Causes et conséquences des stratégies de dispersion animale : relation entre le comportement individuel et la dynamique spatiale

Biol. Rev. (2005), **80**, pp. 205–225.
doi:10.1017/S1464793104006645
© 2005 *Cambridge Philosophical Society*
Printed in the United Kingdom

Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics

Diana E. Bowler* and Tim G. Benton

University of Aberdeen, School of Biological Sciences, Tillydrone Avenue, Aberdeen, AB24 2TZ

(*Received* 19 *January* 2004; *revised* 20 *September* 2004; *accepted* 22 *September* 2004)

Résumé

La connaissance des causes écologiques et évolutives de la dispersion peut être cruciale pour comprendre le comportement des populations structurées spatialement et prédire la manière dont les espèces réagissent aux **changements environnementaux**. Malgré l'intérêt que lui portent de nombreuses recherches théoriques, le processus de dispersion fait encore l'objet d'hypothèses simplistes. La dispersion est généralement considérée comme un processus inconditionnel, alors que dans de nombreux cas, les **gains de fitness** liés à la dispersion dépendent de facteurs environnementaux et de l'état individuel. Les stratégies de dispersion dépendantes des conditions seront souvent supérieures aux stratégies inconditionnelles et fixes. **En outre**, la dispersion est souvent réduite à un seul paramètre, alors qu'il s'agit d'un processus composé de trois étapes interdépendantes : l'émigration, le mouvement inter-patch et l'immigration, chacune pouvant présenter des dépendances différentes. Des études empiriques ont examiné les corrélats de ces étapes, en particulier l'émigration, fournissant des preuves de la prévalence des stratégies de dispersion conditionnelles. L'utilisation imprécise du terme « dispersion » pour désigner les mouvements à différentes échelles spatiales empêche de tirer des conclusions générales et d'établir un lien entre les corrélats des mouvements et leurs conséquences au niveau de la population. Les difficultés logistiques empêchent une étude détaillée de la dispersion pour de nombreuses espèces, mais l'intégration d'hypothèses irréalistes sur la dispersion dans les modèles spatiaux de population peut donner lieu à des prévisions inexactes et coûteuses. Des études supplémentaires sont nécessaires pour explorer l'importance d'intégrer des stratégies de dispersion spécifiques dépendantes des conditions pour les prévisions en matière d'évolution et de dynamique des populations.

Mots clés : dispersion dépendante des conditions, échelle spatiale, dynamique des populations, plasticité phénotypique, hypothèses du modèle.

1. INTRODUCTION

Le simple fait de se déplacer d'un habitat à un autre a des conséquences non seulement sur la condition physique de l'individu, mais aussi sur la dynamique et la génétique des populations, ainsi que sur la répartition des espèces (Dunning et al., 1995 ; Hanski & Gilpin, 1997 ; Hanski, 1999 ; Clobert et al., 2001). En raison de ce lien entre la dispersion et la dynamique des populations, il est essentiel de comprendre ses causes et ses conséquences pour gérer les populations et prédire leur réaction aux changements environnementaux. Cela est particulièrement important compte tenu de la nécessité de prédire comment les populations réagiront à la fragmentation de l'habitat, au changement climatique, ainsi qu'à l'invasion et à la propagation d'espèces exotiques.

Les causes évolutives de la dispersion ont fait l'objet de nombreux travaux théoriques, et un certain nombre de facteurs potentiels ont été identifiés, notamment la compétition entre parents, la consanguinité, la compétition pour les ressources et la stochasticité environnementale (Fig. 1 ; Johnson & Gaines, 1990 ; Clobert et al., 2001). L'importance de ces facteurs dans la sélection de la dispersion varie selon les espèces, en fonction de leur cycle de vie et de leur interaction avec l'environnement. La dispersion a également un coût, qui est tout aussi important pour déterminer si elle est **adaptative**. Ce coût peut être supporté pendant les mouvements de dispersion (Waser, Creel & Lucas, 1994) ou par un investissement préalable en ressources dans la capacité de dispersion (Denno, Olmstead & McClould, 1989). Pour la plupart des animaux, ces coûts et avantages de la dispersion varient dans l'espace et dans le temps, ainsi qu'entre les individus. La rentabilité de la dispersion en tant que stratégie de cycle de vie varie donc en conséquence, et une stratégie de dispersion plastique est généralement censée répondre à cette variation (Fig. 1B ; Ims & Hjermann, 2001 ; Ronce et al., 2001 ; Massot et al., 2002). Cette hypothèse est étayée par un grand nombre d'études empiriques démontrant les effets de divers paramètres sur les taux de dispersion.

