grey partridge (*Perdix perdix*) in Europe: from Pleistocene history to present day populations. J. Evol. Biol. 15, 971-982.

Logie, J.W., Bryant, D.M., 1994. Implications of critical load exceedance for non-breeding dipper (*Cinclus cinclus*) populations in Scotland. Scottish Natural Heritage 27, 1-56.

Loison, A., Sæther, B.E., Jerstad, K., Røstad, O.W., 2002. Disentangling the sources of variation in the survival of the European dipper. Journal of Applied Statistics 29, 289–304.

Lundberg, P., Bergman, A., Olsson, H., 1981. On the ecology of wintering Dippers (*Cinclus cinclus*) in northern Sweden. J. Orn. 122, 163-172.

M

Marmi, J., López-Giráldez, F., Macdonald, D.W., Calafell, F., Zholnerovskaya, E., Domingo-Roura, X., 2006. Mitochondrial DNA reveals a strong phylogeographic structure in the badger across Eurasia. Mol. Ecol. 15, 1007–1020.

Marshall, H.D., Baker, A.J., 1999. Colonisation history of atlantic island common chaffinches (*Fringilla coelebs*) revealed by mitochondrial DNA. Mol. Phyl. Evol. 11 (2), 201-212.

Martínez-Abraín, A., Oro, D., Velando, A., Genovart, M., Gerique, C., Bartolomé, M.A., Sarzo, B., Villuendas, E., 2006. Morphometric similarities between central and peripheral populations of the European shag *Phalacrocorax aristotelis.* Marine Ornithology 34, 21–24.

Marzolin, G., 1988. Polyginie du Cincle plongeur (Cinclus cinclus) dans les côtes de Lorraine. L'Oiseau et R.F.O. 58 (4), 277-286.

Marzolin, G., 1990. Variabilité morphométrique du cincle plongeur Cinclus cinclus en fonction du sexe et de l'âge. Alauda 58 (2), 85-94.

Marzolin, G., 1994. L'intérêt de l'étude à long terme de certaines populations d'oiseaux : l'exemple du Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) en Lorraine. Milvus, 26, 55-56.

Marzolin, G., 1996. Caractéristiques de l'habitat et variations de la distribution du Cincle plongeur (Cinclus cinclus) en plaine Lorraine. Ciconia 20 (2), 65-80.

McCleery, R.H., Perrins, C.M., 1998. Temperature and egg-laying trends. Nature 391, 30–31.

Meiri, S., Dayan, T., 2003. On the validity of Bergmann's rule. Journal of Biogeography 30, 331–351.

Melchior, E., Mentgen, E., Peltzer, R., Schmitt, R., Weiss, J., 1987. Atlas of Breeding Birds in Luxembourg.

Merilä, J., Björklund, M., Baker, A.J., 1997. Historical demography and present day population structure of the greenfinch Carduelis chloris – an analysis of mtDNA control-region sequences. Evolution 51 (3), 946-956.

Michaux, J., 2006. La phylogéographie : méthodologie et applications. Présentation ppt effectuée à l'Atelier des 19-21 juin 2006 à Banyuls portant sur les interactions biotiques dans les communautés : théories & modèles.

Michaux, J.R., Libois, R.M., Filippucci, M.G., 2005. So close and so different. Comparative phylogeography of two closely related rodents species (*Apodemus flavicollis and A. sylvaticus*) in the Western Palearctic region. Heredity 94, 52-63.

Michaux, J.R., Libois, R., Paradis, E., Filippucci, M.G., 2004. Phylogeographic history of the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East. Mol. Phyl. Evol. 32, 788–798.

Michaux, J.R., Magnanou, E., Paradis, E., Nieberding, C., Libois, R., 2003. Mitochondrial phylogeography of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in the western Palaearctic region. Mol. Ecol., 12, 685–697.

Michaux, J., Sarà, M., Libois, R., Matagne, R., 1998. Is the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) of Sicily a distinct species ? Belg. J. Zool. 128. 211-214.

Middleton, H.A., Morrissey, C.A., Green, D.J., 2006. Breeding territory fidelity in a partial migrant, the American dipper *Cinclus mexicanus*. Journal of Avian Biology 37 (2), 169-178.

Milá, B., Smith, T.B., Wayne, R.K., 2007. Speciation and rapid phenotypic differentiation in the yellow-rumped warbler (Dendroica coronata) complex. Mol. Ecol., 16, 159–173.

Milá,B., Wayne, R.K., Smith, T.B., 2008. Ecomorphology of migratory and sedentary populations of the yellow-rumped warbler (*Dendroica coronate*). The Condor 110 (2), 335–344.

Møller, A.P., Merilä, J, 2006. Analysis and interpretation of long-term studies investigating responses to climate change. *In*: Birds and Climate Change, Edited by Møller, A.P., Fiedler, W., and Berthold, P., Elsevier Academic Press, 111-130.

Moreno-Rueda, G.,Rivas, J.M., 2007. Recent changes in allometric relationships among morphological traits in the dipper (*Cinclus cinclus*). J Ornithol , 148,:489–494.

Moritz, C.C., 1994. Defining “evolutionary significant units” for conservation. Trends Ecol. Evol. 9, 373-375.

Moum, T., Arnason, A., 2001. Genetic diversity and population history of two related seabird species based on mitochondrial DNA control region sequences. Mol. Ecol. 10, 2463-24778.

Mourer-Chauviré, C., 1995. Dynamics of the avifauna during the Paleogene and the early Neogene of France. Settling of the recent fauna. Acta Zool. Cracov. 38 (3), 325-342.

Mourer-Chauviré, C., 1975. Les oiseaux (Aves) du gisement pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). Nouvelles Archives du Museum d’Histoire naturelle de Lyon 13, 89-112.

Mourer-Chauviré, C., Philippe, M., Quinif, Y., Chaline, J., Debard, E., Guérin, C., Hugueney, M., 2003. Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology. Boreas 32, 521–531.

N

Mullarney, K., Svensson, L., Zetterström, D., Grant, P.J., 1999. Le guide ornitho : les 848 espèces d’Europe en 4000 dessins. Delachaux et Niestlé, 401 p.

Navarro-Siguenza, A.G., Townsend Peterson, A., Nyari, A., Garcıa-Deras, G.M., Garcıa-Moreno, J., 2008. Phylogeography of the Buarremon brush-finc complex (Aves, *Emberizidae*) in Mesoamerica Mol. Phyl. Evol. 47, 21–35.

Nei, M., 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

Nei, M., Tajima, F., 1981. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases. Genetics 97, 145-163.

Neumann, K., Michaux, J. R., Maak, S., Jansmann, H., Kayser, A., Mundt, G., Gattermann, R., 2005. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) — a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks. Mol. Ecol. 14, 1473-1483.

Newton, I., 1998 Population limitation in birds. Academic Press ltd, London.

Newton, I., 2003. The speciation and biogeography of birds. Elsevier Science Ltd, Academic Press, 668 pp.

Nieberding, C., 2005. Comparative phylogeography of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and of its parasite *Heligmosomoides polygyrus* in the western Palearctic region: the use of a parasite to get insight in its host evolutionary history. Thèse de doctorat, Unité de Recherches zoogéographiques, ULg, 111pp.

Nieberding, C., Morand, S., Michaux, J.R., 2004. A parasite reveals cryptic phylogeographic history of its host. Proc. R. Soc. Lond. B. 271, 2559-2568.

Nieberding, C., Libois, R., Douady, C.J., Morand, S., Michaux, J.R., 2005. Phylogeography of a nematode (*Heligmosomoides polygyrus*) in the western Palearctic region: persistence of northern cryptic populations during ice ages? Mol. Ecol. 14, 765–779.

Nilsson, A.L., Knudsen, E., Jerstad, K., Røstad, O.W., Walseng, B., Slagsvold, T., Stenseth, N.C., 2011. Climate effects on population fluctuations of the white-throated dipper *Cinclus cinclus*. Journal of Animal Ecology 80, 235-243.

Nittinger, F., Gamauf, A., Pinsker, W., Wink, M., Haring, E., 2007. Phylogeography and population structure of the saker falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data. Mol. Ecol., 16, 1497–1151.

Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P., Visser, M.E., 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. Science, 310, 304-306.

Nybø, S., Fjeld, P.E., Jerstad, K., Nissen, A., 1996. Long-range air pollution and its impact on heavy metal accumulation in dippers *Cinclus cinclus* in Norway. Environmental Pollution 94, 31-38.

O

O'Halloran, J., Gribbin, S.D., Tyler, S.J., Ormerod, S.J., 1990. The ecology of dippers *Cinclus cinclus* (L.) in relation to stream acidity in upland Wales : time-activity budgets and energy expenditure. Oecologia 85, 271-280.

O'Halloran, J., Irwin, S., Harrison, S., Smiddy, P., O'Mahony, B., 2003. Mercury and organochlorine content of Dipper *Cinclus cinclus* eggs in south-west Ireland: trends during 1990-1999. Environmental Pollution 123, 85-93.

O'Halloran, J. Smiddy, P and O'Mahony, B. Movements (2000) Movements of Dippers *Cinclus cinclus* in southwest Ireland. Ringing and Migration 20: 147-151.

Ödeen, A., Björklund, M., 2003. Dynamics in the evolution of sexual traits: losses and gains, radiation and convergence in yellow wagtails (*Motacilla flava*). Mol. Ecol. 12, 2113–2130.

Øigarden, T., Borge, T., Lifjeld, J.T., 2010. Extrapair paternity and genetic diversity: the white-throated dipper Cinclus cinclus. J. Avian Biol. 41 (3), 248-257.

Ormerod, S.J., 1985. The diet of breeding dippers Cinclus cinclus and their nestlings in the catchment of the river Wye, mid-Wales : a preliminary study by faecal analysis. Ibis 127, 316-331.

Ormerod, S.J., Allinson, N., Hudson, D., Tyler, S.J., 1986. The distribution of breeding Dippers (*Cinclus cinclus* (L) Aves) in relation to stream acidity in upland Wales. Freshwat. Biol. 16, 501-507.

Ormerod, S.J., Boilstone, M.A., Tyler, S.J., 1985. Factors influencing the abundance of breeding dippers Cinclus cinclus in the catchment of the river Wye, mid-Wales. Ibis 127, 332-340.

Ormerod, S.J., Perry, K.W., 1985. The diet of breeding Dippers and their nestlings in north-west Ireland. Irish Birds 3, 90-95.

Ormerod, S., Tyler, S., 1986. The diet of Dippers Cinclus cinclus wintering in the catchment of the river Wye, Wales. Bird Study 33, 36-45.

Ormerod, S.J., Tyler, S.J., 1993. The adaptative significance of brood size and time of breeding in the dipper *Cinclus cinclus* (Aves : Passeriformes) as seen from post-fledging survival. J. Zool. Lond. 231, 371-381.

Ormerod, S.J., Tyler, S.J., Jüttner, I., 2000. Effects of point-source PCB contamination on breeding performance and post-fledging survival in the dipper *Cinclus cinclus*. Environmental Pollution 109, 505-513.

Ormerod, S.J., Tyler, S.J., Lewis, J.M.S., 1985. Is the breeding distribution of dippers influenced by stream acidity? Bird Study 32, 32-39.

Osborn, S.A.H., 2000. Itinerant breeding and mate switching by an American dipper. Wilson Bull. 112 (4), 539-541.

Oshida, T., Abramov, A., Yanagawa, H., Masuda, R., 2005. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): Implication of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia. Mol. Ecol.14, 1191–1196.

Overpeck, J.T., Otto-Bliesner, B.L., Miller, G.H., Muhs, D.R., Alley, R.B., Kiehl, J.T., 2006**.** Paleoclimatic evidence for future ice-sheet instability and rapid sea-level rise. *Science* 311.(5768), 1747 – 1750.

P

Palsboll, P.J., Be´rube´ , M., Allendorf, W., 2006. Identification of management units using population data. Trends in Ecology and Evolution 22, 11–16.

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

Pasquet, E., 1998. Phylogeny of the nuthatches of the *Sitta canadensis* group and its evolutionary and biogeographic implications. Ibis 140, 150-156.

Pasquet, E., Cibois, A., Baillon, F., Erard, C., 1999. Relationships between the ant-thrushes *Neocossyphus* and the flycatcher-thrushes *Stizorhina*, and their position relative to *Myadestes*, *Entomodestes* and some other Turdidae (Passeriformes). J. Zool. Syst. Evol. Research 37, 177-183.

Pavlova, A., Zink, R.M., Drovetski, S.V., Red'Kin, Y., Rohwer, S., 2003. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history. The Auk 120 (3), 744-758.

Pergams, O.R.W., Lawler J.J., 2009. Recent and Widespread Rapid Morphological Change in Rodents. PLoS ONE 4(7): e6452. doi:10.1371

Peterson, A.T., 2003. Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences. Global Change Biology 9, 647-655.

Petit, R. J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martin, J.P., Rendell, S., Vendramin, G.G., 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. Science 300,1363-1365.

Philippe, H., 1993. MUST : a computer package of Managment Utilities for Sequences and Trees. Nucl. Acid. Res. 21, 5264-5272.

Pimm, S.L., 2008. Biodiversity: Climate change or habitat loss – Which will kill more species? Current Biology, 18. R117-R119.

Pinceel, J., Jordaens, K., Pfenninger, M., Backeljau, T., 2005. Rangewide phylogeography of a terrestrial slug in Europe: Evidence for Alpine refugia and rapid colonization after the Pleistocene glaciations. Mol. Ecol.14, 1133–1150.

Pitra, C., Lieckfeldt, D., Alonso, J.C., 2000. Population subdivision in Europe's great bustard inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequence variation. Mol. Ecol. 9, 1165-1170.

Posada, D., Crandall, K.A., 1998. Modeltest : testing the model of DNA substitution. Bioinformatics 14, 817-818.

Prodon, R., Thibault, J.C., Dejaifve, P.A., 2002. Expansion vs. compression of bird altitudinal ranges on a Mediterranean island. Ecology 83, 1294-1306.

Q

Qu, Y.H., Ericson, P.G.P., Lei, F.M., Li, S.H., 2005. Postglacial colonization of the Tibetan plateau inferred from the matrilineal genetic structure of the endemic red-necked snow finch, *Pyrgilauda ruficollis.* Mol. Ecol. 14, 1767–1781.

Questiau, S., Eybert, M.C., Gaginskaya, A.R., Gielly, L., Taberlet, P., 1998. Recent divergence between two morphologically different subspecies of bluethroat (Aves : *Muscicapidae* : *Luscinia svecica*) inferred from mitochondrial DNA sequence variation. Mol. Ecol. 7, 239-245.

Questiau, S., Gielly, L., Clouet, M., Taberlet, P., 1999. Phylogeographical evidence of gene flow among common crossbill (*Loxia curvirostra*, aves, fringillidae) populations at the continental level. Heredity 83, 196-205.

Quinn, T.W., 1992. The genetic legacy of mother goose – phylogeographic patterns of lesser snow goose *Chen caerulescens caerulescens* maternal lineages. Mol. Ecol. 1, 105-117.

R

Randi, E., 2007. Phylogeography of South European mammals. *In*: Weiss S. & Ferrand N. (eds.), Phylogeography of Southern European refugia. Springer Verlag, 101–126.

Randi, E., Tabarroni, C., Rimondi, S., Lucchini, V., Sfougaris, A., 2003. Phylogeography of the rock partridge (*Alectoris graeca*). Mol. Ecol. 12, 2201-2214.

Roché, J., d'Andurain, P., 1995. Ecologie du Cincle plongeur *Cinclus cinclus* et du chevalier guignette *Tringa hypoleucos* dans les gorges de la Loire et de l'Allier. Alauda 63 (1), 51-66.

Rockenbauch, D., 1985. Wasseramsel (Cinclus c. aquaticus) und Zivilisation – am Beispiel des Fluss-Systems der Fils (Schwäbische Alb). Ökol. Vögel 7, 171-184.

Rockenbauch, D., 1985. Geschlechts- und Altersbestimmung bei der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*). Ökol. Vögel 7, 363-377.

Rogers, A.R., Harpending, H., 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. Mol. Biol. Evol. 9, 552–569.

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

Rozas, J., Sánchez-DelBarrio, J.C., Messeguer, X., Rozas, R., 2003. dnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. Bioinformatics 19, 2496-2497.

Ruedi, M.,Walter, S., Fischer, M.C., Scaravelli, D., Excoffier, L., Heckel, G., 2008. Italy as a major Ice Age refuge area for the bat *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Europe. Mol. Ecol. 17, 1801–1814.

Ruokonen, M., Aarvak, T., Madsen, J., 2005. Colonization history of the high-arctic pink-footed goose *Anser brachyrhynchus*. Mol. Ecol. 14, 171-178.

S

Sackl, P., Dick, G., 1988. Zur Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) im Flusssystem des Kamp, Niederösterreich. Egretta 31 (1-2), 56-69.

Saether, B., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Rostad, O.W., Skatan, J.E., 2000. Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. Science 287 (5454), 854-856.

Saether, B.E., Sutherland, W.J., Engen, S., 2006. Climate influences on avian population dynamics. *In*: Birds and Climate Change, Edited by Møller, A.P., Fiedler, W., and Berthold, P., Elsevier Academic Press, 185-209.

Saitou, N., Nei, M., 1987. The neighbor-joining methods : a new method for reconstructing phylogenetics trees. Mol. Biol. Evol. 4, 406-425.

Salewski, V., Hochachka, W.M., Fiedler, W., 2010. Global warming and Bergmann's rule: do central European passerines adjust their body size to rising temperatures? Oecologia 162, 247–260.

Sanchez-Marco. A., 1999. Implications of the avian fauna for palaeoecology in the Early Pleistocene of the Iberian Peninsula. Journal of Human Evolution 37, 375-388.

Sanchez Marco, A., 2004. Avian zoogeographical patterns during the quaternary in the mediterranean region and paleoclimatic interpretation. Ardeola 51(1), 91-132.

Santamarina, J., 1995. Distribucion de algunas species de vertebrados terrestres en la cuenca del rio Ulla (Gallicia) en relation con la calidad de las aguas. Ecologia 9, 353-365.

Santucci, F., Emerson, B.C., Hewitt, G.M., 1998. Mitochondrial DNA phylogeography of European hedgehogs. Mol. Ecol. 7, 1163-1172.

Sanz, J., 2003. Large-scale effects of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe . Ecography 26, 45-50.

Sarà, M., Sorci, G., Sarà, G., Carollo, T.C., 1994. The Dipper *Cinclus cinclus* in Sicily. Avocetta 18, 37-43.

Schmid, W., 1985. Abundanz und Verbreitung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) im Landkreis Esslingen, Nordwürttemberg, unter besonderer Berücksichtigung von Lauter und Lindach. Ökol. Vögel 7, 161-170.

Schmid, W., 1985. Habitatansprüche der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) unter Berücksichtigung ihree Rolle als Kulturfolger . Ökol. Vögel 7, 221-224.

Schmid, W., 1985. Daten zur Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) im Bachsystem der Lauter und Lindach im Kandkreis Esslingen, Nord württenmberg. Ökol. Vögel 7, 225-238.

Schmid, W., 1985. Analyse der Orstbewegung von nestjung beringten Wasseramseln (*Cinclus c. aquaticus*) im ersten Lebensjahr. Ökol. Vögel 7, 359-362.

Schmid, W., 1985. Starker Befall durch die Nördliche Vogelmilbe (*Ornithonyssus sylvarium* Canestrini et Fanzago 1877) an Nestlingen der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). Ökol. Vögel 7, 423-426.

Schmid, W., Spitznagel, A., 1985. Der sexuelle Grôssendimorphismus süddeutscher Wasseramseln (*Cinclus c. aquaticus*) : Biometrie, Funktion und mögliche Ursachen. Ökol. Vögel 7, 379-408.

Schneider, S., Roessli, D., Excoffier, L., 2000. Arlequin version 2.0: a software for population genetics data analysis? Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva.

Scribner, K.T., Talbot, S.L., Pearce, J.M., Pierson, B.J., Bollinger, K.S., Derksena, D.V., 2003. Phylogeography of Canada Geese (*Branta Canadensis*) in Western North America. Auk 120 (3), 889–907.

Seutin, G., Ratcliffe, L.M., Boag, P.T., 1995. Mitochondrial DNA homogeneity in the phenotypically diverse redpoll finch complex (Aves: Carduelinae: *Carduelis flammea-hornemanni*). Evolution 49, 962-973.

Shaw, G., 1978. The breeding biology of the Dipper. Bird Study 25, 149-160.

Shepherd, L.D., Lambert, D.M., 2008. Ancient DNA and conservation: lessons from the endangered kiwi of New Zealand. Mol. Ecol. 17, 2174-2184.

Siegenthaler, U., Stocker, T.F., Monnin, E., Lüthi, D., Schwander, J., Stauffer, B., Raynaud, D., Barnola, J.M., Fischer, H., Masson-Delmotte, V., Jouzel, J., 2005. Stable Carbon Cycle-Climate Relationship During the Late Pleistocene. Science 310, 1313-1317.

Sikora, A., Neubauer, G., 2008. Scandinavian and central European subspecies of White-throated Dipper *Cinclus cinclus* interbreed in an isolated population in northern Poland. Ornis Fennica 85, 73-81.

Sillero-Zubiri, C., Angerbjorn, A., 2009. Arctic foxes and climate change : Out-foxed by Arctic warming. The IUCN Red List of Threatened Species, http://cmsdata.iucn.org/downloads/fact_sheet_red_list_arctic_foxes.pdf.

Slatkin, M., 1991. Inbreeding coefficients and coalescence times. Genet. Res. 58, 167-175.

Slatkin, M., 1993. Isolation by distance in equilibrium and nonequilibrium populations. Evolution 47, 264–279.

Sorace, A., P. Formichetti, A. Boano, P. Andreani, C. Gramegna, Mancini, L., 2002. The presence of a river bird, the dipper, in relation to water quality and biotic indices in central Italy. Environmental Pollution 118, 89–96.

Spellman, G., Klicka, J., 2007. Phylogeography of the white-breasted nuthatch (*Sitta carolinensis*): Diversification in North American pine and oak woodlands. Mol. Ecol. 16, 1729-1740.

Stewart J. R., Lister A. M., 2001. Cryptic northern refugia and the origins of modern biota. Trends Ecol. Evol. 16, 608–613.

Swofford, D.L., 2000. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). v.4.0. MA: Sinauer Associates, Sunderlands.

T

Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G., Cosson, J.F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonisation routes in Europe. Mol. Ecol. 7, 453-464.

Tajima, F., 1993. Measurement of DNA polymorphism. *In*: Mechanisms of Molecular Evolution (ed. Takahata N, Clark AG), pp. 37-59. Sinauer Associates, Sunderland, Massachussetts.

