

Stratégies d'engraissement du Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*) en France au cours de la période de migration post-nuptiale

NOUALHIER JULIE



Sous la direction de Raphaël Musseau⁽¹⁾ et de Christine Blaize⁽²⁾

⁽¹⁾BioSphère Environnement, 52 quai de l'Estuaire, 17120 Mortagne-sur-Gironde

⁽²⁾Bretagne Vivante, 19 rue de Gouesnou, 29200 Brest

Avec la collaboration de Christian Kerbirou⁽³⁾, de Romain Lorrillière⁽³⁾ et de Ségolène Jambut⁽⁴⁾

⁽³⁾Centre d'Ecologie et des sciences de la Conservation, UMR7204 MNHN-CNRS-UPMC-Sorbonne Université, 43 et 61 rue Buffon, 75005 Paris, France (UMR 7204 CESCO)

⁽⁴⁾DREAL Bretagne, L'Armorique, 10 rue Maurice Fabre, 35065 Rennes cedex

du 12 février 2024 au 23 août 2024

Pour toute diffusion, ce mémoire doit être obligatoirement accompagné de l'attestation de soutenance

Remerciements

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à toutes les personnes qui ont contribué au succès de mon stage et qui m'ont soutenue tout au long de la rédaction de ce rapport.

Je remercie tout particulièrement mes deux encadrants, Mme Christine Blaize, Chargée de projet et animatrice du PNA en faveur du Phragmite aquatique au sein de Bretagne Vivante, et le Dr Raphaël Musseau, Docteur en écologie, directeur de BioSphère Environnement. Votre accompagnement tout au long de ce projet a été particulièrement précieux. Grâce à vous, j'ai eu l'opportunité d'approfondir mes connaissances sur le Phragmite aquatique, renforcer mes compétences en biostatistiques et de découvrir ce qu'était un Plan National d'Actions. Ces compétences nouvellement acquises sont des atouts précieux que je souhaite valoriser dans mes projets futurs. Vous m'avez également accordé votre confiance et étiez toujours disponibles, ce dont je vous suis reconnaissante. J'ai également eu la chance d'élargir mes connaissances en participant à plusieurs missions dédiées à divers projets de recherche et de sensibilisation aux enjeux environnementaux. Un dernier remerciement pour le temps que vous avez consacré à la relecture et à la correction de ce rapport de stage.

Merci à l'ensemble des membres du comité scientifique mis en place pour le suivi de ce projet : le Dr Christian Kerbiriou et le Dr Romain Lorrilliere du Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), et Mme Ségolène Jambut, Chargée de mission à la DREAL Bretagne. Merci pour votre bienveillance et pour m'avoir accompagnée tout au long de ce projet.

Enfin, je remercie également l'ensemble des bagueurs du Centre de Recherches sur la Biologie des populations d'Oiseaux (CRBPO) ayant contribué à la collecte des données utilisées pour les analyses réalisées dans le cadre de ce travail.

Glossaire

+1A : Oiseaux ayant plus d'un an (adultes)

1A : Oiseaux nés dans l'année (juvéniles)

AICc : Critère d'Information d'Akaike corrigé (Corrected Akaike Information Criterion)

BIC : Critère d'Information Bayésien (Bayesian Information Criterion)

CESCO : Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation

CNRS : Centre National de la Recherche Scientifique

COFIL : COmité de PIlotage

CRBPO : Centre de Recherches Biologique des Populations d'Oiseaux

CMS : Convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage ou Convention de Bonn (Conservation of Migratory Species)

DFDR : Cinétique d'engraissement (Daily Fuel Deposition Rate)

Dr. : Docteur.e

DREAL : Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement

EDF : Degré de Liberté Effectif (Effective Degrees of Freedom)

ES : État de Santé des oiseaux

FDR : Engraissement total (Fuel Deposition Rate)

FS : Effort de capture (ici : longueur totale de filet)

GAM : Modèle Additif Généralisé (Generalized Additive Model)

GLM : Modèle Linéaire Généralisé (Generalized Linear Model)

IBMI : Condition corporelle des oiseaux (Initial Body Mass Index)

LMM : Modèle Linéaire Mixtes (Linear Mixed Model)

MLS : Durée de Séjour Minimale (Minimum Length Stopover)

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

NAO : Oscillation Nord Atlantique (North Atlantic Oscillation)

ONU : Organisation des Nations Unies

PNA : Plan National d'Actions

SEPNB : Société pour l'Étude et la Protection de la Nature en Bretagne ou Bretagne Vivante

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

Avant-propos

La présente étude a été réalisée dans le cadre du Plan National d'Actions (PNA) en faveur du Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*), mis en œuvre sur le territoire français pour la période 2022 – 2031. Ce plan vise à répondre aux engagements de la France relativement au Plan International d'Actions rédigé au titre d'un mémorandum d'entente international de la commission pour la conservation des espèces migratrices (CMS), en charge de l'application de la Convention de Bonn pour l'Organisation des Nations Unies (ONU).

Le PNA en faveur du Phragmite aquatique a pour objectif de conserver les sites de haltes migratoires français de cette espèce mondialement menacée. Il est coordonné, pour le compte du Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires, par la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) Bretagne et animé par Bretagne Vivante, avec le soutien d'un comité d'experts constituant son comité de pilotage (COPIL).

Bretagne Vivante, ou "Société pour l'Étude et la Protection de la Nature en Bretagne – SEPNB", est une association régie par la loi de 1901, fondée en 1958, œuvrant pour l'amélioration de la connaissance du patrimoine naturel de la région Bretagne. Dans le cadre de l'objectif d'amélioration des connaissances relatives à la migration du Phragmite aquatique sur le territoire français défini dans le PNA, Bretagne Vivante a souhaité porter la présente étude, financièrement soutenue par le Fonds Vert géré par la DREAL Bretagne.

Ce travail a bénéficié d'un encadrement scientifique assuré par BioSphère Environnement, institut de recherche à statut associatif régi par la loi de 1901, fondé en 1996 et structure animatrice de la déclinaison du PNA en faveur du Phragmite aquatique en région Nouvelle-Aquitaine. Il a été suivi avec la collaboration du Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation (UMR7204 MNHN-CNRS-UPMC-Sorbonne Université) et de la DREAL Bretagne.

Table des matières

I – Introduction	1
II – Matériel et méthode	4
II. 1 – Modèle biologique.....	4
II.2 – Données de baguage	5
II.3 – Analyse des données disponibles.....	6
II.3.a – Distribution spatio-temporelle des données pour l'étude de la condition corporelle.....	8
II.3.b – Distribution spatio-temporelle des données pour l'étude de la stratégie d'engraissement.....	9
II.3.c – Recherche de la complexité des liens entre variables.....	12
II.3.d – Facteurs influençant la condition corporelle (IBMI)	12
II.3.e – Facteurs influençant la stratégie d'engraissement (FDR et DFDR)	13
III – Résultats	14
III.1 – Condition corporelle.....	14
III.2 – Stratégie d'engraissement.....	23
III.2.a – Engraissement total.....	23
III.2.b – Cinétique d'engraissement	26
IV – Discussion	28
IV.1 – Condition corporelle	28
IV.2 – Stratégie d'engraissement	30
IV.3 – Conservation des habitats.....	32

Liste des figures

Figure 1 : Carte des écomplexes avec données de capture -recaptures de Phragmite aquatique sur le territoire français (n = 26).....	7
Figure 2 : Nombre d'individus juvéniles 1A (n = 9 492 ; A) et adultes +1A (n = 1 705 ; B) capturés en fonction des années. Les lignes noires représentent la période conservée pour nos analyses.....	8
Figure 3 : Nombre d'individus juvéniles 1A (n = 9 492 ; A) et adultes +1A (n = 1 705 ; B) capturés entre le 1er juillet et le 30 septembre. Les lignes noires représentent la période conservée pour nos analyses.....	8
Figure 4 : Nombre d'individus juvéniles 1A (n = 300) capturés et recapturés en fonction des années (A) et entre le 1er juillet et le 30 septembre (B) Les lignes noires représentent les périodes conservées pour nos analyses.	9
Figure 5 : Valeurs observées de la condition corporelle (IBMI) en fonction de l'âge des individus (n = 9 689 ; p-value < 0,001).	14
Figure 6 : Estimations du modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + ANNEE$ pour la variable latitude pour les individus 1A (n = 8 141 ; A) et les individus +1A (n = 1 548 ; B) (p-value < 0,001).....	18
Figure 7 : Estimations du modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + ANNEE$ pour la variable date pour les individus 1A (n = 8 141 ; A) et individus +1A (n = 1 548 ; B) (p-value < 0,001).....	19
Figure 8 : Estimations du modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + NAO$ pour la variable NAO pour les individus 1A (n = 8 141 ; A) et individus +1A (n = 1 548 ; B) (p-value < 0,001).....	22
Figure 9 : Latitude des 26 écomplexes en fonction de leur typologie d'habitat.	23
Figure 10 : Estimations du modèle $FDR \sim IBMI + LOG(AGE) + LOG(AGE)^2 + LOG(LAT) + LOG(LAT)^2 + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)$ pour la variable IBMI sur les valeurs observées de l'engraissement total (FDR) des individus en fonction de l'IBMI (p-value < 0,001).	25

Figure 11 : Estimations du modèle $FDR \sim IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) +$
 $TYPOLOGIE_HABITAT + (1| ECOCOMPLEXE : ANNEE)$ pour la variable latitude des écocomplexes sur
les valeurs observées de l'engraissement total (FDR) des individus en fonction de la latitude des
écocomplexes (p-value = 0,01). 25

Figure 12 : Estimations du modèle $DFDR \sim IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) +$
 $(1| ECOCOMPLEXE)$ pour la variable IBMI sur les valeurs observées de la cinétique d'engraissement
(DFDR) des individus en fonction de l'IBMI (p-value < 0,001). 27

Figure 13 : Estimations du modèle $DFDR \sim IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) +$
 $(1| ECOCOMPLEXE)$ pour la variable latitude sur les valeurs observées de la cinétique
d'engraissement (DFDR) des individus en fonction de la latitude (p-value = 0,04). 28

Liste des tableaux

Tableau 1 : Détermination des écocomplexes ($n = 26$). Nombre de données de capture et recapture par éco complexe sur une même année i avec le nombre de stations concernées. Les éco complexes mis en gras possèdent au moins 3 % des données totales mobilisées pour les analyses. *Nombre de stations avec données de capture et recapture sur un même éco complexe sur une même année i 11

Tableau 2 : Résultats des quatre GAMs utilisés pour déterminer les facteurs influençant la condition corporelle (IBMI) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; s : fonction de lissage des variables ; k : nombre de nœuds (déterminés par des algorithmes d'ajustement interne au modèle) ; bs : type de lissage ; re : effet aléatoire..... 15

Tableau 3 : Résultats des quatre GAMs utilisés pour déterminer les facteurs influençant la condition corporelle (IBMI) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; s : fonction de lissage des variables ; k : nombre de nœuds (déterminés par des algorithmes d'ajustement interne au modèle). 17

Tableau 4 : Résultats des quatre GAMs utilisés pour déterminer les facteurs influençant la condition corporelle (IBMI) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; s : fonction de lissage des variables ; k : nombre de nœuds (déterminés par des algorithmes d'ajustement interne au modèle). 21

Tableau 5 : Résultats des cinq modèles LMMs ayant les plus faibles valeurs d'AICc, parmi les seize utilisés pour déterminer les facteurs influençant l'engraissement total (FDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; \wedge^2 : effet quadratique ; R^2m : R^2 marginal ; R^2c : R^2 conditionnel. 24

Tableau 6 : Résultats des cinq modèles LMMs ayant les plus faibles valeurs d'AICc, parmi les trente-deux utilisés pour déterminer les facteurs influençant la cinétique d'engraissement (DFDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Les modèles avec des qualités d'ajustement similaires ont été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; ^2 : effet quadratique ; R²m : R² marginal ; R²c : R² conditionnel..... 27

Liste des annexes

- Annexe 1** : Cartes rapprochées des 26 différents écosystèmes classés (de gauche à droite et haut en bas) du Nord vers le Sud du territoire français. 33
- Annexe 2** : Valeurs observées des juvéniles 1A (n = 8 141 ; A) et adultes +1A (n = 1 548 ; B) en fonction des années. 36
- Annexe 3** : Carte des 26 différents écosystèmes en fonction des deux typologies d'habitat sur le territoire français. 37
- Annexe 4** : Résultats des différents modèles LMM utilisés pour déterminer les facteurs influençant l'engraissement total (FDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Les modèles avec des qualités d'ajustement similaires ont été mis en évidence en gras. LOG(AGE) : log transformation de la variable AGE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; ^2 : effet quadratique ; R²m : R² marginal ; R²c : R² conditionnel. 38
- Annexe 5** : Résultats des différents modèles LMM utilisés pour déterminer les facteurs influençant la cinétique d'engraissement (DFDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Les modèles avec des qualités d'ajustement similaires ont été mis en évidence en gras. LOG(AGE) : log transformation de la variable AGE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; ^2 : effet quadratique ; R²m : R² marginal ; R²c : R² conditionnel. 40

I – Introduction

Les oiseaux migrateurs consacrent près du quart de leur cycle de vie en migration et passent plus de temps sur les sites d’escales qu’en migration active (Zduniak & Yosef, 2012). Au sein des haltes migratoires, les individus trouvent de quoi se reposer, attendre de meilleures conditions pour poursuivre la migration et refaire le plein de réserves énergétiques (Sutherland, 1998). La survie en dehors de la saison de reproduction impactant l’état des populations (Newton, 2006), l’identification des sites d’escales migratoires comme de leurs zones d’hivernage est essentielle afin d’assurer la conservation des ressources qu’elles exploitent au sein de ces espaces (Sutherland, 1998; Chernetsov, 2006).

La distribution spatiale des sites de halte de migration, où les oiseaux migrateurs peuvent reconstituer leurs réserves énergétiques (processus appelé “engraissement”, bien que ces réserves ne soient pas exclusivement constituées de lipides), est un élément déterminant des stratégies de migration adoptées par les individus. Elle influence notamment la durée des haltes, la cinétique d’engraissement des individus, et joue un rôle crucial dans leur probabilité de survie (Alerstam & Lindström, 1990; Bibby & Green, 1981; Tøttrup et al., 2008). Les sites de haltes offrant des possibilités d’accès à des ressources trophiques abondantes, permettent aux oiseaux migrateurs de diminuer le coût énergétique d’accès aux proies, avec une fidélité inter-annuelle importante des individus à ces espaces (Baert et al., 2022).

Plusieurs facteurs peuvent influencer l’engraissement chez les oiseaux migrateurs. Chez de nombreuses espèces, il existe une différence de cinétique d’accumulation de réserves énergétiques entre les adultes et les juvéniles (Ellegren, 1991; Woodrey, 2000; Heise & Moore, 2003; Yosef & Chernetsov, 2004; Choi et al., 2009). Ces cinétiques peuvent également différer en fonction de la condition corporelle des individus (Maitav & Izhaki, 1994; Schaub & Jenni, 2000; Yosef & Chernetsov, 2004). Pour les espèces parcourant de longues distances (cas des migrateurs transsahariens), les stratégies d’engraissement semblent également être influencées par la durée du jour mesurée entre le lever et le coucher du soleil (Bauchinger & Klaassen, 2005; Engert et al., 2023), avec une amplitude d’activité dédiée à l’exploitation des ressources trophiques augmentant avec la durée du jour (Pokrovsky et al., 2021).

Le Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*) est un passereau paludicole, migrateur transsaharien, qui a connu un fort déclin au cours du 20^{ème} siècle. Quittant les sites de reproduction distribués en Europe de l'Est en juillet (Flade & Lachmann, 2008) pour rejoindre les sites d'hivernage en Afrique subsaharienne (Buchanan et al., 2011), les individus exploitent des escales migratoires situées en Europe de l'Ouest des Pays-Bas à l'Espagne, (De By, 1990; Julliard et al., 2006; Le Nevé et al., 2013). Avec la quasi-totalité de la population mondiale de juvéniles transitant par la France au cours de la période de migration post-nuptiale (Jiguet et al., 2011), le développement d'études et de mesures de gestion des haltes migratoires exploitées par l'espèce dans le pays est déterminant pour la conservation de cet oiseau mondialement menacé de l'Europe continentale et inscrite comme "vulnérable" sur la liste rouge mondiale de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature ; BirdLife International, 2021).

Pour Kerbiriou et al. (2011), le Phragmite aquatique aurait une stratégie d'engraissement similaire à celle du Phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*), qui accumule significativement ses réserves dans le Nord de la France et dans la péninsule ibérique (Bibby & Green, 1981; Grandio, 1998) au sein de sites présentant une forte abondance de pucerons (Bibby & Green, 1981). Cependant, cette hypothèse a été établie à partir de données collectées au sein d'un seul site du nord de la France, avant la collecte de nombreuses données sur différents sites dans le cadre de l'animation d'un programme national de baguage dédié au Phragmite aquatique. Pour les individus stationnant dans l'estuaire de la Loire (Loire-Atlantique, France) il a pu être démontré qu'une à trois haltes supplémentaires étaient nécessaires afin de leur permettre d'atteindre leurs quartiers d'hivernage en Afrique subsaharienne (Jakubas et al., 2014). Aujourd'hui, il a également pu être établi que les sites de halte, distribués dans le sud-ouest de la France et en péninsule ibérique (Espagne et Portugal), jouent un rôle important dans l'engraissement des individus lors de leur migration post-nuptiale (Neto et al., 2010; Musseau et al., 2014; Miguélez et al., 2015).

Les stratégies d'engraissement du Phragmite aquatique diffèrent selon la classe d'âge (Neto et al., 2010; Jakubas et al., 2014). Pour Neto et al. (2010), les juvéniles auraient tendance à rester plus longtemps sur les sites de halte français afin d'accumuler des réserves, tandis que les adultes accumuleraient plus rapidement des réserves sur le territoire français avant de rejoindre la péninsule ibérique. L'engraissement des individus diffère également en fonction de leur condition corporelle, avec une accumulation de réserves plus importante chez les oiseaux "maigres" relativement aux oiseaux "corpulents" (Musseau et al., 2014). Enfin, au fil de la saison de migration, les individus sont de plus en plus corpulents (Neto et al., 2010; Jakubas et al., 2014), suggérant une cinétique d'engraissement variant dans le temps.

