

Université Catholique de Louvain la Neuve
Ecole de Biologie

Université de Namur
Département de Biologie



Dynamique éco-évolutive des associations interspécifiques : Exemple des limicoles.

Rédigé par Maud de Saint Seine.

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
de Master de Biologie des Organismes et Ecologie.

Promoteurs : Michel Baguette (MNHN) et Nicolas Schtickzelle (ELIV-UCLouvain).

Année académique 2024-2025.

Résumé

De nombreuses espèces animales sont connues pour vivre en associations d'une ou plusieurs espèces. Elles sont formées sur des temps plus ou moins long et comprennent un nombre d'espèces et d'individus très variable. La littérature décrit un grand nombre d'hypothèses concernant les coûts et les bénéfices d'une vie en association intra- et interspécifique influant sur le fitness des individus. Plusieurs études décrivent leur composition ainsi que les liens phylogénétiques, morphologiques et comportementaux entre les espèces. Malgré tout, ces études se contredisent parfois. Notre travail consiste donc à reprendre certaines questions et en ouvrir de nouvelles quant à la formation et la dynamique de ces associations interspécifiques. Nous prenons l'exemple des limicoles (Charadriiformes) pour comprendre ces mécanismes. Ce groupe d'oiseaux à une écologie bien connue et diversifiée. Néanmoins, la formation de leurs associations reste peu documentée. Dix espèces de limicoles ont été observées en association sur le terrain, durant deux sessions, au Printemps et à l'Automne. Des tests de corrélations, Anova 1 et T-tests ont permis (1) de comparer et analyser les relations entre espèces, individus et associations, (2) de comprendre la dynamique en fonction des conditions saisonnières et journalières, (3) d'analyser les directions et distances interindividuelles qu'adoptent les individus et (4) de comprendre par une analyse des réseaux quelles, et à quelle fréquence, les espèces s'associent. Nous constatons que de façon générale, les espèces s'associent en fonction de leur proximité morphologique. Cependant, elles tendent à différer en termes de comportement d'alimentation (locomotion et comportement de capture. La proximité phylogénétique ne semble pas intervenir. Les associations ne semblent pas pouvoir être définies par la direction commune que prennent les individus car une partie importante n'en prend pas. De plus, l'analyse de ces directions devrait être considérée au niveau individuel et non de l'ensemble de l'association. Des études utilisent les distances entre individus pour considérer leur appartenance à une association. Nos résultats ont montré que ces distances dépendent des associations, des espèces et de facteurs environnementaux tels que la saison et la période de la journée. Il est donc peu judicieux de définir une distance stricte entre les individus sans prendre en compte les nombreux paramètres qui y ont une influence. Enfin, l'analyse réseau met en évidence des liens plus ou moins forts entre les espèces observées ainsi que la fréquence d'association entre elles. Elle permet de confirmer, schématiquement, la proximité morphologique entre les espèces les plus fréquemment observées en associations tels que les Bécasseaux variables (*Calidris alpina*), les Bécasseaux minutes (*Calidris minuta*), les Grands gravelots (*Charadrius hiaticula*), et Gravelots à collier interrompu (*Ochtodromus alexandrinus*).

Abstract

A lot of animal species are known to live in associations with one or more species. These associations form over varying periods of time and involve a variable number of species and individuals. The literature describes a large number of hypotheses around the costs and benefits of intra- and interspecific associations that influence individual fitness. Several studies describe their composition as well as the phylogenetic, morphological, and behavioural links between species. However, these studies sometimes contradict one another. Our work thus aims to revisit some of these questions and introduce new ones concerning the formation and dynamics of these interspecific associations. We use shorebirds (Charadriiformes) as an example to understand these mechanisms. This bird group has a well-known and diverse ecology. Nevertheless, the formation of their associations remains poorly documented. Ten shorebirds' species were observed in association in the field during two sessions, in Spring and Autumn. Correlation tests, ANOVA 1, and T-tests were used (1) to compare and analyse relationships between species, individuals, and associations, (2) to understand the dynamics based on seasonal and daily conditions, (3) to analyse the directions and inter-individual distances adopted by individuals, and (4) to understand, through network analysis, which species associate with each other and how frequently. We found that, in general, species associate based on their morphological proximity. However, they tend to differ in terms of feeding behaviour (locomotion and capture behaviour). Phylogenetic proximity does not seem to play a role. The associations cannot be defined by the common direction individuals take, as a significant proportion of them do not follow a common direction. Additionally, the analysis of these directions should be considered at the individual level rather than at the level of the entire association. Some studies use the distances between individuals to assess their membership in an association. Our results showed that these distances depend on the associations, species, and environmental factors such as season and time of day. It is therefore unwise to define a strict distance between individuals without considering the numerous parameters that influence it. Finally, the network analysis highlights stronger or weaker links between the observed species as well as the frequency of associations between them. It confirms, schematically, the morphological proximity of the species most frequently observed in associations, such as the Dunlin (*Calidris alpina*), the Little Stint (*Calidris minuta*), the Common Ringed Plover (*Charadrius hiaticula*), and the Kentish Plover (*Ochtodromus alexandrinus*).

Remerciements

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre de mon Master de Biologie des Organismes et Ecologie et encadré par les professeurs Michel Baguette (MNHN) et Nicolas Schtickzelle (ELIV-UCLouvain) que je remercie pour leur aide et leur présence. Merci à Lyse Hannier pour son aide sur le terrain et tout au long de cette étude. Merci à Monsieur et Madame Herrera chez qui nous avons logé durant nos semaines de terrain. Merci à Robin Schreiber, Sarah Cornet et Glenn le Floch pour leur aide et conseils en statistiques et l'utilisation de Gephi. Merci à ma famille, mes amis et Paul pour leur soutien durant cette année de travail.

Table des matières

Introduction.....	6
1- Définition fonctionnelle des associations intra- et interspécifiques.....	6
1.1- Bénéfices pour un individu de s'associer à d'autres.....	7
1.1-1. Avantages en termes d'acquisition de la nourriture.....	7
1.1-2. Avantages en termes d'évitement de la prédation.....	8
1.1-3. Interactions entre bénéfices alimentaires et évitement de la prédation.....	10
1.2- Coûts pour un individu de s'associer à d'autres.....	11
1.2-1. Compétition.....	11
1.2-2. Risque de prédation et de parasitisme.....	12
1.2-3. Comportements mal adaptés.....	12
1.3- Balance coût-bénéfice.....	12
1.3-1. Les variations d'effectif dans les associations.....	13
1.3-2. Composition des associations interspécifiques.....	13
2- Définition opérationnelle d'une association.....	14
3- Objectif de ce travail.....	15
3.1- Questions de recherche.....	16
3.2- Modèle biologique : les oiseaux limicoles.....	17
4- Edit.....	17
 Matériels et Méthodes	 17
1- Matériel biologique	17
2- Localisation et période d'observation	18
3- Prises de données	18
4- Détermination des variables	19
4.1- Comparaison des espèces en association interspécifiques.....	19
4.2- Relation entre les variables d'intérêt.....	21
4.3- Analyse réseau.....	24
5- Analyses statistique des variables.....	24
5.1- Comparaison des espèces en association interspécifiques.....	24
5.2- Relation entre les variables d'intérêt.....	25
5.3- Analyse réseau.....	25

Résultats	26
1- Comparaison des espèces en association interspécifiques.....	27
2- Relation entre variables.....	29
2.1- Changements de direction au sein des associations.....	29
2.2- Distances inter-individuelles.....	30
2.3- Relation entre diversité spécifique et abondance au sein des associations.....	35
3- Analyse réseau.....	36
Discussion	37
1- Caractéristiques des espèces en association interspécifique.....	37
2- Analyse des variables.....	41
2.1- Dynamique spatiale des associations.....	41
2.2- Distances inter-individuelles.....	43
2.2- Relation entre diversité spécifique et abondance au sein des associations.....	44
3- Analyse réseau.....	45
4- Limites et forces.....	47
Conclusion	48
1- Synthèse des résultats.....	48
2- Reprise des hypothèses liées au “keeping safe and fed”.....	49
3- Perspectives.....	49
Bibliographie	50
Annexes	59

Dynamique éco-évolutive des associations interspécifiques.

Introduction.

Les associations intra- et interspécifiques sont des objets biologiques fascinants car ils dépendent de la prise de décision que prennent différents individus de vivre ensemble. Dans le cas des associations intraspécifiques (ensemble d'individus de la même espèce vivant en même temps au même endroit), cette décision peut mener à l'évolution de structures sociales complexes qui reposent sur la sélection de comportements altruistes grâce à la forte proximité génétique entre individus (**fitness inclusif** et règle d'Hamilton : Hamilton 1963, 1964, Wilson 1975). Chez certaines espèces, des comportements altruistes peuvent également évoluer sans qu'il y ait parenté entre individus de la même espèce, sous condition de réciprocité : le coût de l'acte altruiste effectué par un individu vis-à-vis d'un autre sera dédommagé par le bénéfice provenant d'un acte similaire dans le futur (**altruisme réciproque** et règle du « *tit for tat* », Trivers 1971, Wilson 1975). La prise de décision que prennent des individus de se rassembler au sein d'associations interspécifiques (ensemble d'individus d'espèces différentes vivant en même temps au même endroit) va bien évidemment exclure toute base génétique aux comportements altruistes, et donc dépendre exclusivement de l'altruisme réciproque.

Dans cette introduction, nous allons dans un premier temps nous pencher sur la définition fonctionnelle d'une association, qu'elle soit intra- ou interspécifique. Notre question sera de définir quels sont les critères permettant de considérer qu'un ensemble d'individus non apparentés fonctionne en association. La prise de décision que prend un individu d'en rejoindre d'autres peut être évaluée à l'aune de la balance entre coûts et bénéfices qu'elle va engendrer sur sa survie et sa reproduction future. Nous allons donc rechercher dans la littérature les différentes hypothèses posées sur la relation entre association et fitness individuel, et les évaluer. Nous effectuerons cette démarche sur les deux types d'association, intra- et interspécifiques, en mentionnant les différences entre les deux le cas échéant. Dans un deuxième temps, nous tenterons de passer de cette définition fonctionnelle à une définition opérationnelle : comment, sur le terrain, est-il possible de définir si des individus observés ensemble forment une association ? Enfin, nous détaillerons l'objectif et les questions de recherche de ce mémoire et nous présenterons notre modèle biologique, les oiseaux limicoles.

1- Définition fonctionnelle des associations intra- et interspécifiques.

Comme mentionné ci-dessus, les associations d'individus non apparentés reposent sur l'émergence de comportements altruistes réciproques qui génèrent un bénéfice en termes de survie. Mais il s'avère que vivre ensemble va être coûteux. Dans ce paragraphe nous allons détailler quelles sont les différentes hypothèses sur cette **balance entre bénéfices et coûts de la vie en association**. Vu la richesse de la littérature à ce propos, nous allons privilégier les grands principes transcendant les grands groupes biologiques, aux dépens des cas particuliers certes intéressants mais peu informatifs dans notre recherche de généralité.

1.1- Bénéfices pour un individu de s'associer à d'autres.

Les hypothèses quant au bénéfice qu'un individu peut retirer en s'associant à d'autres peuvent être résumés en deux grandes familles : des avantages en termes **d'acquisition de la nourriture**, et des avantages en termes **d'évitement de la prédation**. Mais ces avantages ne sont pas mutuellement exclusifs et donc peuvent interagir.

1.1-1. Avantages en termes d'acquisition de la nourriture.

Les comportements altruistes réciproques peuvent être sélectionnés chez les individus en association grâce à l'**augmentation du taux de prise alimentaire** (*food intake rate*) et donc du fitness qu'ils procurent. Plusieurs mécanismes peuvent intervenir :

- La présence d'individus conspécifiques en un endroit donné fournit une information sur la présence et l'abondance de nourriture à cet emplacement, donc renseigne sur la **qualité du site d'alimentation** (Barnard & Thompson 1985, Bijleveld et al. 2010, 2012) ;
- Ce mécanisme fonctionne également dans le cas d'associations interspécifiques, où il peut être complété par le fait que différentes espèces peuvent mettre en commun des **capacités sensorielles complémentaires** pour localiser les sites d'alimentation (Boulay et al 2019). De plus une association ayant déjà exploité un espace retiendra les zones à éviter avant un certain temps, de régénération des ressources, ce qui rentabilisera le temps de recherche d'un nouveau site (Cody 1971) ;
- Suivant l'hypothèse du **centre de communication** de Ward et Zahavi (1973), dans les sites de repos (dortoirs, reposoirs) rassemblant des individus s'étant nourris sur différents

sites d'alimentation, les individus bien nourris servent de source d'information pour localiser les sites les plus productifs ;

- Sur les sites d'alimentation, les individus peuvent interagir en **copiant les comportements** d'acquisition de nourriture de leurs voisins pour optimiser le leur (Barnard & Thompson 1985, Goodale et al. 2020, Cestari et al. 2020), ou encore profiter de leur présence qui **modifie le comportement des proies** (« *beating effect* ») (Rand 1954). Pour des espèces ayant le même régime alimentaire, chasser en association permet un succès alimentaire plus important, compensant les coûts liés à la compétition et la recherche alimentaire (Stensland et al. 2003, Goodale et al. 2020).

1.1-2. *Avantages en termes d'évitement de la prédation.*

Les comportements altruistes réciproques peuvent également être sélectionnés chez les individus en association grâce à une diminution de la prédation qui augmente *ipso facto* le fitness des participants. Ici encore, plusieurs mécanismes peuvent intervenir :

- La présence de conspécifiques en un endroit donné permet à chaque individu d'obtenir des **informations sur le risque de prédation** (Valone 2007). S'ils sont nombreux dans un site donné, alors celui-ci est potentiellement sûr ;
- L'hypothèse d'yeux multiples (« *many eyes hypothesis* »), proposée par Pulliam (1973) se base sur le fait que chaque individu, solitaire ou non, alloue une quantité de temps et d'énergie non négligeable à la vigilance, auditive ou visuelle (Stensland et al. 2003). La formation d'une association permet de **réduire le budget temporel consacré par chaque individu à être vigilant** (Barnard & Thompson 1985, Stensland et al. 2003), et donc de libérer du temps pour pouvoir réaliser d'autres activités importantes telle que la recherche de nourriture. Pulliam (1973) et Barnard et Thompson (1985) montrent qu'il n'y a pas de corrélation entre le moment où un individu est vigilant et celui où un autre membre de l'association l'est. Mais tous deux répondent à un même stimulus (bruit, mouvement...) (Pulliam 1973). La probabilité de détecter un prédateur est directement proportionnelle à la taille de l'association (Pulliam 1973, Barnard et Thompson 1985). Des cris ou des mouvements particuliers permettront de répandre rapidement l'information au sein de

l'association, ce qui permet une réaction et donc un évitement du danger plus efficace (Pulliam 1973, Barnard & Thompson 1985, Elgar 1989, Burger & Gochfeld 1991) ;

- Certains individus pourraient profiter de ce phénomène pour tricher et réduire leur vigilance, et ainsi augmenter leur temps de recherche alimentaire (Barnard et Thompson 1985, Krebs & Davies 1993). La stratégie la plus stable, pour ne pas nuire au fitness individuel, selon Axelrod et Hamilton (1981), serait que chaque individu pratique un taux de scan anti-prédateur équivalent à celui de son voisin faisant ainsi émerger un taux de scan coopératif à l'échelle de l'association. Un scan égoïste ne permettrait pas à un individu de repérer le danger rapidement et donc réduirait sa survie (Pulliam et al. 1982).
- Dans le cas d'associations interspécifiques, différentes espèces peuvent mettre en commun des **capacités complémentaires de détection des prédateurs**, grâce à l'utilisation de capacités sensorielles variées, ou parce qu'ils n'utilisent pas les mêmes stratégies d'alimentation, ce qui leur permet d'avoir différentes périodes de vigilance (Barbosa 1995) ;
- En association inter- comme intraspécifique, il peut y avoir une spécialisation d'individus sentinelles. Étant plus efficaces, leurs alertes seront moins futiles, permettant une économie d'énergie de fuite (Lazarus 1979a, Greig-Smith 1981). En contrepartie, dans certains cas, ces sentinelles auront un accès privilégié à la nourriture, tandis que les autres individus auront plus de temps pour la recherche alimentaire en bénéficiant des alertes (Swynnerton 1915, Hino 1998) ;
- L'hypothèse de confusion avance que lorsqu'une association est attaquée, elle produira, grâce au transfert d'information entre ses membres, une réponse simultanée et coordonnée, dans le but de diminuer la vulnérabilité de chaque individu. Cette réponse, auditive ou visuelle, tend à **rendre le prédateur confus pour diminuer son succès** d'attaque (Morse 1977). En effet, il aura du mal à se focaliser sur un individu car sa vision ou son ouïe seront déstabilisées (Barnard & Thompson 1985, Stensland et al. 2003) ;
- L'hypothèse « d'effet de dilution » signifie que **l'augmentation de l'effectif d'une association s'accompagne d'une diminution de la probabilité qu'un individu donné soit prédaté** (Hamilton 1971, Duncan & Vigne 1979, Foster & Treherne 1981, Barnard

& Thompson 1985, Ydenberg & Dill 1986, Stensland et al. 2003). De plus, le fait qu'un individu soit ciblé par un prédateur laisse le temps aux autres membres de l'association de s'enfuir (Barnard & Thompson 1985).

- La distance entre les individus va influencer sur leur risque de prédation. Un prédateur va préférentiellement se focaliser sur un individu plus isolé ou ayant un domaine vital, donc une distance avec ses voisins, plus important (Hamilton 1971). Ces individus plus éloignés seront d'autant plus désavantagés qu'ils ne recevront pas, ou moins, les alarmes de l'associations. Les individus isolés ou périphériques compensent donc par plus de vigilance, comme l'indique une relation négative entre le taux de vigilance et le nombre de voisins proches (Krebs 1974). On voit alors apparaitre, par sélection naturelle, l'effet de « *selfish herd* ».
- L'hypothèse du « *selfish herd* », ou troupeau égoïste, proposée par Hamilton (1971), propose que la répartition des individus au sein d'une association, provoque des avantages asymétriques. Se situer au milieu de l'association serait avantageux en termes de protection face aux prédateurs, et d'obtention de nourriture de qualité, mais engendre une compétition plus importante due à la concentration des individus (Barnard & Thompson 1985). Au contraire, se trouver en périphérie nécessite un taux de vigilance accrue car les individus sont plus susceptibles d'être choisis par des prédateurs (Hamilton 1971, Barnard & Thompson 1985). De plus, en périphérie, la qualité alimentaire de la nourriture peut être réduite mais la quantité disponible par individu peut s'accroître (Barnard & Thompson 1985).

1.1-3. *Interactions entre bénéfices alimentaires et évitement de la prédation.*

La diminution du temps de vigilance permet aux individus participants à une association de libérer du temps pour s'alimenter. Et un individu bien nourri a plus de chance d'échapper à un prédateur.

Augmentation du taux d'alimentation et diminution de la prédation interagissent donc pour augmenter le fitness des individus vivant en association et peuvent expliquer la sélection de comportement altruistes réciproques. Comme ces deux bénéfices distincts sont chacun directement proportionnels au nombre de participants présents, on pourrait s'attendre à ce que l'effectif des associations augmente sans limite. Ce n'est manifestement pas le cas dans le monde réel, et cela s'explique car la vie en association présente également des coûts.

1.2- Coûts pour un individu de s'associer à d'autres.

Ces coûts sont principalement de trois ordres : augmentation de la compétition pour des ressources, risque de prédation et de parasitisme.

1.2-1. Compétition.