Taylor, A.J., O'Halloran, J., 2001. Diet of dippers *Cinclus cinclus* during an early winter spate and the possible implications for dipper populations subjected to climate change. Bird Study 48, 173-179.

Thévenot, M., Vernon, R., Bergier, P., 2003. The Birds of Morocco. British Ornithologists' Union, 594 pp.

Thibault, J.C., Bonnacorsi, G., 1999. The Birds of Corsica. British Ornithologists' Union Checklist 17, 172 pp.

Thomas, C. D., Lennon, J. J., 1999. Birds extend their ranges northwards. Nature 399, 213.

Tiedemann, R., Paulus, K.B., Scheer, M. et al., 2004. Mitochondrial DNA and microsatellite variation in the eider duck (*Somateria mollissima*) indicate stepwise postglacial colonization of Europe and limited current long-distance dispersal. Mol. Ecol. 13, 1481-1494.

Tonon M., 1979. Rinvenimento di Cinclus cinclus (L.) nell'avifauna pleistocenica delle grotte di Pradis ~ (pordenone). Atti del IV Convegno di Speleologia, Friuli-Venezia Giu1ia, Pordenone 9-11 nov. 1979: 17-20.

Trivelpiece, W.Z., Hinke, J.T., Miller, A.K., Reiss, C.S., Trivelpiece, S.G., Watters, G.M., 2011. Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. Proceedings of the National Academy of Sciences 108 (18), 7625-7628.

Tulp I, Schekkerman H, 2008. Has prey availability for Arctic birds advanced with climate change? Hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variations. Arctic 61, 48–60.

Tyler, S.J., Ormerod, S.J., 1985. Aspects of the breeding biology of Dippers in the southern catchment of the river Wye, Wales. Bird Study 33, 164-169.

Tyler, S.J., Ormerod, S.J., 1991. Aspects of the biology of Dippers *Cinclus cinclus minor* in the Atlas Mountains of Morocco outside the breeding season. Bonn Zool. Beitr. 42, 35-45.

Tyler, S.J., Ormerod, S.J., 1994. The Dippers. T & AD Poyser, London, 225pp.

Tyler, S.J., Ormerod, S.J., Lewis, J.M.S., 1990. The post-natal and breeding dispersal of Welsh Dippers Cinclus cinclus. Bird Study 37, 18-23.

Tyrberg, T., 2008. Pleistocene birds of the Palearctic. Supplement to the book *Pleistocene birds of the Palearctic: a catalogue* (Publications of the Nuttall Ornithological Club No. 27, Cambridge, Mass. 1998, ix + 720 pp.).

Tyren, H., Gustafsson, H., 2005. Population structure in wintering Dippers *Cinclus c. cinclus* in northern Lapland 2002–2005. Ornis Svecica 15, 229–235.

V

Valdiosera, C.E., García, N., Anderung, C., Dalén, L., Crégut-Bonnoure, E., Kahlke, R.D., Stiller, M., Brandström, M., Thomas, M.G., Arsuaga, J.L., Götherström, A., Barnes, I., 2007. Staying out in the cold: glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European brown bears. Mol Ecol. 16 (24), 5140-5148.

Van Buskirk, J., Mulvihill, R. S., Leberman, R. C., 2010. Declining body sizes in North American birds associated with climate change. Oikos, 119, 1047–1055.

Vangeluwe, D., Bulteau, V., Dineur, H., Rifflet, M., 1993. Densité et distribution du Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) dans le bassin de la Haute Meuse belge. Aves 30 (2), 95-104.

Visser, M. E., Adriaensen, F., van Balen, J.H., Blondel, J., Dhondt, A.A., van Dongen, S., du Feu, C., Ivankina, E.V., Kerimov, A.B., de Laet, J., Matthysen, E., McCleery, R., Orell, M., Thomson, D.L., 2003. Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. Proc. R. Soc. Lond. *B* 270, 367-372.

Visser, M.E., Both, C., Lambrechts, M., 2006. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *In*: Birds and Climate Change, Edited by Møller, A.P., Fiedler, W., and Berthold, P., Elsevier Academic Press, 89-110.

Visser, M. E., Holleman, L. J. M., 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. Proc. R. Soc. B 268, 289–294.

Visser, M. E., van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M., Lessells, C. M., 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in Great Tits (Parus major). Proc. R. Soc. Lond. Ser. B 265, 1867–1870.

Voelker, G., 2002. Molecular phylogenetics and the historical biogeography of dippers (*Cinclus*). Ibis144, 577-584.

W

Wagner, S., 1985. Zur Situation der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) in Kärnten (Südösterreich) . Ökol. Vögel 7, 209-214.

Webb, T., Bartlein, P.J., 1992. Global changes during the last 3 million years : Climatic controls and biotic responses. Annu. Rev. Ecol. Syst. 23, 141-173.

Weir, J.T., Bermingham, E., Miller, M.J., Klicka, J., Gonzalez, M.A., 2008. Phylogeography of a morphologically diverse Neotropical montane species, the Common Bush-Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*). Mol. Phyl. Evol. 47, 650–664.

Wenink, P.W., Baker, A.J., Tilanus, M.G.J., 1993. Hypervariable-control-region sequences reveal global population structuring in a long-distance migrant shorebird, the Dunlin (*Calidris alpina*). Proc. Nati. Acad. Sci. USA 90, 94-98.

Wilson, J.D., 1996. The breeding biology and population history of the Dipper *Cinclus cinclus* on a Scottish river system. Bird Study 43, 108-118.

Winkel, W., Hudde, H., 1997. Long-term trends in reproductive traits of tits (Parus major, P. caeruleus) and pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). Journal of Avian Biology, 28, 187±190.

Y

Yang, Z., 1993. Maximum likelihood estimation of phylogeny from DNA sequences when substitution rates differ over sites. Mol. Biol. Evol. 10, 1396-1402.

Yang, Z., 1996. Among-site rate variation and its impact on phylogenetic analyses. Trends Ecol. Evol. 11, 367-371.

Yasuda, S.P., Vogel, P., Tsuchiya, K, Han, S.H., Lin, L.K., Suzuki, H., 2005. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene. Can. J. Zool., 83 (11), 1411-1420.

Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., 2006. Decrease in body size of Danish goshawks during the twentieth Century. J Ornithol (2006) 147, 644–647.

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

Z

Zang, H., 1981. Zur Brutbiologie und Höhenverbreitung der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) im Harz. J. Orn. 122, 153-162.

Zink, R.M., 1997. Phylogeographic studies of North American birds, p. 301-324. *In* D.P. Mindell (Ed.), Avian molecular evolution and systematics. Academic Press, San Diego, CA.

Zink, R.M., Dittmann, D.L., 1993. Gene flow, refugia, and the evolution of geographic variation in the Song Sparrow (*Melospiza melodia*). Evolution 47, 717-729.

Zink, R.M., Drovetski, S.V., Rohwer, S., 2002a. Phylogeographic patterns in the great spotted woodpecker *Dendrocops major* across Eurasia. J. Avian Biol. 33, 175-178.

Zink, R., Rohwer, S., Drovetski, S., Blackwell-Rago, R., Farrell, S.L., 2002b. Holarctic phylogeography and species limits of three-toed woodpeckers. The Condor 104, 167-170.

Zink, R.M., Drovetski, S.V., Questiau, S., Fadeev, I.V., 2003. Recent evolutionary history of the bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia. Mol. Ecol. 12, 3069–3075.

Annexe 6.1

Tableau 6.3 : Références cartographiques, origine géographique, et abréviations utilisées pour les différents échantillons récoltés - numéros d'accès dans la base de donnée GenBank des séquences d'ADNmt obtenues à partir de ces échantillons.

Référence cartographique	Origine géogaphique		Nb échantillons récoltés	Abréviations	Numéro d'accès dans GenBank		
	Pays	Région			Cytochrome *b*	ND2	Région contrôle
1	Irlande	Cork et Waterford	9	Irl	AMV502128 à AMV502136	AM695693 à AM695701	AMV690150 à AMV690158
2	Espagne	Andalousie	14	Sp1	AMV502077 à AMV502090	AM695642 à AM695655	AMV690099 à AMV690112
3	Espagne	Salamanque	1	Sp2	AMV502096	AM695661	AMV690118
4	Espagne	Asturies	5	Sp3	AMV502091 à AMV502095	AM695656 à AM695660	AMV690113 à AMV690117
5	France	Pyrénées Atlantiques	2	Fr1	AMV502097 à AMV502098	AM695662 à AM695663	AMV690119 à AMV690120
6	France	Pyrénées Orientales	2	Fr2	AMV502099 à AMV502100	AM695664 à AM695665	AMV690121 à AMV690122
7	France	Corse	1	Fr3	AMV502166	AM695731	AMV690188
8	Belgique	Ardennes	3	Be	AMV502137 à AMV502139	AM695702 à AM695704	AMV690159 à AMV690161
9	Luxembourg	Wiltz	1	Lux	AMV502140	AM695705	AMV690162
10	Allemagne	Mayence	6	Germ	AMV502141 à AMV502146	AM695706 à AM695711	AMV690163 à AMV690168
11	Suisse	Zurich	3	Sw	AMV502147 à AMV502149	AM695712 à AM695714	AMV690169 à AMV690171
12	Tchèquie	Prague	4	Cz	AMV502150 à AMV502153	AM695715 à AM695718	AMV690172 à AMV690175
13	Italie	Parco Alpi-marittime	15	It1	AMV502101 à AMV502115	AM695666 à AM695680	AMV690123 à AMV690137
14	Italie	Sicile – Parco de Nebrodi	5	It2	AMV502116 à AMV502120	AM695681 à AM695685	AMV690138 à AMV690142
15	Maroc	Atlas - Toubkal	7	Mo	AMV502121 à AMV502127	AM695686 à AM695692	AMV690143 à AMV690149
16	Hongrie	Tokaj	4	Hg	AMV502154 à AMV502157	AM695719 à AM695722	AMV690176 à AMV690179
17	Roumanie	Transylvanie du Sud	3	Ro	AMV502158 à AMV502160	AM695723 à AM695725	AMV690180 à AMV690182
18	Bulgarie	Centre et Sud de la Bulgarie	5	Bulg	AMV502161 à AMV502165	AM695726 à AM695730	AMV690183 à AMV690187
19	Norvège	Bergen et Voss	7	Nw	AMV502170 à AMV502176	AM695735 à AM695741	AMV690192 à AMV690198
20	Lettonie	Riga, migrateurs hivernaux	3	Lv	AMV502177 à AMV502179	AM695742 à AM695744	AMV690199 à AMV690201
21	Russie	Oural - Kirovskaya Oblast	1	Ru1	AMV502180	AM695745	AMV690202
22	Russie	Caucase - Krasnodarskiy Kray	3	Ru2	AMV502167 à AMV502169	AM695732 à AM695734	AMV690189 à AMV690191
23	Russie	Respublika Tyva	1	Ru3	AMV502181	AM695746	AMV690203
24	Kazakhstan	Almaty Oblysy	1	Kaz	AMV502182	AM695747	AMV690204

Annexe 6.2 : Méthodes d'extraction de l'ADN

1. Méthode « classique »

L'extraction de l'ADN se fait en 4 étapes distinctes. Les 3 dernières étapes sont communes pour tous les échantillons, tandis que la première étape varie en fonction de la nature du tissu à partir duquel on extrait l'ADN.

• *Première étape : Préparation du culot*

- Echantillons sanguins

1. 150µl de la solution contenant le sang et le tampon APS sont prélevés et placés dans un tube eppendorf.
2. On y ajoute 600µl de solution T10E10 (solution contenant du TRIS à une concentration de 10mM/l et de l'EDTA à une concentration de 10mM/l).
3. Après avoir vortexé brièvement, l'échantillon est centrifugé à 10 000 tours/minute pendant 5 à 10 minutes.
4. Le surnageant est écarté.
5. Les étapes 2-3-4 sont répétées au moins une fois.
6. On ajoute 1ml de solution T10E1 (solution contenant du TRIS à une concentration de 10mM/l et de l'EDTA à une concentration de 1mM/l).
7. On répète les étapes 3 et 4.

- Autres tissus

1. ± 20 mg de tissus sont prélevés et placés sur un morceau de papier aluminium.
2. A l'aide de ciseaux et de pinces préalablement rincés dans de l'eau distillée, l'échantillon est coupé en petits morceaux.
3. La feuille d'aluminium est refermée pour former une papillote, et placée 20 minutes dans de l'azote liquide.
4. L'échantillon est ensuite placé dans un eppendorf auquel on a ajouté un fond de sable stérilisé, et broyé à l'aide d'un pilon en plastique.

• *Seconde étape : Digestion enzymatique*

1. On ajoute aux échantillons un tampon de lyse SDS classique (à 10%) et une faible quantité de protéinase K (ainsi que du TEN pour les échantillons sanguins).
2. Après avoir agité doucement les échantillons, ceux-ci sont placés dans un bain-marie à 50°C pendant 2-3 heures ou à 37°C pendant une nuit pour s'assurer que la digestion soit complète.

• *Troisième étape : Extraction organique*

Les échantillons digérés subissent alors plusieurs lavages au phénol-chloroforme. Entre chaque ajout de phénol-chloroforme, les échantillons sont vortexés brièvement et centrifugés à 10 000 tours/minute pendant 15 minutes. La phase liquide surnageante est alors récupérée et placée dans un nouveau tube auquel on rajoute du phéno-chloroforme.

Ces lavages au phénol-chloroforme sont répétés plusieurs fois jusqu'à ce que l'interface soit limpide. On termine alors par un dernier rinçage au chloroforme-alcool isoamylique (24 :1) et on récupère la phase aqueuse supérieure après une dernière centrifugation à 10 000 tours/minute pendant 5 minutes.

• *Quatrième étape : Précipitation et remise en suspension de l'ADN*

On ajoute à la phase aqueuse 1/10 de son volume en NaAc 3M (pH 5,2) et deux fois son volume en éthanol absolu. Le tube est alors doucement mélangé jusqu'à l'apparition de la pelote d'ADN. Cette pelote est ensuite récupérée et lavée dans de l'éthanol à 70%, puis mise à sécher. Elle sera enfin remise en suspension dans 30 à 60 µl de T10E1 (pH 7,5) ou d'eau ultrapure suivant l'importance de la pelote.

Si aucune pelote n'apparaît après avoir mélangé le tube, celui-ci est placé 1 à 2 heures dans le congélateur à une température de –20°C, puis centrifugé à 10 000 tours/minute pendant 15 minutes. Le surnageant est alors écarté et le culot contenant l'ADN est lavé à l'éthanol à 70%. Après une dernière centrifugation à 10 000 tours/minute pendant 15 minutes et après avoir écarté le surnageant, le culot est enfin séché pendant plusieurs heures et remis en suspension dans du T10E1 ou de l'eau ultrapure.

2. Méthode utilisant le kit Qiagen DNeasy Tissue Kit (cat. n° 69506)

1. Les premières étapes de cette méthode sont identiques à celle de la méthode précédente (première étape : préparation du culot).
2. 20µl de protéinase K sont alors ajoutés au fond du tube eppendorf et le volume est ajusté à 220µl avec du TEN.
3. Après ajout de 200µl de tampon AL, l'échantillon est brièvement vortexé.
4. Les échantillons sont placés dans un bain-marie à 70°C pour la phase de digestion pendant minimum 30 minutes.
5. 200µl d'éthanol (96-100%) sont ajoutés à l'échantillon qui est ensuite brièvement vortexé.
6. La solution obtenue est pipetée dans une colonne « DNeasy Mini Spin » placée dans un tube de collecte de 2ml. Le tout est centrifugé à ≥6000 x g (8000 rpm) pendant 2 minutes. Le tube de collecte et la solution au fond de ce tube sont ensuite éliminés.
7. La colonne « DNeasy Mini Spin » est placée dans un nouveau tube de collecte de 2ml. 500µl de tampon AW1 sont ajoutés dans la colonne et le tout est centrifugé à ≥6000 x g (8000 rpm) pendant 2 minutes. Le tube de collecte et la solution au fond de ce tube sont ensuite éliminés.
8. La colonne « DNeasy Mini Spin » est placée dans un nouveau tube de collecte de 2ml. 500µl de tampon AW2 sont ajoutés dans la colonne et le tout est centrifugé à ≥20 000 x g (14 000 rpm) pendant 3 minutes afin de sécher la membrane DNeasy. Le tube de collecte et la solution au fond de ce tube sont ensuite éliminés.
9. La colonne « DNeasy Mini Spin » est placée dans un tube eppendorf de 1,5ml. 200µl de tampon AE sont ajoutés directement sur la membrane DNeasy. Le tout est laissé à incuber pendant une minute à la température ambiante, puis centrifugé à ≥6000 x g (8000 rpm) pendant 1 minute pour élution. On peut également ajouter seulement 100µl de tampon AE si l'on désire que la concentration en ADN soit plus élevée dans l'éluat.
10. L'étape 9 est répétée une fois.

Annexe 6.3

Tableau 6.4. : Liste des groupes et populations sur lesquels a été effectuée une analyse de la variance moléculaire (AMOVA).

Groupe	Populations
Asie	Asie
Maroc	Maroc
Europe du Nord	Norvège, Lettonie, Oural
Europe de l'Ouest	Sicile, Italie du Nord, Suisse, Allemagne et Luxembourg, Belgique, Irlande, Corse, Pyrénées françaises, Nord de l'Espagne, Sud de l'Espagne
Europe de l'Est	Bulgarie, Roumanie, Hongrie, Tchéquie
Caucase	Caucase

Annexe 6.4

Tableau 6.5. : Liste des restes osseux de cincle plongeur répertoriés dans la littérature (datation (années), localisation du gisement, références)

Datation		Pays	Région	Références
Pléistocène inf (fin)	> 800 000 bp	Espagne	Burgos	Sanchez 1999
Pléistocène moyen	301 -242 000 bp	France	Corrèze	Mourer-Chauviré *et al.* 2003
Pléistocène moyen-sup	300 -22 000 bp	France	Pyrénées Atlantiques	Clot & Mourer-Chauviré 1986
Pléistocène sup	150-125 000 bp	France	Alpes Maritimes	Vilette 1993 dans Sanchez 2004
Pléistocène sup	131 - 114 000 bp	France	Hautes Pyrénées	Clot & Mourer-Chauviré 1986
Pléistocène sup	115 -12 000 bp	France	Ariège	Clot & Mourer-Chauviré 1986
Pléistocène sup	85 - 75 000 bp	Allemagne	Bavière	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	70 000 bp	Allemagne	Bavière	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	69 000 ± 17 000 bp	Russie	Altaï	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	60 000 bp	Allemagne	Bavière	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	>37 235 bp	Russie	Altaï	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	≥ 36 000 bp	France	Pyrénées Atlantiques	Clot & Evin 1986
Pléistocène sup	33 670 - 34 050 bp	France	Yonne	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	30 600- 32 400 bp	Pologne	Nowy Saez	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	38 - 29 000 bp	France	Dordogne	Mourer-Chauviré 1984 dans Sanchez 2004
Pléistocène sup	38 - 29 000 bp	France	Gard	Vilette 1983 dans Sanchez 2004
Pléistocène sup	38 - 29 000 bp	Espagne	Santander	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	38 - 29 000 bp	Espagne	Santander	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	35 -10 000 bp	Italie	Ligurie	Cassoli 1980 dans Sanchez 2004
Pléistocène sup	35 - 10 000 bp	Italie	Pordenone	Tonon 1979
Pléistocène sup	24 140 ± 310 bp	France	Yonne	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	22 - 18 500 bp	France	Hérault	Vilette 1983 dans Sanchez 2004
Pléistocène sup	13 690 ± 100 bp	Autriche	Steiermark	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	13 000 bp	Allemagne	Baden-Württemberg	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	13 000 bp	France	Hautes Pyrénées	Clot & Mourer-Chauviré 1986
Pléistocène sup - Holocène	10 920 ± 160 bp	France	Hautes Pyrénées	Clot & Evin 1986
Pléistocène sup - Holocène	10 750 ± 300 bp	France	Savoie	Tyrberg 2008
Pléistocène sup	?	France	Corse	Tyrberg 2008
Holocène	10 - 6000 bp	Bulgarie	Karlovo	Boev 2000

Annexe 11.1

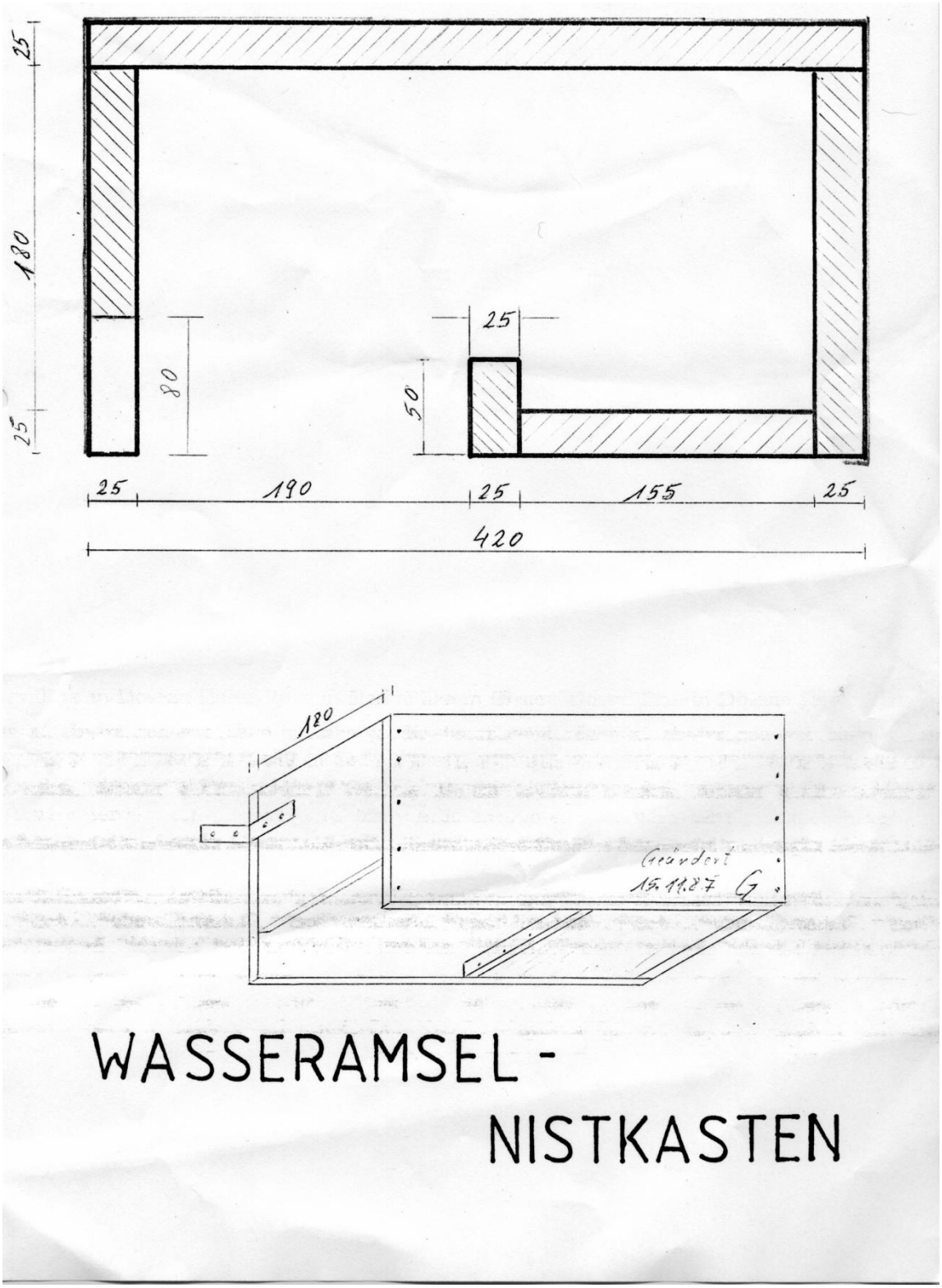


Figure 11.4 : Plan d'un des types de nichoirs pour cincles plongeurs utilisé par M. Zwickenpflug.