Mise en place dans le cadre du Plan National d'Actions (PNA) en faveur du Phragmite aquatique, la présente étude vise à identifier les facteurs influençant les stratégies d'engraissement de l'espèce au cours de la migration post-nuptiale sur le territoire français. Nous supposons que : (1) la condition corporelle des individus, qui détermine les besoins en réserve énergétique, est influencée par l'âge, la date et la latitude ; (2) l'engraissement est influencé par la condition corporelle, la date, la typologie d'habitat, ainsi que la latitude. Les analyses permettant de tester ces différentes hypothèses ont été générées à partir des données collectées sur l'ensemble du territoire français dans le cadre des opérations de baguage pilotées sous l'égide du Centre de Recherche Biologique des Populations d'Oiseaux (CRBPO).

II – Matériel et méthode

II. 1 – Modèle biologique

Le Phragmite aquatique est un passereau paludicole, migrateur transsaharien, connu comme abondant en Europe jusqu'au début du 20ème siècle. À partir de cette période, l'espèce commence à se raréfier suite à des changements d'origine anthropique intervenant sur ses zones de reproduction (agriculture intensive, eutrophisation, drainage... ; De By, 1990; Flade & Lachmann, 2008; Tanneberger et al., 2008; Briedis & Keišs, 2016; Tanneberger & Kubacka, 2018). Aujourd'hui, près de 80% de la population reproductrice est concentrée au sein de quatre secteurs géographiques principaux, distribués en Biélorussie, en Ukraine et en Pologne (Tanneberger & Kubacka, 2018). Avec une population mondiale estimée entre 18 300 et 28 500 individus reproducteurs, le Phragmite aquatique, inscrit comme "vulnérable" sur la liste rouge mondiale de l'UICN (BirdLife International, 2021), est le seul passereau mondialement menacé de l'Europe continentale. L'espèce bénéficie d'un mémorandum international d'entente proposé au titre de la convention de Bonn sur la conservation des espèces migratrices (CMS ; Flade & Lachmann, 2008) et d'un PNA animé sur le territoire français visant au développement d'actions de gestion et de conservation de ses sites d'escales migratoires.

Sur ses escales migratoires, l'espèce sélectionne principalement des habitats tels que les parvo-roselières ou les prairies humides à cypéracées, avec la présence a minima, d'une fine surface en eau (Musseau et al., 2014; Fontanilles et al., 2017; Blaize et al., 2022). Parmi ces habitats, on distingue les zones d'alimentation de type prairies humides faiblement inondées à scirpes, carex ou joncs et celles de repos de type roselières hautes et monospécifiques à *Phragmites australis* (Provost et al., 2010; Foucher et al., 2011; Gonin & Mercier, 2012; Le Nevé et al., 2013; Fontanilles et al., 2017).

Avec environ 50% des zones humides françaises ayant disparues entre 1960 et 1990 (Devaux & Helier, 2018), les sites de haltes migratoires du Phragmite aquatique ont un avenir incertain, compte tenu des impacts inhérents aux activités humaines telles que l'agriculture, la sylviculture, l'acclimatation et l'expansion de plantes exotiques envahissantes ou encore de drainages (Tanneberger & Kubacka, 2018). Depuis, un ralentissement de la régression de ces zones a pu être observé (Devaux & Helier, 2018). Ainsi, au cours de la période 2010 – 2020, 41% des zones humides dulçaquicoles françaises étaient en mauvais état de conservation, d'après des critères tels que leur

répartition, leurs étendues ou leurs perspectives d'évolution (Devaux & Helier, 2018). L'évolution de l'état de conservation des zones humides est également liée au changement climatique (Maltby & Acreman, 2011; Devaux & Helier, 2018). Ce dernier induit également la perte des habitats intertidaux exploités par le Phragmite aquatique avec par exemple des pertes d'habitats inhérents à l'érosion des espaces littoraux (Musseau et al., 2018). Ainsi, le développement d'études permettant la définition de stratégies de gestion sur les sites de halte exploités par le Phragmite aquatique apparaît comme essentiel pour la conservation de l'espèce (Le Nevé et al., 2013).

Le premier PNA, mis en place sur la période 2010 - 2014, a permis de développer les connaissances relatives aux typologies d'habitats favorables à l'espèce en période de migration, d'évaluer l'état de conservation de ces habitats et de proposer des actions de gestion des espaces (Le Nevé et al., 2013; Blaize et al., 2022). Le second PNA, mis en place pour la période 2022 - 2031, a pour objectif de préserver les sites de haltes migratoires à l'espèce en approfondissant les connaissances existantes (Blaize et al., 2022).

II.2 – Données de baguage

Les données traitées dans le cadre de ce travail ont été collectées sous l'égide du CRBPO. Elles sont issues de la mise en place de différents protocoles de baguage. Un protocole spécifique à l'étude de la migration du Phragmite aquatique ("ACROLA") a été mis en place en 2008 (Jiguet et al., 2012). Il consiste à installer une à plusieurs lignes de trois filets de 12m ("unités ACROLA" : correspondant à une unité de capture). La longueur totale des filets (*FS*) est variable entre les différentes stations et dépendante de la surface d'habitat à échantillonner. Un leurre sonore ("repassse") est installé au sein de chaque unité, diffusant uniquement le chant de l'espèce tout au long des sessions de capture. Cette dernière débute environ 45 minutes avant le lever du soleil (heure locale) et se termine à 12h00 (Jiguet et al., 2012). Toutes les trente minutes, les oiseaux sont retirés des filets. Après identification de l'espèce, les individus non bagués sont équipés d'une bague immatriculée avec numéro unique portant la mention "Muséum Paris". Tandis que ceux déjà équipés de bagues (contrôles) font l'objet d'un relevé du numéro de la bague avec identification du pays émetteur. L'âge des individus est défini d'après Demongin (2016), avec les juvéniles correspondants aux individus nés dans l'année catégorisés "individus de première année" (1A) et les adultes catégorisés "individus de plus d'un an" (+1A). Pour chaque individu, la mesure de la longueur de l'aile pliée, de la longueur du tarse et de la masse exprimée en gramme sont renseignées (Henry et al., 2024). Chaque donnée de baguage est enregistrée au moins à l'échelle de la commune.

Au fil des années de collecte de données, le lieu-dit a été renseigné ainsi que des coordonnées géographiques précises des stations de baguage.

II.3 – Analyse des données disponibles

Tous protocoles confondus, entre 1954 et 2023, sur le territoire français, un total de 13 254 données de Phragmite aquatique a été collecté au sein de 258 stations de baguage, correspondant à 1 988 individus adultes (+1A) et 11 237 juvéniles (1A). La précision de localisation des stations de baguage au sein d'un même site ayant pu évoluer au cours du temps (précision parfois à la simple échelle de la commune), il a été nécessaire d'uniformiser les coordonnées géographiques des stations dans la base de données.

Seules les données indiquant 0 pour l'état de santé (ES) des individus ou avec une absence de donnée (considéré comme une absence de problème de santé détectable) ainsi qu'une durée de séjour minimale (Minimum Length Stopover : $MLS = \text{Date finale} - \text{Date initiale}$) supérieure ou égale à deux jours ont été conservées compte tenu que la manipulation lors de la première capture peut avoir un effet négatif sur la masse des individus (Schwilch & Jenni, 2001). Toutes les valeurs biométriques aberrantes ont été retirées du jeu de données. Ainsi, les données conservées correspondent aux valeurs de longueurs d'aile comprises entre 58 et 68 mm et de masses comprises entre 8,5 et 19,6 g (Demongin, 2016). Tous les résultats présentés ont été obtenus grâce au logiciel R (R Core Team v4.3.1, 2023) et les graphiques ont été réalisés à l'aide du package R ggplot2 (Wickham, 2016).

Au total, 11 197 (9 492 juvéniles et 1 705 adultes) données étaient complètes dans le jeu de données initial : données incluant à la fois la longueur de l'aile et la masse afin de calculer la condition corporelle des individus. Les différentes stations de baguage ont été regroupées au sein d'unités géographiques cohérentes : ensembles avec continuités physico-géographiques correspondant à des espaces de type "écocomplexes" (baies, estuaires, marais arrière-littoraux... ; Figure 1, Annexe 1 ; QGIS, 2023). Les coordonnées de chaque écocomplexe ont été obtenues en calculant le barycentre des écocomplexes délimité par les localisations des différentes stations. Ces regroupements ont permis l'extraction de 329 données incluant des recaptures au sein d'un même écocomplexe au cours d'une année i (300 juvéniles et 29 adultes).

Compte tenu de l'étendue temporelle du jeu de données et afin de garantir la robustesse et la pertinence des analyses, nous avons choisi de nous concentrer sur les périodes présentant une densité de données élevée. Ce choix permet de minimiser les biais potentiels et les fluctuations aléatoires associés aux échantillons de petite taille situés aux extrémités de la distribution temporelle du jeu de données.

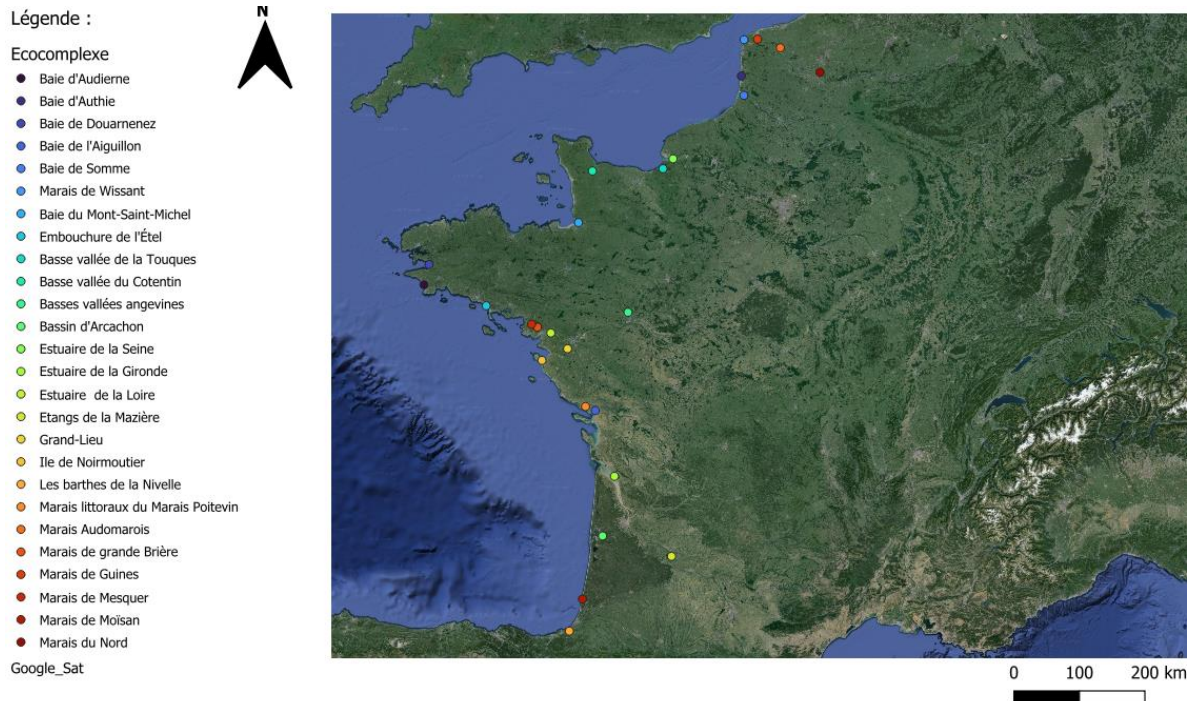


Figure 1 : Carte des écosystèmes avec données de capture -recaptures de *Phragmite aquatique* sur le territoire français ($n = 26$).

II.3.a – Distribution spatio-temporelle des données pour l'étude de la condition corporelle

Pour les juvéniles ($n = 9\,492$) comme pour les adultes ($n = 1\,705$), la majorité des captures est distribuée entre les années 2000 et 2023 avec respectivement $91,12\% \pm 0,003$ (IC95 % = 90,53 – 91,68) et $96,31\% \pm 0,005$ (IC95 % = 95,30 – 97,15 ; Figure 2). Les captures de juvéniles et d'adultes sont également essentiellement distribuées entre le 31 juillet et le 03 septembre, toute année confondue, avec respectivement $93,35\% \pm 0,003$ (IC95 % = 92,83 – 93,84) et $93,96\% \pm 0,006$ (IC95 % = 92,69 – 95,02 ; Figure 3) du jeu de données. Entre 2000 et 2023, pour la période s'étalant du 31 juillet au 03 septembre, 9 689 données de capture ont été conservées pour les analyses, dont 8 141 données relatives aux juvéniles et 1 548 données relatives aux adultes.

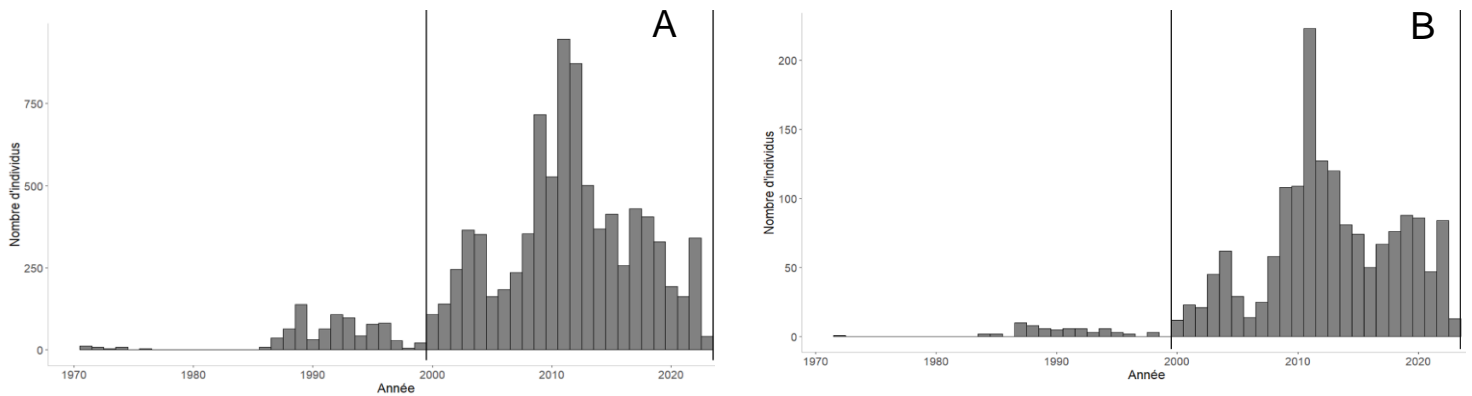


Figure 2 : Nombre d'individus juvéniles 1A ($n = 9\,492$; A) et adultes +1A ($n = 1\,705$; B) capturés en fonction des années. Les lignes noires représentent la période conservée pour nos analyses.

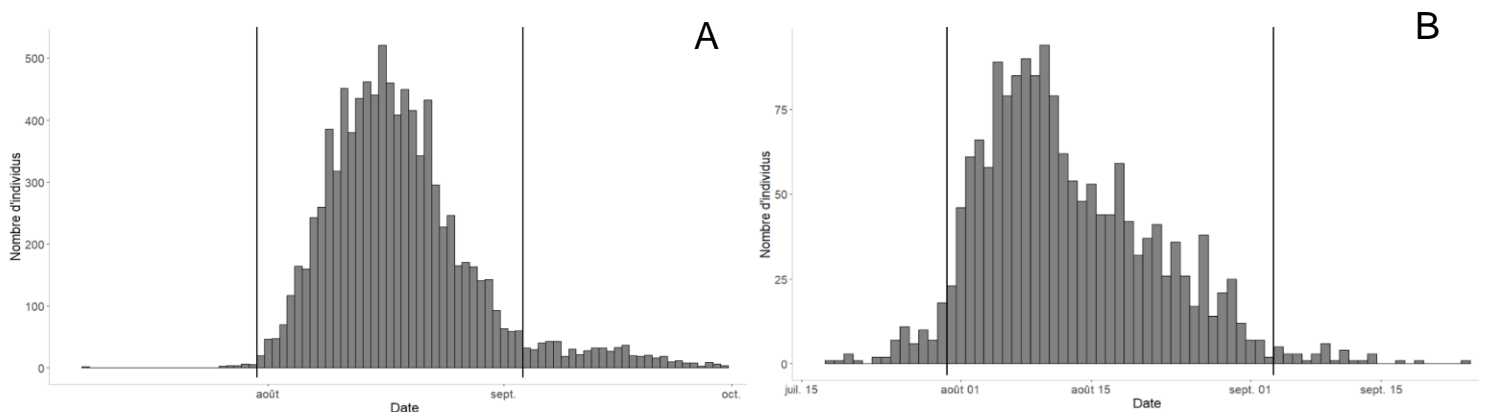


Figure 3 : Nombre d'individus juvéniles 1A ($n = 9\,492$; A) et adultes +1A ($n = 1\,705$; B) capturés entre le 1er juillet et le 30 septembre. Les lignes noires représentent la période conservée pour nos analyses.

II.3.b – Distribution spatio-temporelle des données pour l'étude de la stratégie d'engraissement

Sur les 329 données incluant des recaptures au sein d'un même écosystème au cours d'une année i , seules les données relatives aux juvéniles ($n = 300$) ont été conservées pour les analyses. La faible quantité de données relatives aux adultes ($n = 29$) ne permet pas de réaliser d'analyses intégrant cette classe d'âge, malgré la différence de stratégie de migration entre adultes et juvéniles (Neto et al., 2010; Jakubas et al., 2014). Les résultats des moyennes, des erreurs standards ainsi que des intervalles de confiance ont été générés à partir d'échantillon bootstraps à l'aide du package R boot (Davison & Hinkley, 1997; Canty & Ripley, 2024) avec une itération égale à dix fois le nombre de données, afin de pouvoir limiter l'influence des valeurs marginales sur de petits effectifs. La majorité des données de captures et de recaptures des juvéniles est distribuée entre les années 2000 et 2023 avec $92,99 \% \pm 1,50$ (IC95 % = 89,33 – 95,33 ; Figure 4A). De même, les captures et recaptures sont majoritairement distribuées entre le 31 juillet et le 03 septembre, toute année confondue, avec $93,36 \% \pm 1,45$ (IC95 % = 89,33 – 95,67 ; Figure 4B). Par conséquent, entre 2000 et 2023, durant une période s'étalant du 31 juillet au 03 septembre, un total de 260 données ont été conservées pour les analyses ultérieures.



Figure 4 : Nombre d'individus juvéniles 1A ($n = 300$) capturés et recapturés en fonction des années (A) et entre le 1er juillet et le 30 septembre (B) Les lignes noires représentent les périodes conservées pour nos analyses.