Au niveau de la population, la dispersion peut avoir des effets à la fois bénéfiques et néfastes sur la persistance des systèmes structurés spatialement. Le risque d'extinction peut être réduit par la colonisation d'habitats vides, ce qui peut compenser la perte d'autres populations locales. Cet effet est particulièrement central dans la théorie des **métapopulations** (Hanski & Gilpin, 1997 ; Hanski, 1999). **En outre**, le mouvement vers des populations en déclin, par le biais de la dispersion, peut contribuer à les protéger de l'extinction (Brown & Kodric-Brown, 1977). **D'autre part**, des taux de mouvement élevés au sein d'un système peuvent augmenter les risques d'extinction, en augmentant la synchronisation dans la dynamique des populations locales, et donc la probabilité d'extinctions simultanées (Heino et al., 1997). Ces effets de la dispersion sur les populations peuvent également avoir une importance pour l'évolution de la dispersion elle-même. Les changements dans la dynamique spatiale résultant de la dispersion peuvent à leur tour affecter les coûts et les avantages de la dispersion et entraîner une rétroaction éco-évolutive (Fig. 1A ; Doebeli & Ruxton, 1997 ; Murrell, Travis & Dytham, 2002).

En raison des problèmes pratiques liés à l'étude de la dispersion, les études théoriques jouent un rôle particulièrement important dans la prédiction des effets de la dispersion sur les populations. **Cependant**, les hypothèses des modèles sur le processus de dispersion

manquent généralement de réalisme (Travis & French, 2000 ; Goodwin, 2003) et n'intègrent pas les stratégies de dispersion dépendantes des conditions (par exemple Gadgil, 1971 ; Hastings, 1983 ; Holt, 1985 ; Hanski, 1994 ; Hanski & Thomas, 1994 ; Doebeli, 1995 ; Travis & Dytham, 1999 ; Murrell et al., 2002). **En général**, la dispersion est traitée comme une stratégie fixe, avec une fraction constante de la population se dispersant à chaque génération. Les études qui ont intégré des fonctions de dispersion plus réalistes indiquent que le comportement du modèle peut être sensible à la fonction de dispersion (McPeek & Holt, 1992 ; Johst & Brandl, 1997 ; Ruxton & Rohani, 1999 ; Sather, Engen & Lande, 1999 ; Kindvall & Petersson, 2000 ; Poethke & Hovestadt, 2002).

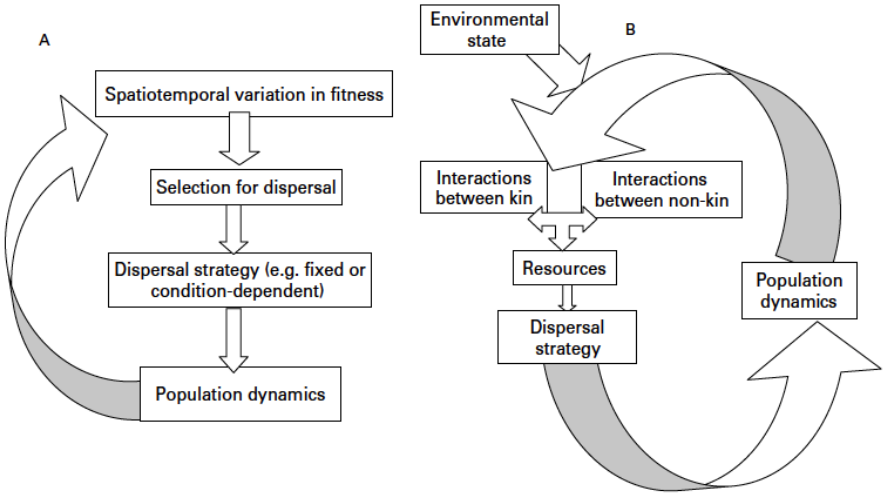

Fig. 1. (**A**) La boucle évolutive affectant la dispersion : la dispersion affecte la dynamique qui affecte la condition physique (avec d'autres facteurs). La variation de la condition physique crée une opportunité de sélection, entraînant l'évolution des stratégies de dispersion. (**B**) La boucle écologique affectant la dispersion. La taille de la population, influencée par l'environnement (qui varie dans l'espace et dans le temps), détermine les interactions entre les individus (apparentés et non apparentés) pour l'accès aux ressources. L'accès aux ressources affecte le cycle de vie (survie, fécondité, etc.) des individus et leur propension à se disperser. La dispersion, à son tour, affecte la dynamique de la population