Annexe 11.2

Tableau 11.4 : Nombre de nichoirs pour cincles plongeurs en place sur la Syre et ses affluents, température moyenne et précipitations annuelles mesurées à partir des données collectées à la station météorologique de Findel pendant la période 1982 →2001.

Année	Nb nichoirs	T° moyenne annuelle (°C)	Précipitations annuelles (mm)
1982	4	9,7	825,7
1983	13	9,8	805,6
1984	17	8,9	867,9
1985	21	8,2	652,5
1986	23	8,7	846,5
1987	24	8,4	894,9
1988	24	9,9	935,1
1989	25	10,4	766,2
1990	27	10,6	790,2
1991	26	9,7	572,8
1992	32	10,4	736,8
1993	31	9,7	817,4
1994	30	11	747,8
1995	29	10,4	943,4
1996	29	8,7	638,8
1997	29	10,4	896,5
1998	28	10	927
1999	28	10,6	910,3
2000	28	10,8	1088,5
2001	27	10,3	1037,3

Tableau 11.5 : Températures moyennes observées (en °C) à la station météorologique de Findel entre 1982 et 2001 pour les différentes périodes reprises dans le tableau 11.2.

Année	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	T17	T18	T19
1982			-1	1,4	2,2	2,1	3,8	6,7	7,9	7,1	10,5	15,1	16,7		0,6	3,0	5,8	9,2	13,6
1983	2,7	2,6	3,9	2,3	-0,4	1,6	5,7	5,4	6,6	9,6	10,3	10,7	13,9	3,3	1,8	2,7	6,1	8,4	12,1
1984	2,6	4,3	1,8	2,2	1,4	0,2	2,8	4	5,9	10,2	10,7	10	12,3	2,2	1,6	2,1	4,3	8,3	11,5
1985	2,4	-3,3	-4,8	0,4	-0,5	0,9	3,4	5,5	9	7,6	9,9	14,9	14,5	-1,2	-2,6	1,5	6,2	9,4	12,2
1986	3,5	1,5	1,6	-0,3	-4	-2,6	2,5	5,3	4,9	8	12,5	13,2	13,8	2,5	-1,2	-0,7	3,7	8,7	13,1
1987	3	-0,5	-3,6	-1,9	-0,2	-0,1	1,4	4,5	8,2	10,9	10,5	10,5	12,4	-0,3	-1,9	0,6	4,8	9,4	11,4
1988	3,1	5,6	4,9	4,2	3,1	1,4	3,3	6,5	8,7	10,4	13,1	14,4	14,1	4,0	4,0	3,2	6,0	10,9	13,6
1989	5,1	5	3	0,6	2,4	5,6	6,6	8,2	8,8	9,1	12,2	15,4	15,7	4,0	2,7	4,5	7,7	10,5	14,0
1990	4,1	2,4	2,7	5,5	6,5	6,5	8,1	8,8	7,2	10,8	14,6	14,7	14,1	3,5	4,6	7,3	7,6	10,9	14,4
1991	1,9	4,4	2,6	-2,6	-1,6	4,8	8,7	8,3	8	8	8,8	12,4	13,4	2,2	0,5	3,5	8,3	8,4	11,1
1992	2,3	4,1	2,1	2,1	3,3	5,5	7,3	5,8	7,1	10	13,1	16,6	17,3	2,2	2,7	5,3	7,2	10,1	15,2
1993	3	2,3	4,5	3,5	0,2	1	5,5	7,5	8,5	13	15,1	15,4	16,8	3,8	2,4	2,9	7,0	11,8	15,9
1994	4,5	4,6	3,8	2,9	1,5	3,9	7,5	6,8	7,2	10,5	13,4	13,6	13,9	4,1	2,0	3,8	7,3	10,3	13,7
1995	4,8	1,4	2,3	5,1	5,4	4,6	4,7	6,5	7,2	10,8	12,5	12,9	13,6	3,6	3,8	5,1	6,0	9,9	13,1
1996	0,4	1,8	0,2	-2	-1	1,6	3,8	4,4	7,6	11,3	10,9	11,8	17	0,3	-0,4	1,4	5,7	9,3	13,9
1997	-0,3	-3,9	-1,4	2,5	4,1	7,7	8,3	7,9	8,1	10	10,8	13,4	15,9	-0,9	1,4	6,2	8,2	10,5	14,4
1998	3,7	5,9	3,9	0,7	4,1	6,8	5,7	7,7	8,2	8,8	15,2	16,5	14,8	3,8	4,0	4,9	7,0	11,7	15,0
1999	3,2	3,8	4,4	2,9	1,3	3,3	6,4	9	8,6	10,4	13,4	15,5	16,7	3,8	2,9	3,8	7,5	11,0	15,0
2000	2,6	2,3	2,1	3,5	4,8	4,7	6,5	7	7,8	12,1	16,3	15,1	15,7	2,3	3,5	5,7	7,1	12,0	16,0
2001	4,7	2,6	3	3,1	4,1	4,1	5,9	7,9	6,7	8,2	13	15,9	15,6	3,9	3,5	5,0	6,3	9,9	14,3

Tableau 11.6 : Sommes des précipitations (en mm) mesurées à la station météorologique de Findel entre 1982 et 2001 pour les différentes périodes reprises dans le tableau 11.2

Année	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19
1982	113,2	140,1	101,9	24,4	18,8	46	83,4	69,8	40,6	17,8	19,9	39,8	85,8	215,1	120,7	102,2	124	60,5	105,7
1983	112,2	77,9	48,3	70,7	53,2	27,9	66	98,3	99,2	130,6	137,8	140,2	114,1	160,5	101,5	119,2	165,2	237	251,9
1984	45,2	81,1	113,3	154,6	89	40,5	38,5	58,7	56,2	29,1	70,8	99,9	88,8	158,5	202,3	127,5	94,7	127	159,6
1985	28	37,2	42,2	58,7	31,8	15,1	41,2	72,9	88	62,2	45,9	33,3	50,4	70,2	74	73	129,2	133,9	96,3
1986	55,9	81,9	121,3	79,1	7,2	14,1	54,4	125,7	130	61,9	33,3	36,8	49,5	177,2	128,5	61,6	184,4	163,3	82,8
1987	74,2	97,8	53,2	20,6	50,6	60,3	71,3	71,3	43	26,8	40,6	49,7	91	127,4	103,8	121,9	114,3	83,6	131,6
1988	26,4	65,5	112,4	179,8	126,6	34,5	83,8	92,4	50,4	27,5	66	137,3	84,9	138,8	239	210,4	134,2	116,4	150,9
1989	67,9	29,6	18,5	12,8	33,8	80,6	79,2	56,2	92	89,9	66,6	42	44,2	86,4	52,3	113	171,2	158,6	110,8
1990	140,8	86,1	73,3	106,3	90,1	114,7	65,4	15,2	39,6	36,7	23,4	30,9	52,4	214,1	163,4	155,5	105	63	75,8
1991	75,9	145	95	10,9	16,8	17,2	41,8	39,1	10,1	31,1	29,3	2,9	30	170,9	111,8	58,6	51,9	39,4	59,3
1992	54,9	61,8	13,4	20	42,1	23,2	60,4	64	27,6	32,1	33,3	55,9	73,2	68,3	55,5	102,5	88	60,9	106,5
1993	50,8	102,9	113,9	26,3	17,4	20,3	13,8	27,9	34,6	16,7	44,3	67,4	37,6	164,7	131,3	31,2	48,4	78,9	81,9
1994	237,3	223,3	114,8	58,5	32,1	19,5	53,5	86,4	68,8	37,1	42,1	74,8	85,7	352,1	146,9	85,6	122,3	110,9	127,8
1995	74,2	74,7	175,1	189,3	133,9	114,8	80,5	72,6	68,9	57,5	49,9	64,1	59,9	249,3	309	214,4	149,4	118,8	109,8
1996	57,7	64,8	15,4	15,4	77,7	65,3	15,4	19	11,8	17,3	48,3	65,9	31,7	73,1	93,1	93,1	27,2	60,1	80
1997	57,2	43,3	25,8	25,6	110,1	135,3	46	20,8	8,1	41	81,7	51,9	90,7	83	135,9	156,1	54,1	89,8	172,4
1998	91,1	122,7	86,5	31,6	8	71,2	67,4	62,3	112,5	90,4	38	70,2	104,5	177,6	94,5	75,4	179,9	150,5	142,5
1999	66,4	75,8	69,6	59,7	67,2	73,8	52,3	35,2	78	71,1	29	20,3	86	136	136,8	119,5	130,3	107	115
2000	198,1	113,2	19,8	38,2	66,2	94,5	67,5	43,9	71,7	69,9	72,7	73,1	54,4	217,9	86	133,7	139,2	144,4	127,1
2001	97,23	97,8	139,2	126,5	81,3	68,2	148,9	141,1	76	107,6	80	10	52,9	236,43	220,5	230,2	224,9	156	132,9

Annexe 11.3

Tableau 11.7 : patron d'occupation des berges sur une largeur de 5m et 10m de part et d'autre du cours d'eau pour les différents cours d'eau prospectés au GD de Luxembourg.

Section	Abondance cincle	Longueur (km)	Qualité eau	pente	Nb ponts/km	urban sites 10m	urban sites 5m	urban sites (industrial) 10m	urban sites (industrial) 5m	others 10m	others 5m	somme urban sites 10m	somme urban sites 5m
1	7,8	18	5	3,33	0,17	0,0202	0,0210	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0202	0,0210
2	4,6	13,2	4	2,65	0,30	0,0709	0,0483	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0709	0,0483
3	0,8	12,2	3	2,46	0,66	0,0869	0,0894	0,0000	0,0000	0,0385	0,0435	0,1254	0,1330
4	3,3	12,2	4	5,74	1,64	0,0114	0,0078	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0114	0,0078
5	3,8	10,6	4	6,13	2,08	0,0202	0,0247	0,0205	0,0338	0,0037	0,0055	0,0444	0,0640
6	5,8	5,2	5	3,85	1,35	0,0067	0,0078	0,0000	0,0000	0,0621	0,1328	0,0689	0,1407
7	5,45	11	4	10,45	0,64	0,0015	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0015	0,0000
8	6,25	1,6	5	15,63	2,50	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
9	2,9	10,4	5	4,09	2,12	0,0838	0,0844	0,0000	0,0000	0,0046	0,0081	0,0884	0,0925
10	2,9	13,6	4	5,7	1,69	0,0567	0,0508	0,0054	0,0002	0,0000	0,0000	0,0621	0,0510
11	2,1	9,4	5	4,26	1,38	0,0259	0,0242	0,0035	0,0034	0,0000	0,0000	0,0295	0,0276
12	0	6	3	5,83	2,50	0,0307	0,0345	0,0072	0,0070	0,0000	0,0000	0,0379	0,0415
13	5,6	5,4	4	15,74	0,74	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
14	3,6	5,6	5	5,36	1,61	0,0232	0,0227	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0232	0,0227
15	3,3	3	4	3,33	1,00	0,0143	0,0014	0,1280	0,1443	0,0000	0,0000	0,1423	0,1457
16	2,27	8,8	3	8,41	1,82	0,2431	0,2689	0,0091	0,0040	0,0089	0,0056	0,2611	0,2785
17	6,67	4,5	4	27,11	0,67	0,0088	0,0022	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0088	0,0022
18	2,38	4,2	4	11,42	1,67	0,1758	0,1587	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1758	0,1587
19	3,03	3,3	4	20,6	1,21	0,0514	0,0533	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0514	0,0533
20	0,43	23	3	2,70	1,09	0,1364	0,1407	0,0351	0,0394	0,0274	0,0373	0,1990	0,2174
21	3,03	6,6	4	3,18	1,06	0,0305	0,0211	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0305	0,0211

Section	crop land 10m	crop land 5m	pasture 10m	pasture 5m	pasture (natural) 10m	pasture (natural) 5m	somme pâtures et cultures 10m	somme pâtures et cultures 5m	Deciduous native forest 10m	Deciduous native forest 5m	Coniferous native forest 10m	Coniferous native forest 5m	Mixed native forest 10m	Mixed native forest 5m	somme forest 10m	somme forest 5m	Grass and bushland 10m	Grass and bushland 5m	wetland 5m	wetland 10m
1	0,0141	0,0141	0,3913	0,3835	0,0921	0,1067	0,4974	0,5043	0,3093	0,3110	0,1595	0,1536	0,0000	0,0000	0,4688	0,4646	0,0136	0,0100	0,0000	0,0000
2	0,0416	0,0586	0,3855	0,3955	0,0127	0,0103	0,4398	0,4644	0,3654	0,3591	0,0862	0,0934	0,0000	0,0000	0,4516	0,4525	0,0377	0,0349	0,0000	0,0000
3	0,1053	0,0970	0,5942	0,5745	0,0533	0,0732	0,7528	0,7447	0,1218	0,1224	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1218	0,1224	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
4	0,0105	0,0101	0,7190	0,7622	0,0596	0,0536	0,7890	0,8260	0,0806	0,0686	0,0934	0,0809	0,0005	0,0000	0,1745	0,1496	0,0239	0,0161	0,0011	0,0005
5	0,0491	0,0687	0,2749	0,2598	0,0000	0,0000	0,3241	0,3286	0,3134	0,2632	0,1761	0,1719	0,0191	0,0183	0,5086	0,4535	0,1230	0,1540	0,0000	0,0000
6	0,0000	0,0000	0,3276	0,3262	0,0000	0,0000	0,3276	0,3262	0,4356	0,3898	0,0553	0,0308	0,0281	0,0283	0,5190	0,4490	0,0846	0,0842	0,0000	0,0000
7	0,0385	0,0316	0,6258	0,6590	0,0111	0,0125	0,6755	0,7030	0,0294	0,0212	0,2195	0,1974	0,0668	0,0769	0,3157	0,2954	0,0073	0,0015	0,0000	0,0000
8	0,0000	0,0000	0,4985	0,5992	0,0000	0,0000	0,4985	0,5992	0,2960	0,2248	0,2055	0,1760	0,0000	0,0000	0,5015	0,4008	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
9	0,0225	0,0273	0,4168	0,4698	0,0057	0,0043	0,4451	0,5015	0,2815	0,2386	0,1515	0,1446	0,0283	0,0171	0,4613	0,4002	0,0052	0,0058	0,0000	0,0000
10	0,0809	0,1025	0,6732	0,7310	0,0040	0,0000	0,7582	0,8335	0,0752	0,0414	0,0272	0,0186	0,0246	0,0186	0,1270	0,0785	0,0527	0,0371	0,0000	0,0000
11	0,0000	0,0000	0,6378	0,6668	0,0764	0,0852	0,7141	0,7520	0,0504	0,0341	0,1981	0,1806	0,0000	0,0000	0,2485	0,2147	0,0079	0,0057	0,0000	0,0000
12	0,0000	0,0000	0,5743	0,5648	0,0728	0,0845	0,6471	0,6494	0,0000	0,0000	0,2419	0,2319	0,0000	0,0000	0,2419	0,2319	0,0188	0,0261	0,0543	0,0512
13	0,0000	0,0000	0,4989	0,5936	0,1539	0,1935	0,6528	0,7871	0,0783	0,0509	0,1952	0,1018	0,0000	0,0000	0,2735	0,1527	0,0737	0,0602	0,0000	0,0000
14	0,0225	0,0120	0,6664	0,7083	0,1558	0,1787	0,8446	0,8989	0,0134	0,0116	0,1187	0,0668	0,0000	0,0000	0,1320	0,0783	0,0001	0,0000	0,0000	0,0000
15	0,1600	0,1910	0,5063	0,5082	0,0695	0,0490	0,7357	0,7483	0,0000	0,0000	0,1220	0,1060	0,0000	0,0000	0,1220	0,1060	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
16	0,0582	0,0473	0,3027	0,2648	0,0114	0,0093	0,3723	0,3214	0,3144	0,3335	0,0040	0,0003	0,0000	0,0000	0,3184	0,3337	0,0482	0,0663	0,0000	0,0000
17	0,2193	0,2086	0,4143	0,4622	0,0000	0,0000	0,6336	0,6708	0,3335	0,3139	0,0241	0,0132	0,0000	0,0000	0,3576	0,3271	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
18	0,1480	0,1547	0,4937	0,5035	0,0000	0,0000	0,6417	0,6582	0,1058	0,1067	0,0044	0,0000	0,0000	0,0000	0,1101	0,1067	0,0723	0,0764	0,0000	0,0000
19	0,2978	0,3092	0,4475	0,4630	0,0000	0,0000	0,7453	0,7722	0,1381	0,1151	0,0265	0,0054	0,0000	0,0000	0,1646	0,1205	0,0388	0,0540	0,0000	0,0000
20	0,1054	0,0995	0,4951	0,4678	0,0145	0,0096	0,6149	0,5769	0,1178	0,1411	0,0415	0,0387	0,0187	0,0146	0,1780	0,1944	0,0080	0,0113	0,0000	0,0000
21	0,0578	0,0092	0,8027	0,8416	0,0000	0,0000	0,8605	0,8508	0,0611	0,0602	0,0479	0,0679	0,0000	0,0000	0,1090	0,1281	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000

Section	Routes 10m (m de routes par km de rivière)	Routes 5m (m de routes par km de rivière)	Pistes cyclables 10m	Pistes cyclables 5m	Voies ferrées 10m	Voies ferrées 5m	Chemins 10m	Chemins 5m	Sentiers 10m	Sentiers 5m	pistes cyclables + Chemins + Sentiers 10m	pistes cyclables + Chemins + Sentiers 5m	somme 10m	somme 5m
1	91	33	9	1	0	0	551	211	0	0	560	211	652	244
2	666	204	96	30	0	0	197	113	21	15	315	159	981	362
3	518	264	109	83	0	0	181	118	0	0	290	202	808	466
4	75	8	64	10	0	0	49	8	0	0	113	18	188	25
5	234	17	0	0	180	14	38	2	0	0	38	2	452	34
6	145	22	0	0	234	67	55	24	0	0	55	24	434	113
7	106	12	0	0	0	0	136	29	0	0	136	29	242	41
8	118	19	0	0	0	0	21	0	0	0	21	0	139	19
9	101	31	54	2	41	21	133	71	11	8	198	81	340	133
10	89	9	10	0	259	24	63	8	14	2	86	10	434	43
11	124	20	20	5	116	9	49	17	0	0	69	22	309	51
12	51	10	0	0	79	14	7	2	16	6	23	8	153	32
13	58	8	0	0	0	0	5	0	0	0	5	0	63	8
14	150	30	0	0	0	0	19	4	0	0	19	4	170	34
15	94	49	0	0	0	0	73	12	0	0	73	12	167	61
16	570	267	70	12	206	66	171	69	0	0	241	81	1017	414
17	44	12	0	0	18	5	8	3	0	0	8	3	70	20
18	198	16	0	0	29	7	7	0	0	0	7	0	234	23
19	165	49	0	0	27	7	3	0	0	0	3	0	195	56
20	104	10	0	0	26	1	47	3	0	0	47	3	177	14
21	79	20	0	0	0	0	18	3	0	0	18	3	97	23

Annexe 11.4

Tableau 11.8 : Liste des critères fixés pour la conversion des données concernant le patron d'occupation des berges en données binaires.

Facteur	Abondance cincle	Longueur (km)	Qualité eau	pente	Nb ponts/km	urban sites 10m	urban sites 5m	urban sites (industrial) 10m	urban sites (industrial) 5m	others 10m
Critère	>3	>10	>3	>5,00	>1,00	>0,025	>0,025	>0	>0	>0
Facteur	others 5m	somme urban sites 10m	somme urban sites 5m	crop land 10m	crop land 5m	pasture 10m	pasture 5m	pasture (natural) 10m	pasture (natural) 5m	somme pâtures et cultures 10m
Critère	>0	>0,025	>0,025	>0,025	>0,025	>0,475	>0,475	>0,009	>0,009	>0,6
Facteur	somme pâtures et cultures 5m	Deciduous native forest 10m	Deciduous native forest 5m	Coniferous native forest 10m	Coniferous native forest 5m	Mixed native forest 10m	Mixed native forest 5m	somme forest 10m	somme forest 5m	Grass and bushland 10m
Critère	>0,6	>0,1	>0,1	>0,1	>0,1	>0	>0	>0,2	>0,2	>0,01
Facteur	Grass and bushland 5m	wetland 5m	wetland 10m	Routes 10m	Routes 5m	Pistes cyclables 10m	Pistes cyclables 5m	Voies ferrées 10m	Voies ferrées 5m	Chemins 10m
Critère	>0,01	>0	>0	>100	>20	>0	>0	>0	>0	>50
Facteur	Chemins 5m	Sentiers 10m	Sentiers 5m	pistes cyclables + Chemins + Sentiers 10m	pistes cyclables + Chemins + Sentiers 5m	somme 10m	somme 5m			
Critère	>10	>0	>0	>50	>10	>200	>50			

Tableau 11.9 : Abréviations utilisées pour les différents facteurs – facteurs redondants (rouge).