La formation d'une association peut induire de la compétition entre ses membres si les ressources partagées sont en quantité limitée. Augmentant avec la taille de l'association (Stensland et al. 2003, Cestari et al. 2020), la compétition peut concerner tout élément de la niche écologique que les individus partagent (Stensland et al. 2003). En ce qui concerne les ressources alimentaires :

- Le taux d'alimentation (*food intake rate*) dépendra de la distribution des ressources au sein du site d'alimentation et de la présence ou absence d'individus compétiteurs dans l'association, qu'ils soient de la même espèce ou non (Krebs et al. 1972) ;
- La compétition pour les ressources alimentaires peut mener à des comportements d'agression, coûteux en énergie (Smallegange & van der Meer 2009). Pour pallier la compétition et maximiser son taux d'alimentation en minimisant la perte d'énergie, certains individus s'orientent vers le kleptoparasitisme. Ce comportement consiste au vol de la nourriture d'un individu, l'ayant cherché et attrapé, par un kleptoparasite. Il est d'autant plus courant que les ressources alimentaires sont coûteuses à trouver (Barnard & Thompson 1985).
- La compétition peut s'intensifier par suite de la fuite des proies à l'approche des membres de l'association (Goss-Custard 1980). La diminution subséquente de la quantité de nourriture, peut entraîner une diminution de l'effectif de l'association, ou une réduction de sa densité par augmentation de la distance entre les individus (Barnard & Thompson 1985, Vahl et al. 2007) ;
- Certains individus vont changer de stratégie d'alimentation pour réduire la compétition avec leurs voisins (Barbosa 1995). Parfois pour s'orienter vers une alimentation moins qualitative (Barbosa 1995, Goodale et al. 2020). Cela est d'autant plus courant chez des

espèces se nourrissant à vue car elles ont besoin de plus d'espace pour chasser (Barbosa 1995).

- En ce qui concerne la reproduction, dans un système monogame, la compétition diminuera les chances individuelles de trouver un partenaire sexuel dans un large groupe monospécifique (Stensland et al. 2003).

1.2-2. *Risque de prédation et de parasitisme.*

Des individus vivant en association représentent un stimulus plus détectable par un prédateur qu'un individu isolé (Barnard & Thompson 1985), ce qui augmente possiblement le risque de prédation. Vivre en groupe signifie aussi vivre entouré de mouvement permanent, de cris, d'alarmes, d'interactions entre individus. Il est donc très facile pour un individu d'être distrait. L'hypothèse de la « proie distraite » (“*distracted prey*”) (Chan et al. 2010a) suppose que ces distractions réduisent les capacités de détection et réaction face à un danger (Chan et al. 2010a). Enfin, les associations d'individus sont propices à la propagation de maladies (Alexander 1974).

1.2-3. *Comportements mal adaptés.*

La vie en association peut, dans certains cas, induire des comportements réduisant le fitness des individus la composant. Une fuite massive par exemple peut réduire le succès reproducteur d'individus coloniaux à néant ou quasiment. C'est le cas de Manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*), lorsque les adultes, portant leur unique œuf de l'année sur leurs pattes, fuient en panique, abandonnant leur descendance (Hammer et al. 2023). Ou encore de Flamants roses (*Phoenicopterus ruber*) nicheurs, effrayés par des stimuli inhabituels, qui décollent en piétinant l'unique œuf annuel de leurs congénères, réduisant à néant l'effort reproducteur annuel de toute une colonie (Johnson 1997).

1.3- *Balance coût-bénéfice.*

Pour que des individus s'associent, il faut que cela soit avantageux pour leur fitness et donc qu'ils trouvent dans l'association plus de bénéfices que de coûts. C'est cette balance entre bénéfices et coûts qui fait que les associations varient en effectif (nombre d'individus) et composition (nombre d'espèces).

1.3-1. *Les variations d'effectif dans les associations.*

L'effectif d'une association, tout comme sa durée, dépend du **contexte**, soit d'une série de variables environnementales, comme l'habitat, la densité en prédateurs (Stensland et al. 2003), la température (Barnard & Thompson 1985), la quantité de nourriture (Caraco 1979b), et la distance à un abri (Caraco et al. 1980). Ce contexte environnemental se conjugue à la **condition** de l'individu (âge, état sanitaire, niveau de satiété, sexe, familiarité ou parenté avec d'autres membres, ...) pour déterminer la décision qu'il prend de rejoindre l'association. De manière générale, les variations de l'effectif d'une association vont permettre l'optimisation des taux de vigilance individuels et du temps disponible à la recherche de nourriture, tout en minimisant les risques de compétition (Barnard & Thompson 1985, Stensland et al. 2003, Bijleveld et al. 2012). Optimisation des budgets temporels et minimisation de la compétition sont les deux paramètres permettant de comprendre comment est modulé l'augmentation ou la diminution de l'effectif de l'association, pour, *in fine*, maximiser le fitness des individus qui la composent (Hassall et al. 2005). Un modèle verbal propose (1) que l'effectif total des associations interspécifiques soit généralement plus élevé que celui des associations intraspécifiques, et (2) qu'il y ait moins d'individus par espèces en association interspécifique qu'en intraspécifique (Cestari et al. 2020). Cette différence d'effectifs s'expliquerait par une réduction du coût lié à la compétition si les espèces au sein d'une association interspécifique ont des niches alimentaires ne fusse que légèrement différentes (Cestari et al. 2020). Peut s'ajouter à cela un bénéfice en termes d'augmentation de la vigilance coopérative si les espèces ont des comportements de scan anti-prédateurs qui soient complémentaires (Barbosa 1995).

1.3-2. *Composition des associations interspécifiques.*

Avant d'atteindre un effectif plafond, une association interspécifique se forme donc par l'altruisme réciproque entre individus d'espèces différentes. On peut distinguer différents types d'association interspécifiques en fonction :

- De la proximité phylogénétique des espèces. Dans 55% des cas, elles appartiennent à une même lignée évolutive (Boulay et al. 2019), ou sont morphologiquement et/ou physiologiquement proches (Cestari et al. 2020b). Ces proximités peuvent générer des **recouvrements de niches écologiques** et donc une augmentation de la compétition (Boulay

et al. 2019). La flexibilité écologique et la dispersion phylogénétique des espèces au sein des associations sont alors favorisées (Harper et al. 1961) ;

- Certaines espèces vont avoir des **intérêts particuliers** à s'associer à d'autres. Des individus kleptoparasites vont privilégier une association avec des individus d'espèces faciles à parasiter par exemple (Barnard & Thompson 1985). D'autres vont s'associer en fonction de leurs complémentarités en termes de vigilance, stratégies de recherche de nourriture... (Barnard & Thompson 1985) ;
- La vie en association interspécifique peut engendrer des processus évolutifs entre espèces partenaires, se traduisant par **la convergence ou la divergence de caractères**, ayant pour but respectivement de favoriser la communication ou de limiter la compétition interspécifique et les risques d'hybridation. Les divergences ou déplacement de caractères peuvent apparaître au niveau des comportements, mais aussi de la physiologie, de la morphologie et de l'écologie des espèces partenaires (Brown & Wilson 1956, Moynihan 1968). A l'instar du mimétisme social, la divergence de caractères permet aussi de troubler le prédateur en lui imposant des difficultés à former une seule « image de chasse » pour localiser et choisir sa proie (Moynihan 1968) ;
- La communication entre espèces est facilitée par le **mimétisme social**, qui permet la formation et le maintien de la cohésion d'une association interspécifique par adaptation de signaux visuels, auditifs... (Moynihan 1968, Cody 1973a). Il y a **convergence des caractères** de signalisation entre espèces différentes, qui sont souvent l'extension de comportements préexistants utilisés en association intraspécifiques (Moynihan 1968). Ils permettent une compréhension mutuelle interspécifique assurant une coordination accrue entre les individus. On peut y retrouver un renforcement de l'effet de dilution et de la confusion du prédateur par exemple, si les individus d'espèces différentes paraissent être une seule et même espèce aux yeux des prédateurs (Barnard 1979).

2. Définition opérationnelle d'une association.

Nous allons ici essayer de proposer comment identifier une association, et comment la différencier d'un groupe. Nous définirons une association comme un ensemble d'individus prenant la décision de se joindre aux autres et d'interagir ensemble, ayant sa propre "raison d'être" (Nichols 1931, Powell

1979). Où chaque individu est relativement proche de ses voisins dans l'espace (Viscido & Shrestha 2015), dont les relations sociales ont co-évolué entre les espèces le composant (Moynihan 1962). Et où ils se déplacent de manière coordonnée (Nichols 1931, Cestari et al. 2020).

Nous considérons un groupe comme un ensemble neutre d'individus dont la co-occurrence est liée à l'exploitation commune d'une ressource locale, mais sans que les membres du groupe n'en tirent bénéfice. Au contraire, on s'attend que de cette exploitation d'une même ressource émergent des interactions négatives fortes allant jusqu'à des agressions physiques entre individus d'espèces différentes, qui dépassent la communication ritualisée découlant du mimétisme social au sein des associations interspécifiques. Dans ce cas, la répartition spatiale des individus sera bien différente de celle observée dans les associations, menant par exemple à l'apparition de comportements de territorialité interspécifique sur les sites d'alimentation.

Ce qui précède indique à quel point la distinction entre associations et groupes est subtile. Le point de départ de notre recherche consistera à valider empiriquement ces propositions théoriques, en les appliquant à notre modèle biologique, les oiseaux limicoles.

3. Objectif de ce travail.

Notre étude a pour but de mieux comprendre la dynamique éco-évolutive des associations interspécifiques, avec comme principal facteur limitant leur formation, le partitionnement des ressources entre individus d'espèces différentes. Notre hypothèse générale sur le fonctionnement du système biologique des associations interspécifiques est qu'elles fonctionnent suivant le principe "keeping safe and fed" de Cestari et al. (2020). Il suppose que plus une association est grande moins la compétition intraspécifique sera importante. Créant ainsi une balance positive entre bénéfices (alimentaire et sécuritaire) et coûts au sein d'une association. Nous allons tenter d'augmenter sa portée, en testant trois hypothèses, complémentaires, pour comprendre si et comment la niche écologique des espèces participantes peut moduler leurs associations.

Ces 3 hypothèses sont :

- Le conservatisme de la niche écologique (hypothèse neutre). Les espèces participant à une association ont des niches similaires. C'est le filtrage environnemental qui rassemble en association des espèces ayant des traits fonctionnels morphologiques, physiologiques et comportementaux similaires.
- La compétition entre espèces apparentées. Les associations interspécifiques sont formées d'espèces dont les niches écologiques ne se recouvrent pas complètement, afin de prévenir une compétition trop importante. Comme des espèces apparentées ont plus de risques de

partager la même niche, cette hypothèse implique que les associations sont formées d'espèces appartenant à des lignées différentes et ayant une écologie différente.

- La co-construction de niche. Les espèces participant à une association communiquent entre elles via des “*recipient traits*”, des signaux honnêtes, créant ainsi des conditions sociales bénéfiques pour le fitness des individus impliqués (Harrison & Whitehouse 2011). Dans cette situation, les associations sont formées par des espèces à l'écologie proche, donc phylogénétiquement proches.

Le critère permettant de différencier ces trois hypothèses est basé sur la comparaison entre la diversité phylogénétique et la diversité fonctionnelle des espèces au sein d'une association. La diversité phylogénétique (D_p) décrit la proximité des espèces dans l'arbre du vivant, alors que la diversité fonctionnelle (D_f) résume leur similarité en termes de niche écologique. Pour tester ces trois hypothèses, nous récolterons donc des données originales sur l'effectif et la composition spécifique d'associations interspécifiques, et nous déterminerons par des données bibliographiques la proximité phylogénétique des espèces, leur similarité de niche écologique, et leur possibilité de communiquer par des signaux honnêtes.

3.1- Questions de recherche.

Nos questions de recherche sont les suivantes :

- Documenter la dynamique des associations intra- et interspécifiques, leur composition et effectif. Nous observerons pour cela plusieurs associations composées d'espèces différentes. Nous tenterons d'appliquer les définitions d'associations et de groupes présentées plus haut. De plus, les données récoltées permettront de comparer diversité phylogénétique et fonctionnelle ;
- Tester le modèle verbal qui prédit que l'effectif des associations interspécifiques est supérieur aux associations intraspécifiques ;
- Comparer la dynamique d'associations intra- et interspécifiques
 - Peut-on observer un effectif à l'équilibre dans ces 2 types d'associations ? Ce qui traduirait une capacité de charge du site d'alimentation qui, arrivé à saturation, empêcherait l'arrivée d'un nouvel individu dans l'association, l'arrivée de l'un s'accompagnerait obligatoirement du départ d'un autre ?
 - Ou encore, est ce que les effectifs et composition de ces associations sont très volatiles dans le temps, reflétant une agrégation temporaire limitée à une courte période d'alimentation ?

3.2- *Modèle biologique : les oiseaux limicoles.*

Pour répondre au mieux à notre problématique, nous travaillerons sur les limicoles (Aves, Charadriiformes, *Charadri* et *Scolopaci*). Ce clade d'oiseaux faciles à observer forme des associations interspécifiques durant les périodes de migration et d'hivernage permettant de tester nos hypothèses et de travailler sur nos questions de recherche. Il existe plus de 215 espèces dont l'écologie est bien connue et qui présentent un répertoire de comportements et traits d'histoire de vie très varié, permettant une analyse relativement globale des mécanismes étudiés (e.a., Cramp & Simmons 1983, Colwell 2010, Billermann et al. 2022). De plus, une phylogénie datée a été récemment publiée, qui permet de retracer les relations évolutives entre les différentes lignées (Cerny & Natale 2022). Nous nous focaliserons sur un échantillon d'espèces nichant dans le Paléarctique, et observées lors de leur hivernage et/ou de leur migration de printemps et d'automne dans une zone humide d'importance internationale, la Camargue (delta du Rhône, France).

4. *Edit.*

L'introduction ci-dessus a été rédigée dans le cadre du cours d'Initiation à la recherche scientifique, LBOE2197. Les comparaisons initialement prévues entre les associations intra- et interspécifiques n'ont pas été possibles car les observations de terrain n'ont permis de voir que quelques associations intraspécifiques, soit sans activité, soit sur un temps trop court pour la prise de données. Il a donc fallu redéfinir certaines questions de recherche. L'étude de la dynamique des associations interspécifique reste cependant l'objectif premier de ce travail. Une première question concerne la recherche de l'influence de caractéristiques spécifiques (distance phylogénétique, caractères morphologiques et comportementaux) sur l'association des différentes espèces. Une deuxième question concerne la dynamique spatiale des associations, en étudiant les directions prises par les individus d'une même association et les distances qui les séparent. Une troisième question met en relation l'abondance des individus en relation avec la richesse spécifique de l'association. Enfin, une quatrième question vise à quantifier, via une analyse réseau, les relations entre les différentes espèces présentes dans les associations au sein de la zone d'étude.

Matériels et Méthodes

1. *Matériel biologique.*

Comme cité précédemment, le groupe des oiseaux limicoles (*Scolopacidae* et *Charadriidae*) est utilisé en tant que matériel biologique. Sur les 215 espèces connues dans le monde, 28 ont été observées sur le terrain dont 10 participants à des associations interspécifiques. Ces 28 espèces sont présentées dans le Tableau 3.

2. Localisation et période d'observation.

Les prises de données vidéos ont été faites de jour, en Camargue (France), et plus précisément à la Plage de Piémanson, la Digue à la mer et au Pont de Gau (parc ornithologique) (Image 1). La première session s'est déroulée du 1^{er} au 10 Avril 2024 lors de la migratoire de Printemps du Sud au Nord, en direction des sites de nidification. La session d'Automne, du 16 au 20 Septembre 2024 a permis de filmer les oiseaux sur la route inverse, vers les sites d'hivernage.



Image 1 : Carte de la Camargue où sont visibles la Plage de Piémanson, la Digue à la mer et la Réserve Ornithologique du Pont de Gau. (evasion-online.com)

3. Prises de données.

Chaque vidéo, filmée à partir d'un Lumix G90, avec objectif Panasonic Lumix 100-300 mm, en point fixe, dure environ 2 minutes, la durée pouvant varier en fonction de la réaction des individus, un envol ou le retrait de tous les individus du champ de la caméra.

Un groupe de limicoles est considéré comme une association (exemple sur l'Image 2) si les individus se nourrissent au même endroit, les espèces sont relativement mélangées et semblent s'accepter les unes les autres, voir s'apporter des bénéfices mutuels comme décrit dans l'introduction. Certaines associations sont composées de sous-parties, mais considérées comme une seule entité dans les

analyses. En effet, ces sous-groupes se regroupaient parfois pour se rediviser ensuite. Bien que partageant le même espace, certaines espèces ne semblaient pas faire partie des associations pour divers raisons (manque d'interaction, trop loin des autres espèces, elles allaient et venaient sans réaction des individus dans l'association...).

L'association est filmée d'une extrémité à l'autre ainsi que chaque sous-groupe perceptible par la caméra. Certains individus étant trop loin, il est plus complexe de les filmer, de les identifier et de les compter. C'est pourquoi le nombre des individus par espèce est estimé avec des intervalles.

Les vidéos sont faites à des horaires différentes, dépendantes des emplacements des associations et des horaires de passage.

Les données analysées furent toutes prises à la Plage de Piémanson à l'exception une association filmée au Pont de Gau. C'est la raison pour laquelle la localisation ne sera pas comptée comme une variable d'intérêt.



Image 2 : Association interspécifique composée de Bécasseaux variables et Bécasseaux minutes à la Plage de Piémanson, le 7 avril 2024 à 7h30. Photo @ Maud de Saint Seine.

4. Détermination des variables.

4.1- Comparaison des espèces en association interspécifique.

Dans un premier temps, l'analyse portera sur la manière dont les espèces s'associent en fonction de leurs caractéristiques phylogénétiques, comportementales et morphologiques (Tableau 1). La distance phylogénétique (dist_phylo) entre deux espèces est définie comme le nombre d'ancêtres communs qui sépare les deux espèces en question, sur base de l'arbre phylogénétique de Cerny et Natale (2022). Une variable de comparaison est utilisée entre les sous-ordres (diff_sous_ordre) de

limicoles, en l'occurrence, les *Charadrii* et *Scolopaci*. Il s'agit d'une variable binaire dont 0 décrit deux espèces du même sous-ordre, et 1 traduit des sous-ordres différents. La comparaison morphologique se fait à l'aide d'un index regroupant des caractéristiques morphologiques de chaque espèce (BSI ou Body Size Index). Cet index est tiré des données d'un article en cours de Baguette, Schtickzelle et al. L'index BSI d'une espèce est obtenu en effectuant une analyse en composante principale sur cinq variables morphologiques (longueur du corps, poids du corps, longueur du bec, longueur des pattes et longueur du doigt le plus long). Ce sont les coordonnées sur le premier axe de l'ACP qui fournissent le BSI de chaque espèce. La variable permettant de comparer nos paires d'espèces au sein des associations est calculée en soustrayant le BSI d'une espèce par celui de la seconde (Diff_BSI).

Enfin, les données de Baguette et al. (2023) sont reprises pour définir les comportements de locomotion (locomotion), de capture (capture) et de transport de l'alimentation (transport) pour permettre une comparaison entre chaque duo d'espèce. Ces différents comportements sont repris dans le Tableau 1. La différence entre les comportements des espèces (diff_locomotion, diff_capture et diff_transport) est traduite comme tel :

- 0 représente une similitude parfaite des comportements.
- 1 indique une différence partielle.
- 2 indique une différence totale.

Tableau 1 : liste des variables utilisées pour la comparaison des espèces en association interspécifique.

Variables	Définition	
Dist_phylo	Nombre d'ancêtres communs qui séparent deux espèces (Cerny et Natale, 2022).	
Diff_sous_ordre	La différence entre les sous ordres des espèces (<i>Charadrii</i> et <i>Scolopaci</i>) 0 = similaires ; 1 = différents.	
BSI	Body size index. Indice représentant les coordonnées de caractéristiques morphologiques sur une ACP (Baguette & Schtickzelle, en cours).	
Diff_BSI	Obtenu par la soustraction des BSI des espèces en duo.	
Diff_locomotion	Ces données sont tirées de l'article de Baguette et al. (2023). 0 = similarité totale des comportements. 1 = une seule différence. 2 = différence totale.	
	CW	Continuously walking.
	SRS	Stop-run-stop.
	CS	Continuously swimming.
Diff_capture	Ces données sont tirées de l'article de Baguette et al. (2023). 0 = similarité totale des comportements. 1 = une seule différence. 2 = différence totale.	
	PE	Pecking.
	PR	Probing.
	SW	Sweeping
Diff_transport	Ces données sont tirées de l'article de Baguette et al. (2023). 0 signifie une similarité totale des comportements entre les deux espèces. 1 indique une seule différence entre les duos d'espèces. 2 indique une différence totale entre les deux espèces.	
	BA	Ballistic.