La détermination des distances entre les captures et les recaptures des individus au sein d'un même écosystème a été réalisée à l'aide du package R *geosphere* (Hijmans, 2022). En moyenne, les individus parcourent $570,12 \text{ m} \pm 141,10$ (IC95 % = 343,9 – 927,2) entre la station de première capture et celle de dernière capture au sein d'un même écosystème. $92,36 \% \pm 1,62$ (IC95 % = 88,08 – 94,62) des individus ont été recapturés au sein de la même station que celle de leur première capture. Au cours d'une année i , aucun individu ayant été capturé et recapturé sur un écosystème donné n'a été recapturé au sein d'autres écosystèmes.

Le tableau ci-dessous classe les écosystèmes du nord vers le sud de la France (Tableau 1). On constate une hétérogénéité dans le nombre d'individus capturés et recapturés, ainsi que dans le nombre de stations de baguage incluses dans les différents écosystèmes (Tableau 1). Les données présentées dans ce tableau ne prennent pas en compte les différences de pression de capture entre les stations, pouvant varier considérablement (en fonction du nombre de jours d'ouverture durant une saison, du nombre de saisons et du linéaire de filets).

Compte tenu de la stratégie de migration de l'espèce le long du littoral Manche-Atlantique, de son abondance et des engraisements documentés au sein des espaces intertidaux (Jakubas et al., 2014; Musseau et al., 2014), nous avons exploré l'effet de la typologie d'habitat sur les potentialités d'engraissement des individus. Nous avons ainsi différencié les écosystèmes avec une dominante d'espaces soumis au balancement des marées ("marais intertidaux" ; $n = 168$ données distribuées au sein de 8 écosystèmes) et les écosystèmes non soumis au balancement des marées ("marais arrière littoraux" $n = 92$ données distribuées au sein de 18 écosystèmes ; Tableau 1).

Tableau 1 : Détermination des écosystèmes (n = 26). Nombre de données de capture et recapture par écosystème sur une même année i avec le nombre de stations concernées. Les écosystèmes mis en gras possèdent au moins 3 % des données totales mobilisées pour les analyses. *Nombre de stations avec données de capture et recapture sur un même écosystème sur une même année i.

Écosystème	Type d'habitat	Nombre de stations*	Nombre d'individus capturés et recapturés
Marais de Guines	Marais arrière littoraux	1	14
Marais de Wissant	Marais arrière littoraux	1	1
Marais Audomarois	Marais arrière littoraux	3	9
Marais du Nord	Marais arrière littoraux	1	2
Baie d'Authie	Marais arrière littoraux	1	1
Baie de Somme	Marais intertidaux	2	2
Estuaire de la Seine	Marais intertidaux	4	14
Basse vallée du Cotentin	Marais arrière littoraux	5	12
Basse vallée de la Touques	Marais arrière littoraux	1	2
Baie du Mont-Saint-Michel	Marais intertidaux	1	26
Baie de Douarnenez	Marais arrière littoraux	1	2
Baie d'Audierne	Marais arrière littoral	1	34
Embouchure de l'Étel	Marais arrière littoraux	1	1
Basses vallées angevines	Marais arrière littoraux	1	2
Marais de Mesquer	Marais arrière littoraux	1	2
Marais de Grande Brière	Marais arrière littoraux	2	3
Estuaire de la Loire	Marais intertidaux	4	69
Grand-Lieu	Marais arrière littoraux	1	1
Île de Noirmoutier	Marais arrière littoraux	1	1
Marais littoraux du Marais Poitevin	Marais intertidaux	1	1
Baie de l'Aiguillon	Marais intertidaux	2	18
Estuaire de la Gironde	Marais intertidaux	5	37
Bassin d'Arcachon	Marais intertidaux	1	1
Etangs de la Mazière	Marais arrière littoraux	1	1
Marais de Moisan	Marais arrière littoraux	1	3
Les barthes de la Nivelle	Marais arrière littoraux	1	1
Total		45	260

II.3.c – Recherche de la complexité des liens entre variables

En première intention des analyses, nous avons défini la complexité des liens entre les variables réponses (respectivement la condition corporelle et la stratégie d’engraissement des individus) avec différentes variables explicatives, fixes ou aléatoires, à l’aide de Modèles Additifs Généralisés (Generalized Additive Model : GAMs) construits avec le package R *mgcv* (Wood, 2017). Les Degrés de Liberté Effectifs (Effective Degrees of Freedom : EDF) des modèles les plus complets, testés pour chaque variable réponse, ont été utilisés afin de définir le niveau de complexité des liens entre les variables. Pour des valeurs d’EDF égales à 1, traduisant la linéarité du lien entre les variables testées, nous nous sommes orientés, en seconde intention, vers l’ajustement de Modèles Linéaires Mixtes (Linear Mixed Model : LMMs) construits sous la forme : variable réponse \sim (variable explicative x). Pour des valeurs d’EDF autour de 2, nous avons utilisé des LMMs polynomiaux de second degré de type : variable réponse \sim (variable explicative x) + (variable explicative x)². Ces LMMs ont été générés à l’aide du package R *lme4* (Bates et al., 2015). Enfin, pour les GAMs avec des EDF > 2, nous avons conservé ces modèles, jugés les plus adéquats pour restituer la complexité des liens entre les variables.

II.3.d – Facteurs influençant la condition corporelle (IBMI)

Les effets de la latitude (LAT : latitude des stations de baguage) sur la condition corporelle (Initial Body Mass Index : IBMI) des oiseaux ont été analysés à partir du modèle GAM : $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE)) + s(LOG(LAT)) + s(ANNEE, bs = "re")$, avec les variables fixes “DATE” et “LATITUDE” et la variable aléatoire “ANNEE” lissées automatiquement (voir Tableau 2). La variable IBMI correspond aux résidus d’un Modèle Linéaire Généralisé (Generalized Linear Model : GLM) avec la masse initiale en fonction de la longueur d’aile (Green, 2001). La variable “DATE” correspond à la date julienne (obtenue via le package R *lubridate* ; Grolemund & Wickham, 2011). Les variables “DATE” et “LATITUDE” ont été transformées en valeurs logarithmiques afin que les échelles de valeurs entre les variables soient proches. À partir de ce modèle complet, différents modèles plus simples ont été générés en retirant une à une les variables explicatives, à l’exception des variables “AGE” et “DATE”, conservées dans l’ensemble des modèles afin de garantir que les effets de la latitude puissent être correctement isolés des variations expliquées par l’âge des individus et la date d’échantillonnage.

II.3.e – Facteurs influençant la stratégie d’engraissement (FDR et DFDR)

L’engraissement total (Fuel Deposition Rate : FDR) des juvéniles a été défini selon la formule : $[(\text{Masse finale} - \text{Masse initiale}) / \text{Masse initiale}] * 100$. Les effets de la variable latitude des écosystèmes échantillonnés (*LAT* : latitude des écosystèmes) et des typologies d’habitat (*TYPOLOGIE_HABITAT*) sur l’engraissement des oiseaux ont été analysés à partir du modèle GAM : $\text{FDR} \sim \text{IBMI} + \text{s}(\text{LOG}(\text{DATE})) + \text{s}(\text{LOG}(\text{LAT})) + \text{TYPOLOGIE_HABITAT} + \text{s}(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{bs} = \text{“re”}) + \text{s}(\text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”}) + \text{te}(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”})$. Les variables fixes “*DATE*” et “*LATITUDE*” et les variables aléatoires “*ECOCOMPLEXE*”, “*ANNEE*” ainsi que l’interaction entre ces deux variables ont été lissées avec un nombre de nœuds défini automatiquement.

Pour la cinétique d’engraissement (Daily Fuel Deposition Rate : DFDR = FDR / MLS) des juvéniles, nous avons également étudié les effets de la variable latitude des écosystèmes échantillonnés (*LAT*) et des typologies d’habitat (*TYPOLOGIE_HABITAT*) sur la cinétique d’engraissement des oiseaux. Le modèle analysé correspond au GAM : $\text{DFDR} \sim \text{IBMI} + \text{s}(\text{LOG}(\text{DATE})) + \text{s}(\text{LOG}(\text{LAT})) + \text{TYPOLOGIE_HABITAT} + \text{s}(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{bs} = \text{“re”}) + \text{s}(\text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”}) + \text{te}(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”})$, avec les variables fixes “*DATE*” et “*LATITUDE*” et les variables aléatoires “*ECOCOMPLEXE*”, “*ANNEE*” ainsi que l’interaction entre ces deux variables lissées automatiquement.

La variable “*IBMI*” correspond à la condition corporelle des juvéniles et la variable “*DATE*” correspond à la date julienne. Les variables “*LATITUDE*” et “*DATE*” ont été transformées en valeurs logarithmiques afin que les échelles de valeurs entre les variables soient proches. Pour le FDR ainsi que le DFDR, différents modèles définis avec une logique de simplification ont été générés à partir des modèles les plus complets. Ces modèles ont été obtenus en retirant une à une les variables explicatives, à l’exception des variables “*IBMI*” et “*DATE*” conservées dans l’ensemble des modèles, afin d’isoler correctement les effets de la latitude et des typologies d’habitat des variations expliquées par la condition corporelle des individus et la date d’échantillonnage.

III – Résultats

III.1 – Condition corporelle

Un test de linéarité du modèle de la masse initiale en fonction de la longueur d'aile (test de Rainbow) a été réalisé à l'aide du package R car (Fox & Weisberg, 2019), permettant de valider l'hypothèse de linéarité de la relation entre les deux variables ($Raintest = 0,95$, $df1 = 4\ 845$, $df2 = 4\ 842$, $p\text{-value} = 0,96$). Les résultats de la comparaison d'un modèle $IBMI \sim AGE$ avec un modèle nul révèlent que les adultes ont une condition corporelle significativement plus élevée que celle des juvéniles ($F_{1,9\ 687} = 341,63$, $p\text{-value} < 0,001$; Figure 5).

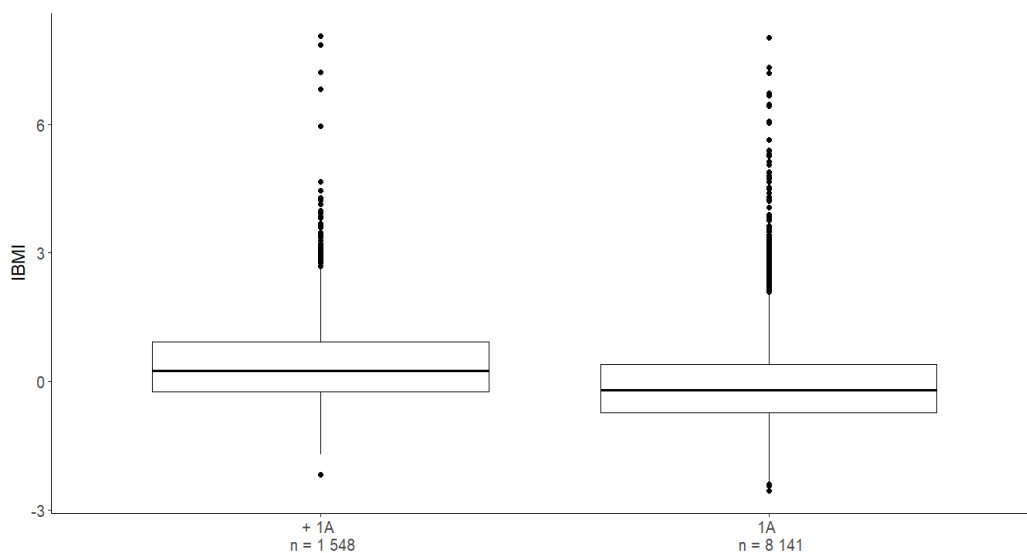


Figure 5 : Valeurs observées de la condition corporelle (IBMI) en fonction de l'âge des individus ($n = 9\ 689$; $p\text{-value} < 0,001$).

Le GAM réalisé en première intention, correspondant à la structure : $IBMI \sim AGE + s(\text{LOG}(\text{DATE})) + s(\text{LOG}(\text{LAT})) + s(\text{ANNEE}, \text{bs} = "re")$ avec un nombre de nœuds automatique, nous a permis de déterminer les EDF des variables "DATE" et "LATITUDE". Étant respectivement de 7,28 et 8,21, elles montrent des liens complexes entre ces deux variables explicatives et la condition corporelle des individus. Afin de déterminer le nombre de nœuds adapté à la relation de complexité des variables, le modèle le plus complet a été testé avec un nombre de nœuds défini, allant de trois (correspondant au plus faible nombre de nœuds pouvant être défini) au nombre de nœuds correspondant à celui défini automatiquement. Les critères d'information d'Akaike corrigés (AICc) des différentes versions du modèle, calculés à l'aide du package R AICcmodavg (Mazerolle, 2023), ont été comparés. La version avec la plus faible valeur d'AICc et le plus faible nombre de nœuds, lorsque les qualités d'ajustement entre les versions étaient similaires ($\text{Delta AICc} < 2$), a été retenue

pour nos analyses. Cette méthode permet de déterminer le nombre de nœuds le plus adapté et d'éviter un sur-ajustement du modèle. Elle a été réalisée pour tous les modèles générés, qui ont ensuite été comparés entre eux à l'aide de leur AICc ainsi que de leur critère d'information bayésien (BIC), utilisé en tant qu'indicateur complémentaire. L'ensemble des résultats, tels que le coefficient de détermination (R^2 ajusté), les EDF et les p-values des différentes variables, est présenté dans le tableau 2.

Le modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + s(ANNEE, bs = "re")$ présente la meilleure qualité d'ajustement (Tableau 2). Ce modèle a cependant un R^2 ajusté très faible (0,09), montrant qu'il ne parvient à capturer qu'un très faible pourcentage de la variance de la condition corporelle. Les EDF des variables lissées ($LOG(DATE) : 7,28$ et $LOG(LAT) : 8,21$) très élevés démontrent le lien particulièrement complexe entre ces variables et la condition corporelle, malgré leur influence significative (Tableau 2).

Tableau 2 : Résultats des quatre GAMs utilisés pour déterminer les facteurs influençant la condition corporelle (IBMI) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras. $LOG(DATE) : \log$ transformation de la variable DATE ; $LOG(LAT) : \log$ transformation de la variable LAT ; s : fonction de lissage des variables ; k : nombre de nœuds (déterminés par des algorithmes d'ajustement interne au modèle) ; bs : type de lissage ; re : effet aléatoire.

Modèles	R^2 ajusté	AICc	Delta_AICc	BIC	Variables	EDF	p-values
$IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + s(ANNEE, bs = "re")$	0,09	26 445,4		26 722,87	Intercept AGE $s(LOG(DATE), k = 10)$ $s(LOG(LAT), k = 10)$	7,28 8,21	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***
$IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 6) + s(ANNEE, bs = "re")$	0,06	26 633,27	187,87	26834	Intercept AGE $s(LOG(DATE), k = 6)$	4,73	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***
$IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10)$	0,07	26 712,43	267,03	26 840,69	Intercept AGE $s(LOG(DATE), k = 10)$ $s(LOG(LAT), k = 10)$	6,63 8,25	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***
$IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 6)$	0,04	26 895,11	449,71	26951	Intercept AGE $s(LOG(DATE), k = 6)$	4,79	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***

Le modèle avec la plus faible valeur d'AICc mettant en évidence l'influence de la variable aléatoire "Année" sur la condition corporelle des individus, nous avons construit des GAMs permettant de déterminer les années à l'origine des fluctuations de la variable réponse IBMI. La variable ANNEE a donc été importée au modèle en tant que variable catégorielle fixe. Le modèle le plus complet correspond à la structure : $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE)) + s(LOG(LAT)) + ANNEE$, avec les variables "DATE" et "LATITUDE" lissées. Comme précédemment, la méthode de détermination du nombre de nœuds adapté pour les variables a été réalisée et les modèles ont ensuite été comparés entre eux à l'aide des AICc ainsi que des BIC. L'ensemble des résultats est présenté au sein du tableau 3.

Les résultats montrent que le modèle le plus complet présente la meilleure qualité d'ajustement (Tableau 3). D'après le R^2 ajusté très faible du modèle (0,09), seul un faible pourcentage de la variance de l'IBMI a été capturé par le modèle. Toutes les variables de ce modèle ainsi que quelques années particulières influencent la condition corporelle des individus (Tableau 3). Un effet significatif de l'âge sur l'IBMI (p -value < 0,001) ayant pu être mis en évidence, les graphiques suivants ont été élaborés en distinguant les âges. Les EDF des variables lissées ($LOG(DATE) : 7,27$ et $LOG(LAT) : 8,25$) très élevés démontrent un lien complexe entre ces variables et la condition corporelle des individus, adultes et juvéniles. Ces résultats traduisent une forte hétérogénéité de la condition corporelle en fonction de la latitude (Figure 6) ainsi qu'en fonction de l'avancement de la période de migration (Figure 7).

Tableau 3 : Résultats des quatre GAMs utilisés pour déterminer les facteurs influençant la condition corporelle (IBMI) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras.
 LOG(AGE) : log transformation de la variable AGE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; s : fonction de lissage des variables ; k : nombre de nœuds (déterminés par des algorithmes d'ajustement interne au modèle).