Facteur	Abondance cincle	Longueur (km)	Qualité eau	pente	Nb ponts/km	urban sites 10m	urban sites 5m	urban sites (industrial) 10m	urban sites (industrial) 5m	others 10m
Abréviation	Cc	km	ô	p%	po	v	v5	in	in5	u

Facteur	others 5m	somme urban sites 10m	somme urban sites 5m	crop land 10m	crop land 5m	pasture 10m	pasture 5m	pasture (natural) 10m	pasture (natural) 5m	somme pâtures et cultures 10m
Abréviation	u5	ur	ur5	a	a5	p	p5	pn	pn5	ag

Facteur	somme pâtures et cultures 5m	Deciduous native forest 10m	Deciduous native forest 5m	Coniferous native forest 10m	Coniferous native forest 5m	Mixed native forest 10m	Mixed native forest 5m	somme forest 10m	somme forest 5m	Grass and bushland 10m
Abréviation	ag5	ff	ff5	fc	fc5	fm	fm5	f	f5	b

Facteur	Grass and bushland 5m	Wetland 10m	wetland 5m	Routes 10m	Routes 5m	Pistes cyclables 10m	Pistes cyclables 5m	Voies ferrées 10m	Voies ferrées 5m	Chemins 10m
Abréviation	b5	m	m5	r	r5	cy	cy5	tr	tr5	ch

Facteur	Chemins 5m	Sentiers 10m	Sentiers 5m	pistes cyclables + Chemins + Sentiers 10m	pistes cyclables + Chemins + Sentiers 5m	somme 10m	somme 5m
Abréviation	ch5	st	st5	y	y5	Z	Z5

Tableau 11.10 : patron d'occupation des berges pour les différents cours d'eau prospectés au GD de Luxembourg – données converties en données binaires.

Section	Cc	km	ô	p%	po	v	v5	in	u	ur	ur5	a	a5	p	p5	pn	pn5	ag	ag5	ff	fc	fm	fm5	f	b	b5	m	r	r5	cy	cy5	tr	ch	ch5	st	y	Z	Z5
t 1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
t 2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
t 3	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
t 4	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
t 5	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
t 6	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1
t 7	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
t 8	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
t 9	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
t 10	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0
t 11	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1
t 12	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
t 13	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
t 14	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
t 15	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1
t 16	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
t 17	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
t 18	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
t 19	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
t 20	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
t 21	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Annexe 12.1

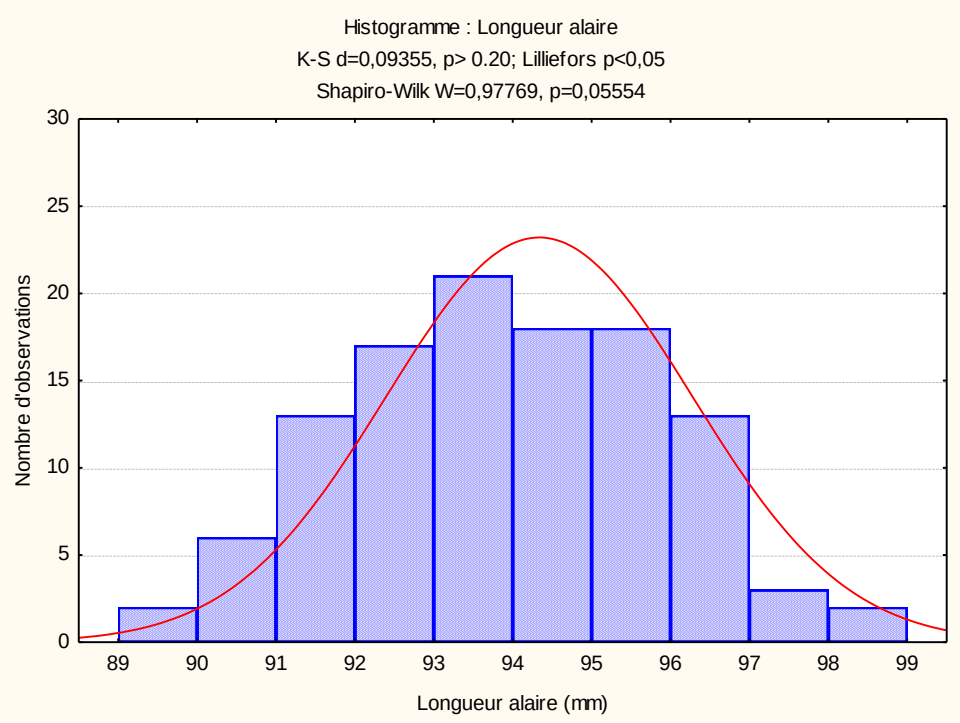


Figure 12.70 : Distribution des fréquences de la longueur alaire (en mm) des cincles plongeurs adultes mâles capturés par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000 (histogramme, n=113), et tracé de la loi Normale (courbe rouge) ; résultats des tests de normalité utilisés (Kolmogorov-Smirnoff (K-S), Lilliefors, Shapiro-Wilk).

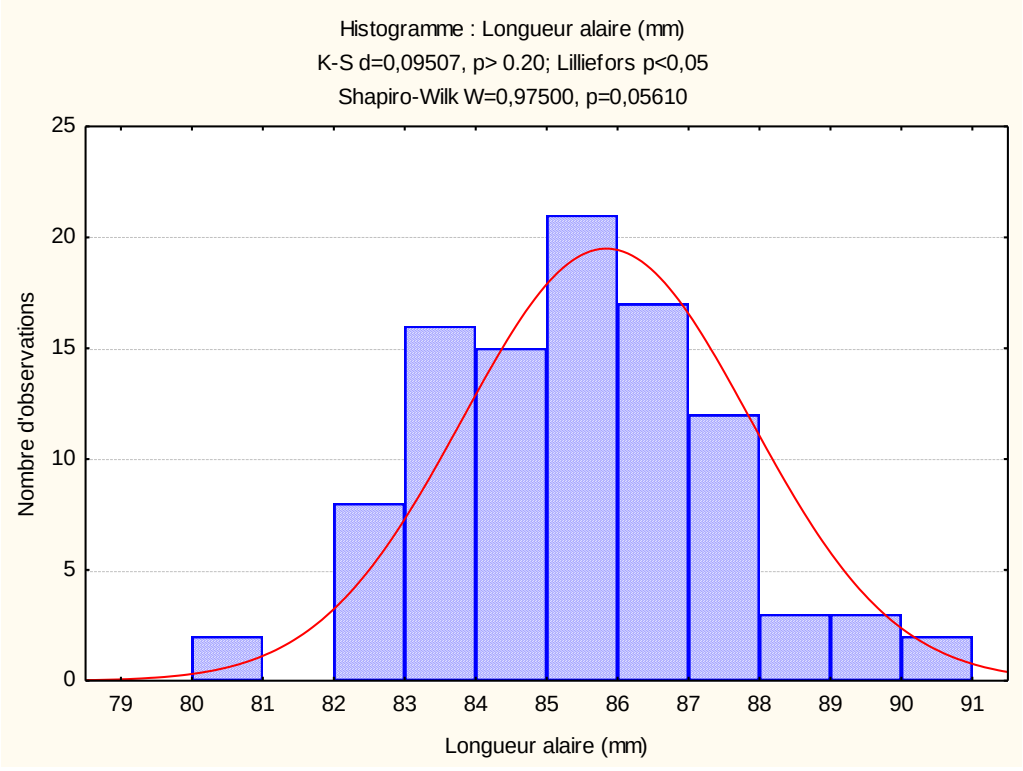


Figure 12.71 : Distribution des fréquences de la longueur alaire (en mm) des cincles plongeurs adultes femelles capturées par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000 (histogramme, n=99), et tracé de la loi Normale (courbe rouge) ; résultats des tests de normalité utilisés (Kolmogorov-Smirnoff (K-S), Lilliefors, Shapiro-Wilk).

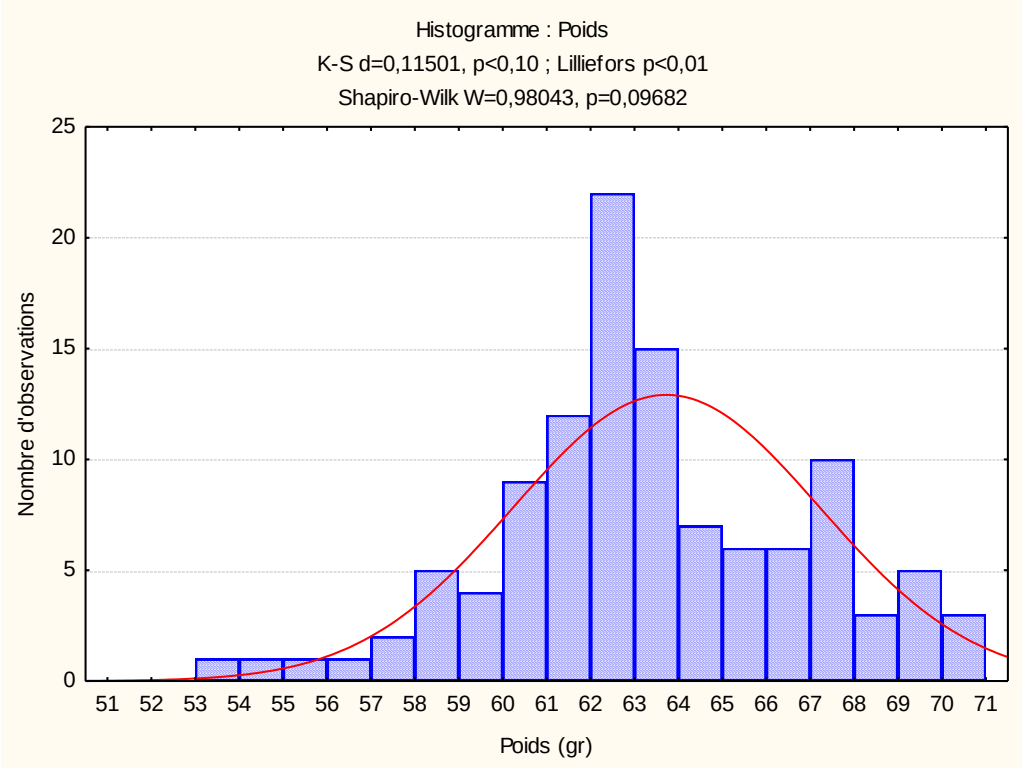


Figure 12.72 : Distribution des fréquences du poids (en gr) des cincles plongeurs adultes mâles capturés par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000 (histogramme, n=113), et tracé de la loi Normale (courbe rouge) ; résultats des tests de normalité utilisés (Kolmogorov-Smirnoff (K-S), Lilliefors, Shapiro-Wilk).

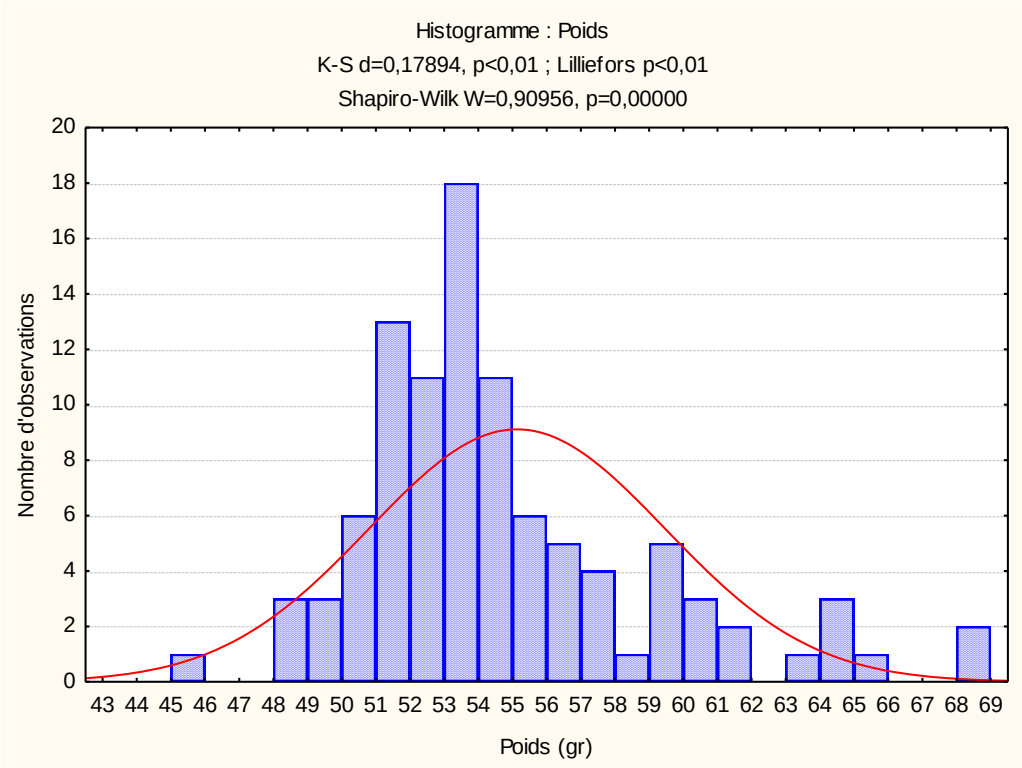


Figure 12.73 : Distribution des fréquences du poids (en gr) des cincles plongeurs adultes femelles capturées par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000 (histogramme, n=99), et tracé de la loi Normale (courbe rouge) ; résultats des tests de normalité utilisés (Kolmogorov-Smirnoff (K-S), Lilliefors, Shapiro-Wilk).

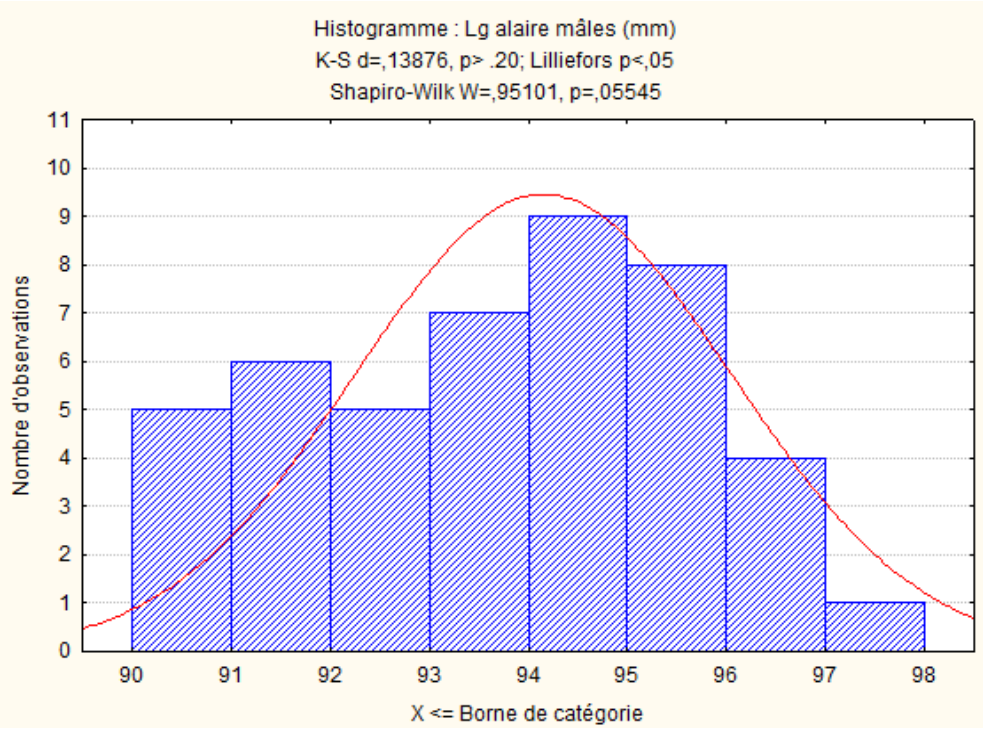


Figure 12.74 : Distribution des fréquences de la longueur alaire (en mm) des cincles plongeurs adultes mâles capturés par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000 et dont l'âge est connu avec certitude (histogramme, n=45), et tracé de la loi Normale (courbe rouge) ; résultats des tests de normalité utilisés (Kolmogorov-Smirnoff (K-S), Lilliefors, Shapiro-Wilk).

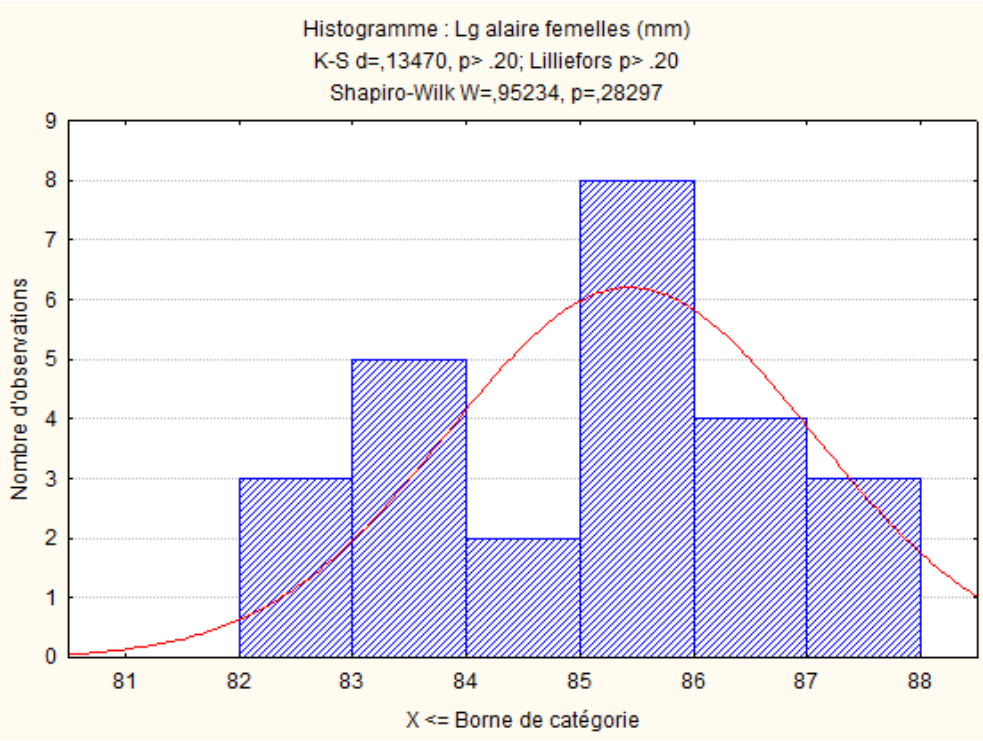


Figure 12.75 : Distribution des fréquences de la longueur alaire (en mm) des cincles plongeurs adultes femelles capturés par M. Zwickenpflug au Grand-Duché de Luxembourg entre 1986 et 2000 et dont l'âge est connu avec certitude (histogramme, n=25), et tracé de la loi Normale (courbe rouge) ; résultats des tests de normalité utilisés (Kolmogorov-Smirnoff (K-S), Lilliefors, Shapiro-Wilk).

Annexe 12.2

Tableau 12.68 : Distances séparant les endroits où les cincles plongeurs ont été bagués en tant que pulli, et les endroits où ils ont été recapturés en tant qu'adultes pour la première fois (les numéros dans les colonnes Lieu de baguage et Lieu de recapture se réfèrent aux numéros des nichoirs dans ou tout près desquels les cincles ont été capturés).

Mâles				Femelles			
N° bague	Lieu & année de baguage	Lieu & année de recapture	Distance (km)	N° bague	Lieu & année de baguage	Lieu & année de recapture	Distance (km)
3X96878	4 (1985)	30 (1987)	8,1	3X96634	14 (1984)	7 (1986)	0,2
4X67981	9 (1986)	17 (1987)	0,8	5X9913	18 (1987)	21 (1988)	4,0
4X67966	15 (1986)	18 (1987)	5,2	5X9815	20 (1987)	4 (1988)	9,9
5X9819	20 (1987)	26 (1988)	1,0	5X9816	20 (1987)	15 (1989)	2,2
3X96354	29 (1987)	5 (1990)	2,4	5X41630	18 (1988)	4 (1989)	12,9
3X96385	26 (1988)	21 (1989)	2,0	5X41803	2 (1989)	5 (1990)	22,3
5X41848	7 (1989)	14 (1991)	0,2	3X96321	5 (1990)	31 (1991)	4,0
5X41824	18 (1989)	21 (1990)	4,0	5X65075	29 (1991)	17 (1992)	2,4
5X41818	29 (1989)	1 (1991)	5,0	5X65339	13 (1992)	24 (1993)	4,9
5X41685	30 (1989)	17 (1991)	1,7	5X65332	24 (1992)	31 (1994)	12,3
5X41687	30 (1989)	29 (1990)	3,1	5X65334	24 (1992)	4 (1994)	10,9
5X27081	4 (1990)	5 (1992)	2,6	5X65388	31 (1993)	18 (1994)	14,3
3X96319	13 (1990)	12 (1991)	2,6	6X7634	31 (1994)	21 (1996)	10,3
5X65031	8 (1991)	15 (1995)	2,0	6X7938	13 (1998)	4 (2000)	8,0
5X65036	13 (1991)	4 (1995)	8,0	6X7959	24 (1998)	12 (1999)	5,5
5X65328	17 (1992)	20 (1993)	3,2				
5X65313	20 (1992)	18 (1993)	3,0				
5X65363	17 (1993)	15 (1997)	1,1				
5X65398	18 (1993)	20 (1995)	3,0				
5X65376	20 (1993)	18 (1994)	3,0				
5X27016	4 (1995)	6 (1997)	15,9				
5X27028	17 (1995)	6 (1996)	9,3				
6X7676	21 (1996)	16 (1997)	4,7				
6X7909	15 (1997)	20 (1999)	2,2				
5X65262	21 (1997)	12 (1999)	3,5				

Tableau 12.69 : Distances séparant les endroits de capture et de recapture pour les cincles plongeurs adultes (les numéros dans les colonnes 'Lieu de capture' et 'Lieu de recapture' se réfèrent aux numéros des nichoirs dans ou tout près desquels les cincles ont été capturés).

Mâles				Femelles			
N° bague	**Lieu & année de capture**	**Lieu & année de recapture**	**Distance (km)**	**N° bague**	**Lieu & année de capture**	**Lieu & année de recapture**	**Distance (km)**
29 indiv.	Aucun déplacement		0	25 indiv.	Aucun déplacement		0
5X9819	26 (1988)	15 (1991)	3,2	5X9913	21 (1988)	20 (1989)	1,0
3X96575	31 (1987)	4 (1988)	1,4	3X96625	18 (1987)	20 (1987)	3,0
5X9940	7 (1988)	14 (1989)	0,2	4X67654	30 (1989)	21 (1990)	0,6
5X27062	8 (1991)	20 (1992)	0,2	4X67654	21 (1990)	20 (1991)	1,0
5X27062	20 (1992)	30(1992)	1,6	5X41644	12 (1989)	29 (1989)	0,2
5X41657	13 (1992)	17 (1993)	0,4	5X41827	14 (1990)	7(1990)	0,2
5X65031	15 (1995)	23 (1996)	0,5	5X27064	8 (1991)	20 (1992)	0,2
5X65036	4 (1996)	31 (1999)	1,4	5X65339	24 (1993)	12 (1994)	5,5
5X65313	18 (1993)	23 (1997)	5,7	5X65358	14 (1993)	7 (1994)	0,2
5X65313	23 (1997)	17 (1997)	0,6	6X7666	6 (1996)	14 (2000)	0,2
5X65376	18 (1994)	13 (1997)	6,7				
5X27016	6 (1997)	14 (1999)	0,2				
5X27016	14 (1999)	16 (2000)	10,3				
6X7805	7 (1999)	14 (2000)	0,2				

Annexe 12.3

Tableaux 12.70 → 12.73 : Evolution de différentes caractéristiques démographiques et morphologiques de la population de cincle installée sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire entre 1982 et 2001 (Nombre d'observations pour chaque année, moyenne annuelle, écart-type, médiane).