	ST	Superficial tension.
	LI	Lingual.

4.2- Relation entre les variables d'intérêt.

Le Tableau 2 représente les variables utilisées dans cette analyse.

Pour étudier le pourcentage de changements de direction au cours du temps (pourcentage_chgmt), des données binaires (OUI/NON) ont été prises grâce au logiciel KINOVEA ([Kinovea-2023.1.2.exe](#)). Chacune est prise à un intervalle de 2 secondes, durant 40 secondes. Cette durée est choisie en fonction du temps durant lequel les individus (indiv_1 à indiv_5) sont visibles dans la majorité des vidéos. Cela sur 5 individus par vidéo. Il y a donc un total de 100 observations maximum par vidéo. Chaque individu est choisi au hasard ou en fonction du temps resté visible dans la vidéo. Les individus étant en mouvement, et la vidéo en point fixe, il est courant que certains individus sortent du champ de la caméra. Chaque vidéo n'est utilisée qu'une seule fois pour limiter le risque de pseudo-réplication. Un changement de direction (OUI) est considéré lorsque l'individu tourne son corps entier de 90°. Cela pour homogénéiser les données selon la distance à laquelle il se trouve, la netteté de la vidéo et les contraintes de l'environnement (un bon camouflage ou le passage d'un autre individu devant). Le pourcentage_chgmt représente donc le nombre de OUI sur les 40 secondes de suivi des individus.

Pour cette analyse, les variables indépendantes sont l'association (association), numérotées de 1 à 18 dans l'ordre chronologique des observations. Le sous_ordre, les espèces (espece et code_sp pour les initiales), le moment de la journée (moment_jour) qui est une variable binaire (AM/PM), la saison (Printemps/Automne) et la direction commune des associations (dir_commune). Cette dernière, binaire (OUI/NON), est une donnée d'observation de chaque vidéo. Elle décrit le fait que tous les individus présents dans l'échantillon (donc la vidéo) semblent aller dans une même direction (OUI) ou s'il ne paraît pas y avoir de sens commun (NON).



Image 3 : Photo de l'analyse de suivi des directions des individus sur le logiciel KIOVEA. Vidéo prise le 17 septembre à la Plage de Piémanson. On y voit une partie de l'association 6 composée de Bécasseaux variables, Bécasseaux minutes, Grand gravelots et Gravelot à collier interrompu. Photo @ Maud de Saint Seine.

L'analyse des distances entre individus est faite à l'aide du même logiciel KINOVEA. La distance séparant deux individus est mesurée toutes les secondes, durant 30 secondes. Le temps est défini de la même manière que pour l'analyse des directions. L'échelle utilisée est la taille moyenne d'une espèce présente. Néanmoins, la distance entre deux duos d'espèces n'est pas comparable car la profondeur de champs n'a pas été prise en compte (Image 4). Les individus d'un duo sont sélectionnés en fonction de leur position sur des plans les plus similaires possible. Cette analyse ne peut donc se faire qu'en comparant les tendances d'évolution de ces distances. Les variables « moyenne », « variance » et « pente » (calculée sur base d'une régression linéaire entre la distance en fonction du temps) ont donc été calculées pour chaque duo. Certaines associations n'ont pas été analysées car les vidéos prises ne le permettaient pas.

Les variables indépendantes utilisées pour comparer l'évolution des distances entre individus d'une même association sont l'«association», les «duos», le «moment_jour» et la «saison».



Image 4 : Photo de l'analyse des distances interindividuelles sur le logiciel KINOVEA. Vidéo prise le 17 septembre à la Plage de Piémanson. On y voit une partie de l'association 2 composée de Bécasseaux variables, Bécasseaux minutes, Grand gravelots et Gravelot à collier interrompu. Ici, seuls des Bécasseaux variables sont visibles au premier plan. Photo @ Maud de Saint Seine.

Pour l'analyse des directions comme des distances, les observations de chaque individu ou duo ont été pondérées. En effet, dû au déplacement des individus, beaucoup de données sont manquantes, induisant une différence de qualité d'information des variables dépendantes (indiv_ et duo). Pour remédier à cela, la variable « poids » est calculée. Elle représente le pourcentage de données observées sur le nombre de données maximales pour un individu/duo.

Enfin, l'analyse de la richesse spécifique des associations et de leur abondance en individus et espèces est réalisée avec 3 variables. La première est la richesse spécifique (rich_spe) représentant le nombre d'espèces présentes dans chaque association. La variable médiane_sp représente le nombre moyen d'individu de chaque espèce observée. L'abondance des individus de chaque espèce dans une association est estimée en utilisant une série de 5 (classe 1 : 1-5 individus, classe 2 : 6-25 individus...). Médiane_sp vaut donc 3 pour la classe 1, 15 pour la classe 2... Enfin, la variable abondance_indiv représente l'abondance totale des individus dans une association. Elle est calculée par l'addition des mediane_sp dans chaque association.

Tableau 2 : Liste des variables comparées.

Variables	Définition
Pourcentage_chgmt	Pourcentage de changement de direction (OUI) d'un individu au cours du temps.
Indiv_	Identifiant d'un individu dans une vidéo donnée (de indiv_1 à indiv_5).
Association	Numérotation des associations dans l'ordre chronologique des observations (de 1 à 18).
Code_sp	Initiales des espèces observées.
espece	Espece1 et espece2 lorsqu'on travaille sur un ensemble/duo.
Moment_jour	Matin (AM) et après-midi (PM).
Saison	Saison d'observation (Printemps et Automne).

Dir_commune	Estimation d'une potentielle direction commune (OUI/NON) entre les individus d'un même échantillon (vidéo).
Moyenne	Moyenne des distances observées pendant 30 secondes, entre deux individus.
Variance	Variance des distances observées pendant 30 secondes, entre deux individus. Renseigne sur la constance des distances interindividuelles.
Pente	Pente calculée à partir de la régression linéaire des distances en fonction du temps, entre deux individus. Indique si une distance augmente ou diminue au cours du temps.
Duo	Ensemble de deux individus ou espèce dont la relation est étudiée.
Rich_spe	Richesse spécifique dans une association.
Ind_esp	Nombre d'individu par espèces. Donnés sous forme d'intervalle.
Médiane _sp	Moyenne du nombre d'individu par espèce, calculé sur la base de Ind_esp.
Poids	Désigne le poids accordé à un individu selon la qualité des données le concernant. Il est calculé avec le pourcentage de données qu'il contient en fonction du nombre maximum de données qu'il pourrait apporter.

4.3- Analyse réseau.

Une analyse réseau est réalisée dans le but de visualiser les relations entre les différentes espèces observées dans les associations. À l'aide d'une matrice d'association contenant les espèces et le nombre de co-occurrences de chaque espèce avec une autre, le logiciel Gephi (Gephi 0.10) a permis de créer un sociogramme. La centralité et la force de liaison des espèces y sont calculées. La centralité représente le nombre d'espèces différentes avec lesquelles une espèce donnée s'associe. La force de liaison entre deux espèces dépend du nombre de fois où elles sont observées ensemble.

5. Analyse statistique des variables.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2023). Les packages utilisés sont « ggplot2 », « GGally », « stringr », « ggsignif » et « multcompView » pour les graphiques et la visualisation des données, « dylpr » pour fusionner des variables, faciliter l'interprétation et rassembler des variables en un objet, et « car » pour les tests de Levene.

Le logiciel d'intelligence artificielle ChatGPT (OpenAI, 2024) a aidé à comprendre et adapter certaines analyses.

5.1- Comparaison des espèces en association interspécifique.

Pour comprendre la relation entre les espèces s'associant en fonction de leurs caractéristiques morphologiques, comportementales et phylogénétiques, des tests de permutation sont réalisés avec le logiciel R. Ce type de test statistique, non paramétrique, permet de positionner la valeur observée d'une statistique par rapport à la distribution aléatoire des variables servant à la calculer. Ici, une

distribution aléatoire de paires d'espèces retrouvées dans nos associations est générée en tirant au hasard 1000 paires d'espèces. Les corrélations de nos variables d'intérêt (distance phylogénétique comportementales ou morphologiques) sont calculées sur ces paires d'espèces. Ensuite, est positionnée la valeur des corrélations observées au sein de ces distributions aléatoires, afin d'établir à quelle fréquence elles s'observaient par rapport à ces distributions dues au hasard.

5.2- Relation entre les variables d'intérêt.

Des tests statistiques de Student sont utilisés, via R, pour la comparaison de moyennes de deux groupes pour définir une potentielle différence significative entre elles. Le t-test est choisi car il reste suffisamment robuste malgré des données non-normales. Elles doivent néanmoins être indépendantes. Ces tests ont permis de comparer la variable `pourcentage_chgmt` en fonction de la saison, du moment de la journée, du sous-ordre des espèces et de `dir_commune`.

De la même façon, une comparaison entre les moyennes, variances et pentes des distances permet de mieux comprendre leur évolution au cours du temps en fonction de la saison et du moment de la journée.

Les tests d'analyse de variance à un facteur (`Anova1`) permettent de comparer la moyenne de plus de deux groupes d'une variable catégorielle. Ils nécessitent des données indépendantes pour chaque groupe. De même que pour le T-test, l'`Anova1` reste robuste avec des données non-normales. Si au moins une des moyennes est significativement différente des autres, un test de Tukey permet de faire des comparaisons multiples pour identifier la ou les moyennes en question. Il compare chaque paire de groupes et évalue la significativité des écarts entre les moyennes. Ces deux tests ont été utilisés pour comparer le `pourcentage_chgmt` en fonction des espèces et des associations ainsi que les 3 mesures de distance (moyenne, variance et pente) en fonction des duos et des associations.

Enfin, le lien entre les variables `richspe` et `abondance_indiv` est examiné grâce à une corrélation de Spearman. C'est une mesure non-paramétrique qui détermine l'intensité et le sens de la relation unidirectionnelle entre deux variables. Son coefficient ρ est compris entre -1 et 1. 0 indique une absence de corrélation. La même mesure est utilisée entre `riche_sp` et `médiane_sp` ainsi qu'entre `abondance_indiv` et `médiane_sp`.

5.3- Analyse réseau.

L'analyse réseau réalisée avec Gephi permet de visualiser les relations entre les différentes espèces observées dans les associations.

Le sociogramme qui en ressort comprend des nœuds, représentant les espèces, reliées ou non si elles ont été observées dans une même association. Avec les données utilisées, il est plus judicieux de choisir un sociogramme non-directionnel car l'analyse ne porte pas sur pas les effets d'une espèce envers une autre mais le lien que l'une à avec l'autre. Ce lien va donc dans les deux directions.

La centralité (échelonnée de 1 à 8) de chaque espèce est visible sur le sociogramme grâce à la taille des nœuds. Cela est permis grâce à un calcul des degrés, soit du nombre de connexions qu'un nœud possède. Plus le nœuds est gros, plus l'espèce correspondante s'associe avec de nombreuses espèces. La force de liaison (échelonnée de 1 à 14) entre les espèces est calculée en fonction du nombre de connexions que deux espèces ont l'une avec l'autre. Elle est représentée sur le sociogramme par l'épaisseur du lien qui les relie. Plus il est épais, plus la force est importante, donc les espèces s'associent souvent.

Le logiciel R permet ensuite de former des plots pour visualiser ces valeurs de centralité et de force de liaison pour chaque espèce.

Résultats

La liste des 28 espèces de limicoles observées au cours de nos deux saisons d'observation est présentée dans le Tableau 3.

Tableau 3 : Liste des espèces observées et leur implication dans des associations. Seules les espèces observées en association interspécifique, donc utilisées dans les analyses, ont des abréviations.

Espèces	Abréviations	Sous-ordre	Solitaires	Association Intraspécifique	Association Interspécifique
Avocette élégante <i>Recurvirostra avocetta</i>	Ra	Charadrii	X	X	X
Echasse blanche <i>Himantopus himantopus</i>	-	Charadrii	X	X	
Courlis cendré <i>Numenius arquata</i>	-	Scolopaci	X		
Courlis corlieu <i>Numenius phaeopus</i>	-	Scolopaci	X		
Bécasseau variable <i>Calidris alpina</i>	Ca	Scolopaci			X
Bécasseau cocorli <i>Calidris ferruginea</i>	Cf	Scolopaci			X
Bécasseau sanderling <i>Calidris alba</i>	-	Scolopaci	X		
Bécasseau minute <i>Calidris minuta</i>	Cm	Scolopaci	X		X
Combattant varié <i>Calidris pugnax</i>	Cp	Scolopaci	X		X

Barge à queue noire <i>Limosa limosa</i>	Ll	Scolopaci			X
Barge rousse <i>Limosa lapponica</i>	Llp	Scolopaci	X		X
Bécassine des marais <i>Gallinago gallinago</i>	-	Scolopaci	X		
Pluvier argenté <i>Pluvialis squatarola</i>	Ps	Charadrii	X	X	X
Tournepierre à collier <i>Arenaria interpres</i>	-	Scolopaci	X		
Grand gravelot <i>Charadrius hiaticula</i>	Ch	Charadrii	X	X	X
Gravelot à collier interrompu <i>Ochtodromus alexandrinus</i>	Oa	Charadrii	X		X
Petit gravelot <i>Thiornis dubius</i>	-	Charadrii	X		X
Chevalier gambette <i>Tringa totanus</i>	-	Scolopaci	X		
Chevalier arlequin <i>Tringa erythropus</i>	-	Scolopaci	X		
Chevalier aboyeur <i>Tringa nebularia</i>	-	Scolopaci	X	X	
Chevalier stagnatille <i>Tringa stagnatilis</i>	-	Scolopaci	X		
Chevalier sylvain <i>Tringa glareola</i>	-	Scolopaci	X		
Chevalier culblanc <i>Tringa ochropus</i>	-	Scolopaci	X		
Chevalier guignette <i>Actitis hypoleucos</i>	-	Scolopaci	X		
Huîtrier pie <i>Haematopus ostralegus</i>	-	Charadrii	X		
Vanneau huppé <i>Vanellus vanellus</i>	-	Charadrii	X		

1. Comparaison des espèces en association interspécifique.

Les résultats ne montrent pas de relation entre les espèces présentes dans les associations et la distance qui les sépare sur l'arbre phylogénétique consensuel de Cerny et Natale (2022) ($\rho = 0.101$, $p = 0.127$) (Figure 1, Annexe 1). Il n'y a pas non plus d'effet significatif d'une appartenance préférentielle à un des deux sous-ordres sur la présence des espèces au sein des associations observées ($\rho = 0.032$, $p = 0.369$) (Figure 2, Annexe 2).

Il y a une tendance à ce que les espèces présentes dans les associations diffèrent en termes de comportement de locomotion ($\rho = 0.124$, $p = 0.088$) (Figure 3, Annexe 3). Les espèces présentes dans les associations tendent à avoir un comportement de locomotion plus différent qu'attendu. Il en est de même pour le comportement de capture ($\rho = 0.133$, $p = 0.069$) (Figure 4, Annexe 4). Néanmoins,

les espèces présentes dans les associations ne se différencient pas en fonction de leurs comportements de transport ($\rho = 0.013$, $p = 0.45$) (Figure 5, Annexe 5).

Enfin, les espèces observées dans les associations ont tendance à avoir un indice de taille corporelle (BSI) similaires : la différence de BSI entre espèces associées est hautement significativement moindre qu'attendu sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire ($\rho = -0.247$, $p = 0.001$) (Figure 6, Annexe 6).

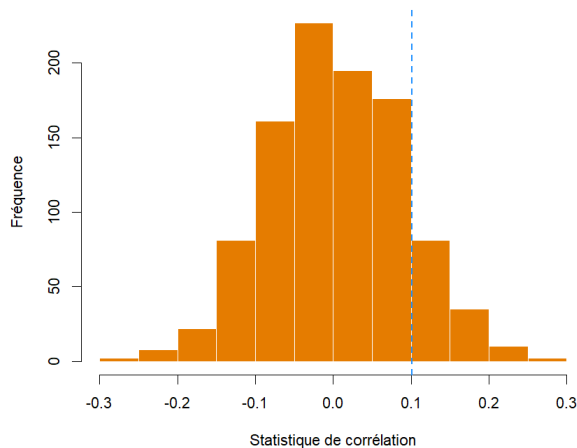


Figure 1 : Histogramme représentant la distribution aléatoire, créée par un test de permutation, de la corrélation entre les paires d'espèces et leur distance phylogénétique. La ligne bleue représente la corrélation des données observées.

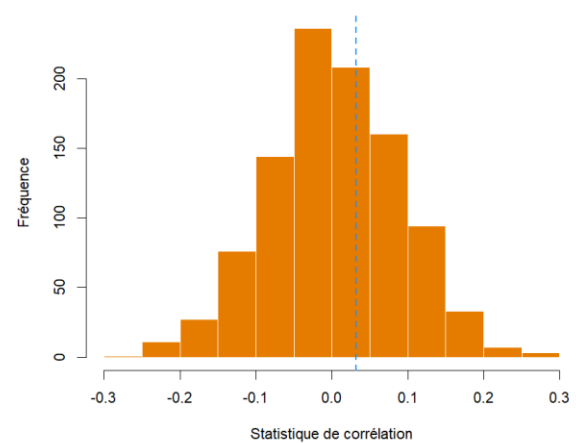


Figure 2 : Histogramme représentant la distribution aléatoire, créée par un test de permutation, de la corrélation entre les paires d'espèces et l'appartenance à un sous-ordre différent. La ligne bleue représente la corrélation des données observées.

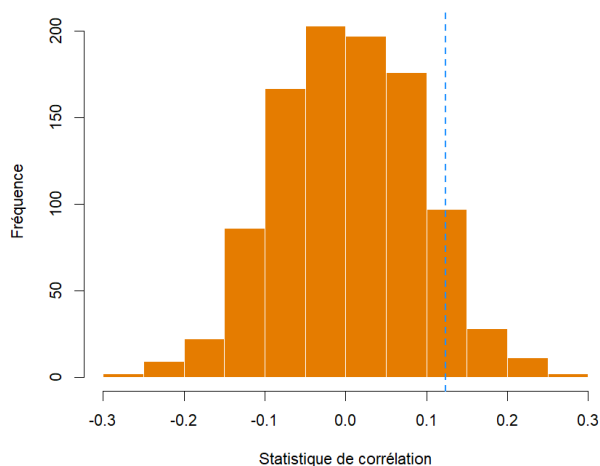


Figure 3 : Histogramme représentant la distribution aléatoire, créée par un test de permutation, de la corrélation entre les paires d'espèces et leur différence de comportement de locomotion. La ligne bleue représente la corrélation des données observées.

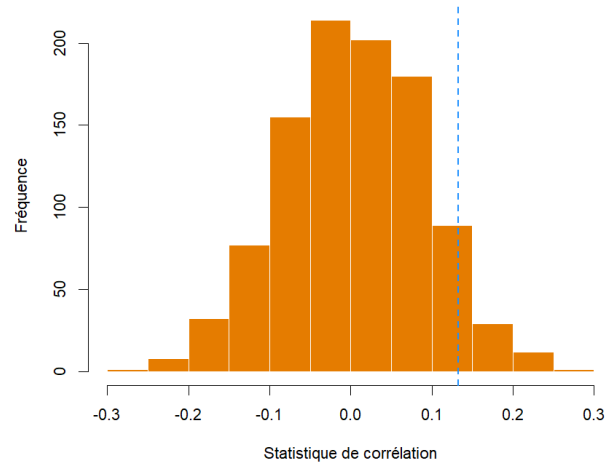


Figure 4 : Histogramme représentant la distribution aléatoire, créée par un test de permutation, de la corrélation entre les paires d'espèces et leur différence de comportement de capture. La ligne bleue représente la corrélation des données observées.