Modèles	R ² ajusté	AICc	Delta_AICc	BIC	Variables	EDF	p-values
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + ANNEE	0,09	26 448,37		26 746,06	Intercept AGE s(LOG(AGE), k = 10) s(LOG(LAT), k = 10) 2012 2015 2016 2018 2019 2020 2022	7,27 8,25	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** 0.01 * 0.007 ** 0.02* 0.03 * < 0.001 *** < 0.001 ***
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 6) + ANNEE	0,06	26 635,88	187,51	26 856,64	Intercept AGE S(LOG(AGE), k = 6) 2015 2016 2018 2019 2020 2022 2023	4,78	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** 0.02 * 0.02 * 0.03 * 0.03 * 0.001 ** < 0.001 *** 0.02 *
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10)	0,07	26 712,43	264,06	26 840,69	Intercept AGE s(LOG(AGE), k = 10) s(LOG(LAT), k = 10)	6,63 8,25	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 6)	0,04	26 895,11	446,74	26 951	Intercept AGE s(LOG(AGE), k = 6)	4,79	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***

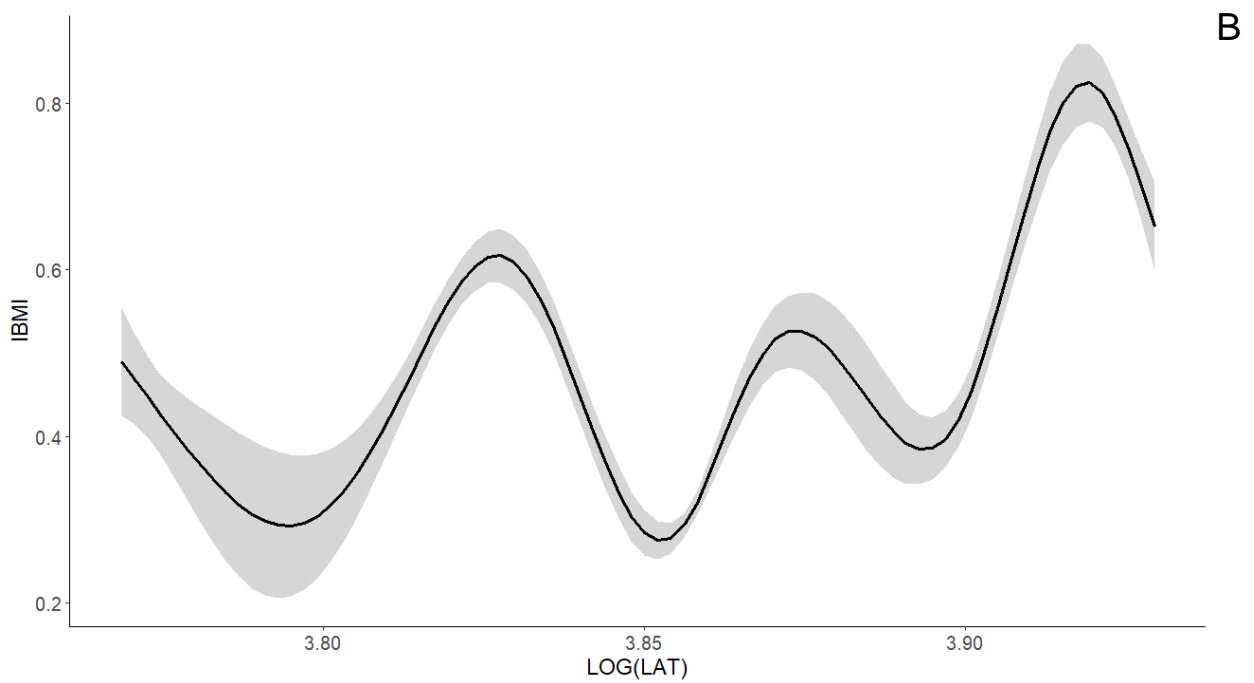
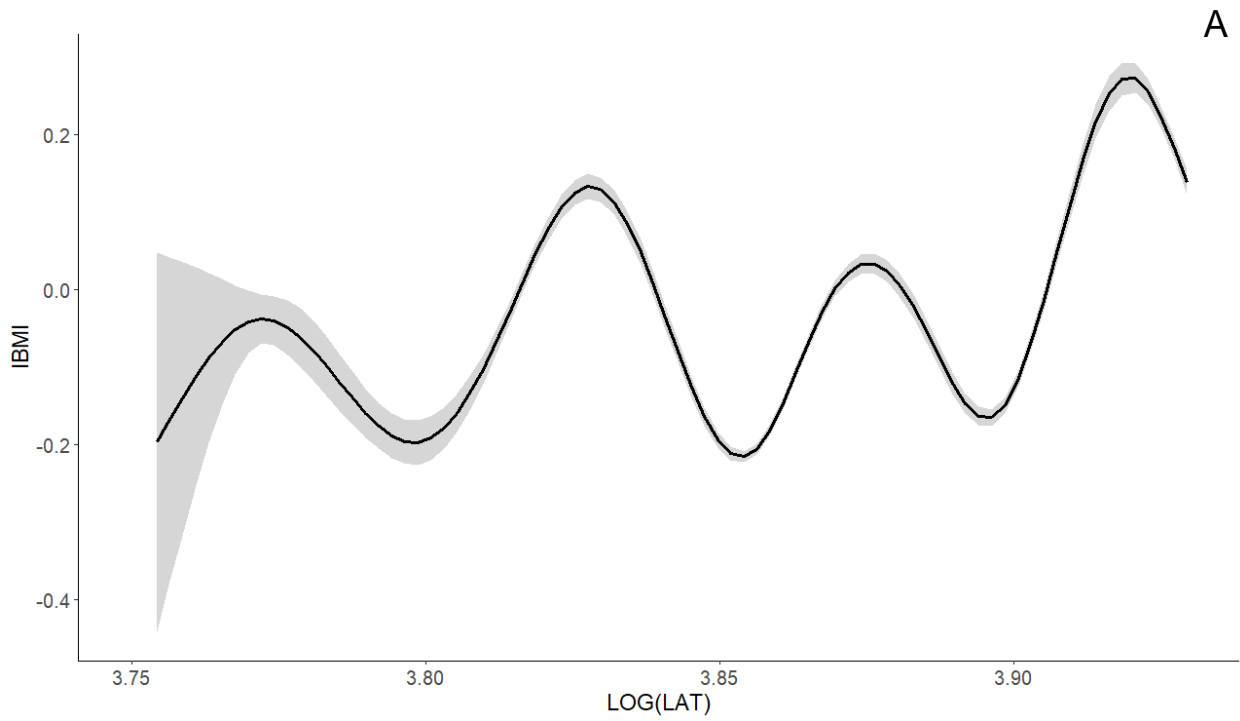


Figure 6 : Estimations du modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(AGE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + ANNEE$ pour la variable latitude pour les individus 1A ($n = 8\,141$; A) et les individus +1A ($n = 1\,548$; B) (p -value $< 0,001$).

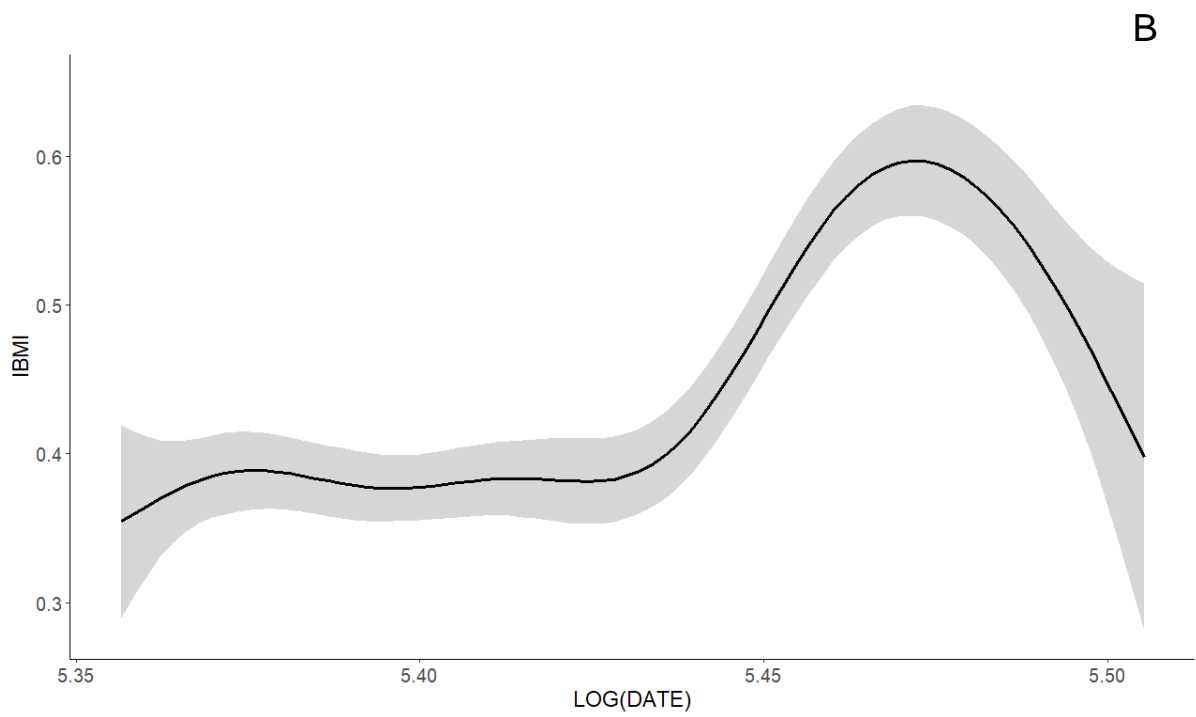
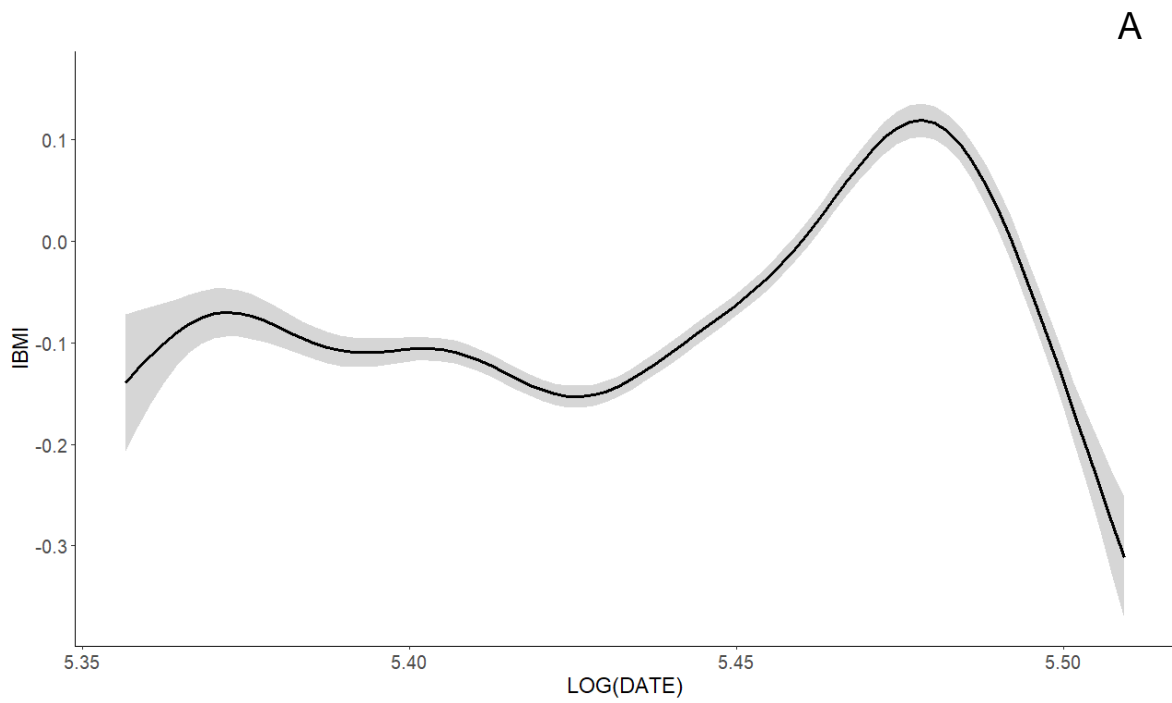


Figure 7 : Estimations du modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + ANNEE$ pour la variable date pour les individus 1A (n = 8 141 ; A) et individus +1A (n = 1 548 ; B) (p-value < 0,001).

Il existe une forte hétérogénéité temporelle de la condition corporelle des individus, adultes et juvéniles (Annexe 2), possiblement inhérente à des variations météorologiques. Ces dernières sont susceptibles de conditionner la disponibilité des ressources exploitées par le Phragmite aquatique (Bale et al., 2002) et donc la condition corporelle des oiseaux. De plus, les probabilités de survie des oiseaux jusqu'à la saison de reproduction suivante sont impactées par les conditions environnementales sur les sites de reproduction (Ghislain et al., 2024). Nous avons donc examiné le lien entre les valeurs de l'Oscillation Nord-Atlantique (North Atlantic Oscillation : *NAO*) en période hivernale et la variable "*IBMI*". La *NAO* correspond à la différence de pression au niveau de la mer entre l'anticyclone des Açores et le bas subpolaire (Islande). Cette métrique est utilisée comme un indicateur des conditions thermo-pluviométriques. Une *NAO* moyenne a été calculée pour chaque année à partir des valeurs des *NAO* des mois de janvier, février et mars (données extraites du site du National Centers for Environmental Information¹). Sur les 24 années étudiées, la *NAO* moyenne est de $0,39 \pm 0,007$ (IC95 % = 0,38 — 0,40), avec des valeurs distribuées de -1,32 à 1,52. Des GAMs ont été générés en suivant la même méthode que précédemment, en remplaçant la variable "*ANNEE*" par la variable "*NAO*" (*NAO*). Le modèle le plus complexe correspond à la structure : $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + NAO$. L'ensemble des résultats est présenté dans le tableau 4.

Les résultats montrent que le modèle le plus complet présente la meilleure qualité d'ajustement aux données (Tableau 4). Le R^2 ajusté très faible du modèle (0,06) révélant la faible explication de la variance de la condition corporelle. Les EDF des variables lissées ($LOG(DATE)$: 6,52 et $LOG(LAT)$: 8,25) très élevés démontrent la relation de complexité de ces variables avec la variable réponse. La *NAO* influence significativement la condition corporelle des individus ($p < 0,001$; Tableau 4), traduisant une condition corporelle structurée de manière décroissante à mesure que la *NAO* augmente (Figure 8). La normalité et l'homoscédasticité des résidus du modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + NAO$ ont été vérifiés.

¹ [Oscillation nord-atlantique \(NAO\) | Centres nationaux d'information sur l'environnement \(NCEI\) \(noaa.gov\)](https://www.noaa.gov/)

Tableau 4 : Résultats des quatre GAMs utilisés pour déterminer les facteurs influençant la condition corporelle (IBMI) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras.
 LOG(AGE) : log transformation de la variable AGE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; s : fonction de lissage des variables ; k : nombre de nœuds (déterminés par des algorithmes d'ajustement interne au modèle).

Modèles	R ² ajusté	AICc	Delta_AICc	BIC	Variables	EDF	p-values
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + NAO	0,06	26 678,11		26 812,78	Intercept AGE s(LOG(AGE), k = 10) s(LOG(LAT), k = 10) NAO	6,52 8,25	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10)	0,06	26 712,43	34,32	26 840,69	Intercept AGE s(LOG(AGE), k = 10) s(LOG(LAT), k = 10)	6,63 8,25	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 6) + NAO	0,04	26 859,12	181,01	26 922,69	Intercept AGE s(LOG(AGE), k = 6) NAO	4,77	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***
IBMI ~ AGE + s(LOG(AGE), k = 6)	0,04	26 895,11	217	26 951	Intercept AGE s(LOG(AGE), k = 6)	4,79	< 0.001 *** < 0.001 *** < 0.001 ***

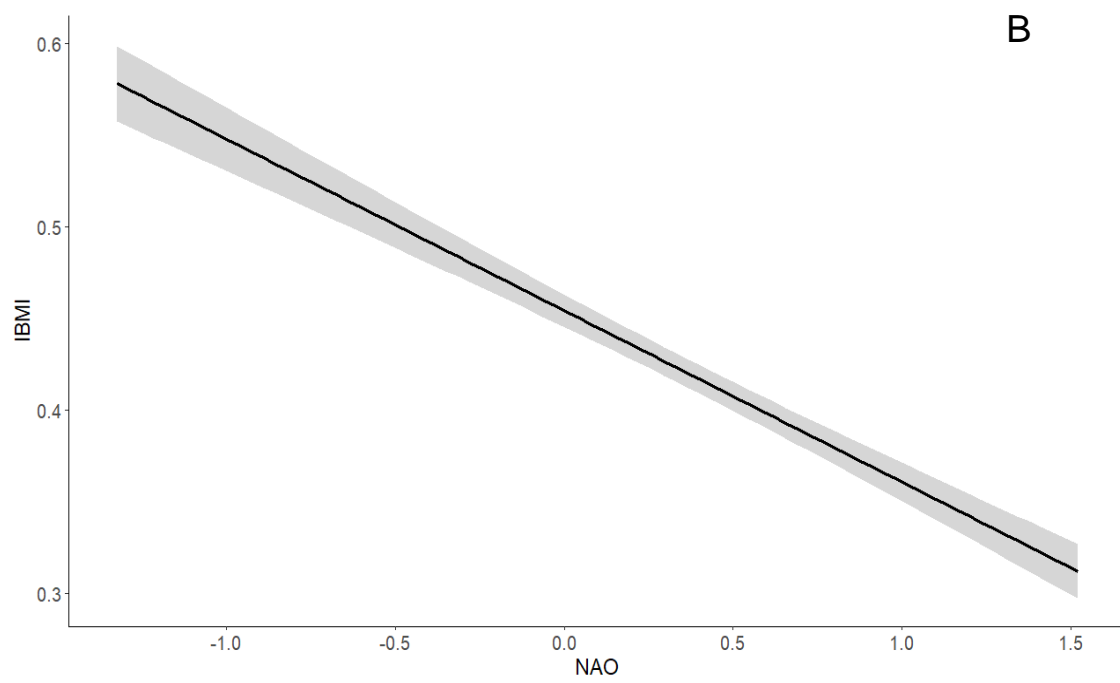
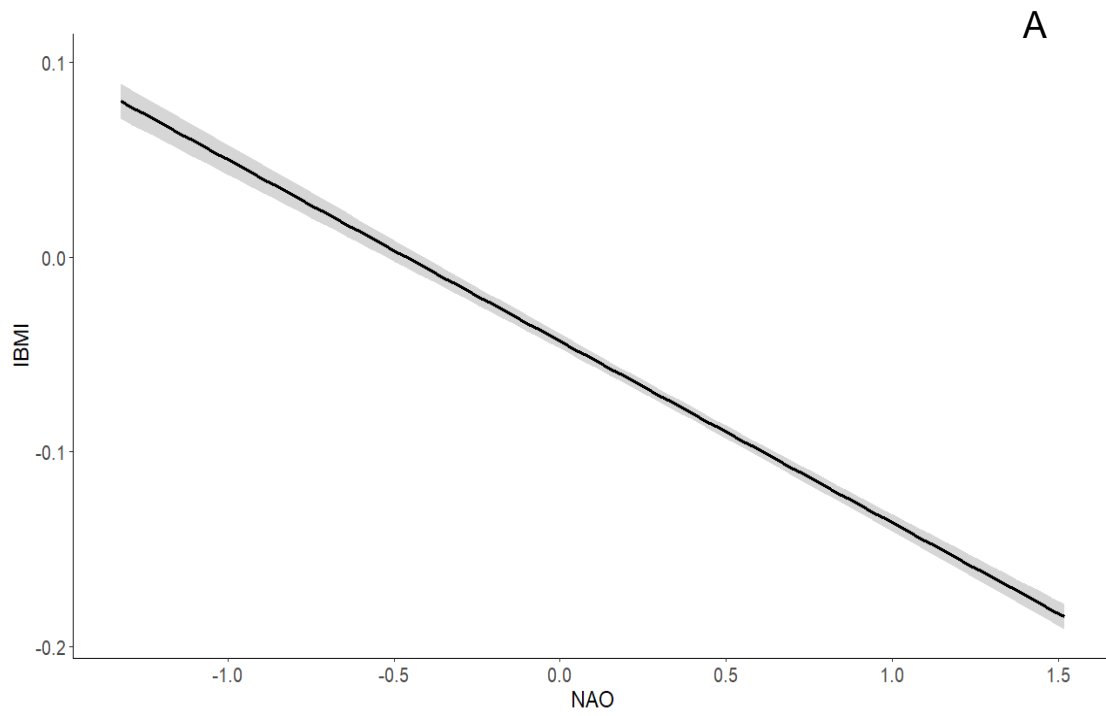


Figure 8 : Estimations du modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(DATE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + NAO$ pour la variable NAO pour les individus 1A ($n = 8\ 141$; A) et individus +1A ($n = 1\ 548$; B) (p -value $< 0,001$).