- **Dates de pontes**

Année	Dates de pontes									
	1ères pontes			2des pontes			total			
	n	moy. (jours)	écart-type	n	moy. (jours)	écart-type	n	moy. (jours)	écart-type	med. (jours)
1982	1	128,00		0			1	128,00		128,00
1983	6	92,67	11,55	2	148,00	12,73	8	106,50	27,83	98,50
1984	5	96,80	6,65	1	134,00		6	103,00	16,31	97,50
1985	8	90,00	15,32	1	124,00		9	93,78	18,27	91,00
1986	10	97,30	18,89	5	130,60	7,23	15	108,40	22,54	100,00
1987	11	98,64	9,00	2	127,50	12,02	13	103,08	14,04	101,00
1988	11	88,91	13,72	1	118,00		12	91,33	15,55	89,50
1989	11	82,55	14,08	5	126,80	4,66	16	96,38	24,22	88,50
1990	11	76,45	7,27	1	119,00		12	80,00	14,10	76,00
1991	15	84,33	15,99	2	131,00	2,83	17	89,82	21,55	81,00
1992	10	82,20	7,91	1	124,00		11	86,00	14,67	86,00
1993	12	87,92	9,05	2	142,00	28,28	14	95,64	22,73	84,50
1994	9	81,89	10,73	1	124,00		10	86,10	16,72	79,50
1995	10	92,10	15,40	1	135,00		11	96,00	19,51	88,00
1996	10	95,10	15,54	1	126,00		11	97,91	17,44	91,00
1997	11	84,55	15,76	3	125,33	3,79	14	93,29	22,24	79,00
1998	10	91,70	17,30	2	127,50	2,12	12	97,67	20,96	90,50
1999	7	83,29	6,21	0			7	83,29	6,21	81,00
2000	10	80,30	12,80	1	113,00		11	83,27	15,64	79,00
2001	6	72,67	7,23	1	119,00		7	79,29	18,71	74,00

- **Nombre d'œufs par couvée**

Année	Nombre d'œufs par couvée									
	pontes précoces			pontes tardives			total			
	n	moy.	écart-type	n	moy.	écart-type	n	moy.	écart-type	med.
1982	1	5,00		0			1	5,00		5
1983	4	5,25	0,50	3	4,33	0,58	7	4,86	0,69	5
1984	7	4,71	0,49	3	4,67	0,58	10	4,70	0,48	5
1985	9	5,22	0,97	0			9	5,22	0,97	5
1986	9	5,11	0,60	4	5,00	0,00	13	5,08	0,49	5
1987	10	5,10	0,57	1	4,00		11	5,00	0,63	5
1988	11	4,64	0,92	1	5,00		12	4,67	0,89	5
1989	11	4,73	0,90	6	4,50	0,84	17	4,65	0,86	5
1990	7	5,00	0,00	3	5,00	0,00	10	5,00	0,00	5
1991	12	4,58	1,08	6	3,83	1,47	18	4,33	1,24	4,5
1992	12	4,67	0,98	0			12	4,67	0,98	5
1993	9	4,89	0,93	2	5,00	0,00	11	4,91	0,83	5
1994	9	4,22	1,48	4	4,25	1,71	13	4,23	1,48	5
1995	5	4,40	1,95	0			5	4,40	1,95	5
1996	10	5,00	0,47	0			10	5,00	0,47	5
1997	11	5,09	0,54	2	4,50	0,71	13	5,00	0,58	5
1998	7	4,57	1,13	2	5,00	0,00	9	4,67	1,00	5
1999	7	4,71	0,49	0			7	4,71	0,49	5
2000	6	4,83	0,41	0			6	4,83	0,41	5
2001	4	5,25	0,50	1	5,00		5	5,20	0,45	5

- **Nombre de jeunes par nichée**

Année	Nombre de jeunes par nichée									
	nichées précoces			nichées tardives			total			
	n	moy.	écart-type	n	moy.	écart-type	n	moy.	écart-type	med.
1982	1	5,00		0			1	5,00		5
1983	5	4,40	1,14	2	2,50	2,12	7	3,86	1,57	4
1984	5	3,20	1,30	1	4,00		6	3,33	1,21	3,5
1985	9	4,11	1,62	1	4,00		10	4,10	1,52	4
1986	10	4,50	0,97	5	3,20	1,30	15	4,07	1,22	4
1987	10	4,20	1,75	2	4,50	0,71	12	4,25	1,60	4,5
1988	11	4,09	1,58	1	4,00		12	4,08	1,51	4
1989	11	3,73	1,35	5	4,40	0,55	16	3,94	1,18	4
1990	11	4,18	0,98	1	5,00		12	4,25	0,97	4,5
1991	15	4,20	1,26	2	2,50	0,71	17	4,00	1,32	4
1992	10	4,80	0,79	1	5,00		11	4,82	0,75	5
1993	12	4,75	1,06	2	5,00	0,00	14	4,79	0,97	5
1994	9	4,56	1,24	1	4,00		10	4,50	1,18	4,5
1995	10	4,30	1,34	1	4,00		11	4,27	1,27	4
1996	10	4,70	0,67	1	5,00		11	4,73	0,65	5
1997	11	4,64	0,92	3	3,33	1,15	14	4,36	1,08	5
1998	10	3,90	0,74	2	3,00	1,41	12	3,75	0,87	4
1999	7	4,29	0,76	0			7	4,29	0,76	4
2000	10	4,40	0,84	1	6,00		11	4,55	0,93	5
2001	6	4,67	1,03	1	5,00		7	4,71	0,95	5

- **Longueur alaire et poids**

Année	Longueur alaire et poids											
	Lg alaire mâles (mm)			Lg alaire femelles (mm)			Poids mâles (gr)			Poids femelles (gr)		
	n	moy.	écart-type	n	moy.	écart-type	n	moy.	écart-type	n	moy.	écart-type
1986	2	92,50	2,12	1	87,00		2	67,00	5,66	1	62,00	
1987	8	93,38	1,69	12	85,00	1,71	8	63,63	4,00	12	55,04	3,78
1988	9	93,83	1,00	10	84,95	2,79	9	66,89	3,25	10	55,65	4,31
1989	13	94,00	2,00	12	85,75	2,01	13	62,62	3,78	12	55,54	2,90
1990	11	93,91	2,17	11	86,73	1,74	11	63,36	2,50	11	55,82	4,01
1991	13	94,31	1,97	12	86,58	3,18	13	66,00	3,27	12	56,71	5,90
1992	10	94,75	1,44	4	86,25	1,50	10	62,75	1,69	4	55,50	6,19
1993	5	95,20	2,77	5	86,60	1,67	5	61,30	1,57	5	51,70	2,17
1994	7	95,29	2,63	10	86,00	1,56	7	62,71	3,25	10	56,60	5,44
1995	6	95,33	1,86	2	86,50	3,54	6	62,67	3,37	2	55,00	4,24
1996	8	92,90	4,23	6	85,57	1,68	8	62,54	4,46	6	52,87	2,61
1997	9	95,13	1,14	5	85,46	2,06	9	62,78	3,73	5	53,30	2,44
1998	0			2	86,00	2,83	0			2	51,75	0,35
1999	6	93,42	2,42	2	84,15	2,33	6	62,50	4,09	2	51,50	4,24
2000	6	95,38	2,58	5	86,36	1,46	6	65,25	3,98	5	54,70	5,54

Annexe 12.4

Tableau 12.74 : Résultats des corrélations effectuées entre les différentes variables démographiques de la population de cincles plongeurs établie sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire (coefficients de corrélation r) - Les valeurs significatives (hors diagonale) au seuil alpha=0,050 (test bilatéral) sont représentées en gras.

	nb n	1P	mP1	mP2	mP	opp	op	jnp	jnt	jn	%p	%tt	njp	njt	nj	nnp	nnt	nn
nb n	1	**-0,679**	**-0,760**	-0,284	**-0,779**	-0,372	-0,265	0,068	0,325	0,163	-0,036	-0,050	**0,785**	0,202	**0,724**	**0,739**	0,106	**0,632**
1P	**-0,679**	1	**0,889**	0,217	**0,762**	0,142	0,209	0,274	-0,021	0,272	0,329	0,350	**-0,619**	-0,393	**-0,644**	**-0,672**	-0,352	**-0,666**
mP1	**-0,760**	**0,889**	1	0,320	**0,943**	0,144	0,162	0,137	-0,243	0,072	0,225	0,310	**-0,538**	-0,176	**-0,508**	**-0,543**	-0,099	**-0,472**
mP2	-0,284	0,217	0,320	1	**0,488**	0,064	-0,134	-0,044	**-0,529**	-0,271	0,203	0,169	-0,129	0,093	-0,080	-0,147	0,212	-0,042
mP	**-0,779**	**0,762**	**0,943**	**0,488**	1	0,236	0,186	0,068	-0,376	-0,068	0,177	0,261	**-0,505**	0,080	-0,400	**-0,498**	0,180	-0,337
opp	-0,372	0,142	0,144	0,064	0,236	1	**0,929**	0,237	0,062	0,123	0,121	0,142	-0,230	0,139	-0,150	-0,288	0,159	-0,175
op	-0,265	0,209	0,162	-0,134	0,186	**0,929**	1	0,248	0,268	0,230	0,087	0,151	-0,232	0,103	-0,163	-0,295	0,067	-0,213
jnp	0,068	0,274	0,137	-0,044	0,068	0,237	0,248	1	0,213	**0,896**	**0,642**	**0,571**	0,112	-0,184	0,037	-0,102	-0,183	-0,147
jnt	0,325	-0,021	-0,243	**-0,529**	-0,376	0,062	0,268	0,213	1	**0,567**	-0,191	-0,029	0,061	-0,025	0,044	-0,004	-0,316	-0,116
jn	0,163	0,272	0,072	-0,271	-0,068	0,123	0,230	**0,896**	**0,567**	1	**0,500**	**0,508**	0,093	-0,206	0,014	-0,095	-0,337	-0,196
%p	-0,036	0,329	0,225	0,203	0,177	0,121	0,087	**0,642**	-0,191	**0,500**	1	**0,918**	0,163	-0,113	0,102	0,048	-0,038	0,026
%tt	-0,050	0,350	0,310	0,169	0,261	0,142	0,151	**0,571**	-0,029	**0,508**	**0,918**	1	0,152	0,023	0,136	0,060	0,027	0,058
njp	**0,785**	**-0,619**	**-0,538**	-0,129	**-0,505**	-0,230	-0,232	0,112	0,061	0,093	0,163	0,152	1	0,364	**0,956**	**0,972**	0,344	**0,904**
njt	0,202	-0,393	-0,176	0,093	0,080	0,139	0,103	-0,184	-0,025	-0,206	-0,113	0,023	0,364	1	**0,620**	0,417	**0,946**	**0,671**
nj	**0,724**	**-0,644**	**-0,508**	-0,080	-0,400	-0,150	-0,163	0,037	0,044	0,014	0,102	0,136	**0,956**	**0,620**	1	**0,949**	**0,587**	**0,971**
nnp	**0,739**	**-0,672**	**-0,543**	-0,147	**-0,498**	-0,288	-0,295	-0,102	-0,004	-0,095	0,048	0,060	**0,972**	0,417	**0,949**	1	0,398	**0,945**
nnt	0,106	-0,352	-0,099	0,212	0,180	0,159	0,067	-0,183	-0,316	-0,337	-0,038	0,027	0,344	**0,946**	**0,587**	0,398	1	**0,675**
nn	**0,632**	**-0,666**	**-0,472**	-0,042	-0,337	-0,175	-0,213	-0,147	-0,116	-0,196	0,026	0,058	**0,904**	**0,671**	**0,971**	**0,945**	**0,675**	1

Tableau 12.75 : résultats des corrélations effectuées entre la somme des précipitations (en mm) mesurées pour différentes périodes comprises entre le 4 décembre et le 17 juin et, d'autre part, différentes variables démographiques de la population de cincles plongeurs établie sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire (coefficients de corrélation r) - Les valeurs significatives au seuil alpha=0,050 (test bilatéral) sont représentées en gras.

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19
nb n	0,040	-0,036	-0,092	-0,067	0,172	0,256	-0,163	-0,282	-0,175	-0,084	-0,184	-0,204	-0,358	-0,030	0,037	0,037	-0,209	-0,230	-0,327
1P	0,003	0,253	0,235	-0,053	-0,157	-0,103	-0,088	-0,021	-0,135	-0,385	-0,291	-0,006	0,229	0,156	0,077	-0,162	-0,140	-0,263	-0,054
mP1	-0,174	0,109	0,138	-0,105	-0,243	-0,229	-0,130	0,078	-0,012	-0,320	-0,199	0,152	0,271	-0,040	-0,046	-0,247	-0,081	-0,123	0,031
mP2	-0,265	-0,030	0,219	-0,029	-0,227	-0,314	-0,358	0,029	0,119	0,144	0,294	0,287	0,180	-0,055	0,023	-0,358	-0,122	0,254	0,294
mP	-0,215	0,018	0,103	-0,141	-0,317	-0,257	-0,124	0,169	0,119	-0,142	-0,001	0,216	0,273	-0,093	-0,115	-0,297	0,010	0,084	0,159
opp	-0,269	**-0,452**	-0,302	-0,161	-0,056	0,020	0,119	0,159	0,058	0,243	0,322	-0,137	-0,060	-0,397	-0,253	0,023	0,106	0,226	0,172
op	-0,291	**-0,460**	-0,250	-0,107	-0,028	0,087	0,116	0,115	0,075	0,107	0,114	-0,193	-0,111	-0,380	-0,198	0,042	0,115	0,119	0,009
jnp	0,213	0,224	-0,047	-0,343	-0,146	-0,056	0,053	0,054	-0,299	-0,165	-0,141	-0,211	-0,143	0,128	-0,121	-0,078	-0,170	-0,294	-0,174
jnt	0,213	-0,092	-0,216	-0,012	0,216	0,257	0,110	-0,216	-0,240	-0,251	-0,173	-0,126	-0,381	0,018	-0,027	0,216	-0,099	-0,270	-0,333
jn	0,236	0,200	-0,085	-0,318	-0,059	0,048	0,104	-0,085	-0,419	-0,318	-0,291	-0,300	-0,289	0,120	-0,097	0,013	-0,222	**-0,466**	-0,355
%p	-0,073	0,160	0,031	-0,401	-0,244	0,000	-0,150	-0,277	-0,384	-0,295	-0,384	-0,342	0,002	-0,034	-0,124	-0,258	-0,341	**-0,494**	-0,245
%tt	-0,188	-0,063	-0,154	**-0,473**	-0,221	0,097	-0,196	-0,392	-0,343	-0,303	-0,374	-0,264	-0,017	-0,241	-0,244	-0,266	-0,340	**-0,460**	-0,250
njp	-0,101	-0,054	-0,155	-0,237	-0,011	0,058	-0,370	-0,363	-0,330	-0,274	-0,221	-0,189	**-0,529**	-0,177	-0,119	-0,207	-0,428	-0,362	**-0,451**
njt	-0,177	-0,340	-0,221	-0,267	-0,254	0,066	-0,035	0,067	0,269	0,185	0,134	-0,098	-0,312	-0,276	-0,312	-0,203	0,160	0,269	-0,096
nj	-0,141	-0,152	-0,200	-0,283	-0,089	0,069	-0,322	-0,285	-0,193	-0,172	-0,144	-0,190	**-0,543**	-0,235	-0,198	-0,238	-0,311	-0,221	-0,409
nnp	-0,135	-0,091	-0,146	-0,184	-0,005	0,080	-0,339	-0,368	-0,253	-0,225	-0,220	-0,174	**-0,507**	-0,196	-0,108	-0,186	-0,360	-0,306	-0,436
nnt	-0,209	-0,286	-0,144	-0,245	-0,308	-0,013	-0,067	0,156	0,343	0,254	0,170	-0,074	-0,199	-0,250	-0,289	-0,260	0,192	0,342	-0,007
nn	-0,183	-0,175	-0,168	-0,235	-0,113	0,060	-0,296	-0,240	-0,081	-0,091	-0,116	-0,166	**-0,478**	-0,246	-0,190	-0,242	-0,221	-0,125	-0,353

Tableau 12.76 : résultats des corrélations effectuées entre la température moyenne (en °C) mesurée pour différentes périodes comprises entre le 4 décembre et le 17 juin et, d'autre part, différentes variables démographiques de la population de cincles plongeurs établie sur la Syre (+ affluents) et l'Ernz noire (coefficients de corrélation r) - Les valeurs significatives au seuil alpha=0,050 (test bilatéral) sont représentées en gras.

	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	T17	T18	T19
nb n	0,002	0,037	0,275	0,136	0,234	0,412	0,425	0,313	0,158	**0,529**	**0,499**	0,302	0,195	0,070	0,311	0,365	0,428	**0,544**	**0,478**
1P	-0,148	-0,083	-0,292	-0,098	-0,154	-0,380	**-0,444**	-0,300	-0,166	-0,190	-0,234	-0,176	0,112	-0,120	-0,279	-0,329	**-0,448**	-0,301	-0,124
mP1	-0,162	-0,097	-0,394	-0,315	-0,326	**-0,478**	**-0,605**	**-0,462**	-0,064	-0,320	-0,414	-0,281	-0,034	-0,220	**-0,451**	**-0,523**	**-0,540**	-0,417	-0,328
mP2	-0,037	0,000	0,147	-0,128	**-0,456**	-0,335	-0,145	-0,246	-0,217	0,038	-0,339	**-0,454**	-0,173	0,101	-0,190	-0,373	-0,214	-0,415	-0,341
mP	-0,126	-0,109	-0,342	-0,364	-0,419	**-0,498**	**-0,578**	**-0,480**	-0,167	-0,363	**-0,463**	-0,356	-0,101	-0,188	**-0,475**	**-0,569**	**-0,560**	**-0,495**	-0,388
opp	-0,311	**-0,607**	**-0,494**	-0,197	-0,254	-0,329	-0,291	-0,209	-0,122	-0,233	-0,285	-0,128	0,115	**-0,482**	-0,443	-0,283	-0,296	-0,270	-0,112
op	-0,255	**-0,599**	**-0,520**	-0,096	-0,124	-0,320	-0,382	-0,192	-0,061	-0,169	-0,075	0,074	0,235	**-0,471**	-0,378	-0,245	-0,347	-0,066	0,091
jnp	-0,229	-0,271	-0,084	0,040	-0,050	0,033	0,187	0,106	-0,018	0,027	0,080	0,296	**0,613**	-0,090	-0,096	0,058	0,152	0,100	0,410
jnt	0,116	-0,029	-0,050	0,319	0,402	0,065	-0,030	0,005	0,140	**0,533**	**0,526**	0,344	0,430	0,009	0,226	0,255	0,032	**0,485**	**0,559**
jn	-0,110	-0,184	-0,109	0,123	0,146	0,107	0,163	0,153	0,162	0,174	0,220	0,432	**0,708**	-0,054	0,014	0,175	0,205	0,278	**0,536**
%p	-0,227	-0,115	0,049	-0,031	-0,105	0,131	0,309	**0,444**	0,194	-0,072	-0,057	0,243	0,435	0,029	-0,030	0,099	0,341	0,095	0,238
%tt	-0,239	-0,141	-0,024	-0,034	-0,054	0,107	0,178	0,388	0,374	0,045	0,026	0,315	**0,558**	-0,026	-0,031	0,078	0,305	0,242	0,356
njp	-0,212	-0,094	0,105	-0,139	-0,066	0,252	0,376	0,247	0,229	0,379	0,197	0,108	0,037	-0,123	0,022	0,153	0,417	0,321	0,194
njt	0,162	-0,064	-0,006	-0,252	-0,215	-0,035	-0,013	0,040	-0,059	-0,001	0,056	0,014	-0,037	-0,004	-0,135	-0,140	-0,034	0,054	0,045
nj	-0,128	-0,099	0,087	-0,196	-0,123	0,201	0,313	0,221	0,175	0,319	0,183	0,096	0,020	-0,105	-0,024	0,085	0,341	0,287	0,177
nnp	-0,128	-0,016	0,117	-0,167	-0,042	0,272	0,346	0,269	0,279	0,320	0,169	0,078	-0,094	-0,085	0,048	0,156	0,412	0,308	0,096
nnt	0,078	-0,082	0,001	-0,336	-0,344	-0,076	-0,006	0,016	-0,186	-0,170	-0,078	-0,090	-0,156	-0,031	-0,213	-0,222	-0,081	-0,108	-0,100
nn	-0,075	-0,042	0,095	-0,254	-0,156	0,192	0,276	0,222	0,159	0,197	0,108	0,031	-0,131	-0,080	-0,037	0,046	0,303	0,210	0,042

Tableau 12.77 : résultats des corrélations effectuées entre les températures moyennes (en °C), mesurées à la station météorologique de Findel, pour différentes périodes comprises entre le 4 décembre et le 17 juin - Les valeurs significatives au seuil alpha=0,050 (test bilatéral) sont représentées en gras.