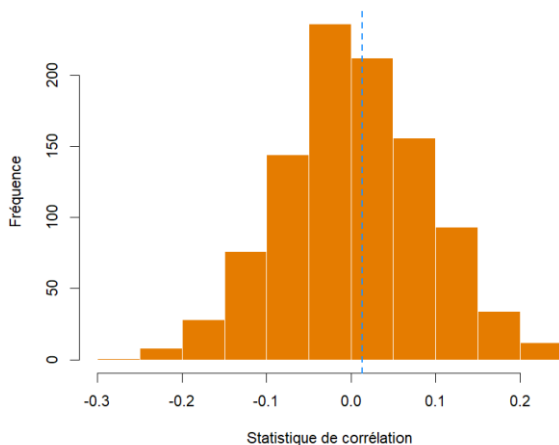


Figure 3 : Histogramme représentant la distribution aléatoire, créée par un test de permutation, de la corrélation entre les paires d'espèces et leur différence de comportement de transport. La ligne bleue représente la corrélation des données observées.

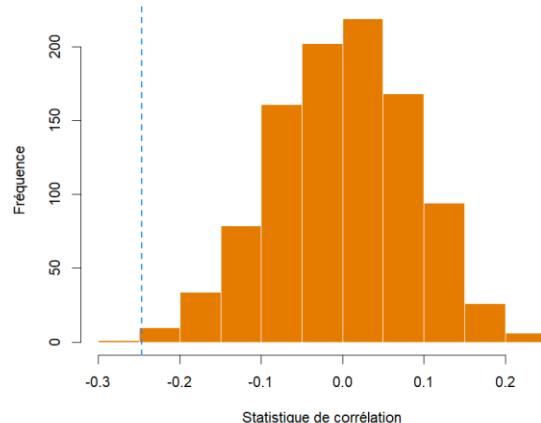


Figure 6 : Histogramme représentant la distribution aléatoire, créée par un test de permutation, de la corrélation entre les paires d'espèces et leur indice de taille corporelle (BSI). La ligne bleue représente la corrélation des données observées.

2. Relation entre variables.

2.1 Changements de direction au sein des associations.

Les comparaisons entre les moyennes des changements de direction des associations (pourcentage_chgmt) montrent une différence significative entre les moments de la journée ($p = 0.001$) (Annexe 7). Les individus changent plus fréquemment de direction l'après-midi que le matin. Il en est de même entre les saisons avec une différence significative du taux de changement de direction (pourcentage_chgmt) entre le Printemps et l'Automne ($p = 0.001$). Les individus changent plus fréquemment de sens au Printemps (Annexe 8). Il y a aussi une différence significative entre les moyennes de changement de direction en fonction des associations ($p = 0.001$) (Figure 7) et en fonction des espèces ($p = 0.001$) (Figure 8). On y voit que les espèces qui diffèrent sont les Barges à queues noires avec les Bécasseaux variables, les Bécasseaux minutes et les deux espèces de Gravelots. Les différences sont marquées par des lettres différentes sur les Figures.

Les changements de directions paraissent donc dépendre, entre autres de la composition spécifique des associations, de l'espèce elle-même et des conditions environnementales (heure/météo).

Cependant, il n'y a pas de différence significative entre les changements de direction et l'appartenance à un des deux sous-ordres ($p = 0.185$) (Annexe 9).

Il existe très logiquement une différence significative entre le changement de direction (moyenne du pourcentage_chgmt) en fonction de l'existence d'une direction commune (dir_commune) ($p = 0.001$)

(Figure 9), confirmant que les individus changent moins de direction lorsqu'ils sont dans une association qui semble avoir une direction commune.

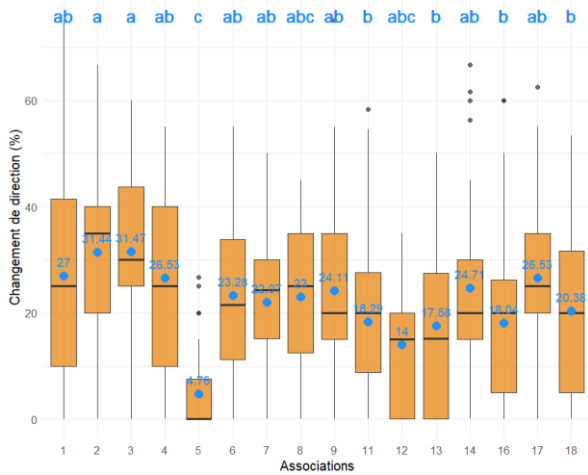


Figure 7: Boxplot représentant la répartition des changements de direction (pourcentage_chgmt) en fonction des associations.

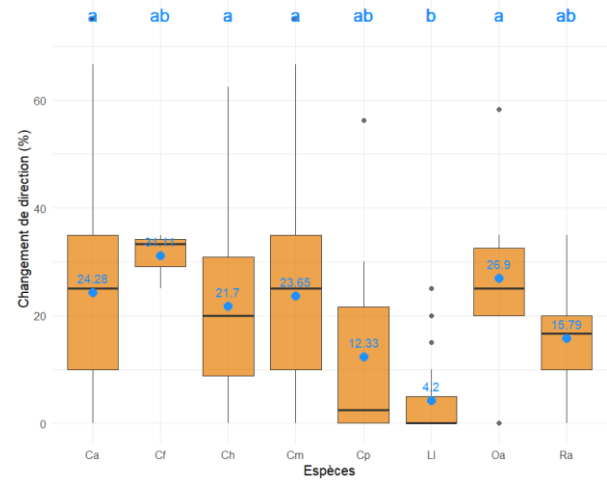


Figure 8: Boxplot représentant la répartition des changements de direction (pourcentage_chgmt) en fonction des espèces. Les abréviations des noms d'espèces se trouvent dans les tableaux 3 et 4.

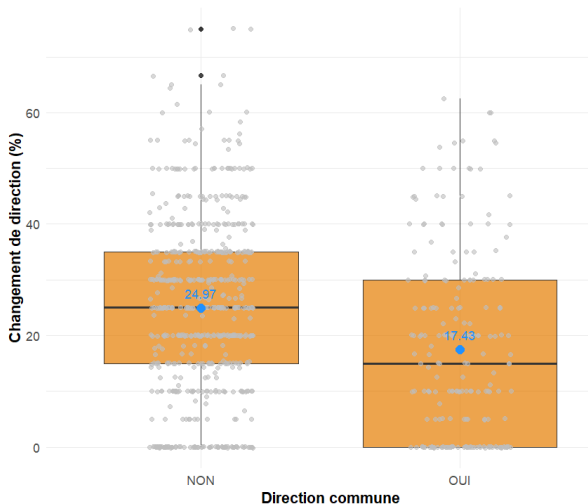


Figure 9: Boxplot représentant la répartition des changements de direction (pourcentage_chgmt) en fonction de la direction de l'association (dir_commune).

2.2- Distances inter-individuelles.

Tableau 4 : Liste des associations et des espèces les composant.

Associations	Espèces (français)	Espèces (latin)	Abréviations
1	Bécasseau variable	<i>Calidris alpina</i>	Ca
	Bécasseau minute	<i>Calidris minuta</i>	Cm
	Bécasseau cocorli	<i>Calidris ferruginea</i>	Cf
	Grand gravelot	<i>Charadrius hiaticula</i>	Ch
	Combattant varié	<i>Calidrix pugnax</i>	Cp
2	Bécasseau variable	<i>Calidris alpina</i>	Ca
	Bécasseau minute	<i>Calidris minuta</i>	Cm
	Bécasseau cocorli	<i>Calidris ferruginea</i>	Cf
	Grand gravelot	<i>Charadrius hiaticula</i>	Ch

3	Bécasseau variable Bécasseau minute Bécasseau cocorli Gravelot à collier interrompu Pluvie argenté	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Calidris ferruginea</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i> <i>Pluvialis squatarola</i>	Ca Cm Cf Oa Ps
4	Bécasseau variable Bécasseau minute Gravelot à collier interrompu	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i>	Ca Cm Oa
5	Barge à queue noire Combattant varié	<i>Limosa limosa</i> <i>Calidris pugnax</i>	Ll Cp
6	Bécasseau variable Bécasseau minute Grand gravelot Gravelot à collier interrompu	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i>	Ca Cm Ch Oa
7	Bécasseau variable Bécasseau minute Grand gravelot Gravelot à collier interrompu Avocette élégante	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i> <i>Recurvirostra avocetta</i>	Ca Cm Ch Oa Ra
8	Bécasseau minute Grand gravelot Gravelot à collier interrompu	<i>Calidris minuta</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i>	Cm Ch Oa
9	Bécasseau variable Bécasseau minute Grand gravelot Gravelot à collier interrompu Avocette élégante	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i> <i>Recurvirostra avocetta</i>	Ca Cm Ch Oa Ra
10	Bécasseau minute Gravelot à collier interrompu	<i>Calidris minuta</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i>	Cm Oa
11	Bécasseau variable Bécasseau minute Grand gravelot Gravelot à collier interrompu Avocette élégante	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i> <i>Recurvirostra avocetta</i>	Ca Cm Ch Oa Ra
12	Bécasseau minute Bécasseau cocorli Grand gravelot Gravelot à collier interrompu	<i>Calidris minuta</i> <i>Calidris ferruginea</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i>	Cm Cf Ch Oa
13	Bécasseau variable Bécasseau minute Bécasseau cocorli Grand gravelot Avocette élégante	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Calidris ferruginea</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Recurvirostra avocetta</i>	Ca Cm Cf Ch Ra
14	Bécasseau variable Bécasseau minute Combattant varié Grand gravelot Gravelot à collier interrompu Barge rousse	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Calidris pugnax</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i> <i>Limosa lapponica</i>	Ca Cm Cp Ch Oa Llp
15	Bécasseau minute Grand gravelot Gravelot à collier interrompu	<i>Calidris minuta</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i>	Cm Ch Oa

16	Bécasseau variable Bécasseau minute Bécasseau cocorli Grand gravelot Gravelot à collier interrompu Avocette élégante	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Calidris ferruginea</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i> <i>Recurvirostra avocetta</i>	Ca Cm Cf Ch Oa Ra
17	Bécasseau variable Bécasseau minute Bécasseau cocorli Grand gravelot Gravelot à collier interrompu Avocette élégante	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Calidris ferruginea</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i> <i>Recurvirostra avocetta</i>	Ca Cm Cf Ch Oa Ra
18	Bécasseau variable Bécasseau minute Bécasseau cocorli Grand gravelot Gravelot à collier interrompu	<i>Calidris alpina</i> <i>Calidris minuta</i> <i>Calidris ferruginea</i> <i>Charadrius hiaticula</i> <i>Ochthodromus alexandrinus</i>	Ca Cm Cf Ch Oa

Il n'y a pas de différence significative entre les distances inter-individuelles en fonction des saisons, que ce soit au niveau des moyennes ($p = 0.679$), des variances ($p = 0.225$) ou des pentes ($p = 0.337$). Il en est de même pour la période de la journée (moment_jour), au niveau des moyennes ($p = 0.448$), des variances ($p = 0.289$) ou des pentes ($p = 0.395$). Les individus ne sont donc pas plus éloignés et ne s'éloignent pas plus qu'ils ne se rapprochent en fonction de la saison ou du moment de la journée. De même, la constance des distances, montrée par la variance, n'est pas significativement différente entre les saisons ou la période de la journée.

Cependant, il y a une différence significative entre les distances des duos intra- et interspécifiques en fonction de la composition des associations (p-valeur des moyennes = 0.043, p-valeur des pentes = 0.042) (Figure 10 et 11). Les tests de Tukey précisent que les différences de moyennes se trouvent entre les associations 9-16 (ne se différenciant que par la présence de Bécasseaux cocorli dans l'association 9), et 9-18 (se différenciant par la présence de Bécasseaux cocorlis et l'absence d'Avocette élégante dans l'association 18).

Les différences de pentes, qui expliquent les variations de distance entre les individus au sein des différentes associations, se reflètent entre l'association 6 et plusieurs autres. Cette première est composée de Bécasseaux variables et Bécasseaux minutes, de Grands gravelots et de Gravelots à collier interrompu. On peut voir graphiquement (Figure 11) que c'est l'association dans laquelle les individus se rapprochent le plus les uns des autres. Les associations comparées ci-suit, ont des individus qui s'éloignent ou se rapprochent mais plus faiblement. Les différences entre les associations se jouent par ajout ou retrait de certaines espèces en comparaison. L'association 1 se différencie par l'ajout de Bécasseaux cocorlis et de Combattants variés, tandis que l'association 2 inclut des Bécasseaux cocorlis mais exclut les Gravelots à collier interrompu. L'association 3, quant

à elle, voit l'ajout de Bécasseaux cocorlis et de Pluviers argentés, tout en excluant les Grands gravelots. Une autre association, la 5, ne partage aucun individu avec l'association de base (6), tandis que les associations 7, 9 et 11 se caractérisent toutes par l'ajout d'Avocettes élégantes. L'association 14 inclut, en plus de Combattants variés, des Barges rousses, tandis que l'association 18 ajoute uniquement des Bécasseaux cocorlis. Ainsi, les différences entre l'association 6 et les autres sont marquées par des ajouts ou des suppressions d'espèces spécifiques, ce qui modifie la composition et la distance des individus dans chaque association.

Néanmoins, l'Anova ne montre pas de différence significative entre les variances ($p = 0.166$), ce qui implique la constance des distances au sein des associations. Malgré cela il semblerait que les variances soient différentes entre plusieurs associations (4-5 ($p = 0.078$), toutes deux totalement différentes, 4-9 ($p = 0.069$) se différenciant par la présence du Grand gravelot et de l'Avocette élégante dans la 9 et 4-18 ($p = 0.087$) se différenciant par la présence du Bécasseau cocorli et du Grand gravelot dans la 18) (Figure 12). Ces associations auraient donc des distances interindividuelles plus ou moins variantes, comparé aux autres.

Enfin, il y a une différence significative entre les moyennes ($p = 0.001$) et variances ($p = 0.006$) des différents duos. Les tests de Tukey précisent que les duos qui diffèrent au niveau des moyennes sont ceux marqués de lettre différentes sur la Figure 13. Le symbolisme est le même pour les variances des duos (Figure 14). Ce n'est pas le cas au niveau des pentes, il n'y a pas de différence significative entre les duos ($p = 0.326$) (Annexe 10). Ce qui signifie qu'il n'y a pas de duo d'espèces s'éloignant ou se rapprochant plus que d'autres.

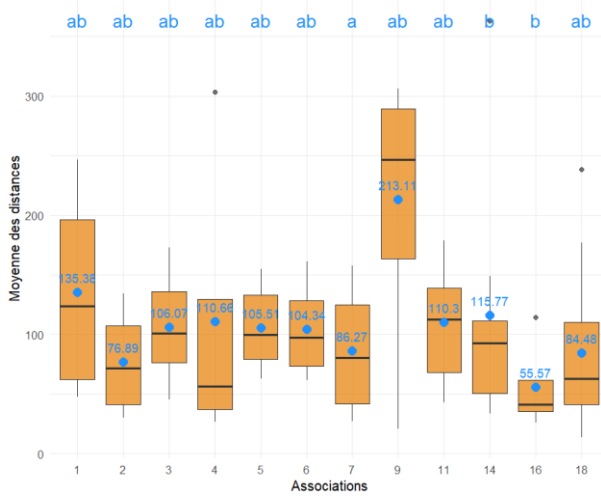


Figure 10 : Boxplot représentant la répartition des distances moyennes en fonction des associations.

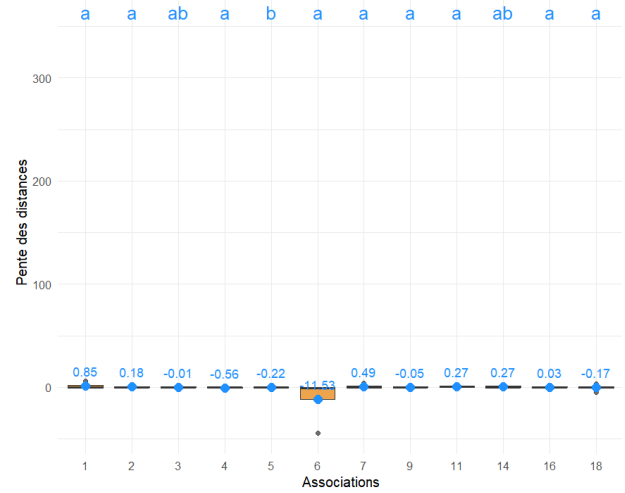


Figure 11 : Boxplot représentant la répartition des pentes des distances en fonction des associations. Donc l'éloignement ou le rapprochement des individus.

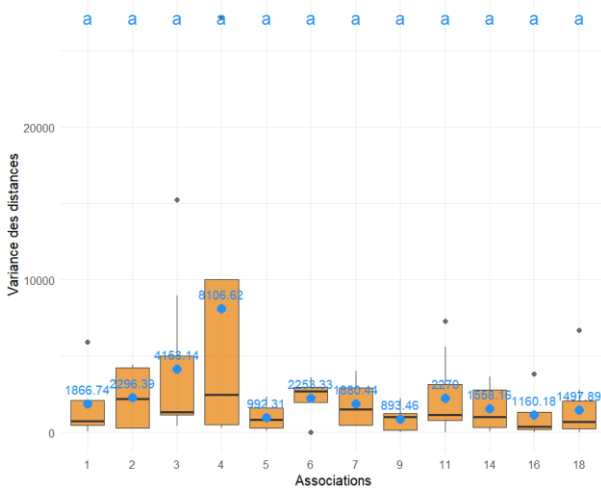


Figure 12 : Boxplot représentant la répartition des variances des distances en fonction des associations.

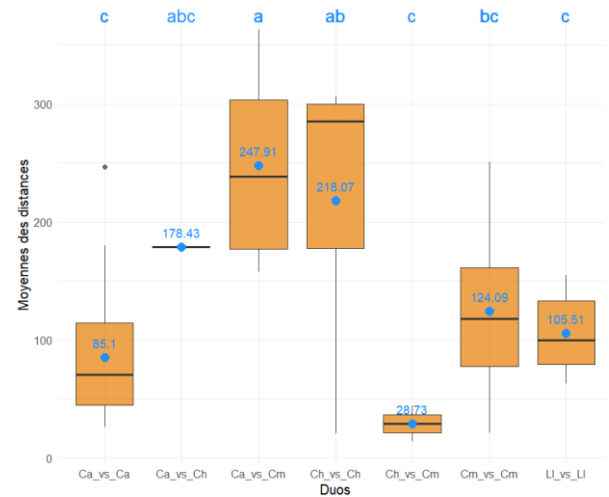


Figure 13 : Boxplot représentant la répartition des distances moyennes en fonction des duos d'espèces.

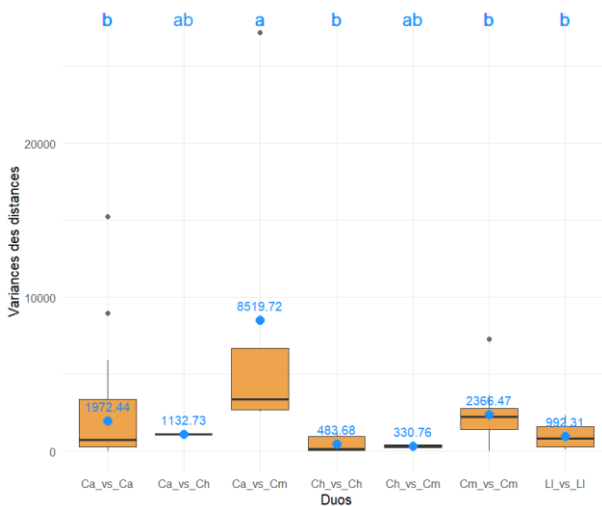


Figure 14: Boxplot représentant la répartition des variances des distances en fonction des duos d'espèces.

2.3- Relations entre diversité spécifique et abondance au sein des associations.