Outre le désir d'un modèle analytiquement maniable, l'une des raisons de cette lacune des études théoriques peut résider dans les problèmes liés aux résultats des études empiriques. Malgré l'abondance des études empiriques sur la dispersion, peu de modèles cohérents ont émergé, ce qui a peut-être conduit à l'intégration des hypothèses les plus simples dans les modèles. Une meilleure compréhension des bases comportementales qui sous-tendent les décisions de dispersion aiderait à prédire les mouvements des individus dans un système spatial. Le processus de dispersion peut être subdivisé en trois étapes : la décision de quitter la parcelle actuelle (émigration), le mouvement entre les parcelles (mouvement inter-parcelles) et la décision d'entrer et de rester dans une nouvelle parcelle (immigration). Cela est rarement pris en compte dans les études expérimentales et de terrain sur la dispersion. La plupart des études se sont concentrées sur les corrélats de l'émigration de la parcelle ou sur le succès global de la dispersion. L'étude de l'ensemble du processus a rarement, voire jamais, été menée pour une seule espèce.

La recherche de généralités dans les règles et les comportements de dispersion est encore compliquée par les différences d'échelle spatiale des études sur la dispersion. Le terme « dispersion » a été appliqué à des mouvements à de nombreuses échelles spatiales différentes, avec des distances plus ou moins arbitraires utilisées pour définir la dispersion

(Johnson & Gaines, 1990). La définition la plus courante est probablement le mouvement de la parcelle natale vers la parcelle de reproduction, ou le mouvement entre les parcelles de reproduction (Clobert et al., 2001), qui s'applique facilement à des espèces telles que les oiseaux et les papillons et qui est pratique pour la modélisation. **Cependant**, imaginons un organisme qui s'éloigne d'une parcelle alimentaire, peut-être en raison d'une concurrence intense. S'il trouve rapidement une autre parcelle appropriée, cela peut être considéré comme un mouvement de recherche de nourriture, mais s'il ne trouve pas de parcelle sur une certaine distance, certains peuvent définir cela comme une « dispersion », même si les mécanismes biologiques sous-jacents aux mouvements sont identiques. Pour éviter ce problème sémantique, nous utilisons une définition large de la dispersion comme étant tout mouvement entre des parcelles d'habitat, et les parcelles d'habitat comme étant des zones d'habitat appropriées séparées dans l'espace d'autres zones similaires, quelle que soit la distance qui les sépare. Cette définition reconnaît que le terme « dispersion » est utilisé pour englober des mouvements à différentes échelles, mais nous soulignerons plus tard l'importance de l'échelle dans l'interprétation de la dispersion.

L'impact de la dispersion sur la dynamique des populations étant de plus en plus reconnu, les causes et les conséquences de la dispersion sont désormais au centre de nombreuses recherches actuelles (voir les revues de Dieckmann, O'Hara & Weisser, 1999 ; Ferriere et al., 2000 ; Nathan, 2001). La présente revue vise à rassembler la littérature théorique et empirique sur la dispersion, et plus précisément à passer en revue : (**1**) les travaux théoriques sur **l'évolution** de la dispersion, (**2**) la littérature empirique, en considérant spécifiquement la dispersion dépendante des conditions afin de déterminer s'il existe des modèles généraux émergents, et (**3**) le lien entre la dispersion et la dynamique des populations, en soulignant en particulier les effets de l'intégration d'un plus grand réalisme dans les hypothèses du processus de dispersion pour les prévisions des modèles. Les exemples se limitent au règne animal, avec toutefois une certaine prédilection pour les invertébrés.

II. CAUSES ULTIMES DE LA DISPERSION

De manière générale, la dispersion peut constituer un avantage sélectif lorsque les avantages liés à l'aptitude physique liés au déplacement vers une nouvelle zone dépassent les coûts du déplacement. La variabilité de l'aptitude physique d'un individu entre les zones d'habitat est essentielle à l'évolution de la dispersion, cette variation pouvant résulter de la dynamique des populations ou de la structure familiale, ou encore de facteurs déterminant la qualité intrinsèque de l'habitat.