	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	T17	T18	T19
T1	1	**0,469**	0,416	0,377	0,270	0,024	-0,031	0,278	-0,115	-0,103	0,403	0,299	-0,246	**0,728**	0,420	0,143	-0,076	0,184	0,061
T2	**0,469**	1	**0,793**	0,109	0,114	0,114	0,166	0,204	-0,088	0,040	0,354	0,204	-0,004	**0,808**	**0,569**	0,146	0,100	0,158	0,157
T3	0,416	**0,793**	1	**0,458**	0,218	0,220	0,401	0,438	-0,144	0,287	**0,551**	0,256	0,103	**0,901**	**0,771**	0,342	0,278	0,362	0,397
T4	0,377	0,109	**0,458**	1	**0,720**	0,307	0,271	0,358	-0,051	0,383	**0,593**	0,336	0,095	**0,510**	**0,751**	**0,616**	0,210	**0,510**	**0,476**
T5	0,270	0,114	0,218	**0,720**	1	**0,741**	0,414	**0,462**	0,195	0,245	**0,523**	0,440	0,161	0,292	**0,785**	**0,886**	0,432	**0,590**	**0,485**
T6	0,024	0,114	0,220	0,307	**0,741**	1	**0,823**	**0,685**	0,324	0,050	0,293	**0,463**	0,293	0,166	**0,615**	**0,921**	**0,831**	**0,490**	0,430
T7	-0,031	0,166	0,401	0,271	0,414	**0,823**	1	**0,745**	0,160	0,078	0,240	0,387	0,314	0,269	**0,510**	**0,784**	**0,911**	0,355	0,394
T8	0,278	0,204	0,438	0,358	**0,462**	**0,685**	**0,745**	1	0,399	-0,042	0,400	**0,629**	0,324	**0,460**	**0,580**	**0,697**	**0,795**	**0,572**	**0,487**
T9	-0,115	-0,088	-0,144	-0,051	0,195	0,324	0,160	0,399	1	0,130	0,038	0,376	0,327	-0,145	0,039	0,220	**0,552**	**0,509**	0,222
T10	-0,103	0,040	0,287	0,383	0,245	0,050	0,078	-0,042	0,130	1	**0,512**	-0,125	0,113	0,103	0,332	0,197	0,120	**0,514**	0,420
T11	0,403	0,354	**0,551**	**0,593**	**0,523**	0,293	0,240	0,400	0,038	**0,512**	1	**0,609**	0,301	**0,553**	**0,681**	**0,467**	0,219	**0,856**	**0,827**
T12	0,299	0,204	0,256	0,336	0,440	**0,463**	0,387	**0,629**	0,376	-0,125	**0,609**	1	**0,651**	0,347	**0,451**	**0,501**	**0,485**	**0,693**	**0,763**
T13	-0,246	-0,004	0,103	0,095	0,161	0,293	0,314	0,324	0,327	0,113	0,301	**0,651**	1	0,032	0,183	0,286	0,401	0,443	**0,765**
T14	**0,728**	**0,808**	**0,901**	**0,510**	0,292	0,166	0,269	**0,460**	-0,145	0,103	**0,553**	0,347	0,032	1	**0,752**	0,319	0,165	0,325	0,332
T15	0,420	**0,569**	**0,771**	**0,751**	**0,785**	**0,615**	**0,510**	**0,580**	0,039	0,332	**0,681**	**0,451**	0,183	**0,752**	1	**0,789**	**0,447**	**0,607**	**0,568**
T16	0,143	0,146	0,342	**0,616**	**0,886**	**0,921**	**0,784**	**0,697**	0,220	0,197	**0,467**	**0,501**	0,286	0,319	**0,789**	1	**0,755**	**0,577**	**0,532**
T17	-0,076	0,100	0,278	0,210	0,432	**0,831**	**0,911**	**0,795**	**0,552**	0,120	0,219	**0,485**	0,401	0,165	**0,447**	**0,755**	1	**0,514**	0,426
T18	0,184	0,158	0,362	**0,510**	**0,590**	**0,490**	0,355	**0,572**	**0,509**	**0,514**	**0,856**	**0,693**	0,443	0,325	**0,607**	**0,577**	**0,514**	1	**0,848**
T19	0,061	0,157	0,397	**0,476**	**0,485**	0,430	0,394	**0,487**	0,222	0,420	**0,827**	**0,763**	**0,765**	0,332	**0,568**	**0,532**	0,426	**0,848**	1

Tableau 12.78 : résultats des corrélations effectuées entre les précipitations (en mm), mesurées à la station météorologique de Findel, pour différentes périodes comprises entre le 4 décembre et le 17 juin - Les valeurs significatives au seuil alpha=0,050 (test bilatéral) sont représentées en gras.

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19
P1	1	**0,725**	0,019	-0,117	-0,127	0,141	0,191	0,031	0,112	0,149	0,031	0,023	0,130	**0,758**	-0,062	0,011	0,182	0,098	0,096
P2	**0,725**	1	0,398	-0,125	-0,374	-0,285	0,035	0,128	-0,030	-0,179	-0,279	-0,048	0,130	**0,801**	0,065	-0,253	0,000	-0,181	-0,104
P3	0,019	0,398	1	**0,664**	0,135	-0,138	0,307	**0,459**	0,210	-0,048	-0,162	-0,007	0,001	**0,666**	**0,805**	0,264	0,313	0,057	-0,103
P4	-0,117	-0,125	**0,664**	1	**0,683**	0,126	0,381	0,402	0,219	0,098	0,215	0,350	0,137	0,346	**0,890**	**0,703**	0,361	0,279	0,217
P5	-0,127	-0,374	0,135	**0,683**	1	**0,597**	0,230	-0,101	-0,293	-0,066	0,334	0,308	0,119	-0,007	**0,697**	**0,851**	-0,067	-0,018	0,283
P6	0,141	-0,285	-0,138	0,126	**0,597**	1	0,239	-0,407	-0,161	0,122	0,094	-0,152	0,047	0,015	0,257	**0,563**	0,026	-0,062	0,087
P7	0,191	0,035	0,307	0,381	0,230	0,239	1	**0,645**	0,313	**0,499**	0,209	-0,120	0,191	0,343	0,360	**0,706**	**0,772**	0,344	0,246
P8	0,031	0,128	**0,459**	0,402	-0,101	-0,407	**0,645**	1	**0,606**	**0,466**	0,280	0,130	0,212	0,323	0,272	0,274	**0,768**	**0,593**	0,303
P9	0,112	-0,030	0,210	0,219	-0,293	-0,161	0,313	**0,606**	1	**0,722**	0,199	0,117	0,221	0,220	-0,024	-0,045	**0,846**	**0,827**	0,256
P10	0,149	-0,179	-0,048	0,098	-0,066	0,122	**0,499**	**0,466**	**0,722**	1	**0,598**	0,068	0,238	0,080	-0,074	0,221	**0,764**	**0,858**	**0,522**
P11	0,031	-0,279	-0,162	0,215	0,334	0,094	0,209	0,280	0,199	**0,598**	1	**0,593**	0,332	-0,083	0,082	0,356	0,251	**0,715**	**0,835**
P12	0,023	-0,048	-0,007	0,350	0,308	-0,152	-0,120	0,130	0,117	0,068	**0,593**	1	**0,526**	0,013	0,179	0,159	0,011	0,423	**0,687**
P13	0,130	0,130	0,001	0,137	0,119	0,047	0,191	0,212	0,221	0,238	0,332	**0,526**	1	0,098	0,072	0,189	0,255	0,348	**0,796**
P14	**0,758**	**0,801**	**0,666**	0,346	-0,007	0,015	0,343	0,323	0,220	0,080	-0,083	0,013	0,098	1	**0,479**	0,180	0,340	0,110	0,004
P15	-0,062	0,065	**0,805**	**0,890**	**0,697**	0,257	0,360	0,272	-0,024	-0,074	0,082	0,179	0,072	**0,479**	1	**0,701**	0,186	0,030	0,095
P16	0,011	-0,253	0,264	**0,703**	**0,851**	**0,563**	**0,706**	0,274	-0,045	0,221	0,356	0,159	0,189	0,180	**0,701**	1	0,367	0,172	0,339
P17	0,182	0,000	0,313	0,361	-0,067	0,026	**0,772**	**0,768**	**0,846**	**0,764**	0,251	0,011	0,255	0,340	0,186	0,367	1	**0,747**	0,310
P18	0,098	-0,181	0,057	0,279	-0,018	-0,062	0,344	**0,593**	**0,827**	**0,858**	**0,715**	0,423	0,348	0,110	0,030	0,172	**0,747**	1	**0,661**
P19	0,096	-0,104	-0,103	0,217	0,283	0,087	0,246	0,303	0,256	**0,522**	**0,835**	**0,687**	**0,796**	0,004	0,095	0,339	0,310	**0,661**	1

Tableau 12.79 : résultats des corrélations effectuées entre les températures (en °C) et les précipitations (en mm), mesurées à la station météorologique de Findel, pour différentes périodes comprises entre le 4 décembre et le 17 juin - Les valeurs significatives au seuil alpha=0,050 (test bilatéral) sont représentées en gras.

	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	T17	T18	T19
P1	0,309	0,203	0,223	0,270	0,304	0,305	0,409	0,232	-0,151	0,175	0,394	0,077	-0,054	0,322	0,291	0,368	0,280	0,255	0,228
P2	0,244	0,371	0,251	-0,021	-0,043	0,034	0,203	0,130	-0,142	-0,006	0,169	-0,017	-0,183	0,343	0,082	0,023	0,109	0,035	-0,020
P3	**0,526**	0,243	0,336	0,331	0,042	-0,238	-0,211	0,074	-0,342	-0,123	0,091	-0,060	-0,396	**0,500**	0,229	-0,098	-0,319	-0,130	-0,191
P4	0,394	0,142	0,282	**0,604**	0,325	-0,169	-0,277	-0,120	-0,343	0,062	0,107	-0,173	**-0,463**	0,352	0,392	0,073	-0,374	-0,096	-0,197
P5	-0,095	-0,161	0,064	**0,545**	**0,543**	0,200	-0,013	-0,022	-0,012	0,376	0,028	-0,226	-0,133	-0,030	0,400	0,366	-0,013	0,086	0,002
P6	-0,018	-0,261	-0,056	0,379	**0,714**	**0,624**	0,297	0,398	0,157	0,277	0,261	0,094	0,122	-0,058	0,440	**0,650**	0,317	0,402	0,326
P7	**0,574**	0,174	0,132	0,298	**0,467**	0,214	0,002	0,251	-0,112	-0,369	0,139	0,294	-0,077	0,368	0,388	0,315	-0,043	0,048	0,038
P8	**0,478**	0,122	0,076	0,013	-0,198	-0,406	-0,385	-0,270	**-0,465**	**-0,483**	-0,080	-0,011	-0,309	0,251	-0,091	-0,346	**-0,516**	-0,342	-0,267
P9	**0,588**	0,178	0,200	0,082	-0,132	-0,247	-0,271	-0,035	-0,274	-0,317	0,264	0,159	-0,238	0,364	0,040	-0,232	-0,343	0,028	-0,001
P10	0,376	0,090	0,264	0,125	0,101	0,174	0,156	0,210	-0,140	-0,286	0,126	0,150	-0,049	0,307	0,245	0,158	0,074	0,027	0,050
P11	-0,117	-0,105	0,149	0,189	0,050	-0,008	0,020	-0,197	-0,162	0,109	-0,133	-0,343	-0,141	0,014	0,136	0,051	-0,048	-0,142	-0,128
P12	-0,087	0,233	0,293	0,291	0,049	-0,225	-0,274	**-0,457**	-0,100	0,376	0,094	-0,347	-0,222	0,169	0,212	-0,118	-0,271	0,026	-0,059
P13	-0,012	0,085	0,047	0,199	0,188	0,044	-0,124	-0,157	-0,056	-0,064	-0,035	-0,169	-0,220	0,063	0,139	0,047	-0,128	-0,016	-0,109
P14	**0,573**	0,310	0,385	0,417	0,254	0,072	0,168	0,221	-0,336	0,050	0,353	0,018	-0,299	**0,566**	0,366	0,211	0,001	0,105	0,045
P15	0,324	0,079	0,282	**0,566**	0,356	-0,053	-0,160	0,041	-0,255	0,136	0,082	-0,179	-0,366	0,344	0,406	0,148	-0,239	-0,043	-0,138
P16	0,240	-0,023	0,118	**0,557**	**0,646**	0,260	-0,008	0,119	-0,069	0,075	0,095	-0,006	-0,138	0,177	**0,500**	0,436	-0,033	0,089	0,022
P17	**0,716**	0,217	0,208	0,222	0,174	-0,046	-0,180	0,117	-0,247	-0,420	0,255	0,272	-0,203	**0,451**	0,245	0,021	-0,254	0,046	0,021
P18	0,352	0,067	0,228	0,166	-0,065	-0,181	-0,182	-0,138	-0,288	-0,164	0,112	-0,083	-0,250	0,267	0,107	-0,137	-0,272	-0,061	-0,074
P19	-0,082	-0,017	0,123	0,237	0,142	0,020	-0,059	-0,218	-0,137	0,032	-0,106	-0,319	-0,219	0,046	0,168	0,060	-0,105	-0,100	-0,146

Tableau 12.80 : Contributions des modalités (%) pour les 6 premiers facteurs (F1 à F6) associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACP.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6		F1	F2	F3	F4	F5	F6		F1	F2	F3	F4	F5	F6
T1	0,34	4,17	0,25	3,77	0,53	2,95	**P1**	0,92	0,98	0,68	1,83	0,03	0,50	**nb n**	4,38	0,64	2,17	0,02	0,61	1,30
T2	0,58	1,64	0,08	6,51	0,32	0,97	**P2**	0,07	0,27	1,25	9,85	1,18	0,30	**1P**	2,28	0,00	8,96	0,57	0,17	0,00
T3	2,13	2,17	0,38	3,38	0,14	1,40	**P3**	0,05	2,87	0,11	3,59	2,95	3,32	**mP1**	4,15	0,07	3,86	0,58	0,02	0,19
T4	2,27	3,55	0,89	0,88	0,29	0,04	**P4**	0,01	5,49	0,11	0,89	4,13	2,76	**mP2**	1,66	0,00	0,33	1,05	0,15	5,32
T5	3,89	1,82	1,15	2,71	0,04	0,01	**P5**	0,42	1,28	0,02	9,91	4,87	0,26	**mP**	4,93	0,03	1,15	0,61	0,20	0,76
T6	5,03	0,00	0,04	0,51	0,22	3,31	**P6**	1,95	0,13	0,16	6,24	0,00	0,00	**opp**	1,55	0,32	0,11	4,51	5,74	0,92
T7	4,71	0,11	0,01	0,20	0,19	4,73	**P7**	0,13	4,46	0,20	0,20	2,67	2,39	**op**	0,88	0,35	0,65	4,60	5,51	4,13
T8	4,83	0,01	0,11	0,70	1,47	0,43	**P8**	1,33	3,62	0,40	0,78	1,82	3,20	**jnp**	0,15	0,92	4,96	0,21	1,36	0,51
T9	1,02	1,34	0,24	0,46	0,17	1,03	**P9**	0,38	3,13	2,06	1,29	5,71	0,37	**jnt**	1,45	0,05	1,49	1,43	0,01	7,37
T10	1,59	0,07	0,02	0,92	3,87	0,03	**P10**	0,00	3,03	1,96	0,16	8,68	1,02	**jn**	0,75	0,97	6,89	0,03	0,64	2,61
T11	4,10	0,78	0,04	0,44	0,50	1,12	**P11**	0,22	1,82	1,60	4,67	0,65	4,42	**%p**	0,19	1,97	3,64	1,47	0,37	0,88
T12	3,37	0,00	0,98	0,59	5,94	1,08	**P12**	0,32	1,67	0,25	0,77	1,53	4,79	**%tt**	0,22	2,66	3,50	0,40	1,10	0,75
T13	1,35	1,27	3,65	0,09	4,36	0,03	**P13**	0,47	2,26	0,60	0,36	0,03	8,84	**njp**	2,19	3,28	3,80	0,10	1,06	0,52
T14	1,46	3,94	0,00	5,67	0,02	0,09	**P14**	0,32	3,40	0,69	5,03	0,99	0,44	**njt**	0,00	0,55	6,67	0,05	3,06	0,53
T15	4,74	3,15	0,09	0,00	0,09	0,65	**P15**	0,05	3,62	0,11	0,26	6,58	2,64	**nj**	1,61	3,09	6,01	0,12	0,10	0,70
T16	5,88	0,46	0,44	1,03	0,03	1,37	**P16**	0,45	3,84	0,12	6,39	0,52	1,45	**nnp**	2,03	2,59	5,72	0,12	1,26	0,32
T17	5,10	0,58	0,01	0,01	0,30	5,07	**P17**	0,04	5,62	0,51	0,26	6,34	1,63	**nnt**	0,10	0,43	7,75	0,32	2,94	0,01
T18	5,44	0,00	0,15	0,03	0,69	0,02	**P18**	0,50	4,14	3,06	0,18	4,70	0,59	**nn**	1,06	2,33	8,49	0,23	0,09	0,25
T19	4,45	0,02	1,29	0,00	2,65	0,15	**P19**	0,50	3,04	0,13	3,02	0,38	9,51							

Figure 12.81 : coordonnées des variables démographiques et météorologiques dans la figure 12.23 (graphique symétrique des variables démographiques et météorologiques tracé à partir des résultats de l'ACP – Graphe F1 vs. F2).

	F1	F2		F1	F2		F1	F2
T1	0,200	0,635	**P1**	0,329	0,308	**nb n**	0,719	-0,248
T2	0,260	0,398	**P2**	0,088	0,163	**1P**	-0,518	-0,014
T3	0,501	0,458	**P3**	-0,080	0,527	**mP1**	-0,700	-0,080
T4	0,518	0,586	**P4**	-0,036	0,729	**mP2**	-0,442	0,003
T5	0,678	0,419	**P5**	0,223	0,351	**mP**	-0,763	-0,055
T6	0,770	0,018	**P6**	0,480	0,112	**opp**	-0,428	-0,177
T7	0,745	-0,103	**P7**	0,125	0,657	**op**	-0,322	-0,183
T8	0,755	0,027	**P8**	-0,395	0,592	**jnp**	0,133	-0,298
T9	0,347	-0,359	**P9**	-0,211	0,550	**jnt**	0,414	-0,069
T10	0,433	-0,084	**P10**	0,019	0,541	**jn**	0,297	-0,307
T11	0,695	0,275	**P11**	-0,162	0,420	**%p**	0,149	-0,437
T12	0,631	-0,002	**P12**	-0,195	0,402	**%tt**	0,160	-0,507
T13	0,398	-0,351	**P13**	-0,236	0,468	**njp**	0,508	-0,564
T14	0,415	0,617	**P14**	0,193	0,573	**njt**	0,024	-0,230
T15	0,747	0,552	**P15**	0,076	0,592	**nj**	0,436	-0,547
T16	0,833	0,212	**P16**	0,229	0,610	**nnp**	0,489	-0,500
T17	0,776	-0,236	**P17**	-0,071	0,737	**nnt**	-0,111	-0,205
T18	0,801	0,021	**P18**	-0,243	0,633	**nn**	0,354	-0,475
T19	0,725	-0,038	**P19**	-0,242	0,542			

Annexe 12.5

Tableau 12.82 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de jeunes par nichée précoce (racine carrée)' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p< 0,05 ; orange : significatif pour p<0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable). La variable 'Nombre d'œufs par ponte précoce' ('Nb oeufs') a également été incluse dans les analyses.

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 11	0,79	0,002	Nb nichoirs (+ ; 0,30) Nb œufs (+ ; 0,20) P11 (+ ; 0,08) T5 (- ; 0,12) P1 (+ ; 0,05) P3 (+ ; 0,04)	0,20	0,17	T7 (+ ; 0,11) Nb œufs (+ ; 0,09)
2, 4, 6, 8, 10	0,61	0,01	Nb nichoirs (+ ; 0,30) Nb œufs (+ ; 0,20) P2 (+ ; 0,08) P8 (+ ; 0,03)	0,43	0,15	P4 (- ; 0,10) T4 (+ ; 0,11) P8 (+ ; 0,08) P10 (- ; 0,07) T2 (- ; 0,05)
14, 16, 18	0,67	0,01	Nb nichoirs (+ ; 0,30) Nb œufs (+ ; 0,20) P14 (+ ; 0,08) T18 (- ; 0,03) P18 (+ ; 0,05)	0	/	/
15, 17, 19	0,35	0,03	T19 (+ ; 0,21) T15 (- ; 0,14)	0,35	0,03	T19 (+ ; 0,21) T15 (- ; 0,14)

Tableau 12.83 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de nichées tardives' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p< 0,05 ; orange : significatif pour p<0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable). La variable 'Nombre de nichées précoces' ('Nb nichées') a également été incluse dans les analyses.

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,73	0,04	P5 (- ; 0,16) P1 (- ; 0,05) P11 (+ ; 0,06) Nb nichées (+ ; 0,13) P9 (+ ; 0,14) T9 (- ; 0,10) P3 (- ; 0,04) T1 (+ ; 0,03)	0,73	0,04	P5 (- ; 0,16) P1 (- ; 0,05) P11 (+ ; 0,06) Nb nichées (+ ; 0,13) P9 (+ ; 0,14) T9 (- ; 0,10) P3 (- ; 0,04) T1 (+ ; 0,03)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,40	0,10	T4 (- ; 0,13) P10 (+ ; 0,06) Nb nichées (+ ; 0,14) T6 (- ; 0,07)	0,40	0,10	T4 (- ; 0,13) P10 (+ ; 0,06) Nb nichées (+ ; 0,14) T6 (- ; 0,07)
14, 16, 18	0,63	0,03	P16 (- ; 0,09) P18 (+ ; 0,12) Nb nichées (+ ; 0,28) T18 (- ; 0,07) P14 (- ; 0,03) Nb nichoirs (+ ; 0,04)	0,59	0,03	P16 (- ; 0,09) P18 (+ ; 0,12) Nb nichées (+ ; 0,28) T18 (- ; 0,07) P14 (- ; 0,03)
15, 17, 19	0,41	0,03	Nb nichées (+ ; 0,16) P17 (+ ; 0,13) T15 (- ; 0,12)	0,41	0,03	Nb nichées (+ ; 0,16) P17 (+ ; 0,13) T15 (- ; 0,12)
Nb nichoirs + nb nichées précoces	0,24	0,10	Nb nichées (+ ; 0,16) Nb nichoirs (- ; 0,08)			

Tableau 12.84 : Résultats des régressions multiples effectuées sur la variable 'Nombre de jeunes bagués issus de nichées tardives' – Périodes testées (cfr tableau 11.2) ; R^2 obtenu ; niveau p de l'Anova ; variables retenues (cfr tableau 11.2 pour les abréviations) (rouge : significatif pour p< 0,05 ; orange : significatif pour p<0,075 ; noir : non significatif ; type de relation (+ ou -) entre les 2 variables, R^2 partiel de la variable). La variable 'Nombre de jeunes bagués issus de nichées précoces' ('Nb jeunes p') a également été incluse dans les analyses.