Les corrélations de Spearman ne montrent pas de relation significative entre les variables `rich_spe` et `mediane_sp` ($\rho = -0.035$ et $p = 0.761$). Il en est de même entre les variables `abondance_indiv` et `mediane_sp` ($\rho = 0.105$ et $p = 0.360$). Néanmoins, on voit graphiquement une tendance à l'augmentation d'une variable avec l'autre (Annexes 11 et 12).

Au contraire, le test de corrélation fait ressortir une relation forte entre les variables `abondance_indiv` et `rich_spe` ($\rho = 0.83$), et ce, de façon très significative ($p = 0.001$) (Figure 15).

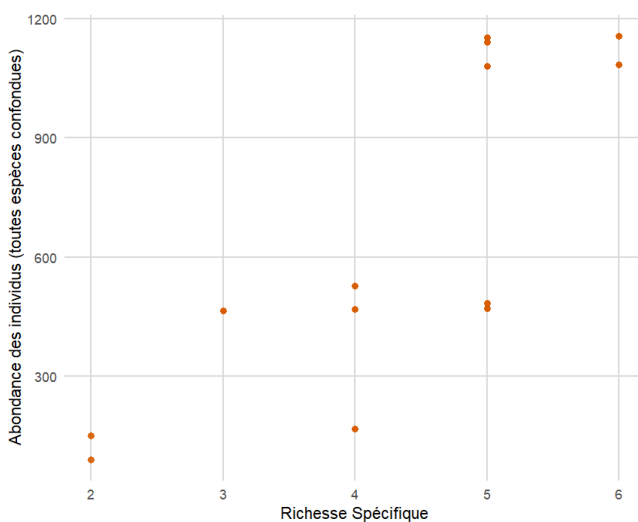


Figure 15: Corrélation de Spearman entre la Richesse Spécifique et l'abondance des individus, toutes espèces confondues ($\rho = 0.83$, $p\text{-valeur} = 2.2e-16$)

3. Analyse réseau.

L'analyse réseau des associations présentées dans les Tableaux 3 et 4 permet d'obtenir le sociogramme présenté sur la Figure 16. On peut y voir quatre espèces dominantes, le Bécasseau variable, le Bécasseau minute, le Grand gravelot et le Gravelot à collier interrompu. Chacune des espèces est reliée aux autres par un ou plusieurs liens.

Les résultats de la centralité et la force de liaison interspécifique sont présentés dans les Figures 17 et 18. Les espèces les plus centrales sont le Bécasseau variable et le Bécasseau cocorli avec chacune un lien avec 8 espèces différentes. A l'opposé, la Barge à queue noire ne possède qu'un seul lien, avec le Combattant varié. Sur le sociogramme (Figure 16), la centralité est représentée par la taille du nœud de l'espèce concernée. Plus ce nœud est grand, plus la centralité de l'espèces est importante. Les liens les plus importants se trouvent entre les Grands gravelots et les Bécasseaux minutes (14) ainsi qu'entre les Gravelots à collier interrompu et les Bécasseaux minutes (14). Suit la paire Bécasseaux minutes et Bécasseaux variables (13). Les liens entre les espèces sont plus épais, sur le sociogramme, si elles ont une force de liaison importante.

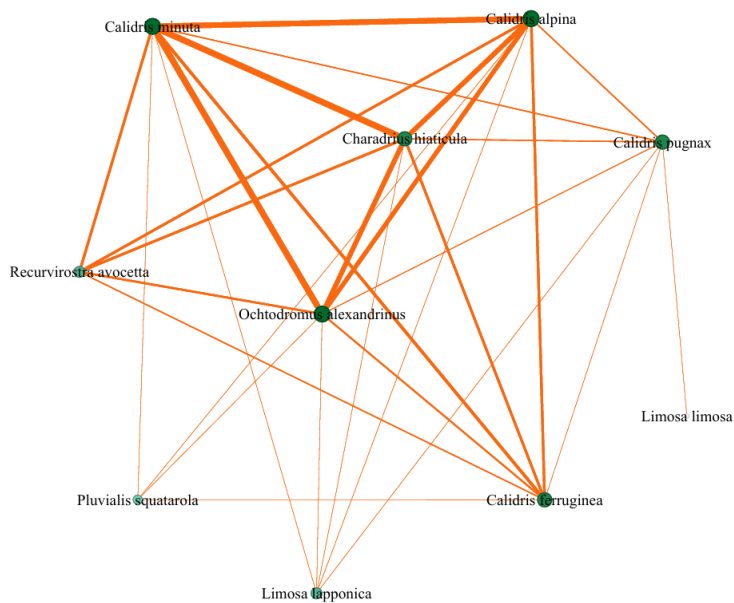


Figure 16 : Sociogramme représentant la relation entre les espèces observées en associations interspécifiques. La centralité des espèces et la force de liaison entre elles.

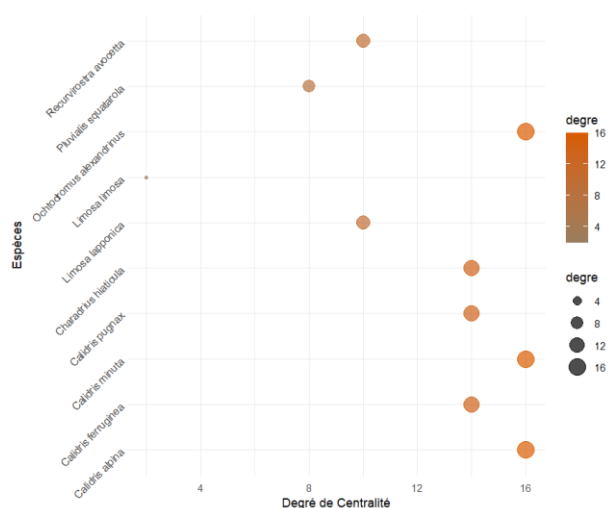


Figure 17 : Plot représentant la centralité des espèces.

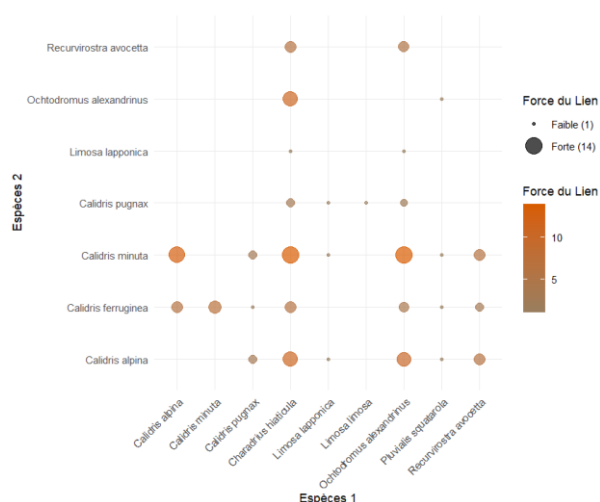


Figure 18 : Plot représentant la matrice de force de lien entre les espèces

Discussion

Notre étude tend à comprendre certains points de la dynamique des associations interspécifiques chez les oiseaux limicoles. Nous allons envisager successivement une comparaison des caractéristiques des espèces observées en association, la dynamique spatiale de ces associations, la relation entre diversité spécifique et abondance des individus et une analyse des relations entre espèces.

Le fait de ne pas avoir observé beaucoup d'association intraspécifique donne une première idée de l'importance de la formation des interspécifiques. Comme on le verra plus tard, la formation des associations peut aussi dépendre des facteurs environnementaux. Néanmoins, sur deux saisons d'observation, ce détail n'en est pas un. Avoir moins d'associations intraspécifique traduit potentiellement un manque d'intérêt des limicoles pour ces entités.

1. Caractéristiques des espèces en association interspécifique.

Nos résultats confirment ceux obtenus par Cestari (2020b), en montrant que les espèces ne s'associent pas en fonction de leur ressemblance phylogénétique. Elles s'associeraient donc au hasard avec des espèces phylogénétiquement plus ou moins éloignées. Il en est de même pour le sous-ordre auquel elles appartiennent, aucune préférence n'est relevée. Darwin (1859) avait pourtant émis l'hypothèse que les espèces apparentées ne s'associent pas pour éviter une compétition trop importante (Competition-Relatedness Hypothesis, CHR). La compétition évoquée est due au fait que les espèces apparentées ont une plus grande ressemblance phénotypique et sont donc plus proches sur les différentes dimensions de leurs niches écologiques que d'autres, plus éloignées dans l'arbre

phylogénétique (Webb et al. 2002, Wiens & Graham 2005). Selon la CHR, les associations interspécifiques devraient donc être composées d'espèces non-apparentées. Ce n'est pas ce qu'obtient Sebastián-González (2017) lorsqu'il étudie les limicoles. Ses résultats montrent la tendance inverse, les espèces s'associent entre apparentées. Peut-être parce qu'elles ont des habitats et phénotypes similaires (régime alimentaires, stratégie de recherche de nourriture). Néanmoins, il montre que chez certains oiseaux marins, la proximité phylogénétique n'est pas un caractère définissant la formation des associations. Il conclue ainsi que la structuration en association est principalement déterminée par des espèces partageant les mêmes préférences environnementales et ayant des interactions positives entre elles.

Un caractère important dans la communication interspécifique est la ressemblance dans les traits morphologiques. C'est ce que nos résultats semblent indiquer. Les espèces se ressemblant morphologiquement auront plus tendance à former des associations que les différentes.

Cestari (2020b) confirme en partie cela en démontrant qu'au sein d'une association, les poids et tailles de tarse des espèces sont similaires. De même, Moynihan (1962, 1968) montre que des signaux phénotypiques tels qu'un plumage ou des vocalisations proches (Harrison & Whitehouse 2011) entre autres permettent une meilleure communication interspécifique et ainsi, la construction de niche écologiques communes. Cela s'applique surtout pour certains traits, car pour éviter la compétition alimentaire par exemple, une différence de niche alimentaire reste importante (Goodale et al. 2020). En 1968, Moynihan parle de mimétisme social entre des espèces non-apparentées, confirmant dans un premier temps nos résultats précédents, et appuyant l'idée d'une évolution convergente des espèces formant des associations interspécifiques. Cela permet donc un meilleur contrôle de l'environnement dans lequel se trouve l'association et de la niche écologique formée par une complémentarité et une baisse de la compétition (Moynihan 1968, Goodale et al. 2020). Des avantages supplémentaires bénéficient à des espèces ayant des phénotypes proches. On y compte par exemple l'effet de confusion, accrue par le fait que des espèces similaires auront vraisemblablement les mêmes prédateurs, dont la présence sera d'autant plus facilement repérée que la communication sera meilleure (Moynihan 1968, Goodale et al. 2020).

Certaines études, comme énoncé en introduction, montrent un bénéfice inégal entre les espèces d'une association interspécifique selon certains traits morphologiques et comportementaux. Podolwki (1990) reprend cette idée en y ajoutant que des espèces de même taille éviteront ces inégalités. On peut alors penser que de grandes espèces ne seront pas plus visibles par les prédateurs et les plus petites ne seront pas dominées par les plus grandes.

Un autre facteur peut s'ajouter à la raison pour laquelle les espèces de limicoles qui s'associent sont morphologiquement proches ; la faible variété des habitats utilisées ne permettrait pas une séparation écologique entre ces espèces (Recher 1966).

Des études viennent cependant contredire les idées présentées sur la ressemblance des espèces dans une association. Certaines émettent l'hypothèse que des différences morphologiques, couplées aux différences comportementales, apportent des bénéfices complémentaires pour la recherche alimentaire et l'anti-prédation (Morse 1977, Berner & Grubb 1985, Goodale et al. 2020). Il y a alors une répartition, une direction et une intensité différentes des coûts et bénéfices entre les espèces (Morse 1977). Des divergences phénotypiques extrêmes (Silk et al. 2014) pourrait aussi permettre d'éviter la propagation de parasites au sein d'une association par exemple (Holt & Bonsall 2017, Goodale et al. 2020).

Comme mentionné plus haut, le risque d'une trop grande ressemblance des traits phénotypique entre les espèces est la superposition des niches trophiques et donc une augmentation de la compétition. Les résultats obtenus ici suggèrent une tendance des limicoles à s'associer avec des espèces dont les comportements de locomotion et de capture différents, contrairement au comportement de transport des proies dont la distribution au sein des associations semble résulter du hasard.

Moynihan (1962) et Davis et Smith (2001) complètent ce résultat en disant que les comportements diffèrent en fonction de la morphologie et des comportements globaux qui induisent une séparation spatiale de proies, besoins et techniques.

Le comportement d'association peut mener dans certains cas à une adaptation des comportements de recherche alimentaire ou à une divergence des micro-habitats utilisés pour minimiser la compétition (Moynihan 1962, Sealy 1973, Burger et al. 1977, Morse 1978, Wiley 1980, Powell 1985, King & Rappole 2001, Farine & Milburn 2013). Morse (1978) montre que certaines espèces adaptent leurs comportements de recherche alimentaire lorsqu'elles entrent en association. Deux espèces ayant la même façon de procéder lorsqu'elles sont séparées, vont différer une fois en association, toujours dans le but de réduire la compétition. Il peut arriver que l'abondance des proies soit en suffisance pour que les espèces n'aient pas à adapter leur comportements (Choi et al. 2017). Cela permet de penser que l'abondance de nourriture joue aussi un rôle très important, voir plus encore, pour la formation et le maintien des associations interspécifiques, bien que les deux soient nécessaires à prendre en compte (Choi et al. 2017).

Certaines espèces peuvent aussi s'associer en ayant déjà des comportements différents (Burger et al. 1977, Davis & Smith 2001, Choi et al. 2017).

Chez les limicoles, on retrouve une grande gamme de ressources alimentaires potentielles, permise par l'exploitation d'une belle diversité des micro-habitats, pour chaque espèce, assurant le maintien d'une activité quotidienne efficace et une compétition alimentaire réduite dans les associations (Almeida et al. 2017, Rubert 2021). Chaque espèce a donc une plasticité dans l'exploitation de ressources alimentaires (Snyder & Chesson 2003) lui permettant de s'adapter à l'environnement et à l'assemblage des espèces composant l'association dans laquelle elle se trouve (Almeida et al. 2017). Appuyant l'idée que les espèces au sein d'une association interspécifique ne partagent pas la même niche de recherche alimentaire (en termes de nourriture, comportement, temps et espace), Burger et al. (1977) citent les travaux de Recher (1966) concernant la spécialisation à des niches différentes selon les espèces. Chaque espèce, en fonction de sa morphologie et du milieu (hauteur de l'eau, marées...) évolue à des emplacements différents. Burger et al. (1977) donnent l'exemple des Pluviers préférant le sable humide, des Bécasseaux sanderlings et Chevaliers gambette plutôt adeptes de sable recouvert d'eau mais différant en d'autres points...

Ces différences et larges gammes de niches permettraient alors de ne pas avoir à se soucier des différences de taille entre les espèces. Les plus grandes ne vont pas obligatoirement dominer les plus petites et limiter leur succès alimentaire si chacune exploite des micro-habitats différents et que la nourriture est en abondance.

Malgré un chevauchement spatial important (Vuilleumier 1967, Choi et al. 2017), les espèces peuvent s'associer si elles diffèrent dans l'exploitation des ressources alimentaires (Vuilleumier 1967, Hoffman 1981). Deux espèces ayant le même régime alimentaire mais une technique de recherche (foraging) différentes, peuvent chercher des organismes de tailles différentes par exemple (Choi et al. 2017). C'est le principe d'un système coévolutif (Hoffman 1981).

Cette complémentarité peut aussi permettre aux espèces de sélectionner les associations dans lesquelles elles entrent (Berner & Grubb 1985).

Une espèce donnée peut par exemple profiter des comportements de recherche d'une autre (Moynihan 1962, King & Rappole 2001, Gordon & Harrison 2010, Harrison & Whitehouse 2011).

Un avantage à former de grandes associations intra- ou interspécifiques sera donc une plus grande probabilité de trouver rapidement de la nourriture (Pitcher 1982). Pour une association composée d'une seule espèce ce phénomène est simple car tous les individus ont le même comportement et donc peuvent comprendre et imiter celui des autres. Mais dans le cas de l'association entre plusieurs espèces, cet avantage peut être permis grâce à des comportements similaires ou proches et donc une meilleure communication autour de ces comportements (Pitcher 1982). Cet échange passif d'information est repris par Krebs et al. (1972, 1973) et Morse (1977), où les oiseaux imitent ceux qui ont le plus de succès alimentaire.

Dans la foulée de cette idée d'inspiration des comportements, Goodale et al. 2020 précise que ce mécanisme est facilité chez les espèces partageant les mêmes proies et techniques de chasse. En effet, cela permettrait de mieux comprendre les informations transmises par les individus chanceux, et donc d'augmenter ses propres chances. Se nourrir des mêmes proies avec des comportements similaires mais à des profondeurs différentes dans l'eau ou la vase (Recher 1966, Ntiamoa-Baidu et al. 1998) permettrait donc de réduire les risques de compétition.

Pour résumer, les différences ou similitudes de comportements de recherche alimentaire permettent une économie d'énergie et de temps en réduisant la compétition et augmentant l'entraide entre les individus et espèces (Moynihan 1968).

En complément de ces avantages en termes d'alimentation, il est également important de considérer le bénéfice anti-prédation résultant de la formation des associations interspécifiques (Buskirk 1976, Burger et al. 1977, Morse 1978, Berner & Grubb 1985).

2. Analyse des variables.

2.1- Dynamique spatiale des associations.

Nichols (1931) et Cestari et al. (2020) ont défini une association comme un ensemble d'individus évoluant dans une même direction. C'est ce que notre étude a tenté de vérifier en estimant le taux de changement de direction des individus. A première vue, on penserait que les individus changent peu de direction, en effet, ils changent, en moyenne, 23.01% du temps (Figure 19).

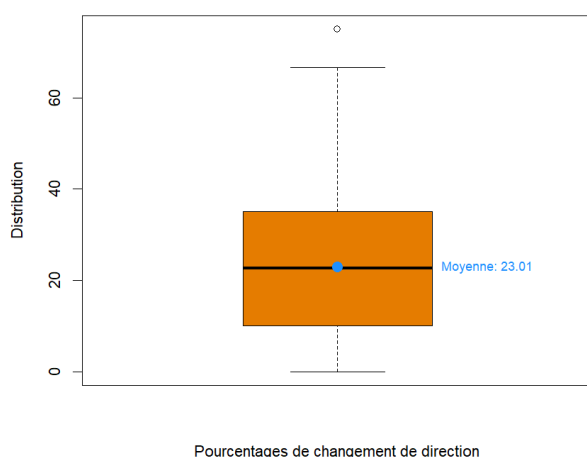


Figure 19 : Boxplot de la distribution des pourcentages de changement de direction.

Des observations visuelles et non analysées permettent de voir que la raison principale de ces changements est le déplacement pour la recherche alimentaire. Néanmoins, une autre raison pourrait intervenir, car plusieurs articles soulignent que l'activité de recherche alimentaire des oiseaux

diminue ou augmente avec des températures plus élevées pour des raisons de thermorégulation (Caraco 1979, Rupert 2021). De même, plus l'intensité de la lumière est importante, moins les individus sont actifs ou restent sur les zones d'alimentation (Ntiamoa-Baidu et al. 1998, Shimada 2002). Ces éléments sont dépendant des espèces (Ntiamoa-Baidu et al. 1998, Shimada 2002). Nos résultats montrent effectivement un pourcentage de changement de direction plus important l'après-midi et au Printemps donc aux périodes les plus chaudes des observations.

Les différences d'activité en fonction de la période de la journée ou de la saison peuvent aussi différer en raison des perturbations anthropiques (Rubert 2021). Ces paramètres pouvant être corrélés, il serait plus judicieux de considérer leur importance respective.

Le fait d'observer une différence entre le moment de la journée et la saison pourrait aussi être dû à la non-indépendance des données. Il est possible que les observations faites en Automne, ne comprennent que deux ou trois associations, filmées plusieurs jours d'affilés et considérées chacune et chaque jour comme différentes. Il suffit donc que chaque association garde le même rythme d'activité le long de la semaine pour avoir les mêmes résultats chaque jour et donc potentiellement les biaiser.