(1) Interactions entre parents

La sélection parentale se produit lorsque la sélection des individus favorise les traits qui augmentent la condition physique des parents proches. Selon la règle de Hamilton, la sélection dépendra de l'équilibre entre les avantages de la condition physique inclusive du trait et les coûts directs de la condition physique pour l'individu (Hamilton, 1964). La sélection par la parenté peut favoriser la dispersion comme mécanisme permettant de réduire la concurrence entre parents sur le site natal. Au lieu que les frères et sœurs se font concurrence entre eux sur le site natal, la dispersion aura pour conséquence que les frères et sœurs seront en concurrence avec des non-frères et sœurs sur de nombreux sites. Ce principe a été présenté pour la première fois de manière formelle par Hamilton & May (1977), qui ont

démontré la sélection en l'absence de tout autre facteur environnemental, et même en supposant un coût élevé pour la dispersion. Conceptuellement, le modèle original de Hamilton & May (1977) suppose une très forte concurrence entre parents : après la reproduction, le parent meurt et les descendants se font concurrence pour l'espace unique laissé par le parent par site. À mesure que les populations locales s'agrandissent et que la plupart des interactions concurrentielles se produisent entre non-parents, le taux de dispersion évolutivement stable tendra vers zéro (Comins, Hamilton & May, 1980). Des travaux ultérieurs ont identifié plusieurs facteurs susceptibles d'interagir avec la structure familiale, tels que la distance de dispersion et le nombre de parcelles au sein du système (Gandon & Rousset, 1999 ; Rousset & Gandon, 2002), la stochasticité démographique (Cadet et al., 2003) et la densité de population des parcelles (Crespi & Taylor, 1990).

Ces prévisions modélisées reposent sur l'hypothèse que les interactions entre parents ont les mêmes coûts directs en termes de condition physique que les interactions entre non-parents. Pour certains animaux, la présence de parents au sein d'une parcelle peut avoir un effet positif sur la valeur sélective, par exemple grâce à un comportement coopératif, et ainsi modifier la relation prévue entre le degré de parenté et le taux de dispersion. Il a été suggéré que l'équilibre entre les coûts et les avantages de la dispersion influence la formation de sociétés de parents (Lambin, Aars & Piertney, 2001 ; Baglione et al., 2003). Lorsque la dispersion est coûteuse, par exemple si l'acquisition d'un territoire ailleurs est peu probable, elle peut être désavantageuse et créer un environnement propice à l'évolution d'un comportement coopératif, qui peut être favorisé par la sélection par parenté (Baglione et al., 2003).

(2) Éviter la consanguinité

Les conséquences négatives sur la condition physique associées à la reproduction entre parents proches devraient favoriser la sélection de mécanismes permettant d'éviter de tels accouplements (Pusey & Wolf, 1996). La dispersion peut potentiellement constituer une stratégie efficace pour éviter la consanguinité, car les parents ont tendance à se regrouper autour du site natal (Bengtsson, 1978 ; Greenwood, 1980). Dans la pratique, il est difficile de distinguer l'évolution de la dispersion comme moyen d'éviter la consanguinité de celle visant à éviter la compétition entre parents (Perrin & Goudet, 2001). Ces deux causes de dispersion sont attendues dans des situations où les parents interagissent fréquemment et où la dispersion entraînera une réduction des deux pressions, quelle que soit la force évolutive prédominante.

On prévoit que la dispersion sera biaisée en fonction du sexe afin d'éviter la consanguinité, mais les asymétries dans le niveau de concurrence entre parents du même sexe peuvent également conduire à une dispersion biaisée en fonction du sexe (Gandon, 1999). L'étude des causes immédiates de la dispersion, en particulier **l'environnement social** dans lequel les animaux sont observés se disperser, pourrait indiquer la cause ultime de la dispersion. Une stratégie de dispersion sensible à la présence de parents du sexe opposé suggérerait une volonté d'éviter la consanguinité (Lambin, 1994 ; Gundersen & Andreassen, 1998). Lorsqu'ils sont poussés par la compétition entre parents, les deux sexes peuvent se disperser, et le taux de dispersion peut être sensible au nombre total de parents, ou favorisé par le nombre du sexe le plus compétitif (par exemple, Léna et al., 1998). **Cependant**, ces prédictions supposent que les animaux possèdent la capacité de reconnaître leurs parents. Cela a été démontré pour certains animaux, mais pas pour d'autres, de sorte qu'une stratégie fixe, et

non une stratégie de dispersion conditionnée par la parenté de la population, peut évoluer même lorsque la pression de sélection pour la dispersion est l'évitement de la consanguinité ou la compétition entre parents.