Périodes	Avec nichoirs			Sans nichoirs		
	R^2	p Anova	Variables	R^2	p Anova	Variables
1, 3, 5, 7, 9, 11, 13	0,12	0,14	P5 (- ; 0,12)	0,12	0,14	P5 (- ; 0,12)
2, 4, 6, 8, 10, 12	0,37	0,14	P4 (- ; 0,11) P2 (- ; 0,10) P8 (+ ; 0,09) Nb jeunes p (+ ; 0,06)	0,37	0,14	P4 (- ; 0,11) P2 (- ; 0,10) P8 (+ ; 0,09) Nb jeunes p (+ ; 0,06)
14, 16, 18	0,38	0,17	Nb jeunes p (+ ; 0,06) P18 (+ ; 0,24) P14 (- ; 0,08)	0,38	0,17	Nb jeunes p (+ ; 0,06) P18 (+ ; 0,24) P14 (- ; 0,08)
15, 17, 19	0,42	0,07	Nb jeunes p (+ ; 0,13) P17 (+ ; 0,12) P15 (- ; 0,11) T17 (- ; 0,06)	0,42	0,07	Nb jeunes p (+ ; 0,13) P17 (+ ; 0,12) P15 (- ; 0,11) T17 (- ; 0,06)

Annexe 12.6

Tableau 12.85 : Valeurs propres et pourcentage de variance des facteurs associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACM.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20
Valeur propre	0,298	0,184	0,140	0,066	0,060	0,049	0,041	0,040	0,029	0,021	0,020	0,012	0,010	0,009	0,008	0,006	0,003	0,002	0,001	0,001
% variance	29,80	18,35	13,97	6,63	5,97	4,91	4,14	4,02	2,95	2,11	1,99	1,23	1,04	0,89	0,78	0,56	0,30	0,18	0,09	0,09
% cumulé	29,80	48,15	62,12	68,75	74,72	79,63	83,77	87,79	90,74	92,85	94,84	96,08	97,12	98,00	98,78	99,34	99,64	99,82	99,91	100

Nombre de valeurs propres triviales supprimées : 33

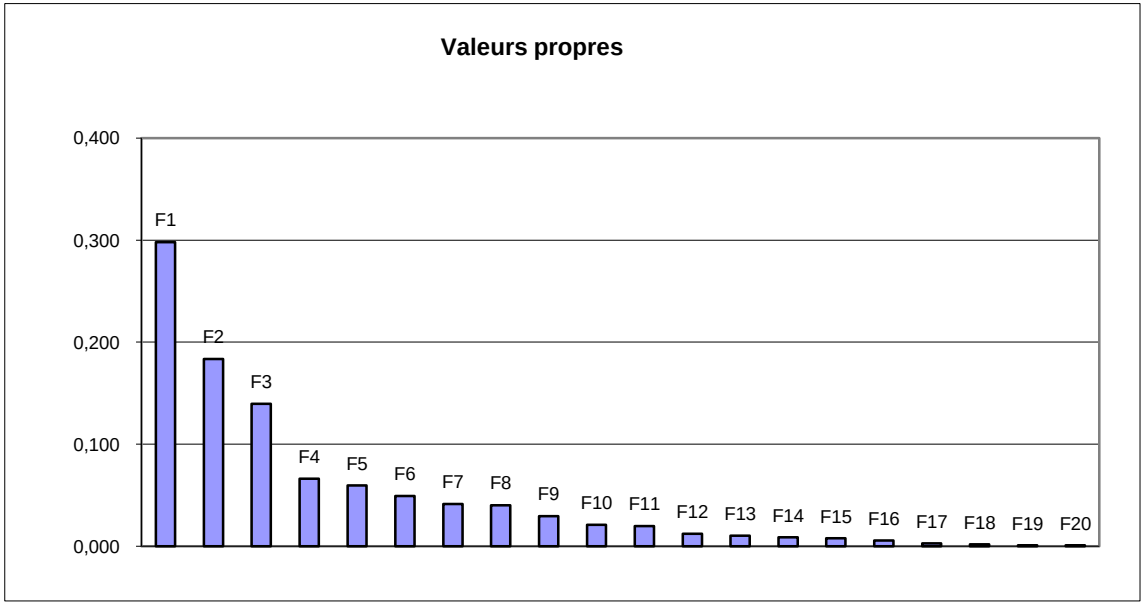


Figure 12.76 : Valeurs propres des facteurs associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACM.

Annexe 12.7

Tableau 12.86 : Contributions des modalités (%) pour les facteurs F1 à F10 associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACM.

	Poids abs.	Poids rel.	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
0	4	0,705	0,718	0,659	5,820	15,991	2,934	0,219	0,527	0,116	2,895	2,452
1	17	2,998	0,169	0,155	1,369	3,763	0,690	0,051	0,124	0,027	0,681	0,577
Total ô	21	3,704	0,887	0,814	7,189	19,753	3,624	0,270	0,651	0,144	3,577	3,029
0	7	1,235	0,007	5,922	0,032	0,212	10,259	7,314	3,551	0,987	1,059	2,859
1	14	2,469	0,004	2,961	0,016	0,106	5,129	3,657	1,775	0,493	0,529	1,430
Total po	21	3,704	0,011	8,883	0,048	0,318	15,388	10,971	5,326	1,480	1,588	4,289
0	10	1,764	1,003	1,781	4,908	0,458	0,134	3,468	2,227	0,014	1,958	6,619
1	11	1,940	0,912	1,619	4,462	0,416	0,122	3,153	2,025	0,012	1,780	6,018
Total v	21	3,704	1,915	3,401	9,370	0,874	0,257	6,621	4,252	0,026	3,737	12,637
0	11	1,940	1,879	2,917	1,653	0,019	0,860	0,155	2,604	1,482	0,025	1,721
1	10	1,764	2,067	3,209	1,819	0,021	0,946	0,171	2,865	1,630	0,028	1,893
Total v5	21	3,704	3,945	6,127	3,472	0,040	1,806	0,326	5,469	3,111	0,053	3,614
0	14	2,469	0,114	0,733	2,358	2,160	1,522	5,866	0,059	1,348	0,509	0,613
1	7	1,235	0,228	1,466	4,717	4,321	3,044	11,732	0,119	2,696	1,018	1,227
Total in	21	3,704	0,342	2,199	7,075	6,481	4,565	17,598	0,178	4,045	1,526	1,840
0	15	2,646	1,660	0,372	0,002	1,627	0,168	0,005	1,404	0,388	3,371	1,546
1	6	1,058	4,150	0,930	0,004	4,068	0,420	0,013	3,509	0,969	8,427	3,865
Total u	21	3,704	5,809	1,302	0,005	5,695	0,588	0,018	4,913	1,357	11,798	5,410
0	7	1,235	2,625	3,212	4,078	1,031	0,085	0,093	1,576	2,683	0,128	5,031
1	14	2,469	1,313	1,606	2,039	0,515	0,043	0,047	0,788	1,342	0,064	2,515
Total ur	21	3,704	3,938	4,817	6,117	1,546	0,128	0,140	2,364	4,025	0,192	7,546
0	8	1,411	3,467	2,214	3,634	0,147	0,002	0,936	1,226	1,057	1,228	0,123
1	13	2,293	2,133	1,363	2,237	0,091	0,001	0,576	0,754	0,650	0,756	0,076
Total ur5	21	3,704	5,600	3,577	5,871	0,238	0,003	1,512	1,980	1,707	1,984	0,199
0	9	1,587	1,624	0,957	0,529	2,763	7,793	4,739	1,801	5,172	0,154	2,817
1	12	2,116	1,218	0,718	0,397	2,073	5,845	3,554	1,351	3,879	0,116	2,113
Total a5	21	3,704	2,843	1,675	0,926	4,836	13,638	8,294	3,152	9,052	0,270	4,930
0	8	1,411	3,590	0,012	5,255	0,088	0,251	0,287	3,911	3,801	0,771	0,967
1	13	2,293	2,209	0,007	3,234	0,054	0,155	0,177	2,407	2,339	0,474	0,595
Total p	21	3,704	5,799	0,019	8,489	0,143	0,406	0,464	6,317	6,140	1,245	1,561
0	9	1,587	3,320	0,345	3,343	0,857	1,487	0,215	3,283	2,678	0,061	3,357
1	12	2,116	2,490	0,259	2,507	0,643	1,115	0,161	2,462	2,008	0,046	2,517
Total p5	21	3,704	5,809	0,604	5,850	1,500	2,602	0,377	5,745	4,686	0,107	5,874
0	9	1,587	0,028	4,341	3,866	8,811	0,949	0,006	0,017	0,035	0,866	0,843
1	12	2,116	0,021	3,256	2,900	6,608	0,712	0,005	0,012	0,026	0,650	0,632
Total pn	21	3,704	0,048	7,597	6,766	15,419	1,661	0,011	0,029	0,061	1,516	1,475
0	10	1,764	0,381	4,034	2,986	4,970	1,296	0,004	0,012	0,001	2,246	0,458
1	11	1,940	0,346	3,667	2,714	4,518	1,178	0,004	0,011	0,001	2,042	0,417
Total pn5	21	3,704	0,727	7,701	5,700	9,488	2,475	0,008	0,022	0,002	4,288	0,875
0	7	1,235	3,732	0,188	5,754	1,471	2,038	0,073	0,396	0,010	1,604	5,440
1	14	2,469	1,866	0,094	2,877	0,736	1,019	0,037	0,198	0,005	0,802	2,720
Total ag	21	3,704	5,598	0,282	8,631	2,207	3,056	0,110	0,594	0,016	2,406	8,160
0	8	1,411	3,404	0,012	3,574	5,825	0,295	0,088	0,415	0,096	3,239	1,492

1	13	2,293	2,095	0,007	2,199	3,585	0,181	0,054	0,256	0,059	1,993	0,918
Total ag5	21	3,704	5,499	0,019	5,773	9,410	0,476	0,142	0,671	0,155	5,233	2,411
0	9	1,587	3,178	0,773	3,052	0,219	3,552	1,394	0,893	1,088	0,023	0,053
1	12	2,116	2,384	0,580	2,289	0,164	2,664	1,045	0,670	0,816	0,017	0,039
Total ff	21	3,704	5,562	1,352	5,342	0,383	6,216	2,439	1,563	1,904	0,041	0,092
0	9	1,587	0,651	0,616	3,502	4,391	4,048	5,439	0,460	0,340	9,151	4,525
1	12	2,116	0,488	0,462	2,626	3,293	3,036	4,079	0,345	0,255	6,863	3,394
Total f	21	3,704	1,139	1,079	6,128	7,684	7,083	9,518	0,804	0,595	16,014	7,918
0	8	1,411	2,035	0,569	0,104	0,359	0,669	3,822	12,858	8,979	9,134	3,156
1	13	2,293	1,253	0,350	0,064	0,221	0,412	2,352	7,913	5,526	5,621	1,942
Total r	21	3,704	3,288	0,919	0,168	0,580	1,081	6,175	20,770	14,505	14,755	5,098
0	12	2,116	1,974	1,154	0,019	0,560	3,815	1,836	1,556	5,719	0,154	0,000
1	9	1,587	2,632	1,539	0,026	0,747	5,087	2,448	2,074	7,626	0,205	0,000
Total r5	21	3,704	4,605	2,694	0,045	1,307	8,902	4,284	3,630	13,345	0,359	0,000
0	13	2,293	1,340	1,477	1,024	0,160	3,254	1,942	5,133	0,298	0,796	0,821
1	8	1,411	2,177	2,400	1,664	0,259	5,287	3,156	8,341	0,484	1,293	1,334
Total cy	21	3,704	3,517	3,877	2,687	0,419	8,541	5,098	13,474	0,782	2,089	2,155
0	14	2,469	1,287	1,889	0,365	0,173	1,144	3,667	2,977	0,067	0,087	0,818
1	7	1,235	2,573	3,777	0,731	0,345	2,288	7,334	5,954	0,134	0,174	1,637
Total cy5	21	3,704	3,860	5,666	1,096	0,518	3,433	11,001	8,930	0,200	0,260	2,455
0	10	1,764	1,009	5,513	0,029	0,002	1,908	1,982	0,630	0,865	2,504	5,618
1	11	1,940	0,918	5,012	0,026	0,002	1,735	1,802	0,573	0,787	2,276	5,107
Total tr	21	3,704	1,927	10,526	0,055	0,004	3,643	3,783	1,204	1,652	4,780	10,725
0	12	2,116	2,190	2,206	0,161	1,678	0,124	2,331	0,456	0,206	4,562	1,500
1	9	1,587	2,920	2,941	0,214	2,237	0,165	3,108	0,608	0,274	6,083	2,000
Total ch	21	3,704	5,111	5,147	0,375	3,915	0,289	5,439	1,064	0,480	10,645	3,499
0	12	2,116	2,331	3,408	0,187	0,112	0,011	0,720	2,155	0,004	0,928	0,075
1	9	1,587	3,108	4,544	0,250	0,150	0,014	0,961	2,874	0,006	1,238	0,100
Total ch5	21	3,704	5,439	7,953	0,437	0,262	0,025	1,681	5,029	0,010	2,166	0,175
0	10	1,764	1,859	4,377	1,054	1,504	2,155	0,553	0,148	0,049	1,756	2,100
1	11	1,940	1,690	3,979	0,958	1,367	1,959	0,502	0,135	0,045	1,596	1,909
Total y	21	3,704	3,549	8,355	2,012	2,871	4,114	1,055	0,283	0,094	3,352	4,009
0	10	1,764	3,306	0,297	0,045	1,332	2,924	0,893	0,235	8,718	0,700	0,002
1	11	1,940	3,005	0,270	0,041	1,211	2,658	0,811	0,213	7,925	0,636	0,002
Total Z	21	3,704	6,311	0,567	0,087	2,543	5,582	1,704	0,448	16,643	1,335	0,005
0	12	2,116	2,967	1,221	0,123	0,672	0,179	0,413	0,487	5,908	2,007	0,008
1	9	1,587	3,956	1,628	0,164	0,896	0,239	0,550	0,650	7,878	2,676	0,011
Total Z5	21	3,704	6,923	2,849	0,287	1,567	0,417	0,963	1,137	13,786	4,682	0,019

Annexe 12.8

Tableau 12.87 : Valeurs-test des modalités prises en compte pour notre ACM - les modalités dont la variabilité est corrélée de façon significative (seuil α = 0,05) avec le facteur concerné sont représentées en gras.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20
ô - 0	1,194	-0,898	**2,329**	**2,659**	1,081	-0,268	0,381	-0,177	0,755	-0,587	1,495	0,444	0,395	-0,235	-0,321	-0,170	-0,334	-0,195	0,090	-0,090
ô - 1	-1,194	0,898	**-2,329**	**-2,659**	-1,081	0,268	-0,381	0,177	-0,755	0,587	-1,495	-0,444	-0,395	0,235	0,321	0,170	0,334	0,195	-0,090	0,090
po - 0	-0,130	**2,967**	-0,189	-0,337	**2,228**	1,706	1,091	-0,567	-0,503	-0,699	0,252	-0,729	-0,205	-0,262	0,089	-0,134	0,330	-0,173	-0,162	-0,089
po - 1	0,130	**-2,967**	0,189	0,337	**-2,228**	-1,706	-1,091	0,567	0,503	0,699	-0,252	0,729	0,205	0,262	-0,089	0,134	-0,330	0,173	0,162	0,089
v - 0	-1,755	1,836	**-2,659**	0,559	0,288	1,325	-0,975	0,075	0,771	1,200	-0,244	-0,034	-0,415	-0,981	0,070	0,185	-0,315	-0,037	0,054	-0,007
v - 1	1,755	-1,836	**2,659**	-0,559	-0,288	-1,325	0,975	-0,075	-0,771	-1,200	0,244	0,034	0,415	0,981	-0,070	-0,185	0,315	0,037	-0,054	0,007
v5 - 0	**-2,519**	**2,464**	-1,619	-0,120	-0,763	0,294	-1,105	0,822	-0,092	0,642	0,767	-0,819	0,530	0,348	-0,277	-0,355	0,043	-0,006	-0,181	-0,248
v5 - 1	**2,519**	**-2,464**	1,619	0,120	0,763	-0,294	1,105	-0,822	0,092	-0,642	-0,767	0,819	-0,530	-0,348	0,277	0,355	-0,043	0,006	0,181	0,248
in - 0	-0,741	1,476	**-2,310**	-1,523	1,213	**-2,161**	0,200	-0,937	-0,493	-0,458	0,931	0,207	-0,721	0,447	-0,030	0,616	-0,234	0,111	-0,146	0,036
in - 1	0,741	-1,476	**2,310**	1,523	-1,213	**2,161**	-0,200	0,937	0,493	0,458	-0,931	-0,207	0,721	-0,447	0,030	-0,616	0,234	-0,111	0,146	-0,036
u - 0	**-3,057**	1,136	0,064	-1,428	-0,436	0,069	1,048	0,543	-1,370	-0,785	-1,246	0,533	0,675	-0,109	-0,886	-0,110	-0,360	-0,032	0,038	-0,092
u - 1	**3,057**	-1,136	-0,064	1,428	0,436	-0,069	-1,048	-0,543	1,370	0,785	1,246	-0,533	-0,675	0,109	0,886	0,110	0,360	0,032	-0,038	0,092
ur - 0	**-2,517**	**2,185**	**-2,148**	0,744	0,203	-0,193	0,727	-0,935	0,175	0,927	0,163	0,810	0,426	-0,353	-0,429	0,177	0,324	0,056	0,062	0,186
ur - 1	**2,517**	**-2,185**	**2,148**	-0,744	-0,203	0,193	-0,727	0,935	-0,175	-0,927	-0,163	-0,810	-0,426	0,353	0,429	-0,177	-0,324	-0,056	-0,062	-0,186
ur5 - 0	**-3,002**	1,883	**-2,105**	0,292	-0,033	-0,633	0,665	-0,609	0,562	0,151	0,498	0,286	0,506	0,572	0,151	-0,617	0,097	0,053	0,205	0,082
ur5 - 1	**3,002**	-1,883	**2,105**	-0,292	0,033	0,633	-0,665	0,609	-0,562	-0,151	-0,498	-0,286	-0,506	-0,572	-0,151	0,617	-0,097	-0,053	-0,205	-0,082
a5 - 0	**-2,139**	1,288	-0,836	1,316	**-2,097**	-1,483	-0,839	1,402	-0,207	-0,749	0,620	0,047	-0,876	-0,106	-0,449	-0,150	0,097	-0,254	-0,014	0,001
a5 - 1	**2,139**	-1,288	0,836	-1,316	**2,097**	1,483	0,839	-1,402	0,207	0,749	-0,620	-0,047	0,876	0,106	0,449	0,150	-0,097	0,254	0,014	-0,001

p - 0	**3,054**	-0,137	**-2,531**	-0,226	0,362	0,351	1,188	1,155	-0,445	0,422	-0,017	0,485	-0,277	0,113	0,445	-0,306	-0,380	-0,227	0,056	-0,068
p - 1	**-3,054**	0,137	**2,531**	0,226	-0,362	-0,351	-1,188	-1,155	0,445	-0,422	0,017	-0,485	0,277	-0,113	-0,445	0,306	0,380	0,227	-0,056	0,068
p5 - 0	**3,057**	-0,774	**-2,101**	0,733	0,916	0,316	1,133	1,009	-0,131	0,818	-0,232	-0,059	-0,239	0,988	-0,174	-0,157	-0,001	-0,181	0,021	0,020
p5 - 1	**-3,057**	0,774	**2,101**	-0,733	-0,916	-0,316	-1,133	-1,009	0,131	-0,818	0,232	0,059	0,239	-0,988	0,174	0,157	0,001	0,181	-0,021	-0,020
pn - 0	0,279	**-2,744**	**-2,259**	**-2,349**	-0,732	-0,053	-0,080	-0,115	0,491	-0,410	0,462	-0,437	0,015	-0,164	0,021	0,269	0,256	-0,140	0,423	-0,183
pn - 1	-0,279	**2,744**	**2,259**	**2,349**	0,732	0,053	0,080	0,115	-0,491	0,410	-0,462	0,437	-0,015	0,164	-0,021	-0,269	-0,256	0,140	-0,423	0,183
pn5 - 0	1,081	**-2,763**	**-2,074**	-1,843	-0,893	-0,047	0,070	-0,019	0,826	-0,316	0,800	0,155	0,899	-0,311	0,264	-0,355	-0,132	-0,039	-0,336	0,132
pn5 - 1	-1,081	**2,763**	**2,074**	1,843	0,893	0,047	-0,070	0,019	-0,826	0,316	-0,800	-0,155	-0,899	0,311	-0,264	0,355	0,132	0,039	0,336	-0,132
ag - 0	**3,001**	0,529	**-2,552**	0,889	-0,993	-0,170	-0,364	-0,058	0,619	-0,964	-0,855	0,115	0,120	-0,340	0,179	0,012	-0,174	0,104	-0,041	-0,039
ag - 1	**-3,001**	-0,529	**2,552**	-0,889	0,993	0,170	0,364	0,058	-0,619	0,964	0,855	-0,115	-0,120	0,340	-0,179	-0,012	0,174	-0,104	0,041	0,039
ag5 - 0	**2,974**	-0,138	**-2,087**	1,835	-0,392	-0,194	-0,387	-0,183	0,913	-0,524	-1,049	-0,434	0,150	0,563	-0,448	0,157	0,210	0,144	-0,073	0,051
ag5 - 1	**-2,974**	0,138	**2,087**	-1,835	0,392	0,194	0,387	0,183	-0,913	0,524	1,049	0,434	-0,150	-0,563	0,448	-0,157	-0,210	-0,144	0,073	-0,051
ff - 0	**-2,991**	1,158	**2,008**	-0,370	-1,416	0,804	-0,591	0,643	0,081	0,102	-0,200	0,814	-0,117	0,666	0,966	0,034	0,118	-0,045	-0,022	0,053
ff - 1	**2,991**	-1,158	**-2,008**	0,370	1,416	-0,804	0,591	-0,643	-0,081	-0,102	0,200	-0,814	0,117	-0,666	-0,966	-0,034	-0,118	0,045	0,022	-0,053
f - 0	-1,354	-1,034	**2,150**	-1,658	1,511	-1,589	-0,424	0,360	1,597	0,950	-0,633	-0,428	-0,261	0,128	-0,508	-0,455	-0,138	0,032	0,000	0,030
f - 1	1,354	1,034	**-2,150**	1,658	-1,511	1,589	0,424	-0,360	-1,597	-0,950	0,633	0,428	0,261	-0,128	0,508	0,455	0,138	-0,032	0,000	-0,030
r - 0	**-2,300**	0,954	0,356	-0,456	-0,590	1,280	**2,154**	1,775	1,533	-0,762	0,399	-0,303	-0,580	-0,102	-0,116	0,011	-0,077	0,360	0,016	0,103
r - 1	**2,300**	-0,954	-0,356	0,456	0,590	-1,280	**-2,154**	-1,775	-1,533	0,762	-0,399	0,303	0,580	0,102	0,116	-0,011	0,077	-0,360	-0,016	-0,103
r5 - 0	**-2,722**	-1,634	0,185	0,684	-1,694	1,066	0,901	-1,703	-0,239	0,005	0,142	-1,082	0,052	0,439	-0,129	0,205	-0,321	-0,223	0,038	0,214
r5 - 1	**2,722**	1,634	-0,185	-0,684	1,694	-1,066	-0,901	1,703	0,239	-0,005	-0,142	1,082	-0,052	-0,439	0,129	-0,205	0,321	0,223	-0,038	-0,214
cy - 0	**-2,379**	**-1,960**	-1,424	0,387	1,660	1,163	-1,735	0,412	-0,577	-0,495	0,256	0,012	-0,098	0,281	-0,023	-0,048	-0,442	0,278	0,072	0,147
cy - 1	**2,379**	**1,960**	1,424	-0,387	-1,660	-1,163	1,735	-0,412	0,577	0,495	-0,256	-0,012	0,098	-0,281	0,023	0,048	0,442	-0,278	-0,072	-0,147
cy5 - 0	**-2,492**	**-2,370**	-0,909	-0,430	1,052	1,709	-1,413	0,209	0,204	-0,529	-0,076	0,516	-0,191	0,276	-0,480	-0,026	0,224	-0,324	-0,045	0,068