Certaines espèces changent moins régulièrement de direction que d'autres. Les Combattants variés et les Barges à queue noire notamment ont tendance à avoir une direction beaucoup plus régulière que les autres espèces observées. Toutefois, cela pourrait être dû au peu de données disponibles pour ces espèces, et le fait que la majorité des données proviennent de la même association (5), biaisant peut-être les interprétations.

Cette variation entre les espèces n'est pas liée aux sous-ordres auxquelles elles appartiennent.

La dynamique des associations paraît propre à chacune, du moins au niveau des changements de direction, ce qui est certainement corrélés avec la prise alimentaire. Cela est en partie traduit par le fait que la moyenne du taux de changement direction diffère d'une association à l'autre. On voit par exemple dans la Figure 7 que la cinquième association, composée de Combattants variés et les Barges à queue noire, confirme ce qui a été mesuré au niveau individuel. C'est-à-dire que les individus de cette association changent beaucoup moins souvent de sens que dans les autres. Au contraire, la seconde association, composée de Bécasseaux variables, Bécasseaux minutes, Bécasseaux cocorlis et de Grands gravelots, est celle dont le taux de changement de direction est le plus important. Il serait intéressant de pousser l'analyse en y incluant les facteurs environnants. L'association avec le plus faible taux de changement de direction est la seule observée au Pont de Gau. Ce site est en réserve et les oiseaux ont beaucoup moins d'interaction visuelle avec les humains que sur la Plage de Piémanson, située le long d'une route et de parkings touristiques. De plus la composition en espèces hors associations est plus variée au Pont de Gau ce qui influe certainement sur les comportements de

l'association observée. Enfin, l'association 5 se déplace dans une eau bien plus profonde. Bien que les deux espèces qui la composent soient plus grandes que celles de l'association 2, cela demande sûrement un plus grand effort et donc une perte d'énergie plus importante, de changer régulièrement de sens.

Le taux de changement de direction individuel est visible à l'échelle du groupe. On peut le voir en comparant les résultats obtenus au niveau des espèces et ceux au niveau de l'association. Autrement dit, certaines associations paraissent aller dans une direction donnée et, bien qu'elle soit composée d'individus changeant régulièrement de sens, la moyenne globale est plus faible que dans une association où aucune direction commune n'est visible. Wiley (1980) observe des *Thamnomanes* et *Myrmotherula* se déplaçant en bandes dans une direction générale. Il note que les individus font tous demi-tour ensemble, donc se déplacent de façon coordonnée comme le supposaient Nichols (1931) et Cestari et al. (2020). Lorsqu'on s'appuie sur ce phénomène pour décrire la dynamique d'une association, il faut donc préciser si la direction commune concerne le pattern général de l'association ou si elle est mesurée au niveau individuel.

Les différentes raisons de ces changements de direction n'ont pas été quantifiés dans cette étude mais on peut toutefois discuter des éléments pris en note. On voit d'abord que sur les 790 individus dont les changements de direction ont été mesurés, seuls 11 changent au moins une fois à la suite d'une interaction avec un autre. Certains se sont fait chasser, d'autres fuient un kleptoparasite, d'autres encore semblent apeurés par l'arrivée soudaine d'un tiers... Il serait alors intéressant de comprendre les subtilités de ces changements, car pour certains, la majorité, la seule raison visible est la recherche alimentaire. Mais dans un courant d'eau fort, où chaque individu semble avoir de la nourriture à profusion, un autre facteur entre certainement en jeu pour que cela soit bénéfique pour l'individu de dépenser de l'énergie dans un changement de sens.

2.2- Distances inter-individuelles.

De la même façon que pour les directions, notre étude vise à comprendre la position des individus par rapport aux autres au sein d'une association interspécifique.

On y voit par exemple que la saison ou la période de la journée n'influent pas sur la proximité des individus (moyenne) ni sur la constance (variance) ou la direction (pente) que prend l'évolution des distances inter-individuelles.

A l'instar des directions, la dynamique des associations diffère par les distances séparant les individus. Il serait alors pertinent de comprendre quels facteurs, en plus de l'espèce voisine, influent

sur la distance entre les individus. Est-ce un pur hasard ? Est-ce que certaines espèces ont des préférences pour d'autres ou en évitent certaines malgré leur association ? etc...

Pour cela, les analyses au niveau des duos d'espèces peuvent offrir une première perspective. Certains duos ont tendance à être plus éloignés que d'autres dans l'espace sans pour autant s'éloigner ou se rapprocher au cours du temps. Les résultats ne montrent étonnamment pas des distances plus courtes entre des duos formés d'une même espèce qu'entre des espèces différentes. Ce qui contredit les travaux de Wiley (1980), montrant que des individus de même espèce seront plus proches dans l'espace que des individus d'espèces différentes.

Pour aller plus loin dans cette analyse, il serait pertinent d'étudier l'environnement dans lequel se trouvent les associations. Une plus grande abondance de proies pourrait permettre de réduire le risque d'agression ou de tension qui éloignerait potentiellement les individus les uns des autres. Chacun supporterait plus facilement la proximité avec un congénère. Avoir une quantité de données plus importante permettrait de faire un réel lien entre les distances et les espèces. En effet, ici, les observations permettent de donner une idée générale et de poser certaines hypothèses, mais elles ne sont pas suffisantes pour tester cela de façon fiable. Il est possible d'imaginer par exemple que certaines espèces ont plus d'affinité pour d'autres et accepteraient donc plus de proximité avec elles qu'avec d'autre.

2.3- Relation entre diversité spécifique et abondance au sein des associations.

Nos résultats montrent une relation forte entre la richesse spécifique et le nombre d'individus dans une association, confirmant les observations de Cestari (2020). Ceci est permis par l'addition des individus d'une nouvelle espèce avec ceux déjà présents dans l'association. Notre travail et l'étude de Cestari montrent qu'en effet, l'ajout d'une espèce dans une association ne fait pas augmenter le nombre d'individu par espèce. Bien au contraire, cela fait diminuer le nombre relatif d'individus par espèce (Matthysen 1994, Cestari 2009, 2020). Le contraire mènerait à augmenter les risques de compétition intraspécifique (Cestari 2009) et serait donc néfaste pour le fitness des individus. Powell (1979) avait déjà cette même conclusion, disant que la taille d'une association interspécifique augmente par ajout d'espèce et non par ajout d'individu dont l'espèce est déjà présente.

Les résultats de notre analyse montrent aussi qu'il n'y a pas de relation entre l'augmentation du nombre d'individus dans l'association et le nombre d'individus par espèce.

Pour aller plus loin, des études montrent que la taille d'une association interspécifique dépend du moment de la journée, de la température et de la présence d'espèces migratrices (Elgar 1989, Maldonado-Coelho & Marini 2003). Il pourrait donc être intéressant d'ajouter ces facteurs

environnementaux à l'étude. De même, comme évoqué précédemment, la présence humaine est aussi importante pour comprendre la taille des associations. Myers (1983) observe par exemple, que plus il y a d'humains autour, plus l'association sera grande, probablement pour assurer une meilleure vigilance. Cependant, Cestari (2020) ne met pas en évidence de relation entre l'effectif de l'association et l'affluence humaine.

3. *Analyse réseau.*

De nombreuses études considèrent que le processus de formation des associations interspécifiques se fait au départ d'espèces noyaux, qui forment la base de l'association, et d'espèces périphériques qui les rejoignent (Winterbottom 1943, Davis 1946, Moynihan 1962). Les espèces noyaux sont donc celles autour desquelles s'organisent les associations. Elles sont très régulières et recherchées par les autres espèces dans la formation de ces associations (Davis 1946, Moynihan 1962). Les espèces périphériques profitent de la présence des noyaux sans être ni particulièrement néfastes ni particulièrement bénéfique pour ces dernières (Srinivasan et al., 2010). Les résultats de notre travail laissent penser que les Bécasseaux variables et cocorlis sont des espèces noyaux car elles sont plus centrales (Figure 16). Elles sont associées avec le plus grand nombre d'espèces différentes (Srinivasan et al., 2010). Les Bécasseaux minutes, les Gravelots à collier interrompu et les Grands gravelots dont la centralité n'est que peu inférieure, ont un rôle similaire. Au contraire, des espèces comme la Barge à queue noire ou le Pluvier argenté seraient considérés comme périphériques car il est plus rare de les voir dans des associations.

Il est généralement admis que les associations interspécifiques sont principalement formées d'espèces grégaires, habituées aux comportements sociaux (Greig-Smith 1978, Mori et al. 2001, Cestari 2009). Cependant, l'examen du Tableau 3 indique que ce n'est pas le cas ici. On y voit que la plupart des espèces observées en association se retrouvent aussi de façon isolée. De toutes les espèces vues en associations interspécifiques, seuls les Bécasseaux variables, cocorlis et les Barges à queue noire n'ont pas été observé de façon isolée mais uniquement en association interspécifique. Ce qui n'empêche pas l'existence d'individus isolés qui n'auraient pas été aperçus.

Davis (1946) et Winterbottom (1949) ont classifié les espèces formant des associations interspécifiques en fonction du rôle qu'elles y jouent et de l'occurrence à laquelle on les y trouve. La classification finale de Winterbottom (1949), résume les deux idées ainsi :

- Espèces « noyaux ».
- Espèces « noyaux accidentelle ».
- Espèces « régulières ».

- Espèces « accidentelles régulières ».
- Espèces « accidentelles ». Ce sont certainement celles que les autres articles appellent « périphériques » (Srinivasan et al. 2010).

Les espèces noyaux ont généralement plus d'individus que les périphériques (Winterbottom 1943, Rand 1954, Srinivasan et al., 2010). Cela n'est pas solidement vérifiable avec nos observations présentées ici et il faudrait être avoir des connaissances plus précises sur le rôle des différentes espèces observées. Cela étant, les Bécasseaux variables et minutes sont généralement les plus nombreux dans nos associations, suivis des deux espèces de Gravelots. Par contre, les Bécasseaux cocorlis ne sont jamais observés par plus de 3 individus dans une même association, alors que le sociogramme (Figure 16) les expose comme une espèce centrale et donc potentiellement « noyaux ». Le Bécasseau cocorli pourrait donc être considéré comme une espèce « noyaux accidentelle ».

La force de liaison entre les espèces, présenté dans les Figure 16 et 18, devrait être plus intense entre des espèces similaires, si l'on suit le raisonnement de Buskirk (1976). Cela rejoint le début de notre discussion lorsqu'a été évoqué le fait que les espèces s'associent avec celles ayant un BSI (Body Size Index) proche du leur. De plus, Buskirk (1976) suggère que les espèces les plus vulnérables s'associeront de préférence à d'autres espèces plutôt que de rester en association intraspécifique, plus petites, pour réduire les risques de prédation. Enfin, il est plus sûr de s'associer avec des espèces ayant des comportements et des traits phénotypiques similaires pour des raisons d'anti-prédation d'une part et pour faciliter une meilleure communication, d'autre part (Buskirk 1976). Les résultats de l'article de Baguette, Schtickzelle et al. (En cours) confirment cette hypothèse. Sur la Figure 20 on voit que les espèces que nous avons le plus observées dans les mêmes associations interspécifiques, ont des BSI très proches (Bécasseaux variables (alpi), les Grands gravelots (hiat) et Gravelots à collier interrompu (alex)...)

Le sociogramme présenté sur la Figure 16 montre que les espèces qui s'associent le plus fréquemment ensemble (représenté par la force de liaison) ont des BSI proches. Mais elles ne s'associent pas avec plus d'espèces dont le BSI est proche du leur qu'éloigné (représenté par la centralité).

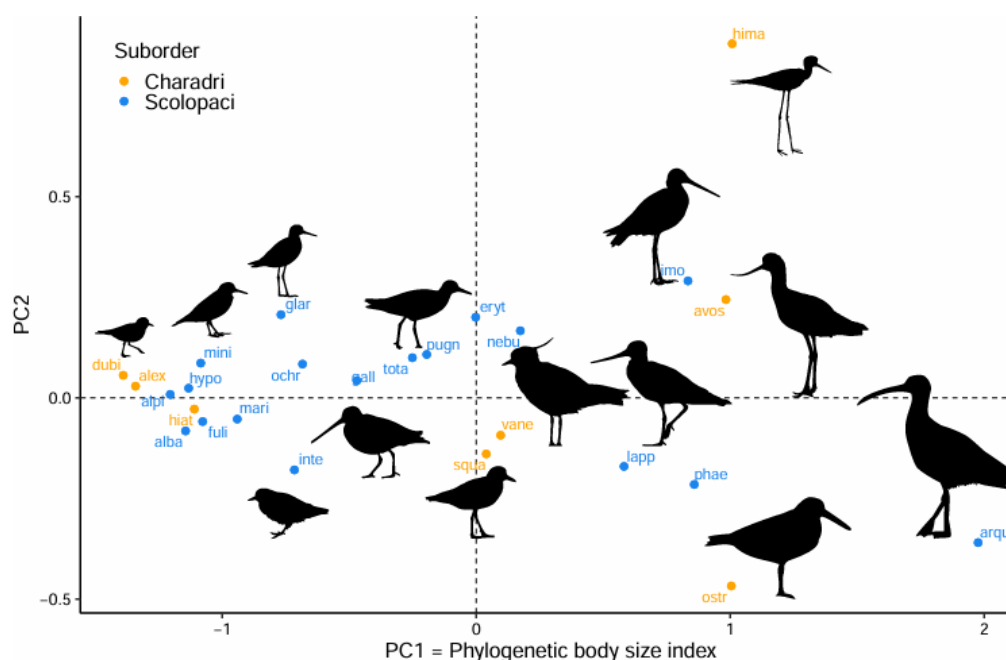


Figure 20 : Représentation d'une analyse en composante principale dont la première dimension représente l'indice de taille corporelle (BSI). Figure tirée de l'article de Baguette & Schtickzelle (en cours).

4. Limites et forces.

Malgré les efforts mis en place pour éviter la pseudo-réplication, il est possible que certains individus aient été filmés plusieurs fois, et donc analysés plusieurs fois. Cela est d'autant plus probable dans les associations où les individus n'allaient pas dans une direction commune et donc que le fait de filmer d'un côté à l'autre n'aidait pas à réduire la réplication.

Les aléas d'observations sur le terrain peuvent ajouter des contraintes. Entre autres les conditions météorologiques, l'affluence touristique... Ces facteurs pouvant influencer la présence des espèces et la dynamique des associations. Toutefois, la météo, comme la présence humaine, n'ont pas empêché d'observer une diversité d'espèces intéressante. Il a cependant fallu réduire le nombre de sites d'observations car certains ne contenaient que très peu, voire aucune association.

En plus de cela, il était envisagé de comparer les associations intra- et interspécifiques mais aucune intraspécifique pouvant être utile à ce travail n'a été observée.

La limite de temps est aussi un facteur déterminant pour la quantité de nos données. Tentant de répondre à certaines questions totalement nouvelles dans la littérature, il a fallu trouver comment analyser certaines données, avec quel logiciel et sans idée préalable du temps demandé par l'analyse. Cela permet d'ouvrir de nouvelles questions dans la littérature mais demanderai de nouvelles analyses pour compléter ces premières et les rendre plus solides.

Néanmoins, les résultats restent très intéressants et ont permis d'ouvrir de nouvelles questions auxquelles nous avons essayé de répondre au mieux.

Certaines questions n'ont pas eu les réponses attendues car les données récoltées n'y étaient pas adaptées ou insuffisantes. Il n'a pas été possible par exemple d'étudier les formes des associations car il aurait fallu avoir une vision aérienne. Étant à côté d'une zone industrielle interdite au public, il n'était pas possible d'utiliser de drones. D'autant plus que leur utilisation aurait pu effrayer les individus et nous empêcher de les observer. Il n'a pas non plus été possible de répondre aux questionnements sur l'organisation des pointes dirigées par un potentiel leader. Le protocole mis en place pour filmer les limicoles, en point fixe, ne le permettant pas.

Conclusion.

1- Synthèse des résultats.

Pour résumer, cette étude permet de mettre en lumière certaines subtilités de la dynamique des associations interspécifiques, en prenant l'exemple des limicoles. Tout d'abord, il a été montré que les associations sont formées par des espèces sans proximité phylogénétique particulière mais avec des ressemblances morphologiques proche. Les hypothèses émises dans de nombreux articles, supposant que les espèces diffèrent dans leurs comportements de recherche et prise alimentaire pour minimiser la compétition, ont été partiellement supportées. En effet, les données tendent à confirmer une différence comportementale (de locomotion et de capture) entre les espèces d'une même association.

Pour mieux comprendre les comportements des associations il est important de considérer les individus. Il a donc été montré qu'une association ne peut pas être définie clairement en disant simplement que les individus se déplacent dans la même direction. D'une part ce n'est pas le cas de toutes les associations, certaines n'ont pas de sens définit, d'autre part, au niveau individuel, une part importante des individus ne suit pas le mouvement commun lorsqu'il paraît y en avoir un. Malgré tout, le taux de changement de direction individuel paraît corrélé à la direction globale de l'association.

En plus des directions, les distances inter-individuelles permettent de comprendre l'évolution de la distribution dans l'espace des individus au sein d'une association. Les données n'ayant été prises que pour avoir une vision générale du phénomène, elles ne sont pas suffisantes pour pouvoir interpréter de façon robuste les résultats obtenus. Il est toutefois intéressant de voir que le changement de ces distances paraît dépendant de l'association et des espèces qui la composent.

Notre étude permet aussi de confirmer ce que plusieurs articles ont avancé en ce qui concerne l'abondance des individus en relation avec la richesse spécifique d'une association. Les observations qu'une association s'agrandisse par ajout d'espèce et non par ajout d'individu dont l'espèce est déjà présente, et que plus il y a d'espèce, moins il n'y a d'individus par espèce, ramènent à l'hypothèse qu'une association interspécifique est formée, entre autres, pour réduire la compétition intraspécifique.

Enfin, une analyse réseau a permis de faire le lien entre les espèces présentes dans les associations observées. Il est supposé que certaines espèces puissent être considérées comme « noyaux » et d'autres « périphériques ». Plusieurs espèces semblent donc plus importantes que d'autres pour former des associations, de par leur nombre ou l'occurrence de leur présence en associations.

2- Reprise des hypothèses liées au “keeping safe and fed”.

Trois hypothèses ont été évoquées en introduction pour tenter de comprendre l'hypothèse principale de Cestari et al. (2020). Premièrement, le fait de ne pas observer de relation phylogénétique entre les espèces formant les associations interspécifiques permet d'appuyer les hypothèses de compétition entre espèce apparentées et de co-construction de niche comme l'a déjà évoqué Cestari (2020b). Le fait que les espèces n'aient pas tout à fait les mêmes comportements de recherche et prise alimentaire permet aussi de soutenir l'hypothèse de compétition entre espèces apparentées. L'hypothèse de co-construction de niche suppose que les espèces s'associant partagent des “*recipient traits*”, pouvant être associées à une morphologie relativement similaire.

Enfin, l'hypothèse nulle du conservatisme de niche écologique ne paraît pas devoir être écartée. Certains résultats présentés ici et des études antérieures dont certaines se contredisent, ne permettent pas de réfuter le fait que des espèces s'associent tout en conservant des similitudes morphologiques et comportementales.

Un des buts de cette étude était de discriminer entre ces trois hypothèses mais chacune devrait être considérée différemment en fonction du matériel biologique étudié.

3- Perspectives.

Pour compléter cette étude, il serait intéressant de suivre l'évolution d'associations pendant plusieurs jours, pour mieux comprendre les raisons pour lesquelles certaines durent plus longtemps que d'autres. Durant le terrain du mois de septembre, deux associations ont été observées sur plusieurs jours à la suite. Elles ont été considérées comme différentes car la richesse spécifique variait d'une

ou deux espèces chaque jour. Il serait donc intéressant de comprendre les raisons pour lesquelles certaines espèces étaient présentes un jour mais pas le suivant, ce qui n'était pas le cas des autres. Est-ce que la taille de ces associations diffère en fonction de la météo, des espèces de prédateurs etc... comme le suggère Herrera (1979) ? Est-ce que la dynamique des associations diffère en fonction de leurs effectifs totaux ?