III.2 – Stratégie d’engraissement

L’examen de la distribution des différents écocomplexes en fonction de leur typologie d’habitat (Annexe 3 ; QGIS, 2023) montre que ces derniers sont répartis de manière relativement homogène en fonction de la latitude (Figure 9).

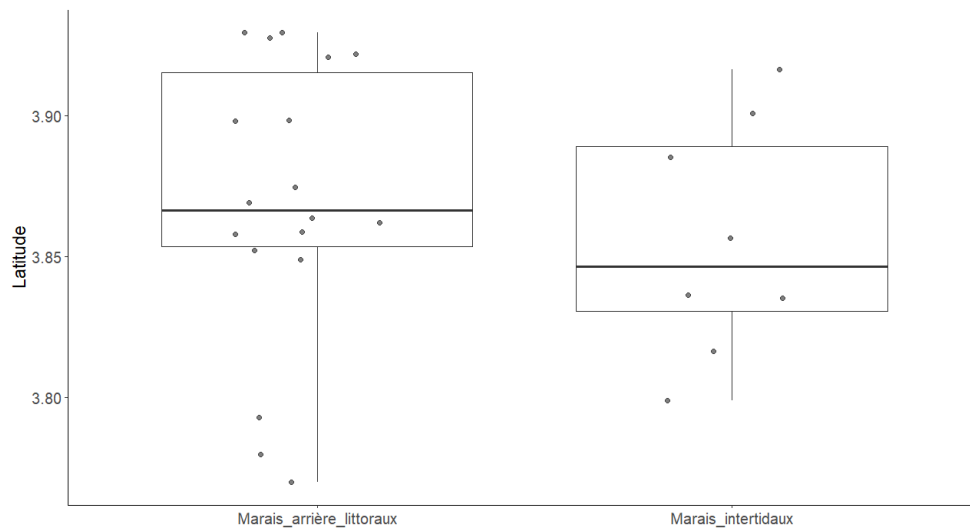


Figure 9 : Latitude des 26 écocomplexes en fonction de leur typologie d’habitat.

III.2.a – Engraissement total

Le GAM réalisé en première intention, ayant la structure : $FDR \sim IBMI + s(\text{LOG}(\text{DATE})) + s(\text{LOG}(\text{LAT})) + \text{TYPLOGIE_HABITAT} + s(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{bs} = \text{“re”}) + s(\text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”}) + \text{te}(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”})$, avec un nombre de nœuds automatique, nous a permis de déterminer les EDF des variables “LATITUDE” et “DATE”, étant respectivement de 1 et 1,85. Des LMMs ont donc été réalisés avec un effet quadratique pour la variable “DATE” et un effet linéaire pour la variable “LATITUDE”. Ils ont été comparés à l’aide des AICc et des BIC. Afin que les modèles parviennent à converger correctement, les paramètres de contrôle ont été définis en utilisant l’algorithme “bobyqa”, permettant d’améliorer leur stabilité et leur performance d’ajustement. Les résultats, tels que le coefficient de détermination marginal et conditionnel (R^2_m et R^2_c , obtenus à l’aide du package R MuMIn ; Bartoń, 2023) et les p-values de chaque variable, obtenues grâce au package R lmerTest (Kuznetsova et al., 2017), sont présentés au sein du tableau 5 pour les cinq modèles ayant les plus faibles valeurs d’AICc et au sein de l’Annexe 4 pour l’ensemble des modèles testés. Le modèle le plus complet correspond à la structure : $FDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + \text{TYPLOGIE_HABITAT} + (1 | \text{ECOCOMPLEXE}) + (1 | \text{ANNEE}) + (1 | \text{ECOCOMPLEXE} : \text{ANNEE})$.

Les modèles $FDR \sim IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1|ECOCOMPLEXE : ANNEE)$ et $FDR \sim IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1|ECOCOMPLEXE : ANNEE)$ présentent des qualités d'ajustement identiques ($\Delta AICc < 2$; Tableau 5). Selon le principe de parcimonie, le modèle le plus simple devrait être préféré au modèle plus complexe. Le modèle le mieux ajusté est donc le suivant : $FDR \sim IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1|ECOCOMPLEXE : ANNEE)$. Ce modèle révèle que l'engraissement des juvéniles augmente avec la diminution de la latitude, traduisant un engraissement structuré de manière croissante du nord vers le sud de la France (Figure 10). Ce modèle montre également que l'engraissement est inversement corrélé à la condition corporelle des individus (Figure 11). Ces résultats sont modulés par l'effet des interactions entre les écocomplexes et les années. Les coefficients de détermination marginal ($R^2m = 0,20$) et conditionnel ($R^2c = 0,27$) mettent en évidence la faible explication des effets fixes et aléatoires sur la variance de l'engraissement. La normalité et l'homoscédasticité des résidus du modèle $FDR \sim IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1|ECOCOMPLEXE : ANNEE)$ ont été vérifiés.

Tableau 5 : Résultats des cinq modèles LMMs ayant les plus faibles valeurs d'AICc, parmi les seize utilisés pour déterminer les facteurs influençant l'engraissement total (FDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Le modèle avec la meilleure qualité d'ajustement a été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; ^2 : effet quadratique ; R²m : R² marginal ; R²c : R² conditionnel.

Modèles	R ² m	R ² c	AICc	Delta_AICc	BIC	p-values	
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 944,55		1 972,46	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08 . < 0,001 *** 0,08 . 0,08 . 0,03 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 945,37	0,82	1 969,85	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08 . < 0,001 *** 0,08 . 0,08 . 0,01 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,19	0,21	1 948,77	4,22	1 976,68	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,04 * < 0,001 *** 0,04 * 0,04 * 0,04 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 948,86	4,31	1 983,58	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08. < 0,001 *** 0,08. 0,08. 0,03 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 949,65	5,10	1 980,98	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08 . < 0,001 *** 0,08. 0,08. 0,01 *

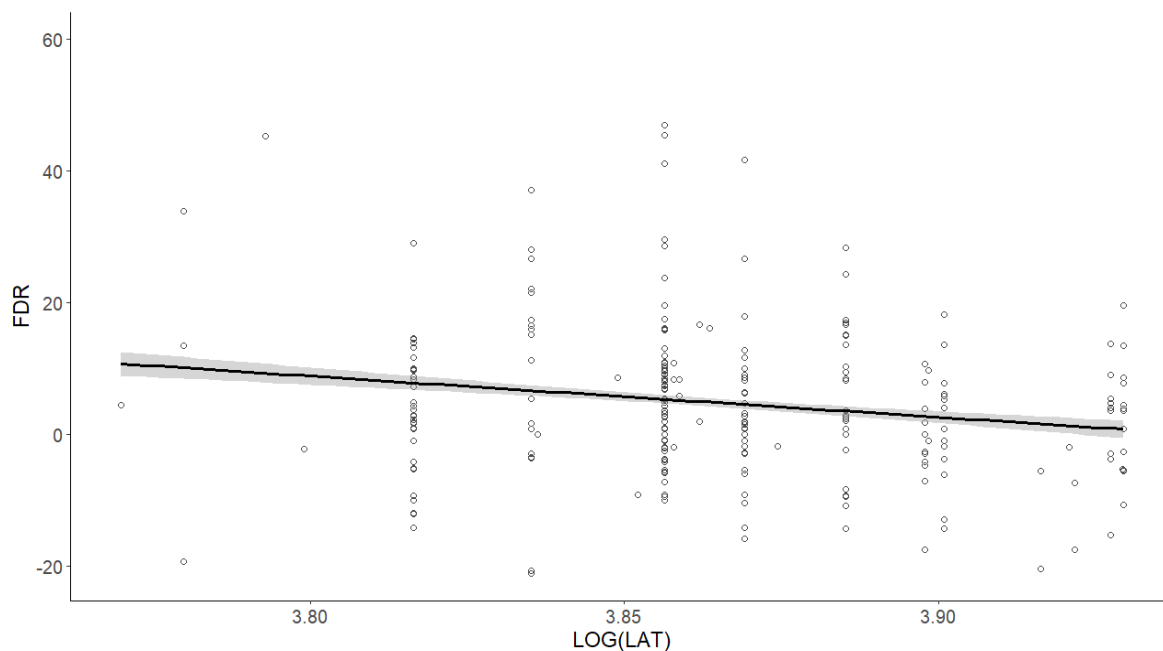


Figure 10 : Estimations du modèle $FDR \sim IBMI + LOG(ANNEE) + LOG(ANNEE)^2 + LOG(LAT) + LOG(LAT)^2 + (1|ECOCOMPLEXE : ANNEE)$ pour la variable IBMI sur les valeurs observées de l'engraissement total (FDR) des individus en fonction de l'IBMI (p -value < 0,001).

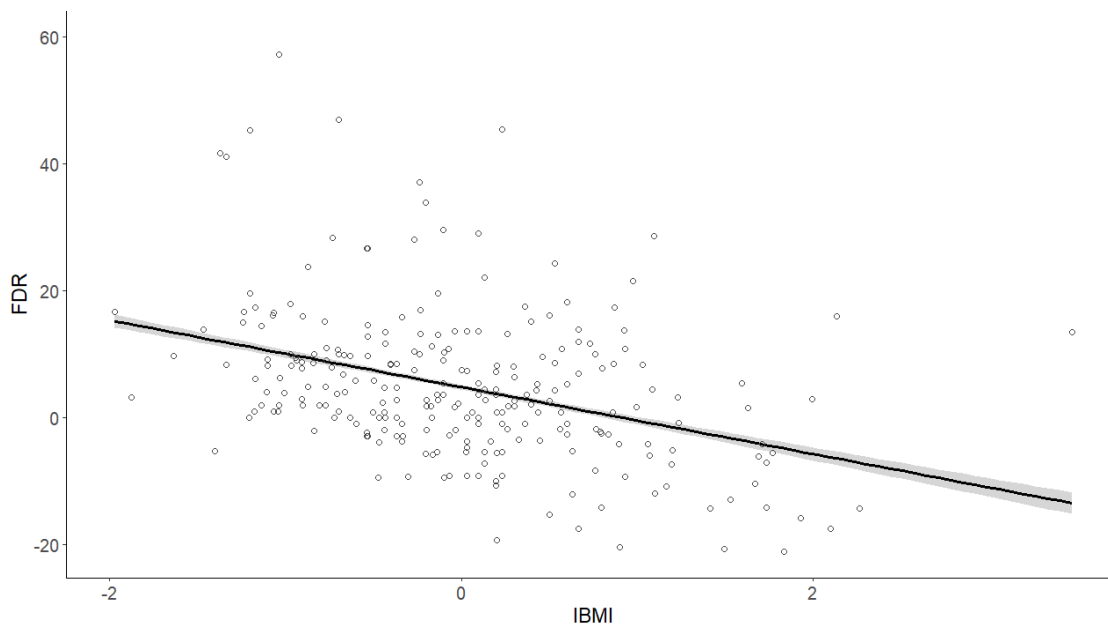


Figure 11 : Estimations du modèle $FDR \sim IBMI + LOG(ANNEE) + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1|ECOCOMPLEXE : ANNEE)$ pour la variable latitude des écosystèmes sur les valeurs observées de l'engraissement total (FDR) des individus en fonction de la latitude des écosystèmes (p -value = 0,01).

III.2.b – Cinétique d’engraissement

Le GAM réalisé en première intention : $DFDR \sim IBMI + s(\text{LOG}(\text{DATE})) + s(\text{LOG}(\text{LAT})) + \text{TYPOLOGIE_HABITAT} + s(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{bs} = \text{“re”}) + s(\text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”}) + \text{te}(\text{ECOCOMPLEXE}, \text{ANNEE}, \text{bs} = \text{“re”})$ avec un nombre de nœuds automatique, a permis de déterminer les EDF des variables “LATITUDE” et “DATE”, à 1 et 1,13. Des LMMs ont donc été réalisés avec un effet linéaire auquel a été ajouté un effet quadratique pour la variable “DATE” et uniquement un effet linéaire pour la variable “LATITUDE”. Ces modèles ont été comparés à l’aide des AICc et des BIC. Les résultats des cinq modèles ayant les plus faibles valeurs d’AICc sont présentés dans le tableau 6 et ceux obtenus pour l’ensemble des modèles testés sont présentés en Annexe 5. Le modèle le plus complet correspond à la structure : $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + \text{TYPOLOGIE_HABITAT} + (1|\text{ECOCOMPLEXE}) + (1|\text{ANNEE}) + (1|\text{ECOCOMPLEXE} : \text{ANNEE})$

Cinq modèles présentent des qualités d’ajustement identiques : (1) : $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + (1|\text{ECOCOMPLEXE} : \text{ANNEE})$; (2) : $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{TYPOLOGIE_HABITAT} + \text{LOG}(\text{LAT}) + (1|\text{ECOCOMPLEXE} : \text{ANNEE})$; (3) : $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + (1|\text{ECOCOMPLEXE})$; (4) : $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + (1|\text{ECOCOMPLEXE}) + (1|\text{ANNEE})$; (5) : $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + \text{TYPOLOGIE_HABITAT} + (1|\text{ECOCOMPLEXE})$ (Delta AICc < 2 ; Tableau 6). D’après le principe de parcimonie, le modèle le mieux ajusté est le modèle $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + (1|\text{ECOCOMPLEXE})$, révélant, comme pour l’engraissement total, une cinétique d’engraissement dépendante de la latitude (Figure 12). Le modèle montre également que la cinétique d’engraissement est inversement corrélée à la condition corporelle des individus (Figure 13). Ces résultats sont modulés par la variable écocomplexe. Les faibles coefficients de détermination marginal ($R^2_m = 0,20$) et conditionnel ($R^2_c = 0,25$) du modèle mettent en évidence la faible explication des effets fixes et aléatoires sur la variance de la cinétique d’engraissement. La normalité et l’homoscédasticité des résidus du modèle $DFDR \sim IBMI + \text{LOG}(\text{DATE}) + \text{LOG}(\text{DATE})^2 + \text{LOG}(\text{LAT}) + (1|\text{ECOCOMPLEXE})$ ont été vérifiés.

Tableau 6 : Résultats des cinq modèles LMMs ayant les plus faibles valeurs d'AICc, parmi les trente-deux utilisés pour déterminer les facteurs influençant la cinétique d'engraissement (DFDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Les modèles avec des qualités d'ajustement similaires ont été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; ^2 : effet quadratique ; R²m : R² marginal ; R²c : R² conditionnel.

Modèles	R ² m	R ² c	AICc	Delta-AICc	BIC	p-values	
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 266,98		1 291,46	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,05 .
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE)	0,20	0,25	1 267,70	0,72	1 292,18	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04*
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,21	0,27	1 268,67	1,69	1 296,58	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,05.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 268,86	1,88	1 296,77	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,08.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,20	0,26	1 268,95	1,97	1 296,86	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *

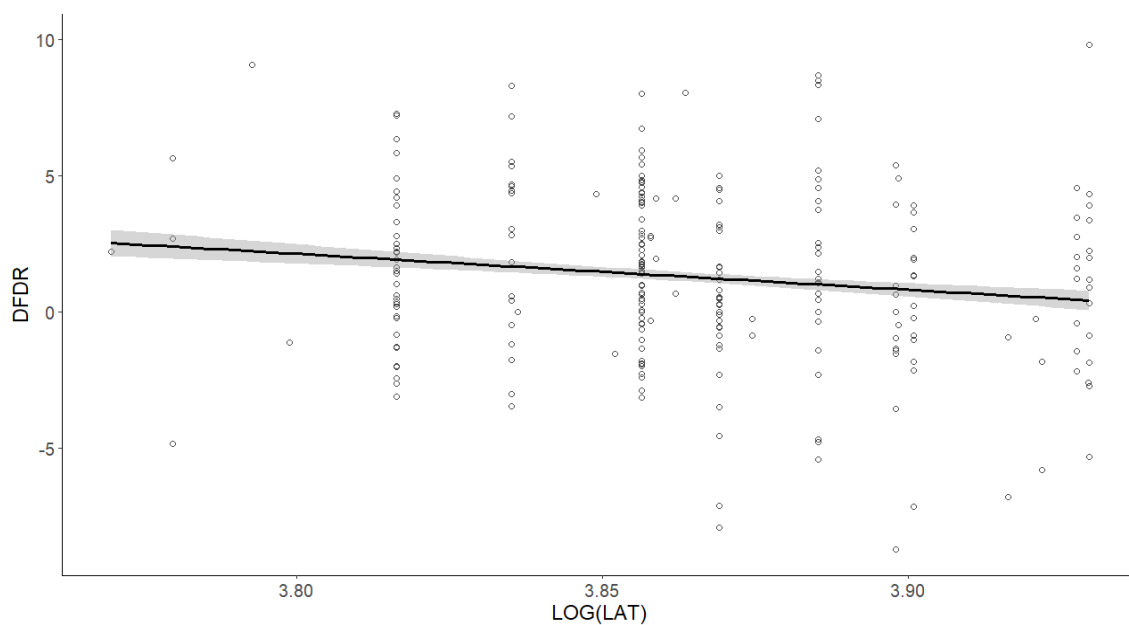


Figure 12 : Estimations du modèle DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 | ECOCOMPLEXE) pour la variable IBMI sur les valeurs observées de la cinétique d'engraissement (DFDR) des individus en fonction de l'IBMI (p-value < 0,001).