(3) Variabilité de l'habitat

(a) Dynamique des populations

Les variations de la dynamique des populations peuvent affecter la qualité réelle des parcelles, même si la qualité intrinsèque de celles-ci est constante. Cela résulte des changements de densité des populations qui entraînent des changements dans l'environnement social et concurrentiel au fil du temps. Il a été démontré que la stochasticité démographique, qui affecte principalement les petites populations, est capable de sélectionner la dispersion, bien qu'il soit difficile de séparer les effets de la stochasticité démographique de la sélection par parenté (Travis & Dytham, 1998 ; Cadet et al., 2003). **De même**, une dynamique chaotique peut introduire des pressions de sélection en faveur de la dispersion (Holt & McPeck, 1996).

(b) Qualité intrinsèque des parcelles

La plupart des recherches se sont concentrées sur le rôle de la variation intrinsèque de la qualité de l'habitat (telle que la disponibilité des ressources) dans l'évolution de la dispersion. Les études théoriques s'accordent à dire que la variation temporelle et spatialement non corrélée de la capacité de charge des parcelles devrait favoriser la dispersion (Gadgil, 1971 ; Roff, 1975 ; McPeek & Holt, 1992 ; Johst & Brandl, 1997) et, **de même**, que la variation des paramètres démographiques individuels causée par la variation environnementale temporelle favorise la dispersion (Wiener & Tuljapurkar, 1994). **À l'extrême**, la variation conduisant à l'extinction d'habitats peut sélectionner la dispersion (Comins et al., 1980 ; Travis & Dytham, 1999 ; Friedenberg, 2003, mais voir Gyllenberg, Parvinen & Dieckmann, 2002 ; Poethke, Hovestadt & Mitesser, 2003) et sont proposées comme le principal avantage sélectif de la dispersion pour les espèces d'insectes vivant dans des habitats éphémères (Roff, 1990 ; Denno et al., 1996).

La dispersion en **réponse** à une variation temporelle stochastique de la qualité des parcelles peut être considérée comme une stratégie de couverture, visant à réduire la variance de la valeur sélective (den Boer, 1968).

Il a souvent été démontré que la variation des paramètres environnementaux est autocorrélée dans le temps, de sorte que les bonnes et les mauvaises années ne se produisent pas de manière aléatoire, mais par séries (Pimm & Redfearn, 1988 ; Boulinier & Lemel, 1996 ; Halley, 1996). On a prédit que cela jouerait un rôle important dans la détermination du taux de dispersion optimal (Venable & Brown, 1988 ; Cohen & Levin, 1991 ; Travis, 2001) et dans la sélection de stratégies de dispersion dépendantes des conditions. En présence d'une certaine autocorrélation, les conditions environnementales futures peuvent être prédites sur la base des conditions actuelles, et la dispersion dépendante des conditions peut donc évoluer, avec des signaux de dispersion basés sur les paramètres environnementaux corrélés à la qualité des parcelles (Scheiner, 1993 ; Danchin, He & Doligez, 2001 ; Doligez et al., 2003).

En ce qui concerne la variation spatiale de la qualité de l'habitat, la plupart des études s'accordent à dire que la dispersion ne devrait pas être sélectionnée lorsque les capacités de

charge des parcelles varient dans l'espace mais restent constantes dans le temps (Hastings, 1983 ; Holt, 1985 ; Cohen & Levin, 1991 ; Greenwood-Lee & Taylor, 2001). La dispersion est désavantageuse, car les individus qui ont le plus à gagner de la dispersion sont ceux qui occupent des parcelles de faible qualité, mais comme ces parcelles contiennent relativement moins d'individus, la dispersion n'est pas sélectionnée en moyenne. **Cependant**, McPeck & Holt (1992) ont montré que ce résultat dépendait de la stratégie de dispersion supposée : lorsqu'il y a une dispersion conditionnelle, dans ce cas avec une dispersion dépendant de la capacité de charge de la parcelle, la variation spatiale de l'habitat peut sélectionner la dispersion.