Une autre question soulevée pendant ce travail est celle des sous-groupes. Comme évoqué en Matériel et Méthode, certaines associations étaient composées de plusieurs petits groupes, composés des mêmes espèces que l'entité globale. Elles n'ont pas été considérées comme plusieurs entités mais il arrivait que les oiseaux de certaines parties s'envolent seuls, pour atterrir ensuite et parfois se mélanger avec d'autres ou se séparer à nouveau en plusieurs parties. Cette dynamique pourrait être due à une disponibilité différentielle des ressources alimentaires mais il pourrait y avoir quelque chose de plus complexe dans leur organisation.

Il serait aussi pertinent de refaire ces expériences à différents endroits, dans les différents milieux utilisés par les limicoles. Pour comparer les zones à grande affluence humaine et des zones en réserve par exemple. Cela permettrait de comprendre l'effet de certains facteurs tels que la présence humaine ou augmenter les chances d'observer une plus grande diversité spécifique. Pour ce qui est des observations des formes des associations et de la présence éventuelle d'individus leaders, il faudrait adapter le protocole.

Bibliographie

Alexander, Richard D. 1974. « The Evolution of Social Behavior ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 5(1): 325-83. doi:[10.1146/annurev.es.05.110174.001545](https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.001545).

de Arruda Almeida, Bia, Márcio Rodrigo Gimenes, et Luiz dos Anjos. 2017. « Wading Bird Functional Diversity in a Floodplain: Influence of Habitat Type and Hydrological Cycle ». *Austral Ecology* 42(1): 84-93. doi:[10.1111/aec.12403](https://doi.org/10.1111/aec.12403).

« Avian Time Budgets and Distance to Cover on JSTOR ». <https://www.jstor.org/stable/4085761> (31 décembre 2024).

Axelrod, Robert, et William D. Hamilton. 1981. « The Evolution of Cooperation ». *Science* 211(4489): 1390-96. doi:[10.1126/science.7466396](https://doi.org/10.1126/science.7466396).

Barnard, C. J. 1979. « Predation and the Evolution of Social Mimicry in Birds ». *The American Naturalist* 113(4): 613-18.

- Barnard, C. J., et D. B. A. Thompson. 1985. *Gulls and Plovers*. Dordrecht: Springer Netherlands. doi:[10.1007/978-94-009-4864-8](https://doi.org/10.1007/978-94-009-4864-8).
- Berner, Theodore O., et Thomas C. Grubb. 1985. « An Experimental Analysis of Mixed-Species Flocking in Birds of Deciduous Woodland ». *Ecology* 66(4): 1229-36. doi:[10.2307/1939176](https://doi.org/10.2307/1939176).
- Bijleveld, Allert I., Martijn Egas, Jan A. Van Gils, et Theunis Piersma. 2010. « Beyond the Information Centre Hypothesis: Communal Roosting for Information on Food, Predators, Travel Companions and Mates? » *Oikos* 119(2): 277-85. doi:[10.1111/j.1600-0706.2009.17892.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17892.x).
- Bijleveld, Allert Imre, Eelke Olov Folmer, et Theunis Piersma. 2012. « Experimental evidence for cryptic interference among socially foraging shorebirds ». *Behavioral Ecology* 23(4): 806-14. doi:[10.1093/beheco/ars034](https://doi.org/10.1093/beheco/ars034).
- Bijleveld, Allert I., Jan A. van Gils, Jeltje Jouta, et Theunis Piersma. 2015. « Benefits of foraging in small groups: An experimental study on public information use in red knots *Calidris canutus* ». *Behavioural Processes* 117: 74-81. doi:[10.1016/j.beproc.2014.09.003](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.003).
- Boulay, Julien, Cindy Aubernon, Graeme D. Ruxton, Valéry Hédouin, Jean-Louis Deneubourg, et Damien Charabidzé. 2019. « Mixed-Species Aggregations in Arthropods ». *Insect Science* 26(1): 2-19. doi:[10.1111/1744-7917.12502](https://doi.org/10.1111/1744-7917.12502).
- Brown, W. L., et E. O. Wilson. 1956. « Character Displacement ». *Systematic Zoology* 5(2): 49-64. doi:[10.2307/2411924](https://doi.org/10.2307/2411924).
- Burger, Joanna, Marshall A. Howe, D. Caldwell Hahn, et Julia Chase. 1977. « Effects of Tide Cycles on Habitat Selection and Habitat Partitioning by Migrating Shorebirds ». *The Auk* 94(4): 743-58. doi:[10.2307/4085271](https://doi.org/10.2307/4085271).
- Burger, Joanna, et Michael Gochfeld. 1991. « Human Distance and Birds: Tolerance and Response Distances of Resident and Migrant Species in India ». *Environmental Conservation* 18(2): 158-65.
- Buskirk, William H. 1976. « Social Systems in a Tropical Forest Avifauna ». *The American Naturalist* 110(972): 293-310.
- Caraco, Thomas. 1979. « Time Budgeting and Group Size: A Test of Theory ». *Ecology* 60(3): 618-27. doi:[10.2307/1936082](https://doi.org/10.2307/1936082).
- Caraco, Thomas, Steven Martindale, et H. Ronald Pulliam. 1980. « Avian Time Budgets and Distance to Cover ». *The Auk* 97(4): 872-75.

- Černý, David, et Rossy Natale. 2022. « Comprehensive taxon sampling and vetted fossils help clarify the time tree of shorebirds (Aves, Charadriiformes) ». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 177: 107620. doi:[10.1016/j.ympev.2022.107620](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107620).
- Cestari, César, Cristina Gonçalves, et Celine Melo. 2020. « Keeping safe and fed: large heterospecific shorebird flocks to decrease intraspecific competition ». *Journal of Avian Biology* 51. doi:[10.1111/jav.02316](https://doi.org/10.1111/jav.02316).
- Cestari, Cesar, Cristina da Silva Gonçalves, et Celine de Melo. 2020. « Disentangling Abiotic and Biotic Mechanisms behind the Formation of Heterospecific Nearctic-Neotropical Shorebird Flocks ». *Evolutionary Ecology* 34(6): 1047-61. doi:[10.1007/s10682-020-10079-5](https://doi.org/10.1007/s10682-020-10079-5).
- Chan, Alvin Aaden Yim-Hol, Paulina Giraldo-Perez, Sonja Smith, et Daniel T. Blumstein. 2010. « Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis ». *Biology Letters* 6(4): 458-61. doi:[10.1098/rsbl.2009.1081](https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.1081).
- Choi, Chi-Yeung, Phil F. Battley, Murray A. Potter, Zhijun Ma, David S. Melville, et Parinya Sukkaewmanee. 2016. « How migratory shorebirds selectively exploit prey at a staging site dominated by a single prey species ». *The Auk* 134(1): 76-91. doi:[10.1642/AUK-16-58.1](https://doi.org/10.1642/AUK-16-58.1).
- Cody, Martin L. 1971. « Finch flocks in the Mohave Desert ». *Theoretical Population Biology* 2(2): 142-58. doi:[10.1016/0040-5809\(71\)90012-8](https://doi.org/10.1016/0040-5809(71)90012-8).
- Cody, Martin L. 1973. « Character Convergence ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 189-211.
- Darwin, Charles. « THE ORIGIN OF SPECIES BY MEANS OF NATURAL SELECTION; or, the PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE. »
- Davis, David E. 1946. « A Seasonal Analysis of Mixed Flocks of Birds in Brazil ». *Ecology* 27(2): 168-81. doi:[10.2307/1932511](https://doi.org/10.2307/1932511).
- Davis, Craig A., et Loren M. Smith. 2001. « Foraging Strategies and Niche Dynamics of Coexisting Shorebirds at Stopover Sites in the Southern Great Plains ». *The Auk* 118(2): 484-95. doi:[10.1093/auk/118.2.484](https://doi.org/10.1093/auk/118.2.484).
- Duncan, Patrick, et Nicole Vigne. 1979. « The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies ». *Animal Behaviour* 27: 623-25. doi:[10.1016/0003-3472\(79\)90201-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90201-X).

- Elgar, M. A. 1989. « Predator Vigilance and Group Size in Mammals and Birds: A Critical Review of the Empirical Evidence ». *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 64(1): 13-33. doi:[10.1111/j.1469-185x.1989.tb00636.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1989.tb00636.x).
- F. M. Swynnerton, C. 1915. « Mixed Birds-parties ». *Ibis* 57(2): 346-54. doi:[10.1111/j.1474-919X.1915.tb08194.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1915.tb08194.x).
- Farine, Damien R., Colin J. Garroway, et Ben C. Sheldon. 2012. « Social network analysis of mixed-species flocks: exploring the structure and evolution of interspecific social behaviour ». *Animal Behaviour* 84(5): 1271-77. doi:[10.1016/j.anbehav.2012.08.008](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.08.008).
- Farine, Damien R., et Peter J. Milburn. 2013. « Social Organisation of Thornbill-Dominated Mixed-Species Flocks Using Social Network Analysis ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67(2): 321-30. doi:[10.1007/s00265-012-1452-y](https://doi.org/10.1007/s00265-012-1452-y).
- « Foraging Strategies and Their Influence on Scanning and Flocking Behaviour of Waders on JSTOR ». <https://www.jstor.org/stable/3677317> (29 mai 2024).
- Foster, W. A., et J. E. Treherne. 1981. « Evidence for the Dilution Effect in the Selfish Herd from Fish Predation on a Marine Insect ». *Nature* 293(5832): 466-67. doi:[10.1038/293466a0](https://doi.org/10.1038/293466a0).
- Goodale, Eben, Hari Sridhar, Kathryn E. Sieving, Priti Bangal, Gabriel J. Colorado Z., Damien R. Farine, Eckhard W. Heymann, et al. 2020. « Mixed Company: A Framework for Understanding the Composition and Organization of Mixed-Species Animal Groups ». *Biological Reviews* 95(4): 889-910. doi:[10.1111/brv.12591](https://doi.org/10.1111/brv.12591).
- Gordon, Alasdair IV, et Nancy M Harrison. 2010. « Observations of mixed-species bird flocks at Kichwa Tembo Camp, Kenya ». *Ostrich* 81(3): 259-64. doi:[10.2989/00306525.2010.519514](https://doi.org/10.2989/00306525.2010.519514).
- Goss-Custard, J. D. 1980. « Competition for Food and Interference among Waders ». *Ardea* 55(1-2): 31-52. doi:[10.5253/arde.v68.p31](https://doi.org/10.5253/arde.v68.p31).
- Greig-Smith, P. W. 1978. « The Formation, Structure and Function of Mixed-Species Insectivorous Bird Flocks in West African Savanna Woodland ». *Ibis* 120(3): 284-97. doi:[10.1111/j.1474-919X.1978.tb06789.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1978.tb06789.x).
- Greig-Smith, Peter W. 1981. « Responses to Disturbance in Relation to Flock Size in Foraging Groups of Barred Ground Doves *Geopelia Striata* ». *Ibis* 123(1): 103-6. doi:[10.1111/j.1474-919X.1981.tb00179.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1981.tb00179.x).

- Grubb, Thomas C., et E. Matthysen. 1994. « Symposium: Mixed-Species Foraging Flocks: Theory, Data, Synthesis ». *Journal für Ornithologie* 135(3): 306-10. doi:[10.1007/BF01639964](https://doi.org/10.1007/BF01639964).
- Hamilton, W. D. 1963. « The Evolution of Altruistic Behavior ». *The American Naturalist* 97(896): 354-56.
- Hamilton, W. D. 1964. « The genetical evolution of social behaviour. II ». *Journal of Theoretical Biology* 7(1): 17-52. doi:[10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6).
- Hamilton, W. D. 1971. « Geometry for the selfish herd ». *Journal of Theoretical Biology* 31(2): 295-311. doi:[10.1016/0022-5193\(71\)90189-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90189-5).
- Hammer, Tracey L., Pierre Bize, Benoit Gineste, Jean-Patrice Robin, René Groscolas, et Vincent A. Viblanc. 2023. « Disentangling the “many-eyes”, “dilution effect”, “selfish herd”, and “distracted prey” hypotheses in shaping alert and flight initiation distance in a colonial seabird ». *Behavioural Processes* 210: 104919. doi:[10.1016/j.beproc.2023.104919](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2023.104919).
- Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa : The Birds of the Western Palearctic.* 1977. Oxford ; New York : Oxford University Press. http://archive.org/details/handbookofbirdso0000unse_b6k8 (29 mai 2024).
- Harper, John L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton, et G. R. Sagar. 1961. « The Evolution and Ecology of Closely Related Species Living in the Same Area ». *Evolution* 15(2): 209-27. doi:[10.2307/2406081](https://doi.org/10.2307/2406081).
- Harrison, Nancy M., et Michael J. Whitehouse. 2011. « Mixed-species flocks: an example of niche construction? » *Animal Behaviour* 81(4): 675-82. doi:[10.1016/j.anbehav.2011.01.013](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.01.013).
- Hassall, M., J.M. Tuck, et R. James. 2005. « Effects of density and spatial heterogeneity on foraging behaviour and fitness correlates of *Armadillidium vulgare* (Isopoda Oniscidea) ». *Ethology Ecology & Evolution* 17(3): 233-47. doi:[10.1080/08927014.2005.9522594](https://doi.org/10.1080/08927014.2005.9522594).
- Herrera, Carlos M. 1979. « Ecological Aspects of Heterospecific Flocks Formation in a Mediterranean Passerine Bird Community ». *Oikos* 33(1): 85-96. doi:[10.2307/3544516](https://doi.org/10.2307/3544516).
- Hino, Teruaki. 1998. « Mutualistic and Commensal Organization of Avian Mixed-Species Foraging Flocks in a Forest of Western Madagascar ». *Journal of Avian Biology* 29(1): 17-24. doi:[10.2307/3677336](https://doi.org/10.2307/3677336).
- Hoffman, Wayne, Dennis Heinemann, et John A. Wiens. 1981. « The Ecology of Seabird Feeding Flocks in Alaska ». *The Auk* 98(3): 437-56.

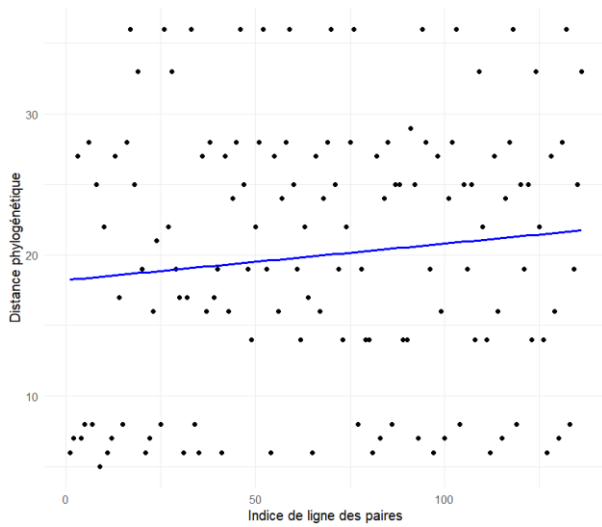
- Holt, Robert D., et Michael B. Bonsall. 2017. « Apparent Competition ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48(Volume 48, 2017): 447-71. doi:[10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628).
- Johnson, Alan R. 1997. « Long-Term Studies and Conservation of Greater Flamingos in the Camargue and Mediterranean ». *Colonial Waterbirds* 20(2): 306-15. doi:[10.2307/1521698](https://doi.org/10.2307/1521698).
- King, David I., et John H. Rappole. 2001. « Mixed-Species Bird Flocks in Dipterocarp Forest of North-Central Burma (Myanmar) ». *Ibis* 143(4): 380-90. doi:[10.1111/j.1474-919X.2001.tb04939.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2001.tb04939.x).
- Krebs, John R., Michael H. MacRoberts, et J. M. Cullen. 1972. « Flocking and Feeding in the Great Tit *Parus Major*—an Experimental Study ». *Ibis* 114(4): 507-30. doi:[10.1111/j.1474-919X.1972.tb00852.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1972.tb00852.x).
- Krebs, John R. 1973. « Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.) ». *Canadian Journal of Zoology* 51(12): 1275-88. doi:[10.1139/z73-181](https://doi.org/10.1139/z73-181).
- Krebs, John R. 1974. « Colonial Nesting and Social Feeding as Strategies for Exploiting Food Resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*) ». *Behaviour* 51(1/2): 99-134.
- Krebs, John R., Nicholas B. Davies, et Jan Parr. 1993. *An introduction to behavioural ecology*, 3rd ed. Cambridge, MA, US: Blackwell Scientific Publications.
- Lazarus, John. 1979. « The early warning function of flocking in birds: An experimental study with captive quelea ». *Animal Behaviour* 27: 855-65. doi:[10.1016/0003-3472\(79\)90023-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90023-X).
- Mori, Y., N. S. Sodhi, S. Kawanishi, et S. Yamagishi. 2001. « The Effect of Human Disturbance and Flock Composition on the Flight Distances of Waterfowl Species ». *Journal of Ethology* 19(2): 115-19. doi:[10.1007/s101640170007](https://doi.org/10.1007/s101640170007).
- Morse, Douglass H. 1977. « Feeding Behavior and Predator Avoidance in Heterospecific Groups ». *BioScience* 27(5): 332-39. doi:[10.2307/1297632](https://doi.org/10.2307/1297632).
- Morse, Douglass H. 1978. « Structure and Foraging Patterns of Flocks of Tits and Associated Species in an English Woodland During the Winter ». *Ibis* 120(3): 298-312. doi:[10.1111/j.1474-919X.1978.tb06790.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1978.tb06790.x).
- Moynihan, M. 1962. « The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds ». <https://www.semanticscholar.org/paper/The-organization-and-probable-evolution-of-some-of-Moynihan/a4da6e16d291fa1b866d6c4deabec340751fa81c> (31 décembre 2024).

- Moynihan, M. 1968. « Social Mimicry; Character Convergence Versus Character Displacement ». *Evolution* 22(2): 315-31. doi:[10.2307/2406531](https://doi.org/10.2307/2406531).
- Nichols, J. T. 1931. « Notes on the Flocking of Shore Birds ». *The Auk* 48(2): 181-85. doi:[10.2307/4076784](https://doi.org/10.2307/4076784).
- Ntiamoa-Baidu, Yaa, Theunis Piersma, Popko Wiersma, Martin Poot, Phil Battley, et Christopher Gordon. 1998. « Water depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana ». *Ibis* 140: 89-103. doi:[10.1111/j.1474-919X.1998.tb04545.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1998.tb04545.x).
- « (PDF) Composição de Bandos Mistos de Aves Em Fragmentos de Mata Atlântica No Sudeste Do Brasil ». 2024. *ResearchGate*. doi:[10.1590/S0031-10492003000300001](https://doi.org/10.1590/S0031-10492003000300001).
- « (PDF) Repertoire of Food Acquisition Behaviors in Shorebirds (Aves, Charadriiforme) ». 2024. *ResearchGate*. doi:[10.20944/preprints202310.1737.v1](https://doi.org/10.20944/preprints202310.1737.v1).
- « Phylogenetic Relatedness of Co-occurring Waterbird Communities: A Test of Darwin's Competition-relatedness Hypothesis ». doi:[10.1111/jav.01295](https://doi.org/10.1111/jav.01295).
- Pitcher, T. J., A. E. Magurran, et I. J. Winfield. 1982. « Fish in Larger Shoals Find Food Faster ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10(2): 149-51. doi:[10.1007/BF00300175](https://doi.org/10.1007/BF00300175).
- Podolsky, Robert D. 1990. « Effects of Mixed-Species Association on Resource Use by Saimiri Sciureus and Cebus Apella ». *American Journal of Primatology* 21(2): 147-58. doi:[10.1002/ajp.1350210207](https://doi.org/10.1002/ajp.1350210207).
- Powell, George V. N. 1979. « Structure and Dynamics of Interspecific Flocks in a Neotropical Mid-Elevation Forest ». *The Auk* 96(2): 375-90. doi:[10.1093/auk/96.2.375](https://doi.org/10.1093/auk/96.2.375).
- Powell, George V. N. 1985. « Sociobiology and Adaptive Significance of Interspecific Foraging Flocks in the Neotropics ». *Ornithological Monographs* (36): 713-32. doi:[10.2307/40168313](https://doi.org/10.2307/40168313).
- Pulliam, H. R. 1973. « On the Advantages of Flocking ». *Journal of Theoretical Biology* 38(2): 419-22. doi:[10.1016/0022-5193\(73\)90184-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(73)90184-7).
- Pulliam, H. Ronald, Graham H. Pyke, et Thomas Caraco. 1982. « The scanning behavior of juncos: A game-theoretical approach ». *Journal of Theoretical Biology* 95(1): 89-103. doi:[10.1016/0022-5193\(82\)90289-2](https://doi.org/10.1016/0022-5193(82)90289-2).
- Rand, Austin Loomer. 1954. *Social Feeding Behavior of Birds*. [Chicago] Chicago Natural History Museum. <http://archive.org/details/socialfeedingbeh00rand> (29 mai 2024).