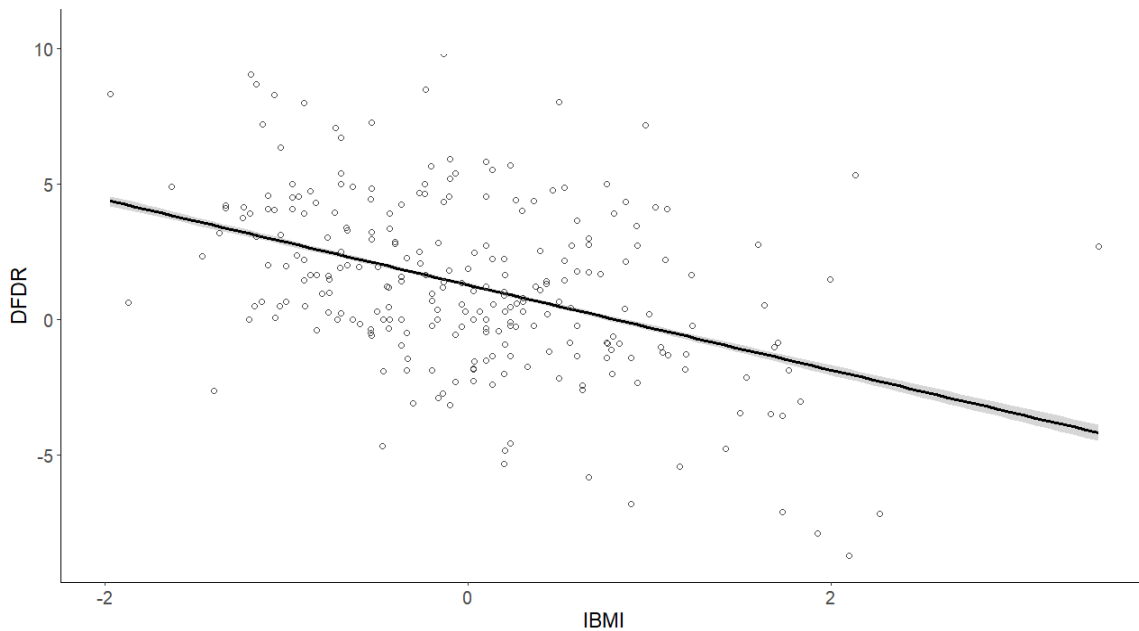


Figure 13 : Estimations du modèle $DFDR \sim IBMI + LOG(AGE) + LOG(AGE)^2 + LOG(LAT) + (1|ECOCOMPLEXE)$ pour la variable latitude sur les valeurs observées de la cinétique d'engraissement (DFDR) des individus en fonction de la latitude (p -value = 0,04).

IV – Discussion

IV.1 – Condition corporelle

Nos résultats montrent qu'au cours de la période de migration post-nuptiale les Phragmites aquatiques adultes ont une condition corporelle (*IBMI*) plus élevée que celle des juvéniles. Cette différence est conforme à ce qui a déjà été mis en évidence chez de nombreuses autres espèces (Ellegren, 1991; Woodrey, 2000; Heise & Moore, 2003; Choi et al., 2009) et en particulier chez le Phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*) et la Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*; Yosef & Chernetsov, 2004; Jakubas & Wojczulanis-Jakubas, 2010). Chez le Phragmite aquatique, les juvéniles auraient tendance à s'engraisser moins rapidement que les adultes sur les sites de haltes français (Neto et al., 2010), possiblement compte tenu d'un manque d'expérience ou à un effet de compétition intra-spécifique entre les deux classes d'âge, comme cela a pu être constaté chez d'autres espèces (Lindström et al., 1990; Woodrey & Moore, 1997; Woodrey, 2000). Bien que le modèle $IBMI \sim AGE + s(LOG(AGE), k = 10) + s(LOG(LAT), k = 10) + NAO$ ne capture qu'un très faible pourcentage de la variance, il apparaît que la condition corporelle des juvéniles comme celle des adultes est empreinte d'une forte hétérogénéité spatio-temporelle. De plus, nos analyses ne montrent pas d'évolution de la condition corporelle des individus structurée de manière croissante tout au long de la saison de migration, contrairement à ce qui a été mis en évidence par Neto et al. (2010) sur l'espèce ou par Neto et al. (2008) pour la Locustelle luscinioides (*Locustella luscinioides*).

Il est établi que la NAO hivernale influence les conditions météorologiques du printemps suivant (D'Odorico et al., 2002; Herceg-Bulić & Kucharski, 2014; Santos et al., 2014) mais aussi l'abondance de diverses communautés d'arthropodes en Europe du Nord (Briers et al., 2004; Sparks et al., 2005; Halkka et al., 2006; Westgarth-Smith, 2012). Nos résultats montrent que la variation de la NAO hivernale est inversement corrélée à la condition corporelle des individus, adultes ou juvéniles. Les valeurs positives de la NAO hivernale (*NAO+*) correspondent à des conditions météorologiques avec des températures plutôt douces et une forte humidité dans le nord de l'Europe, tandis que les valeurs négatives (*NAO-*) correspondent à des conditions météorologiques marquées par des températures plus basses et de plus faibles précipitations (Hurrell, 1995). La NAO hivernale peut influencer la quantité de ressources trophiques exploitées par les passereaux insectivores (Bradley & Ormerod, 2001; Sparks et al., 2005; Halkka et al., 2006; Jonas & Joern, 2007; Saldaña et al., 2007). Au cours de la période de reproduction, le régime alimentaire du Phragmite aquatique est principalement composé d'insectes de l'ordre des Diptères, des Hyménoptères, des Lépidoptères, des Orthoptères, des Odonates ou des Aranées (Tanneberger & Kubacka, 2018). Il est établi que les communautés d'arthropodes peuvent être différemment influencées par les variations des conditions météorologiques. Bien que les hivers caractérisés par des valeurs positives de la NAO semblent influencer plutôt positivement les communautés d'insectes (Sparks et al., 2005; Jonas & Joern, 2007; Saldaña et al., 2007), il a également pu être mis en évidence que des hivers avec une NAO négative pouvaient également correspondre à des années plutôt favorables à certains taxons d'insectes tels que les Hémiptères et différentes espèces d'insectes des milieux fluviaux (Bradley & Ormerod, 2001; Halkka et al., 2006). Halkka et al. (2006) ont démontré qu'une NAO négative était susceptible de générer des conditions d'humidité printanières favorables à la survie des nymphes. Enfin, il convient de prendre en compte les cycles de développement larvaires de certaines espèces inféodées aux cours d'eau qui peuvent s'étaler sur plusieurs années (Ephéméroptères et Plécoptères ; Briers et al., 2004), limitant l'effet de la NAO d'une année *i* sur des individus produits au cours d'année *i-1* ou *i-2*. La NAO hivernale est donc un paramètre empreint de limites pour expliquer les niveaux d'abondance des communautés d'insectes et donc la condition corporelle d'oiseaux insectivores tels que le Phragmite aquatique.

IV.2 – Stratégie d’engraissement

Nos résultats montrent que l’engraissement des individus (engraissement total au sein des écocomplexes : FDR et cinétique d’engraissement : DFDR) est inversement corrélé à leur condition corporelle. Comme chez d’autres espèces de passereaux (Maitav & Izhaki, 1994; Schaub & Jenni, 2000; Yosef & Chernetsov, 2004), les jeunes Phragmites aquatiques “maigres” s’engraissent significativement plus que les individus “corpulents” (Musseau et al., 2014). Ce comportement peut être lié à des mécanismes moléculaires tels que la variation des niveaux de corticostérone. Il a, en effet, été démontré que des oiseaux dits “maigres” ont un taux de corticostérone plus élevé (Long & Holberton, 2004), induisant une hyperphagie ainsi qu’une accumulation de réserves chez ces individus. Il est également possible qu’au moment de leur capture, ces individus aient des réserves épuisées, ou soient arrivés récemment sur les sites de halte ou aient souffert de mauvaises conditions météorologiques depuis leur arrivée sur site. Pour les individus dits “corpulents”, un FDR faible leur permet de limiter les risques liés aux coûts énergétiques du transport des réserves (Klaassen & Linstrom, 1996), ou à la prédation (Lima, 1986). Enfin, nos résultats ne révèlent pas d’influence de la date sur la stratégie d’engraissement des jeunes Phragmite aquatiques, contrairement à ce qu’ont pu mettre en évidence Neto et al., (2010), avec une diminution du nombre d’individus “maigres” en fin de période de migration au Portugal.

Les résultats relatifs aux stratégies d’engraissement des juvéniles soulignent un engraissement croissant des individus du nord vers le sud de la France. Cette tendance diffère de ce qui a pu être mis en évidence chez deux autres espèces de passereaux paludicoles tels que le Phragmite des Joncs et la Rousserolle effarvate. Le Phragmite des Joncs accumule l’essentiel de ses réserves au sein de quelques sites de halte au nord de la France et de la péninsule ibérique, avant de rejoindre l’Afrique sub-saharienne (Bibby & Green, 1981; Grandio, 1998). La Rousserolle effarvate accumule quant à elle de façon constante des réserves sur chaque site de halte avant d’arriver à proximité du Sahara où elle s’engraisse de manière importante (Bibby & Green, 1981; Schaub & Jenni, 2000). Ces différences sont induites par les spécificités des ressources trophiques exploitées par les espèces, avec : 1) le Phragmite des Joncs, espèce spécialiste consommant principalement des pucerons, ressource spatio-temporellement distribuée de manière hétérogène et déclinant rapidement avec l’avancée de la période de migration (Bibby & Green, 1981); et 2) la Rousserolle effarvate, espèce généraliste exploitant des ressources trophiques susceptibles d’être distribuées de manière plus homogène dans l’espace et plus largement disponibles et persistantes dans le temps (Bibby & Green, 1981; Musseau et al., 2021).

L'engraissement croissant des individus que nous mettons en évidence suivant un gradient latitudinal du nord au sud de la France peut s'expliquer par une prédictibilité plus importante des proies exploitées par le Phragmite aquatique (Odonates, Aranées, Lépidoptères, Hétéroptères et Orthoptères ; Provost et al., 2010; Kerbiriou et al., 2011; Musseau et al., 2014). La diversité ou la biomasse de diverses communautés d'arthropodes tendent à augmenter avec la diminution de la latitude (par exemple : Aranées, Plécoptères, Ephéméroptères ; (Eggleton, 1994; Rodriguero & Gorla, 2004; Finch et al., 2008; Dunn et al., 2009; Kozlov et al., 2013, 2015; Shah et al., 2015; Welti et al., 2021). Ces tendances s'expliquent par l'augmentation des températures, structurée du nord vers le sud et favorisant la diversité et la biomasse des insectes (Uhler et al., 2021) ainsi que leur mobilité (Mellanby, 1939). Cependant, les trop fortes chaleurs peuvent inverser cette influence de la latitude sur les communautés d'insectes (Kozlov et al., 2015; Welti et al., 2021). En effet, les insectes étant des ectothermes, les communautés présentes à des latitudes basses, vivent légèrement au-dessus ou à leur optimum thermique et l'augmentation des températures peut avoir un effet négatif sur ces communautés (Deutsch et al., 2008).

Neto et al. (2010) ont montré que sur les haltes migratoires Portugaises, les conditions corporelles des Phragmites aquatiques juvéniles et adultes ne diffèrent pas significativement, tandis qu'en France, la condition corporelle des jeunes est significativement plus faible que celle des adultes (Julliard et al., 2006). Ces résultats révèlent que les Phragmites aquatiques juvéniles s'engraissent en France avant d'atteindre le Portugal et que les adultes s'engraissent de manière plus régulière que les juvéniles tout au long de leur voie de migration. Cette différence pourrait s'expliquer par l'efficacité liée à l'âge dans l'exploitation des ressources trophiques (Woodrey, 2000), avec les juvéniles privilégiant un engraissement croissant avec la diminution des latitudes afin de garantir une forte prédictibilité des ressources trophiques.

La stratégie d'engraissement des individus n'est pas influencée par la différence de typologies d'habitats, avec une absence de différence d'engraissement entre les marais intertidaux et marais arrière littoraux. Au vu du nombre conséquent de données de capture de Phragmite aquatique et des données d'engraissement au sein des zones soumises aux balancements des marées, il était possible de s'attendre à un engraissement plus important au sein de ces écosystèmes. Cependant, les stations de baguage distribuées au sein d'espaces intertidaux sont caractérisées par des gradients de salinité extrêmement différents, rendant impossible la visualisation de tendances fines. L'augmentation de la concentration de sel induisant une

diminution des communautés d'arthropodes et de la diversité végétale les abritant (Odum, 1988; Desender & Maelfait, 1999), il apparaît essentiel de développer, pour les futures études de la conservation des haltes migratoires du Phragmite aquatique, des données permettant d'intégrer une caractérisation plus fine des typologies d'habitats dans les analyses.

IV.3 – Conservation des habitats

La tendance latitudinale que nous avons pu observer relative à l'engraissement des individus étant modérée et des sites distribués au nord de la France présentant des potentialités d'engraissement non négligeables pour le Phragmite aquatique, il apparaît que c'est l'ensemble des sites de haltes migratoires du territoire français qu'il convient d'intégrer dans la politique nationale de conservation des habitats favorables à l'espèce. De nombreux espaces utilisables par le Phragmite aquatique sont menacés de disparition en raison des activités humaines conduisant à la fragmentation et à l'eutrophisation des milieux (Tanneberger & Kubacka, 2018), de l'acclimatation et l'expansion de plantes exotiques envahissantes, ou de la perte d'habitats intertidaux due au recul du trait de côte lié au changement climatique (Devaux & Helier, 2018; Musseau et al., 2018; Tanneberger & Kubacka, 2018).

Compte tenu de l'importance des zones humides pour la conservation des passereaux migrants tels que le Phragmite aquatique, mais aussi pour d'autres espèces inféodées aux mêmes typologies d'habitats, la France doit dès maintenant envisager l'avenir de ces milieux en mettant en place des solutions pour leur préservation à long terme. Pour le Phragmite aquatique, et en particulier dans le cadre du Plan National d'Actions mis en place par la France en faveur de l'espèce, la mise en œuvre de ces logiques pourrait inclure des mesures telles que la restauration ou la création de zones humides, pouvant être entretenues par un pâturage extensif garantissant des structures végétales basses et hétérogènes favorables aux arthropodes comme les Araneae et les Orthoptères (Schmidt et al., 2005; Musseau et al., 2018).

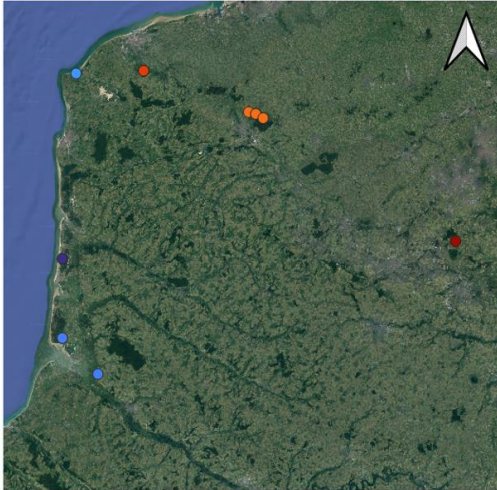
Annexes

Annexe 1 : Cartes rapprochées des 26 différents écosystèmes classés (de gauche à droite et haut en bas) du Nord vers le Sud du territoire français.

Légende :

- Baie_d'Authie
- Baie_de_Somme
- Marais_de_Wissant
- Marais_Audomarois
- Marais_de_Guines
- Marais_du_Nord

Google_Sat
0 10 20 km



Légende :

- Basse_vallée_de_la_Touques
- Estuaire_de_la_Seine

Google_Sat
0 10 20 km



Légende :

- Baie_du_Mont-Saint-Michel
- Basse_vallée_du_Cotentin

Google_Sat
0 10 20 km



Légende :

- Baie_d'Audierne
- Baie_de_Douarnenez

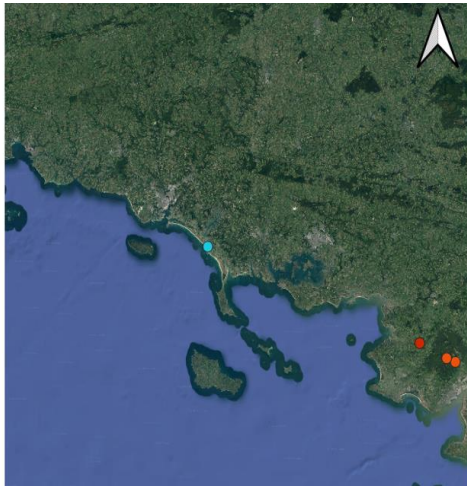
Google_Sat
0 10 20 km



Légende :

- Embouchure_de_l'Étel
- Marais_de_grande_Brière
- Marais_de_Mesquer

Google_Sat
0 10 20 km



Légende :

- Ecocomplexe
- Estuaire_de_la_Loire
 - Grand-Lieu
 - Ile_de_Noirmoutier
 - Marais_de_grande_Brière
 - Marais_de_Mesquer
- Google_Sat

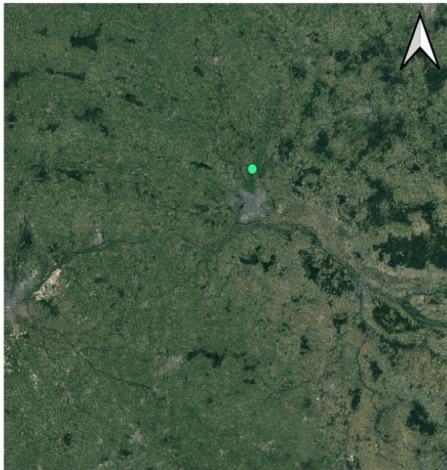
0 10 20 km



Légende :

- Ecocomplexe
- Basses_vallées_angevines
- Google_Sat

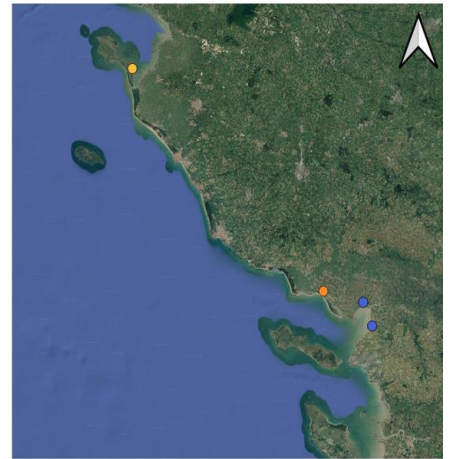
0 10 20 km



Légende :

- Ecocomplexe
- Baie_de_l'Aiguillon
 - Ile_de_Noirmoutier
 - Marais_littoraux_du_Marais_Poitevin
- Google_Sat

0 10 20 km



Légende :