Étant donné que le changement dans la variation spatiale de la qualité de l'habitat est l'une des menaces les plus importantes pour la biodiversité, il peut être crucial de comprendre ses pressions évolutives sur la dispersion afin de prédire la réponse des populations. Pour certaines populations, la variation spatiale de la qualité de l'habitat augmente, car l'habitat est perdu au profit du développement. On prévoit que la perte d'habitat rendra la dispersion plus coûteuse et introduira ainsi des pressions évolutives s'opposant à la dispersion (Travis & Dytham, 1999). Lorsque la perte d'habitat entraîne une fragmentation de l'habitat, les coûts et les avantages de la dispersion peuvent augmenter, en particulier si les fragments restants sont plus susceptibles de disparaître. Dans ce cas, la direction dans laquelle la dispersion s'orientera n'est pas immédiatement évidente (Heino & Hanski, 2001). Pour certaines populations, de nouveaux habitats s'ouvrent, par exemple lors de l'invasion d'espèces exotiques ou en raison du changement climatique. On prévoit que la propension à la dispersion augmentera pendant l'expansion de l'aire de répartition, car les individus qui se dispersent peuvent tirer profit de la colonisation d'une parcelle d'habitat vide (Travis & Dytham, 2002). En réalité, la question de savoir si ces pressions entraîneront effectivement des changements dans la dispersion dépendra de la vitesse du changement de l'habitat par rapport à la vitesse du changement évolutif.

III. CAUSES IMMÉDIATES DE LA DISPERSION

Les variations de condition physique entre les parcelles peuvent favoriser la dispersion dans le cadre d'une stratégie de cycle biologique à l'échelle évolutive. **Cependant**, le fait qu'un individu se disperse ou non au cours de sa vie dépendra souvent de l'environnement qu'il aura lui-même connu (Fig. 1B). Une stratégie de dispersion plastique et conditionnelle présente l'avantage de pouvoir répondre aux variations des coûts et des avantages de la dispersion à court terme (Ronce et al., 2001 ; Massot et al., 2002). L'étude des causes immédiates de la dispersion permet souvent de mieux comprendre les causes évolutives. Par exemple, la dispersion dépendante de facteurs environnementaux tels que la disponibilité alimentaire indique l'importance de la variation de la qualité intrinsèque des parcelles pour l'évolution de la dispersion. La majorité des modèles évolutifs et démographiques traitent généralement la dispersion comme une stratégie fixe et inconditionnelle (pour les exceptions, voir les Tableaux 1 et 2), bien que les stratégies fixes, insensibles à l'environnement, ne soient envisageables que lorsqu'il existe des contraintes pour obtenir des informations sur la qualité des parcelles ou lorsque les changements dans la qualité de l'habitat sont imprévisibles (Scheiner, 1993 ; Doligez et al., 2003).
Reflétant différentes causes évolutives, les facteurs qui influencent la dispersion devraient varier selon les espèces. Différents signaux peuvent être utilisés à différentes étapes du

processus de dispersion : émigration, mouvement entre les parcelles et immigration. Certaines études empiriques ont examiné les variables écologiques influençant chaque étape ; **cependant**, la manière dont les facteurs sont intégrés à chaque étape et entre les étapes a été relativement ignorée.

Tableau 1. Quelques études théoriques récentes explorant les conséquences au niveau de la population de la dispersion dépendante des conditions

Dispersal stage	Dispersal strategy	Main conclusion of study	Reference
Emigration	Density-dependence	Positive density-dependence increases system viability	Sæther *et al.* (1999)
	Density-dependence	Synchrony dependent on dispersal rule	Ylikarjula *et al.* (2000)
	Positive density-dependence	No effect on local stability except under certain conditions	Ruxton (1996*a*)
	Positive density-dependence	Stability dependent on form of density-dependence	Amarasekare (1998)
	Positive density-dependence	Specific form of the relationship determines effect on source-sink persistence	Amarasekare (2004)
	Positive density-dependence	Can induce variability in local dynamics, depending on specific relationship and environmental variability	Johst & Brandl (1997)
	Patch size (K)-dependence	Greater emigration from small patches reduces extinction risk	Kindvall & Petersson (2000)
	Habitat-saturation dependence	Stabilising effect of saturation dispersal as opposed to presaturation dispersal	South (1999)
	Threshold resource-dependence	Other factors more important in determining persistence of consumer-resource dynamics	Johst & Schöps (2003)
	Ideal free dispersal rule – emigrate if conditions worse than average	Synchronise even chaotic populations	Ranta & Kaitala (2000)
Inter-patch movement	Directed towards nearby habitat	Not important for persistence	Johst & Schöps (2003)
	Density-dependence of dispersal distance	Can stabilise dynamics	Doebeli & Ruxton (1998)
Emigration and Immigration	Threshold density-dependent	Very stabilising and synchronising	Ruxton & Rohani (1999)
Immigration	Conspecific attraction	Reduces viability of metapopulation	Ray *et al.* (1991)
	Density-dependence	Negative density-dependence increases system viability	Sæther *et al.* (1999)
	Patch occupancy dependent	Effect dependent on whether empty or occupied patches are preferred	Etienne (2000)