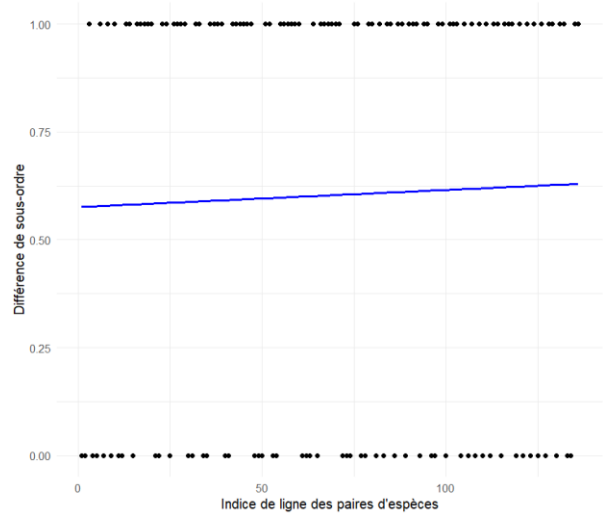
- Recher, Harry F. 1966. « Some Aspects of the Ecology of Migrant Shorebirds ». *Ecology* 47(3): 393-407. doi:[10.2307/1932979](https://doi.org/10.2307/1932979).
- Recher, Harry F., et Judy A. Recher. 1969. « Some Aspects of the Ecology of Migrant Shorebirds. II. Aggression ». *The Wilson Bulletin* 81(2): 140-54.
- Rubert, B., J. O. Branco, G. H. C. Barrilli, D. C. Melo, et A. P. Ferreira. 2020. « Behavioral Aspects of Waterbirds ». *Brazilian Journal of Biology* 81: 164-77. doi:<https://doi.org/10.1590/1519-6984.225048>.
- Sealy, Spencer G. 1973. « Interspecific Feeding Assemblages of Marine Birds off British Columbia ». *The Auk* 90(4): 796-802. doi:[10.2307/4084359](https://doi.org/10.2307/4084359).
- Shimada, Tetsuo. 2002. « Daily Activity Pattern and Habitat Use of Greater White-fronted Geese Wintering in Japan: Factors of the Population Increase ». *Waterbirds* 25(3): 371-77. doi:[10.1675/1524-4695\(2002\)025\[0371:DAPAHU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2002)025[0371:DAPAHU]2.0.CO;2).
- Silk, Matthew J., Darren P. Croft, Tom Tregenza, et Stuart Bearhop. 2014. « The Importance of Fission–Fusion Social Group Dynamics in Birds ». *Ibis* 156(4): 701-15. doi:[10.1111/ibi.12191](https://doi.org/10.1111/ibi.12191).
- Smallegange, Isabel M., et Jaap van der Meer. 2009. « The distribution of unequal predators across food patches is not necessarily (semi)truncated ». *Behavioral Ecology* 20(3): 525-34. doi:[10.1093/beheco/arp027](https://doi.org/10.1093/beheco/arp027).
- Snyder, Robin E., et Peter Chesson. 2003. « Local Dispersal Can Facilitate Coexistence in the Presence of Permanent Spatial Heterogeneity ». *Ecology Letters* 6(4): 301-9. doi:[10.1046/j.1461-0248.2003.00434.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00434.x).
- Srinivasan, Umesh, Rashid Hasnain Raza, et Suhel Quader. 2010. « The nuclear question: rethinking species importance in multi-species animal groups ». *Journal of Animal Ecology* 79(5): 948-54.
- Stensland, Eva, Anders Angerbjörn, et Per Berggren. 2003. « Mixed Species Groups in Mammals ». *Mammal Review* 33(3-4): 205-23. doi:[10.1046/j.1365-2907.2003.00022.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00022.x).
- Vahl, Wouter K., Jaap Van Der Meer, Kim Meijer, Theunis Piersma, et Franz J. Weissing. 2007. « Interference competition, the spatial distribution of food and free-living foragers ». *Animal Behaviour* 74(5): 1493-1503. doi:[10.1016/j.anbehav.2007.03.006](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.006).
- Valone, Thomas J. 2007. « From Eavesdropping on Performance to Copying the Behavior of Others: A Review of Public Information Use ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62(1): 1-14. doi:[10.1007/s00265-007-0439-6](https://doi.org/10.1007/s00265-007-0439-6).

- Viscido, Steven V., et Shubha Shrestha. 2015. « Using quantitative methods of determining group membership to draw biological conclusions ». *Animal Behaviour* 104: 145-54. doi:[10.1016/j.anbehav.2015.03.007](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.03.007).
- Vuilleumier, François. 1967. « Mixed Species Flocks in Patagonian Forests, with Remarks on Interspecies Flock Formation ». *The Condor* 69(4): 400-404. doi:[10.2307/1366201](https://doi.org/10.2307/1366201).
- Ward, P., et A. Zahavi. 1973. « The Importance of Certain Assemblages of Birds as “Information-Centres” for Food-Finding ». *Ibis* 115(4): 517-34. doi:[10.1111/j.1474-919X.1973.tb01990.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1973.tb01990.x).
- Webb, Campbell O., David D. Ackerly, Mark A. McPeck, et Michael J. Donoghue. 2002. « Phylogenies and Community Ecology ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33(Volume 33, 2002): 475-505. doi:[10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448).
- Wiens, John J., et Catherine H. Graham. 2005. « Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36(Volume 36, 2005): 519-39. doi:[10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431).
- Wiley, R. Havkn. 1980. « Multispecies Antbird Societies in Lowland Forests of Surinam and Ecuador: Stable Membership and Foraging Differences ». *Journal of Zoology* 191(1): 127-45. doi:[10.1111/j.1469-7998.1980.tb01453.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1980.tb01453.x).
- Wilson, David Sloan. 1975. « A Theory of Group Selection ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72(1): 143-46.
- Winterbottom., J. M. 1943. « On Woodland Bird Parties in Northern Rhodesia ». *Ibis* 85(4): 437-42. doi:[10.1111/j.1474-919X.1943.tb03857.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1943.tb03857.x).
- Ydenberg, R. C., et L. M. Dill. 1986. « The Economics of Fleeing from Predators ». In *Advances in the Study of Behavior*, éd. Jay S. Rosenblatt, Colin Beer, Marie-Claire Busnel, et Peter J. B. Slater. Academic Press, 229-49. doi:[10.1016/S0065-3454\(08\)60192-8](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60192-8).
- Zhang, Shou-Dong, Zhijun Ma, Chi-Yeung Choi, He-Bo Peng, Qing-Quan Bai, Wen-Liang Liu, Kun Tan, et al. 2018. « Persistent Use of a Shorebird Staging Site in the Yellow Sea despite Severe Declines in Food Resources Implies a Lack of Alternatives ». *Bird Conservation International* 28(4): 534-48. doi:[10.1017/S0959270917000430](https://doi.org/10.1017/S0959270917000430).

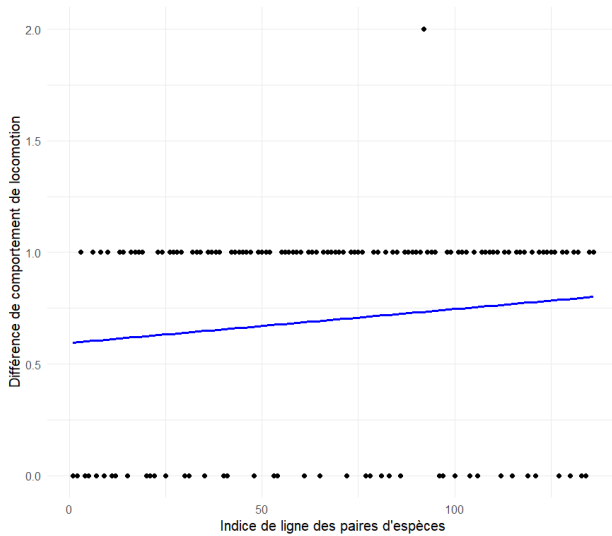
Annexes



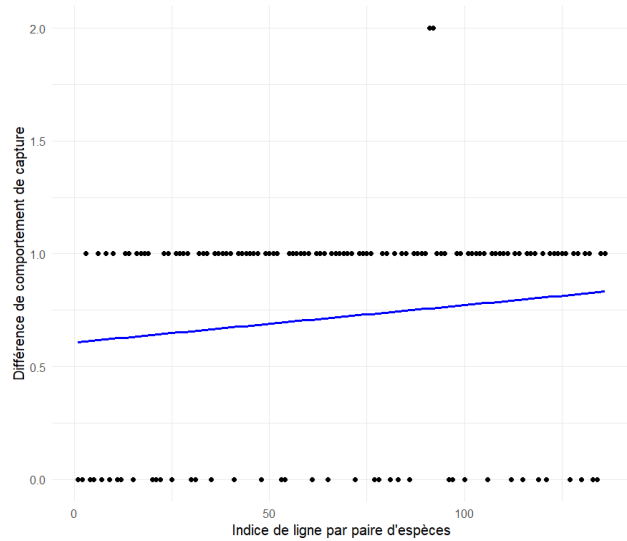
Annexe 1 : Graphique de corrélation de Spearman entre les paires d'espèces et leur distance phylogénétique ($\rho = 0.1$).



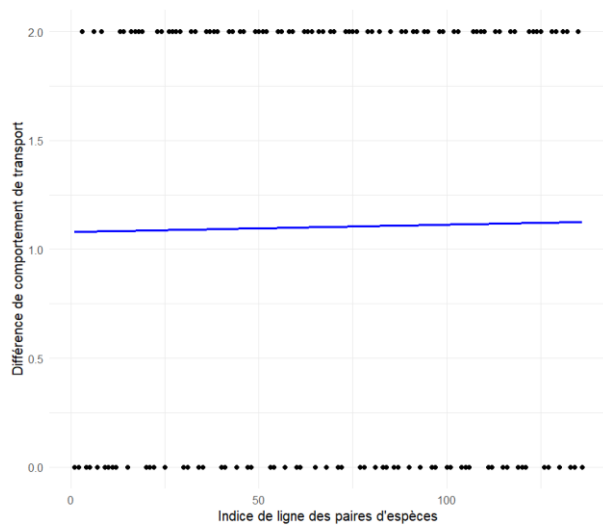
Annexe 2 : Graphique de corrélation de Spearman entre les paires d'espèces et leur différence de sous_order ($\rho = 0.03$).



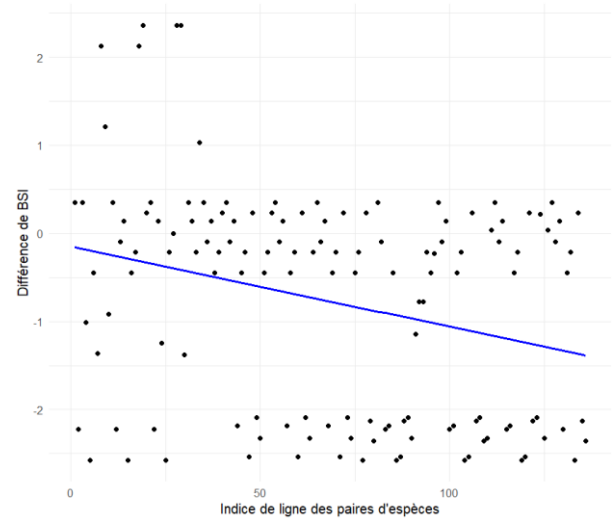
Annexe 3 : Graphique de corrélation de Spearman entre les paires d'espèces et leur différence de comportement de locomotion ($\rho = 0.124$).



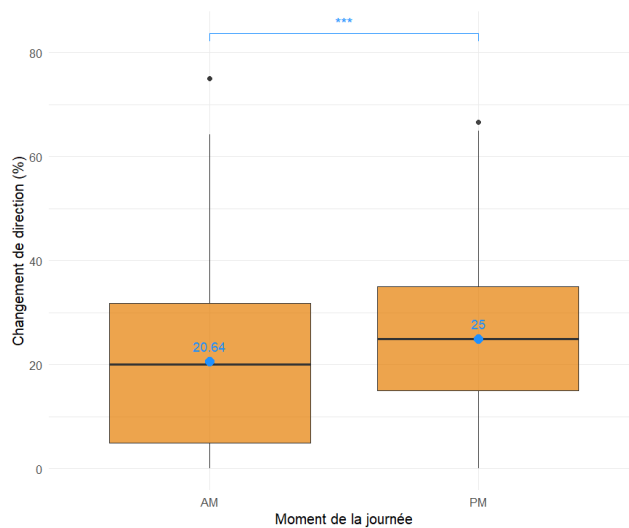
Annexe 4 : Graphique de corrélation de Spearman entre les paires d'espèces et leur différence de comportement de capture des proies ($\rho = 0.133$).



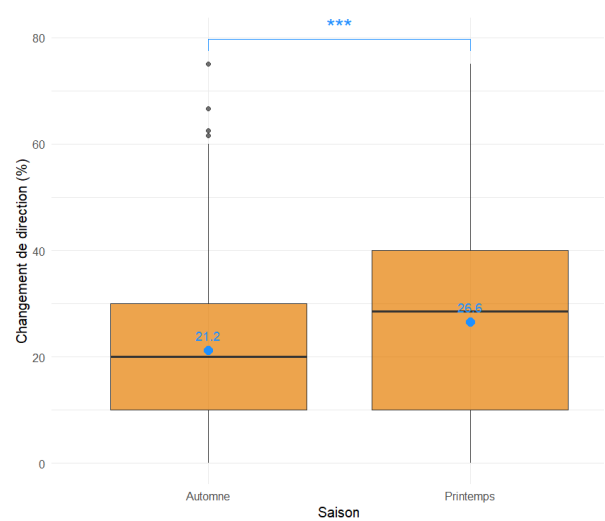
Annexe 5 : Graphique de corrélation de Spearman entre les paires d'espèces et leur différence de comportement de transport d'alimentation ($p = 0.013$).



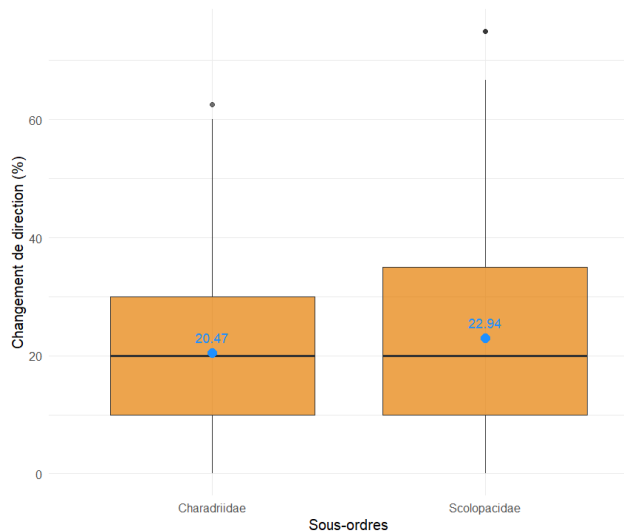
Annexe 6 : Graphique de corrélation de Spearman entre les paires d'espèces et leur différence de taille (BSI) ($p = -0.25$).



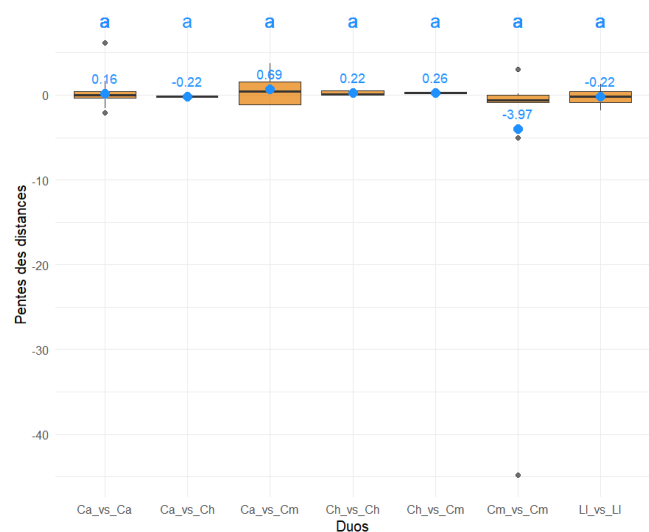
Annexe 7 : Boxplot représentant la comparaison des changements de direction (pourcentage_chgmt) en fonction du moment de la journée (moment_jour).



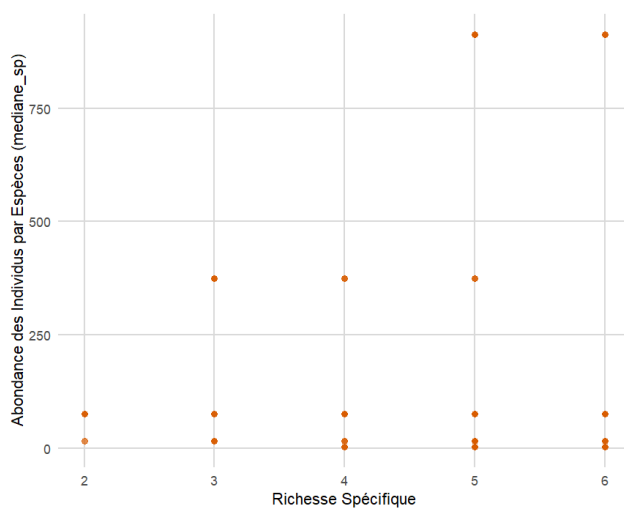
Annexe 8 : Boxplot représentant la comparaison des changements de direction (pourcentage_chgmt) en fonction de la saison.



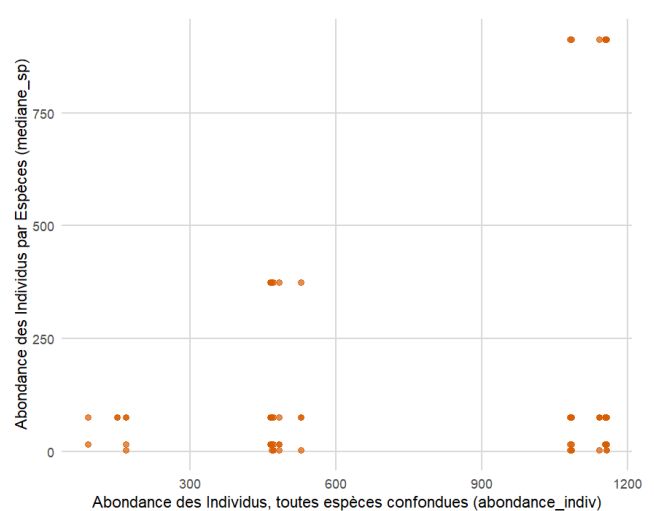
Annexe 9 : Boxplot représentant la comparaison de changement de direction (pourcentage_chgmt) en fonction du sous_ordre



Annexe 10 : Boxplot représentant la répartition des pentes des distances en fonction des duos.



Annexe 11 : Corrélation de Spearman entre la richesse spécifique et l'abondance des individus par espèces.



Annexe 12 : Corrélation de Spearman entre l'abondance des individus totale et l'abondance des individus par espèce.