- Ecocomplexe
- Estuaire_de_la_Gironde
- Google_Sat

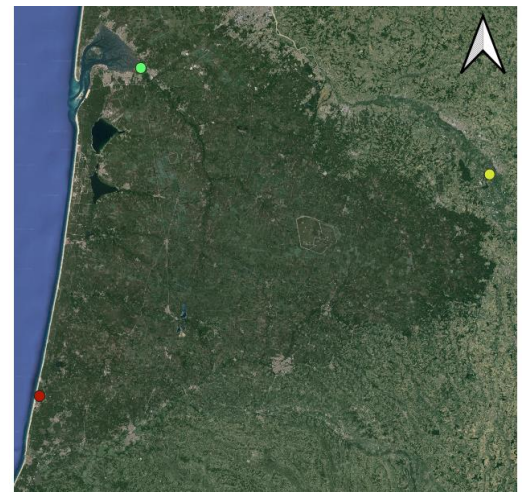
0 10 20 km



Légende :

- Ecocomplexe
- Bassin_d'Arcachon
 - Etangs_de_la_Mazière
 - Marais_de_Moisan
- Google_Sat

0 10 20 km



Légende :

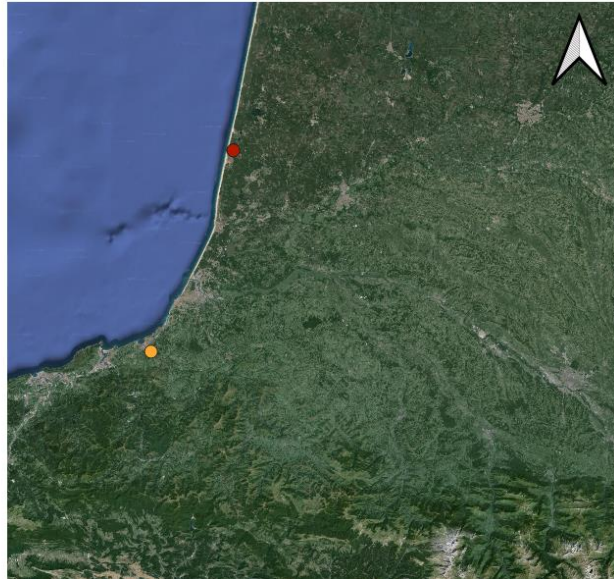

Ecocomplexe

● Les_barthes_de_la_Nivelle

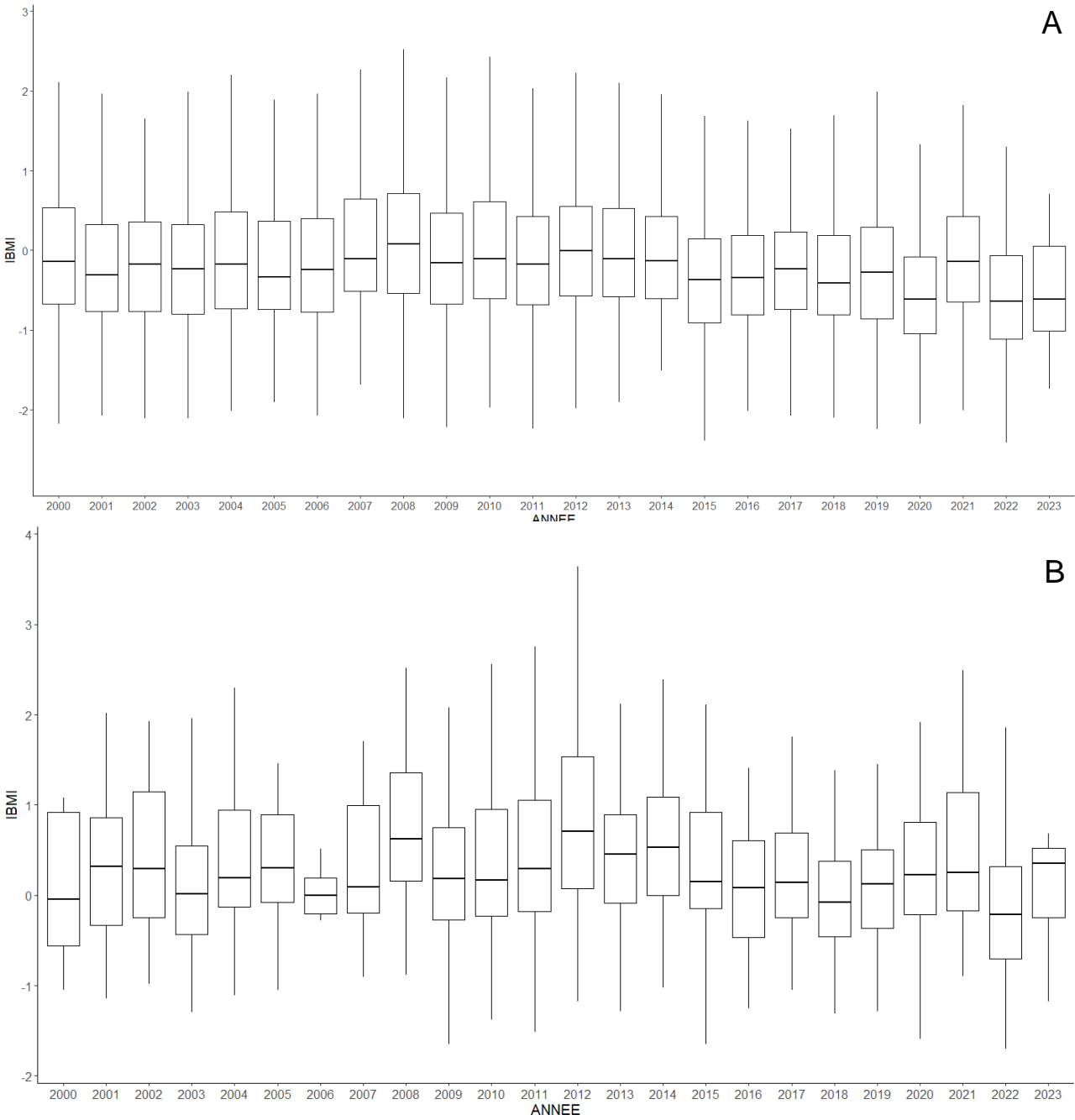
● Marais_de_Moisan

Google_Sat

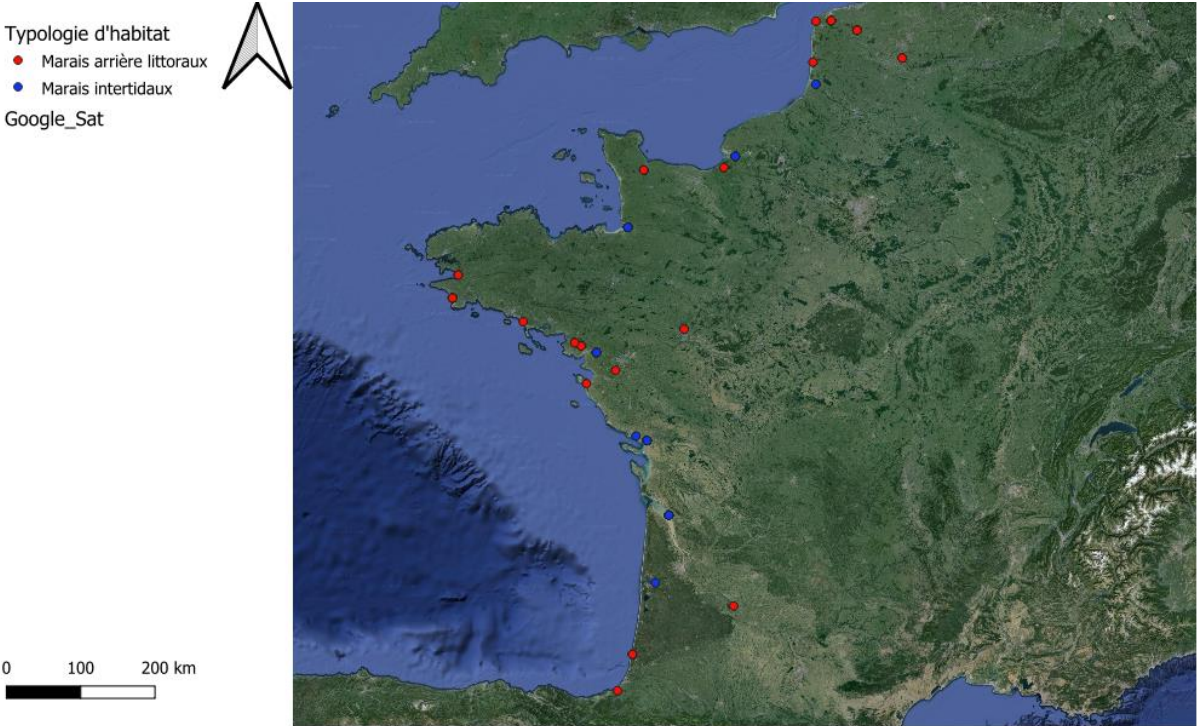
0 10 20 km



Annexe 2 : Valeurs observées des juvéniles 1A (n = 8 141 ; A) et adultes +1A (n = 1 548 ; B) en fonction des années.



Annexe 3 : Carte des 26 différents écosystèmes en fonction des deux typologies d'habitat sur le territoire français.



Annexe 4 : Résultats des différents modèles LMM utilisés pour déterminer les facteurs influençant l'engraissement total (FDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Les modèles avec des qualités d'ajustement similaires ont été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; ^2 : effet quadratique ; R²m : R² marginal ; R²c : R² conditionnel.

Modèles	R ² m	R ² c	AICc	Delta_AICc	BIC	p-values	
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 944,55		1 972,46	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08 . < 0,001 *** 0,08 . 0,08 . 0,03 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 945,37	0,82	1 969,85	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08 . < 0,001 *** 0,08 . 0,08 . 0,01 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,19	0,21	1 948,77	4,22	1 976,68	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,04 * < 0,001 *** 0,04 * 0,04 * 0,04 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 948,86	4,31	1 983,58	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08 . < 0,001 *** 0,08 . 0,08 . 0,03 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 949,65	5,10	1 980,98	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,08 . < 0,001 *** 0,08 . 0,08 . 0,01 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE)	0,19	0,21	1 949,81	5,26	1 974,23	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,05 . < 0,001 *** 0,05 . 0,05 . 0,02 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,19	0,22	1 950,75	6,20	1 982,08	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,05 . < 0,001 *** 0,05 . 0,05 . 0,04 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,19	0,22	1 951,75	7,20	1 979,66	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 LOG(LAT)	0,05 . < 0,001 *** 0,05 . 0,05 . 0,03 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,18	0,25	1 955,62	11,07	1 980,10	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2	0,06 . < 0,001 *** 0,06 . 0,06 .
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,17	0,25	1 957,93	13,38	1 978,96	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2	0,08 . < 0,001 *** 0,07 . 0,07 .

Annexe 4 : suite

Modèles	R ² m	R ² c	AICc	Delta_AICc	BIC	p-values	
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,18	0,18	1 958,83	14,28	1 983,31	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2 TYPOLOGIE_HABITAT	0,04 * < 0,001*** 0,04 * 0,04 * 0,08 .
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,18	0,25	1 959,89	15,34	1 991,22	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2	0,06 . < 0,001 *** 0,06. 0,06.
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,18	0,19	1 960,75	16,20	1 988,66	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2	0,04 *. < 0,001 *** 0,04 * 0,04 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE)	0,16	0,18	1 962,01	17,46	1 983,04	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2	0,05 . < 0,001*** 0,05 . 0,04 *
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,17	0,25	1 962,16	17,61	1 990,07	IBMI	< 0,001 ***
FDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,17	0,20	1 963,41	18,86	1 987,89	Intercept IBMI LOG(DATE) LOG(DATE)^2	0,05 . < 0,001*** 0,05 . 0,04 *

Annexe 5 : Résultats des différents modèles LMM utilisés pour déterminer les facteurs influençant la cinétique d'engraissement (DFDR) du Phragmite aquatique lors de sa migration post-nuptiale. Les modèles avec des qualités d'ajustement similaires ont été mis en évidence en gras. LOG(DATE) : log transformation de la variable DATE ; LOG(LAT) : log transformation de la variable LAT ; ^2 : effet quadratique ; R²m : R² marginal ; R²c : R² conditionnel.

Modèles	R ² m	R ² c	AICc	Delta-AICc	BIC	p-values	
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 266,98		1 291,46	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,05 .
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE)	0,20	0,25	1 267,70	0,72	1 292,18	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04*
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,21	0,27	1 268,67	1,69	1 296,58	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,05.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 268,86	1,88	1 296,77	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,08.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,20	0,26	1 268,95	1,97	1 296,86	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,21	0,29	1 269,80	2,82	1 301,12	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,21	0,29	1 270,21	3,23	1 301,53	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,05.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,21	0,31	1 271,45	4,47	1 306,18	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,18	0,26	1 274,26	7,28	1 295,29	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 275,37	8,39	1 299,85	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE)	0,18	0,21	1 276,20	9,22	1 297,23	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,18	0,24	1 276,51	9,53	1300,99	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 277,04	10,06	1 298,07	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,19	0,25	1 277,21	10,23	1 301,69	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,19	0,24	1 277,91	10,93	1 305,83	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,19	0,26	1 277,99	11,01	1 305,91	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE)	0,21	0,24	1 278,44	11,46	1 299,47	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *

Annexe 5 : suite

Modèles	R ² m	R ² c	AICc	Delta-AICc	BIC	p-values	
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,27	1 278,92	11,94	1 303,40	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,07.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,20	0,26	1 279,35	12,37	1 303,83	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(DATE)^2 + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,19	0,26	1 279,40	12,42	1 310,72	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,20	0,26	1 279,74	12,76	1 304,22	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,06.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,20	0,28	1 280,54	13,56	1 308,45	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,21	0,29	1 280,62	13,64	1 308,54	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,05.
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + LOG(LAT) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,20	0,30	1 281,94	14,96	1 313,27	IBMI LOG(LAT)	< 0,001 *** 0,04 *
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,18	0,26	1 284,41	17,43	1 301,98	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,19	0,25	1 285,60	18,62	1 306,63	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + (1 ECOCOMPLEXE)	0,17	0,21	1 286,98	20,00	1 304,55	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,18	0,23	1 287,26	20,28	1 308,30	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE)	0,18	0,20	1 287,92	20,94	1 308,95	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,18	0,26	1 288,38	21,40	1 312,86	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE)	0,19	0,23	1 288,63	21,65	1 313,11	IBMI	< 0,001 ***
DFDR ~ IBMI + LOG(DATE) + TYPOLOGIE_HABITAT + (1 ECOCOMPLEXE) + (1 ANNEE) + (1 ECOCOMPLEXE : ANNEE)	0,19	0,25	1 289,75	22,77	1 317,66	IBMI	< 0,001 ***

Références

- Alerstam, T., & Lindström, A. (1990). *Bird migration : Physiology and ecophysiology* (Gwinner Eberhard). Springer.
- Baert, J. M., Stienen, E. W. M., Verbruggen, F., Van De Weghe, N., Lens, L., & Müller, W. (2022). Resource predictability drives interannual variation in migratory behavior in a long-lived bird. *Behavioral Ecology*, 33(1), 263-270. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab132>
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D., & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research : Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>
- Bartoń, K. (2023). *MuMIn : Multi-Model Inference* (p. 1.47.5) [Logiciel]. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1--48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauchinger, U., & Klaassen, M. (2005). Longer days in spring than in autumn accelerate migration speed of passerine birds. *Journal of Avian Biology*, 36(1), 3-5. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2005.03444.x>
- Bibby, C. J., & Green, R. E. (1981). Autumn Migration Strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scandinavica*, 12(1), 1. <https://doi.org/10.2307/3675898>
- BirdLife International. (2021). *European Red List of Birds*. Luxembourg: Publications Office of the European Union. <https://www.birdlife.org/wp-content/uploads/2022/05/BirdLife-European-Red-List-of-Birds-2021.pdf.pdf>
- Blaize, C., Le Nevé, A., Dumeige, B., Jiguet, F., Dugué, H., Ledard, M., Provost, P., Musseau, R., Batard, R., & Paillette, V. (2022). Plan National d'Actions en faveur du Phragmite aquatique *Acrocephalus paludicola* 2022-2031. *Ministère de la Transition Ecologique*, 88p.

- Bradley, D. C., & Ormerod, S. J. (2001). Community persistence among stream invertebrates tracks the North Atlantic Oscillation. *Journal of Animal Ecology*, 70(6), 987-996. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00551.x>
- Briedis, M., & Keišs, O. (2016). Extracting historical population trends using archival ringing data—an example : The globally threatened Aquatic Warbler. *Journal of Ornithology*, 157(2), 419-425. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1306-2>
- Briers, R. A., Gee, J. H. R., & Geoghegan, R. (2004). Effects of the North Atlantic Oscillation on growth and phenology of stream insects. *Ecography*, 27(6), 811-817. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.04005.x>
- Buchanan, G. M., Lachmann, L., Tegetmeyer, C., Opper, S., Nelson, A., & Flade, M. (2011). Identifying the potential wintering sites of the globally threatened Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* using remote sensing. *Ostrich*, 82(2), 81-85. <https://doi.org/10.2989/00306525.2011.603461>
- Canty, A., & Ripley, B. D. (2024). *boot : Bootstrap R (S-Plus) Functions* (R package version 1.3-30).
- Chernetsov, N. (2006). Habitat selection by nocturnal passerine migrants en route : Mechanisms and results. *Journal of Ornithology*, 147(2), 185-191. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0064-6>
- Choi, C., Gan, X., Ma, Q., Zhang, K., Chen, J., & Ma, Z. (2009). Body Condition and Fuel Deposition Patterns of Calidrid Sandpipers During Migratory Stopover. *Ardea*, 97(1), 61-70. <https://doi.org/10.5253/078.097.0108>
- Davison, A. C., & Hinkley, D. V. (1997). *Bootstrap Methods and their Application* (1^{re} éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511802843>
- De By, R. (1990). *Migration of aquatic warbler in Western Europe*. 12, 165-181.
- Demongin, L. (2016). *Identification guide to birds in the hand : The 301 species most frequently caught in Western Europe identification, measurements, geographical variation, moult, sex and age*. Laurent Demongin.
- Desender, K., & Maelfait, J.-P. (1999). Diversity and conservation of terrestrial arthropods in tidal marshes along the River Schelde : A gradient analysis. *Biological Conservation*, 87(2), 221-229. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00058-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00058-5)
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across

- latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Devaux, J., & Helier, A. (2018, mars). *Théma—Les milieux humides et aquatiques continentaux.pdf*. Service de l'économie, de l'évaluation et de l'intégration du développement durable.
<https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/Th%C3%A9ma%20-%20Les%20milieux%20humides%20et%20aquatiques%20continentaux.pdf>
- D'Odorico, P., Yoo, J. C., & Jaeger, S. (2002). Changing Seasons : An Effect of the North Atlantic Oscillation? *Journal of Climate*, 15(4), 435-445. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2002\)015<0435:CSAEOT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015<0435:CSAEOT>2.0.CO;2)
- Dunn, R. R., Agosti, D., Andersen, A. N., Arnan, X., Bruhl, C. A., Cerdá, X., Ellison, A. M., Fisher, B. L., Fitzpatrick, M. C., Gibb, H., Gotelli, N. J., Gove, A. D., Guenard, B., Janda, M., Kaspari, M., Laurent, E. J., Lessard, J., Longino, J. T., Majer, J. D., ... Sanders, N. J. (2009). Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecology Letters*, 12(4), 324-333. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01291.x>
- Eggleton, P. (1994). Termites live in a pear-shaped world : A response to Platnick. *Journal of Natural History*, 28(5), 1209-1212. <https://doi.org/10.1080/00222939400770611>
- Ellegren, H. (1991). Stopover Ecology of Autumn Migrating Bluethroats *Luscinia s. Svecica* in Relation to Age and Sex. *Ornis Scandinavica*, 22(4), 340.
<https://doi.org/10.2307/3676506>
- Engert, E. R., Hellström, M., & Åkesson, S. (2023). Autumn fueling behavior in passerines in relation to migratory distance and daylength. *Ecology and Evolution*, 13(1), e9571.
<https://doi.org/10.1002/ece3.9571>
- Finch, O.-D., Blick, T., & Schuldt, A. (2008). Macroecological patterns of spider species richness across Europe. *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 2849-2868.
<https://doi.org/10.1007/s10531-008-9400-x>
- Flade, M., & Lachmann, L. (2008). *Birdlife International 2008, International Species Action Plan for the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* Updated version*.
- Fontanilles, P., Brongo, M., De la Hera Fernandez, I., Fourcade, J.-M., Keller, A., Lapios, J.-M., & Sourdrille, K. (2017). Les roselières inondées accueillent-elles plus de passereaux migrants que les roselières asséchées ? Structure de l'habitat et avifaune sont comparées. *Alauda*, 85(3), 161-178.