cy5 - 1	**2,492**	**2,370**	0,909	0,430	-1,052	-1,709	1,413	-0,209	-0,204	0,529	0,076	-0,516	0,191	-0,276	0,480	0,026	-0,224	0,324	0,045	-0,068
tr - 0	-1,761	**3,230**	-0,205	-0,040	1,084	-1,002	-0,519	-0,599	0,872	-1,105	-0,868	-0,421	0,151	0,029	0,668	-0,281	-0,215	-0,313	0,095	0,055
tr - 1	1,761	**-3,230**	0,205	0,040	-1,084	1,002	0,519	0,599	-0,872	1,105	0,868	0,421	-0,151	-0,029	-0,668	0,281	0,215	0,313	-0,095	-0,055
ch - 0	**-2,867**	**-2,258**	-0,532	1,184	-0,305	-1,201	0,488	0,323	-1,302	0,631	-0,228	-0,774	-0,059	-0,384	0,402	-0,190	-0,137	0,055	-0,014	0,005
ch - 1	**2,867**	**2,258**	0,532	-1,184	0,305	1,201	-0,488	-0,323	1,302	-0,631	0,228	0,774	0,059	0,384	-0,402	0,190	0,137	-0,055	0,014	-0,005
ch5 - 0	**-2,958**	**-2,807**	-0,574	0,306	0,090	-0,668	1,060	-0,047	0,587	0,141	-0,633	0,310	-0,430	-0,348	0,022	0,086	0,144	-0,361	-0,194	0,036
ch5 - 1	**2,958**	**2,807**	0,574	-0,306	-0,090	0,668	-1,060	0,047	-0,587	-0,141	0,633	-0,310	0,430	0,348	-0,022	-0,086	-0,144	0,361	0,194	-0,036
y - 0	**-2,389**	**-2,878**	-1,232	1,014	1,152	-0,529	0,251	0,143	-0,731	-0,676	-0,151	0,003	-0,129	-0,272	0,300	-0,576	0,414	0,274	0,036	-0,007
y - 1	**2,389**	**2,878**	1,232	-1,014	-1,152	0,529	-0,251	-0,143	0,731	0,676	0,151	-0,003	0,129	0,272	-0,300	0,576	-0,414	-0,274	-0,036	0,007
Z - 0	**-3,186**	-0,749	-0,256	0,954	1,342	-0,672	0,316	1,901	0,461	-0,023	-0,071	-0,233	0,994	0,167	0,333	0,964	0,043	-0,063	-0,019	-0,080
Z - 1	**3,186**	0,749	0,256	-0,954	-1,342	0,672	-0,316	-1,901	-0,461	0,023	0,071	0,233	-0,994	-0,167	-0,333	-0,964	-0,043	0,063	0,019	0,080
Z5 - 0	**-3,337**	-1,680	-0,465	0,749	-0,367	0,506	0,504	-1,730	0,863	0,046	-0,283	0,486	-0,370	0,404	0,094	-0,010	-0,171	0,169	-0,097	-0,427
Z5 - 1	**3,337**	1,680	0,465	-0,749	0,367	-0,506	-0,504	1,730	-0,863	-0,046	0,283	-0,486	0,370	-0,404	-0,094	0,010	0,171	-0,169	0,097	0,427
Cc - 0	1,640	-1,542	**2,899**	0,521	-1,002	-0,299	0,478	-0,923	-0,074	-0,110	1,061	0,239	0,234	-0,300	-0,768	0,221	0,950	1,090	-0,058	-0,066
Cc - 1	-1,640	1,542	**-2,899**	-0,521	1,002	0,299	-0,478	0,923	0,074	0,110	-1,061	-0,239	-0,234	0,300	0,768	-0,221	-0,950	-1,090	0,058	0,066

Annexe 12.9

Tableau 12.88 : coordonnées des modalités pour les différents facteurs (F1 à F20) associés à des valeurs propres non triviales définis par l'ACM.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20
ô - 0	0,551	-0,414	1,074	1,226	0,498	-0,123	0,176	-0,081	0,348	-0,271	0,689	0,205	0,182	-0,109	-0,148	-0,078	-0,154	-0,090	0,042	-0,042
ô - 1	-0,130	0,097	-0,253	-0,288	-0,117	0,029	-0,041	0,019	-0,082	0,064	-0,162	-0,048	-0,043	0,026	0,035	0,018	0,036	0,021	-0,010	0,010
po - 0	-0,041	0,938	-0,060	-0,107	0,704	0,540	0,345	-0,179	-0,159	-0,221	0,080	-0,230	-0,065	-0,083	0,028	-0,042	0,104	-0,055	-0,051	-0,028
po - 1	0,021	-0,469	0,030	0,053	-0,352	-0,270	-0,172	0,090	0,080	0,110	-0,040	0,115	0,032	0,041	-0,014	0,021	-0,052	0,027	0,026	0,014
v - 0	-0,412	0,431	-0,624	0,131	0,067	0,311	-0,229	0,018	0,181	0,281	-0,057	-0,008	-0,097	-0,230	0,016	0,043	-0,074	-0,009	0,013	-0,002
v - 1	0,374	-0,391	0,567	-0,119	-0,061	-0,283	0,208	-0,016	-0,164	-0,256	0,052	0,007	0,088	0,209	-0,015	-0,040	0,067	0,008	-0,011	0,001
v5 - 0	-0,537	0,525	-0,345	-0,026	-0,163	0,063	-0,236	0,175	-0,020	0,137	0,164	-0,175	0,113	0,074	-0,059	-0,076	0,009	-0,001	-0,039	-0,053
v5 - 1	0,591	-0,578	0,380	0,028	0,179	-0,069	0,259	-0,193	0,022	-0,150	-0,180	0,192	-0,124	-0,082	0,065	0,083	-0,010	0,001	0,042	0,058
in - 0	-0,117	0,233	-0,365	-0,241	0,192	-0,342	0,032	-0,148	-0,078	-0,072	0,147	0,033	-0,114	0,071	-0,005	0,097	-0,037	0,018	-0,023	0,006
in - 1	0,234	-0,467	0,731	0,482	-0,384	0,683	-0,063	0,296	0,156	0,145	-0,295	-0,066	0,228	-0,141	0,009	-0,195	0,074	-0,035	0,046	-0,011
u - 0	-0,432	0,161	0,009	-0,202	-0,062	0,010	0,148	0,077	-0,194	-0,111	-0,176	0,075	0,095	-0,015	-0,125	-0,016	-0,051	-0,005	0,005	-0,013
u - 1	1,081	-0,402	-0,023	0,505	0,154	-0,025	-0,370	-0,192	0,485	0,278	0,440	-0,188	-0,239	0,039	0,313	0,039	0,127	0,011	-0,013	0,032
ur - 0	-0,796	0,691	-0,679	0,235	0,064	-0,061	0,230	-0,296	0,055	0,293	0,052	0,256	0,135	-0,112	-0,136	0,056	0,102	0,018	0,020	0,059
ur - 1	0,398	-0,345	0,340	-0,118	-0,032	0,030	-0,115	0,148	-0,028	-0,147	-0,026	-0,128	-0,067	0,056	0,068	-0,028	-0,051	-0,009	-0,010	-0,029
ur5 - 0	-0,856	0,537	-0,600	0,083	-0,009	-0,181	0,190	-0,174	0,160	0,043	0,142	0,082	0,144	0,163	0,043	-0,176	0,028	0,015	0,058	0,023
ur5 - 1	0,526	-0,330	0,369	-0,051	0,006	0,111	-0,117	0,107	-0,099	-0,026	-0,087	-0,050	-0,089	-0,100	-0,026	0,108	-0,017	-0,009	-0,036	-0,014
a5 - 0	-0,552	0,333	-0,216	0,340	-0,541	-0,383	-0,217	0,362	-0,054	-0,193	0,160	0,012	-0,226	-0,027	-0,116	-0,039	0,025	-0,066	-0,004	0,000

a5 - 1	0,414	-0,249	0,162	-0,255	0,406	0,287	0,163	-0,272	0,040	0,145	-0,120	-0,009	0,170	0,021	0,087	0,029	-0,019	0,049	0,003	0,000
p - 0	0,871	-0,039	-0,721	-0,064	0,103	0,100	0,339	0,329	-0,127	0,120	-0,005	0,138	-0,079	0,032	0,127	-0,087	-0,108	-0,065	0,016	-0,020
p - 1	-0,536	0,024	0,444	0,040	-0,063	-0,062	-0,208	-0,203	0,078	-0,074	0,003	-0,085	0,049	-0,020	-0,078	0,054	0,067	0,040	-0,010	0,012
p5 - 0	0,789	-0,200	-0,542	0,189	0,237	0,082	0,293	0,260	-0,034	0,211	-0,060	-0,015	-0,062	0,255	-0,045	-0,041	0,000	-0,047	0,006	0,005
p5 - 1	-0,592	0,150	0,407	-0,142	-0,177	-0,061	-0,219	-0,195	0,025	-0,158	0,045	0,011	0,046	-0,191	0,034	0,030	0,000	0,035	-0,004	-0,004
pn - 0	0,072	-0,708	-0,583	-0,607	-0,189	-0,014	-0,021	-0,030	0,127	-0,106	0,119	-0,113	0,004	-0,042	0,005	0,069	0,066	-0,036	0,109	-0,047
pn - 1	-0,054	0,531	0,438	0,455	0,142	0,010	0,016	0,022	-0,095	0,079	-0,089	0,085	-0,003	0,032	-0,004	-0,052	-0,050	0,027	-0,082	0,035
pn5 - 0	0,254	-0,648	-0,486	-0,432	-0,210	-0,011	0,016	-0,004	0,194	-0,074	0,188	0,036	0,211	-0,073	0,062	-0,083	-0,031	-0,009	-0,079	0,031
pn5 - 1	-0,231	0,589	0,442	0,393	0,190	0,010	-0,015	0,004	-0,176	0,067	-0,170	-0,033	-0,192	0,066	-0,056	0,076	0,028	0,008	0,072	-0,028
ag - 0	0,949	0,167	-0,807	0,281	-0,314	-0,054	-0,115	-0,018	0,196	-0,305	-0,270	0,037	0,038	-0,107	0,057	0,004	-0,055	0,033	-0,013	-0,012
ag - 1	-0,475	-0,084	0,403	-0,141	0,157	0,027	0,058	0,009	-0,098	0,152	0,135	-0,018	-0,019	0,054	-0,028	-0,002	0,028	-0,016	0,006	0,006
ag5 - 0	0,848	-0,039	-0,595	0,523	-0,112	-0,055	-0,110	-0,052	0,260	-0,149	-0,299	-0,124	0,043	0,161	-0,128	0,045	0,060	0,041	-0,021	0,015
ag5 - 1	-0,522	0,024	0,366	-0,322	0,069	0,034	0,068	0,032	-0,160	0,092	0,184	0,076	-0,026	-0,099	0,079	-0,028	-0,037	-0,025	0,013	-0,009
ff - 0	-0,772	0,299	0,518	-0,096	-0,366	0,208	-0,153	0,166	0,021	0,026	-0,052	0,210	-0,030	0,172	0,249	0,009	0,030	-0,012	-0,006	0,014
ff - 1	0,579	-0,224	-0,389	0,072	0,274	-0,156	0,114	-0,125	-0,016	-0,020	0,039	-0,158	0,023	-0,129	-0,187	-0,007	-0,023	0,009	0,004	-0,010
f - 0	-0,350	-0,267	0,555	-0,428	0,390	-0,410	-0,109	0,093	0,412	0,245	-0,163	-0,110	-0,067	0,033	-0,131	-0,117	-0,036	0,008	0,000	0,008
f - 1	0,262	0,200	-0,416	0,321	-0,293	0,308	0,082	-0,070	-0,309	-0,184	0,123	0,083	0,051	-0,025	0,098	0,088	0,027	-0,006	0,000	-0,006
r - 0	-0,656	0,272	0,102	-0,130	-0,168	0,365	0,614	0,506	0,437	-0,217	0,114	-0,086	-0,165	-0,029	-0,033	0,003	-0,022	0,103	0,005	0,029
r - 1	0,403	-0,167	-0,062	0,080	0,104	-0,225	-0,378	-0,311	-0,269	0,134	-0,070	0,053	0,102	0,018	0,020	-0,002	0,013	-0,063	-0,003	-0,018
r5 - 0	-0,527	-0,316	0,036	0,132	-0,328	0,206	0,174	-0,330	-0,046	0,001	0,027	-0,210	0,010	0,085	-0,025	0,040	-0,062	-0,043	0,007	0,041

r5 - 1	0,703	0,422	-0,048	-0,177	0,437	-0,275	-0,233	0,440	0,062	-0,001	-0,037	0,279	-0,013	-0,113	0,033	-0,053	0,083	0,058	-0,010	-0,055
cy - 0	-0,417	-0,344	-0,250	0,068	0,291	0,204	-0,304	0,072	-0,101	-0,087	0,045	0,002	-0,017	0,049	-0,004	-0,008	-0,078	0,049	0,013	0,026
cy - 1	0,678	0,559	0,406	-0,110	-0,473	-0,332	0,495	-0,117	0,164	0,141	-0,073	-0,003	0,028	-0,080	0,007	0,014	0,126	-0,079	-0,020	-0,042
cy5 - 0	-0,394	-0,375	-0,144	-0,068	0,166	0,270	-0,223	0,033	0,032	-0,084	-0,012	0,082	-0,030	0,044	-0,076	-0,004	0,035	-0,051	-0,007	0,011
cy5 - 1	0,788	0,749	0,288	0,136	-0,333	-0,540	0,447	-0,066	-0,064	0,167	0,024	-0,163	0,060	-0,087	0,152	0,008	-0,071	0,102	0,014	-0,022
tr - 0	-0,413	0,757	-0,048	-0,009	0,254	-0,235	-0,122	-0,140	0,205	-0,259	-0,204	-0,099	0,035	0,007	0,157	-0,066	-0,050	-0,073	0,022	0,013
tr - 1	0,375	-0,689	0,044	0,009	-0,231	0,214	0,111	0,128	-0,186	0,236	0,185	0,090	-0,032	-0,006	-0,142	0,060	0,046	0,067	-0,020	-0,012
ch - 0	-0,555	-0,437	-0,103	0,229	-0,059	-0,233	0,094	0,062	-0,252	0,122	-0,044	-0,150	-0,011	-0,074	0,078	-0,037	-0,027	0,011	-0,003	0,001
ch - 1	0,740	0,583	0,137	-0,306	0,079	0,310	-0,126	-0,083	0,336	-0,163	0,059	0,200	0,015	0,099	-0,104	0,049	0,035	-0,014	0,004	-0,001
ch5 - 0	-0,573	-0,544	-0,111	0,059	0,017	-0,129	0,205	-0,009	0,114	0,027	-0,123	0,060	-0,083	-0,067	0,004	0,017	0,028	-0,070	-0,038	0,007
ch5 - 1	0,764	0,725	0,148	-0,079	-0,023	0,172	-0,274	0,012	-0,152	-0,036	0,163	-0,080	0,111	0,090	-0,006	-0,022	-0,037	0,093	0,050	-0,009
y - 0	-0,560	-0,675	-0,289	0,238	0,270	-0,124	0,059	0,033	-0,171	-0,158	-0,035	0,001	-0,030	-0,064	0,070	-0,135	0,097	0,064	0,009	-0,002
y - 1	0,509	0,614	0,263	-0,216	-0,246	0,113	-0,054	-0,030	0,156	0,144	0,032	-0,001	0,028	0,058	-0,064	0,123	-0,088	-0,058	-0,008	0,001
Z - 0	-0,747	-0,176	-0,060	0,224	0,315	-0,158	0,074	0,446	0,108	-0,005	-0,017	-0,055	0,233	0,039	0,078	0,226	0,010	-0,015	-0,004	-0,019
Z - 1	0,679	0,160	0,054	-0,203	-0,286	0,143	-0,067	-0,405	-0,098	0,005	0,015	0,050	-0,212	-0,036	-0,071	-0,206	-0,009	0,013	0,004	0,017
Z5 - 0	-0,646	-0,325	-0,090	0,145	-0,071	0,098	0,098	-0,335	0,167	0,009	-0,055	0,094	-0,072	0,078	0,018	-0,002	-0,033	0,033	-0,019	-0,083
Z5 - 1	0,862	0,434	0,120	-0,193	0,095	-0,131	-0,130	0,447	-0,223	-0,012	0,073	-0,125	0,096	-0,104	-0,024	0,003	0,044	-0,044	0,025	0,110
Cc - 0	0,467	-0,440	0,826	0,149	-0,286	-0,085	0,136	-0,263	-0,021	-0,031	0,302	0,068	0,067	-0,086	-0,219	0,063	0,271	0,311	-0,017	-0,019
Cc - 1	-0,288	0,271	-0,508	-0,091	0,176	0,052	-0,084	0,162	0,013	0,019	-0,186	-0,042	-0,041	0,053	0,135	-0,039	-0,167	-0,191	0,010	0,012

Annexe 13.1

Tableau 13.9 : Variation dans le choix des sites de nidification par les cincles plongeurs dans différentes régions d'études (tableau repris de Tyler & Ormerod 1994).

Table 9. Variation in choice of nest sites by Dippers in different study areas

		Natural nest sites (%)							*Artificial nest sites (%)*					
Source	No. of sites	*In/on rocks/ rock-faces*	*Water-fall*	*In bank*	*Tree root*	*In/on tree*	*In vegeta-tion*	*Total*	*Ledge/ crevice in/on/ below bridge*	*In wall (not under bridge)*	*Pipe/ culvert*	*Nest-box*	*Other*	*Total*
Shaw (1978)	1159	24.50	5.60	10.40	6.40	2.80	0.90	50.60	34.50	6.90	3.10	–	4.50	49.40
Wales 1986/87 (our study)	252	14.30	3.20	4.50	4.20	2.00	–	28.20	44.40	21.40	4.70	0.40	0.80	71.70
Robson (1956)	50	64.00	6.00	4.00	–	4.00	2.00	90.00	14.00	4.00	2.00	–	–	20.00
Hewson (1967)	12	8.30	–	–	–	–	–	8.30	83.30	8.30	–	–	–	91.70
Perry (1983)	41	–	–	10.00	5.00	–	–	15.00	78.00	2.00	5.00	–	–	85.00
Balat (1964)	66	34.80	–	–	10.60	1.50	–	46.90	33.30	3.00	–	16.60	–	52.90
Andersson and Wester (1975)	84	56.00	–	15.50	–	–	–	71.50	?	?	?	?	?	28.50
Efteland and Kylingstad (1984)	60	41.00	14*	–	–	–	–	55.00	45.00	–	–	–	–	45.00
Schmid (1985a)	180		4.40	–	4.40	–	0.60	9.40	11.10	14.50	–	65.00	–	90.60
Breitenmoser-Wursten (1988)	77	19.50	6.50	9.10	–	1.30	–	36.40	18.20	25.90	–	19.50	–	63.70
Czapulak (1988)	91	12.00	–	–	5.50	–	–	17.50	74.80	7.70	–	–	–	82.50

NOTES:
Some of the categories are ambiguous. For example, some sites under walls or pipes could be in or under bridges; most nest-box sites are also under bridges.
Efteland and Kyllingstad (1984) included waterfall sites with other sites as in buildings.

ANNEXE 13.2

Tableau 13.10 : Caractéristiques de l'habitat prises en compte par Buckton & Ormerod (1997) pour leur étude (« Use of a new standardized habitat survey for assessing the habitat preferences and distribution of upland river birds ». Bird Study 44, 327-337).

Habitat features recorded by the River Habitat Survey. In total, 148 variables were available, of which only 27 were not relevant to our sites, or were nominal and therefore unsuitable for data analysis.

Map-based information	Altitude, slope etc.
Predominant valley form	Such as deep V-shaped valley, asymmetrical floodplain
Riffles, pools and point bars	Numbers counted
Spot-checks (presence recorded at 10 points)	Bank material – e.g. bedrock, boulder, cobble Bank modifications – e.g. reinforced, resectioned Bank features – e.g. side bars, eroding or stable cliffs Channel substrate – e.g. bedrock, boulder Flow type – e.g. free fall (waterfalls), chutes, broken standing waves, smooth Channel modification – e.g. culverted, resectioned, reinforced, dam, ford Channel feature – e.g. exposed rocks, mid-channel bars, mature islands Riparian land use within 5 m of bank – e.g. urban, broad-leaved woodland, rough pasture Bank top and bank face vegetation structure based on presence of bryophytes, short herbs, grasses, tall herbs, scrub, and trees – bare (none), uniform (1 type), simple (2 or 3 types), complex (4 or more types) Channel vegetation types – e.g. bryophytes, emergent reeds/rushes, floating
Sweep-up (recorded as present or extensive, > 33 % of reach, unless otherwise stated)	Land use within 50 m of banktop – as spot-check definitions Bank profiles (natural / modified) – e.g. vertical, vertical and toe, steep, gentle, composite (mixture) Extent of tree and associated features – 6-point scale from none to continuous Extent of channel features – e.g. waterfalls, cascades, riffle-pools, runs, exposed boulders, channel bars, side bars
Dimensions and influences	Channel dimensions (m): bank height, banktop width, water width, water depth Artificial features – e.g. numbers of culverts, weirs, bridges, fords Evidence of recent management – e.g. dredging, mowing, weed-cutting Features of special interest – e.g. braided channel, debris dams, water meadow, bog Whether 33% or more of channel choked with vegetation Whether notable nuisance plant species present Brief description Diseased Alders