- Foucher, J., Dugué, H., Ozarowska, A., Katarzyna, W.-J., Heinrich, F., Lefebvre, M., & Archer, E. (2011). *Bilan et Analyse des données de la station de baguage de Donges Est pour l'année 2011* (Bilan; p. 52). ACROLA Association pour la Connaissance et la Recherche Ornithologique Loire et Atlantique. https://www.acrola.fr/wp-content/uploads/2021/08/Bilan_Donges_2011.pdf
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression* (Third). Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Ghislain, M., Bonnet, T., Godeau, U., Dehorter, O., Gimenez, O., & Henry, P. (2024). Synchrony in adult survival is remarkably strong among common temperate songbirds across France. *Ecology*, *105*(6), e4305. <https://doi.org/10.1002/ecy.4305>
- Gonin, J., & Mercier, F. (2012). *Mise en évidence de l'importance des prés-salés de la Baie de l'Aiguillon pour la halte migratoire postnuptiale du Phragmite aquatique Acrocephalus paludicola*.
- Grandio, J. M. (1998). Comparación del peso y su incremento, del tiempo de estancia y de la abundancia del carricerín común (*acrocephalus schoenobaenus*) entre dos zonas de la marisma de txingudi (n de españa). *Ardeola*, *45*(2), 137-142.
- Green, A. J. (2001). Mass/length residuals : Measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, *82*(5), 1473-1483. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1473:MLRMOB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1473:MLRMOB]2.0.CO;2)
- Grolemund, G., & Wickham, H. (2011). Dates and Times Made Easy with {lubridate}. *Journal of Statistical Software*, *40*(3), 1--25.
- Halkka, A., Halkka, L., Halkka, O., Roukka, K., & Pokki, J. (2006). Lagged effects of North Atlantic Oscillation on spittlebug *Philaenus spumarius* (Homoptera) abundance and survival. *Global Change Biology*, *12*(12), 2250-2262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01266.x>
- Heise, C. D., & Moore, F. R. (2003). Age-related differences in foraging efficiency, molt, and fat deposition of gray catbirds prior to autumn migration. *The Cooper Ornithological Society*, *105*, 496-504.
- Henry, P. P.-Y., Jiguet, P. F., Dehorter, D. O., Fiquet, P., Provost, R., Fuchs, D. J., Péroz, M., & Akkari, K. (2024). *GUIDE DE SAISIE DES DONNÉES issues du baguage d'oiseaux. v.1.1.*

- Herceg-Bulić, I., & Kucharski, F. (2014). North Atlantic SSTs as a Link between the Wintertime NAO and the Following Spring Climate. *Journal of Climate*, 27(1), 186-201. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00273.1>
- Hijmans, R. J. (2022). *geosphere : Spherical Trigonometry* (Version R package version 1.5-18) [Logiciel]. <https://CRAN.R-project.org/package=geosphere>
- Hurrell, J. W. (1995). Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation : Regional Temperatures and Precipitation. *Science*, 269(5224), 676-679. <https://doi.org/10.1126/science.269.5224.676>
- Jakubas, D., & Wojczulanis-Jakubas, K. (2010). Sex- and age-related differences in the timing and body condition of migrating Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*. *Naturwissenschaften*, 97(5), 505-511. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0666-y>
- Jakubas, D., Wojczulanis-Jakubas, K., Foucher, J., Dziarska-Pałac, J., & Dugué, H. (2014). Age and Sex Differences in Fuel Load and Biometrics of Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* at an Autumn Stopover Site in the Loire Estuary (NW France). *Ardeola*, 61(1), 15-30. <https://doi.org/10.13157/arla.61.1.2014.15>
- Jiguet, F., Chiron, F., Dehorter, O., Dugué, H., Provost, P., Musseau, R., Guyot, G., Latraube, F., Fontanilles, P., Séchet, E., Laignel, J., Gruwier, X., Arnaud, & Le Nevé, A. (2011). How Many Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* Stop Over in France during the Autumn Migration? *Acta Ornithologica*, 46. <https://doi.org/10.3161/000164511X625900>
- Jiguet, F., Dehorter, O., Gonin, J., Latraube, F., Le Nevé, A., & Provost, P. (2012). *Connaissance de la migration du Phragmite aquatique en France : Méthodologie de suivi scientifique et réglementation ; version de juillet 2012*. (CRBPO, Bretagne Vivante – SEPNEB, LPO, p. 13p).
- Jonas, J. L., & Joern, A. (2007). Grasshopper (Orthoptera : Acrididae) communities respond to fire, bison grazing and weather in North American tallgrass prairie: a long-term study. *Oecologia*, 153(3), 699-711. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0761-8>
- Julliard, R., Bargain, B., Dubos, A., & Jiguet, F. (2006). *Identifying BlackwellPublishingLtd autumn migration routes for the globally threatened Aquatic Warbler Acrocephalus paludicola*.

- Kerbiriou, C., Bargain, B., Le Viol, I., & Pavoine, S. (2011). Diet and fuelling of the globally threatened aquatic warbler at autumn migration stopover as compared with two congeners. *Animal Conservation*, *14*(3), 261-270. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00424.x>
- Klaassen, M., & Linstrom, A. (1996). Departure Fuel Loads in Time-minimizing Migrating Birds can be Explained by the Energy Costs of Being Heavy. *J.Theor.Biol.*, *186*, 29-34.
- Kozlov, M. V., Stekolshchikov, A. V., Söderman, G., Labina, E. S., Zverev, V., & Zvereva, E. L. (2015). Sap-feeding insects on forest trees along latitudinal gradients in northern Europe : A climate-driven patterns. *Global Change Biology*, *21*(1), 106-116. <https://doi.org/10.1111/gcb.12682>
- Kozlov, M. V., Van Nieukerken, E. J., Zverev, V., & Zvereva, E. L. (2013). Abundance and diversity of birch-feeding leafminers along latitudinal gradients in northern Europe. *Ecography*, *36*(10), 1138-1149. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00272.x>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). {lmerTest} Package : Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, *82*(13), 1--26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Le Nevé, A., Bussière, R., Jacob, Y., & Rguibi, H. (2013). *Plan national d'actions du Phragmite aquatique 2010-2014 ; Recherche de la migration postnuptiale de l'espèce au Maroc en août 2012*. (p. 50). Bretagne Vivante – SEPNB / Dréal Bretagne.
- Lima, S. L. (1986). Predation Risk and Unpredictable Feeding Conditions : Determinants of Body Mass in Birds. *Ecology*, *67*(2), 377-385. <https://doi.org/10.2307/1938580>
- Lindström, Å., Hasselquist, D., Bensch, S., & Grahn, M. (1990). Asymmetric contests over resources for survival and migration : A field experiment with bluethroats. *Animal Behaviour*, *40*(3), 453-461. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80525-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80525-1)
- Long, J. A., & Holberton, R. L. (2004). Corticosterone Secretion, Energetic Condition, and a Test of the Migration Modulation Hypothesis in the Hermit Thrush (*Catharus guttatus*), a Short-Distance Migrant. *The Auk*, *121*(4), 1094-1102. <https://doi.org/10.2307/4090478>
- Maitav, A., & Izhaki, I. (1994). Stopover and fat deposition by blackcaps « *sylvia atricapilla* » following spring migration over the sahara. *Ostrich*, *65*(2), 160-166. <https://doi.org/10.1080/00306525.1994.9639678>

- Maltby, E., & Acreman, M. C. (2011). Ecosystem services of wetlands : Pathfinder for a new paradigm. *Hydrological Sciences Journal*, 56(8), 1341-1359. <https://doi.org/10.1080/02626667.2011.631014>
- Mazerolle, M. J. (2023). *AICcmodavg : Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)* (Version R package version 2.3.3) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- Mellanby, K. (1939). Low temperature and insect activity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B - Biological Sciences*, 127(849), 473-487. <https://doi.org/10.1098/rspb.1939.0035>
- Miguélez, D., García, J., Castro, V., Fuertes, B., Zumalacárregui, C., & González-Jáñez, R. (2015). Use of an abandoned gravel-pit in inland Spain as a stopover site for the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Wetlands Ecology and Management*, 23(5), 855-864. <https://doi.org/10.1007/s11273-015-9424-4>
- Musseau, R., Boutault, L., & Beslic, S. (2018). Rapid losses of intertidal salt marshes due to global change in the Gironde estuary (France) and conservation implications for marshland passerines. *Journal of Coastal Conservation*, 22(2), 443-451. <https://doi.org/10.1007/s11852-018-0592-2>
- Musseau, R., Herrmann, V., Bénard, S., Kerbiriou, C., Herault, T., & Jiguet, F. (2014). Ecology of Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* in a Fall Stopover Area on the Atlantic Coast of France. *Acta Ornithologica*, 49(1), 93-105. <https://doi.org/10.3161/000164514X682922>
- Neto, J. M., Encarnação, V., & Fearon, P. (2010). *Distribution, phenology and condition of aquatic warblers *acrocephalus paludicola* migrating through portugal.*
- Neto, J. M., Encarnação, V., Fearon, P., & Gosler, A. G. (2008). Autumn migration of Savi's Warblers *Locustella luscinioides* in Portugal : Differences in timing, fuel deposition rate and non-stop flight range between the age classes. *Bird Study*, 55(1), 78-85. <https://doi.org/10.1080/00063650809461507>
- Newton, I. (2006). Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, 147(2), 146-166. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0058-4>
- Odum, W. E. (1988). Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual Reviews, Ecol. Syst.*, 19, 147-176.

- Pokrovsky, I., Kölzsch, A., Sherub, S., Fiedler, W., Glazov, P., Kulikova, O., Wikelski, M., & Flack, A. (2021). Longer days enable higher diurnal activity for migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, *90*(9), 2161-2171. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13484>
- Provost, P., Kerbiriou, C., & Jiguet, F. (2010). Foraging Range and Habitat use by Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* During a Fall Migration Stopover. *Acta Ornithologica*, *45*(2), 173-180. <https://doi.org/10.3161/000164510X551318>
- QGIS. (2023). *Système d'information géographique QGIS. Projet Open Source Geospatial Foundation*. [Logiciel]. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (v4.3.1). (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Logiciel]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rodriguero, M. S., & Gorla, D. E. (2004). Latitudinal gradient in species richness of the New World Triatominae (Reduviidae). *Global Ecology and Biogeography*, *13*(1), 75-84. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00071.x>
- Saldaña, S., Lima, M., & Estay, S. (2007). Northern Atlantic Oscillation effects on the temporal and spatial dynamics of green spruce aphid populations in the UK. *Journal of Animal Ecology*, *76*(4), 782-789. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01257.x>
- Santos, J. F., Portela, M. M., & Pulido-Calvo, I. (2014). Spring drought prediction based on winter NAO and global SST in Portugal : SPRING DROUGHT PREDICTION. *Hydrological Processes*, *28*(3), 1009-1024. <https://doi.org/10.1002/hyp.9641>
- Schaub, M., & Jenni, L. (2000). Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia*, *122*(3), 306-317. <https://doi.org/10.1007/s004420050036>
- Schmidt, M. H., Lefebvre, G., Poulin, B., & Tscharntke, T. (2005). Reed cutting affects arthropod communities, potentially reducing food for passerine birds. *Biological Conservation*, *121*(2), 157-166. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.032>
- Schwilch, R., & Jenni, L. (2001). Low Initial Refueling Rate at Stopover Sites : A Methodological Effect? *The Auk*, *118*(3), 698-708. <https://doi.org/10.1093/auk/118.3.698>
- Shah, D. N., Tonkin, J. D., Haase, P., & Jähnig, S. C. (2015). Latitudinal patterns and large-scale environmental determinants of stream insect richness across Europe. *Limnologia*, *55*, 33-43. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2015.11.001>

- Sparks, T. H., Roy, D. B., & Dennis, R. L. H. (2005). The influence of temperature on migration of Lepidoptera into Britain. *Global Change Biology*, 11(3), 507-514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00910.x>
- Sutherland, W. J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour*, 56(4), 801-809. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0896>
- Tanneberger, F., Bellebaum, J., Fartmann, T., Haferland, H.-J., Helmecke, A., Jehle, P., Just, P., & Sadlik, J. (2008). Rapid deterioration of Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* habitats at the western margin of the breeding range. *Journal of Ornithology*, 149(1), 105-115. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0241-2>
- Tanneberger, F., & Kubacka, J. (2018). *The Aquatic Warbler conservation handbook* (Brandenburg, Éd.). Landesamt für Umwelt.
- Tøttrup, A. P., Thorup, K., Rainio, K., Yosef, R., Lehikoinen, E., & Rahbek, C. (2008). Avian migrants adjust migration in response to environmental conditions *en route*. *Biology Letters*, 4(6), 685-688. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0290>
- Uhler, J., Redlich, S., Zhang, J., Hothorn, T., Tobisch, C., Ewald, J., Thorn, S., Seibold, S., Mitesser, O., Morinière, J., Bozicevic, V., Benjamin, C. S., Englmeier, J., Fricke, U., Ganuza, C., Haensel, M., Riebl, R., Rojas-Botero, S., Rummler, T., ... Müller, J. (2021). Relationship of insect biomass and richness with land use along a climate gradient. *Nature Communications*, 12(1), 5946. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26181-3>
- Welti, E., Zajicek, P., Ayasse, M., Bornholdt, T., Buse, J., Dziock, F., Engelmann, R. A., Englmeier, J., Fellendorf, M., Förschler, M. I., Frenzel, M., Fricke, U., Ganuza, C., Hippke, M., Hoenselaar, G., Kaus-Thiel, A., Mandery, K., Marten, A., Monaghan, M. T., ... Haase, P. (2021). *Climate, latitude, and land cover predict flying insect biomass across a German malaise trap network*. 1-42.
- Westgarth-Smith, A. R. (2012). *The North Atlantic Oscillation, climate change and the ecology of British insects*. Institute for the Environment, Brunel University, Uxbridge, Middlesex, UB8 3PH, UK.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models : An Introduction with R* (2^e éd.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>

- Woodrey, M. S. (2000). Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants. *Avian Biology*, 20, 43-52.
- Woodrey, M. S., & Moore, F. R. (1997). Age-Related Differences in the Stopover of Fall Landbird Migrants on the Coast of Alabama. *The Auk*, 114(4), 695-707.
<https://doi.org/10.2307/4089289>
- Yosef, R., & Chernetsov, N. (2004). Stopover ecology of migratory Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) at Eilat, Israel. *Ostrich*, 75(1-2), 52-56.
<https://doi.org/10.2989/00306520409485412>
- Zduniak, P., & Yosef, R. (2012). Crossing the desert barrier : Migration ecology of the Lesser Whitethroat (*Sylvia curruca*) at Eilat, Israel. *Journal of Arid Environments*, 77, 32-38.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.09.002>

Résumé

Le Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*) est le seul passereau mondialement menacé de l'Europe continentale. Cet oiseau, migrateur transsaharien transite le long du littoral Manche – Atlantique français au cours de sa migration post-nuptiale, réalisant des haltes afin de reconstituer ses réserves pour atteindre ses quartiers d'hivernage. Nous avons identifié les facteurs influençant la condition corporelle et la stratégie d'engraissement de l'espèce au cours de la migration post-nuptiale sur le territoire français à l'aide de différents modèles mathématiques. Nos résultats montrent que : (1) la condition corporelle des oiseaux sur les sites de haltes migratoire est empreinte d'une forte hétérogénéité spatio-temporelle ; (2) la stratégie d'engraissement des individus est influencée par la condition corporelle et la latitude, révélant un engraissement croissant du nord au sud de la France, possiblement lié à un gradient de la distribution des ressources trophiques exploitées par l'espèce.

Mots clés : condition corporelle, conservation des zones humides, halte migratoire, passereaux paludicoles, réserves énergétiques.

Abstract

The Aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*) is the only globally threatened passerine of continental Europe. This trans-Saharan migratory songbird passes along the French Channel-Atlantic coast during its post-breeding migration, making stopovers to replenish its reserves in order to reach its wintering grounds. We identified the factors influencing the body condition and fattening strategy of the species during its post-breeding migration across French territory using various mathematical models. Our results reveals that : (1) the body condition of the birds at stopover sites exhibits significant spatiotemporal heterogeneity; (2) the fattening strategy of individuals is influenced by body condition and latitude, showing an increasing fattening from North to South of France, possibly linked to a gradient in the distribution of trophic resources exploited by the species.

Keywords: body condition, fuel load, stopover sites, marshland passerines, wetlands conservation.