(1) Émigration

On peut raisonnablement supposer que les individus disposent de plus d'informations sur leur parcelle actuelle que sur les autres parcelles. La **valeur adaptative** attendue dans la parcelle actuelle et les facteurs influençant l'émigration devraient jouer un rôle majeur dans la détermination du taux de dispersion global. Un certain nombre de facteurs se sont avérés importants dans les études empiriques.

(a) Densité

Des études expérimentales ont montré que la propension à l'émigration augmente avec la densité pour divers taxons (insectes : Otronen & Hanski, 1983 ; Hurd & Eisenberg, 1984 ; Doak, 2000 ; autres invertébrés : Bengtsson, Hedlund & Rundren, 1994 ; Byers, 2000 ; Albrectsen & Nachman, 2001 ; French & Travis, 2001 ; vertébrés : Léna et al., 1998 ; Aars & Ims, 2000). L'augmentation de la densité de population peut réduire la condition physique des individus et devenir ainsi un facteur de dispersion, par le biais de deux types principaux d'interactions compétitives : **la compétition exploitante** (effets de la densité sur les ressources par habitant) et la compétition interférente (effets directs de la densité elle-même). Ces deux types **d'interactions compétitives** sont connus pour induire l'émigration chez les insectes (Harrison, 1980 ; Dixon, 1985 ; Denno & Peterson, 1995 ; Herzig, 1995).

Tableau 2. Principales études évolutives examinant les conséquences de l'adoption d'une stratégie de dispersion dépendante des conditions

Dispersal stage	Strategy	Evolutionary importance	Reference
Emigration	Density-dependence	Specific threshold dispersal evolves in fluctuating populations	Jánosi & Scheuring (1997)
	Density-dependence	Density-dependence evolves when dispersal is costly	Travis *et al.* (1999)
	Density-dependence	Form of density-dependence evolving depends on the temporal order of reproduction and dispersal	Johst & Brandl (1997)
	Resource level dependence	Dispersing offspring should be produced above a critical level of resources	Ezoe & Iwasa (1997)
	Patch (K)-specific	Dispersal can evolve to decrease with increasing carrying capacity	McPeek & Holt (1992)
	Carrying capacity and density-dependence	Dispersal evolves to decrease with carrying capacity, and increase with density beyond a threshold	Poethke & Hovestadt (2001)
	Maternal age dependence	Depends on variance in age structure between patches	Ronce *et al.* (2000)
Emigration and Immigration	Density-dependence	Threshold density-dependence evolves	Metz & Gyllenberg (2001)
Immigration	Conspecifc performance	Depends on temporal autocorrelation of environment and strength of density-dependence within patch	Doligez *et al.* (2003)

Quelques études ont mis en évidence une relation négative dépendante de la densité, selon laquelle le taux d'émigration augmente lorsque la densité **diminue**. Ce phénomène a été observé chez les populations du fritillaire de Glanville *Melitaea cinxia* (Kuussaari, Nieminen & Hanski, 1996) et du papillon alpin *Pamassius smintheus* (Roland, Keyghobadi & Fownes, 2000). Lorsque les avantages de la vie en groupe l'emportent sur les coûts de la compétition, une émigration négative dépendante de la densité peut être adaptative, ces avantages comprenant notamment la dilution du risque de prédation ou la facilitation de la recherche de nourriture. L'apparition **d'effets Allee**, entraînant une baisse de la condition physique à faible densité de population, telle qu'une augmentation du temps consacré à la recherche d'un partenaire, pourrait également favoriser une émigration accrue à faible densité de population. Étant donné que différents facteurs interviennent à différentes densités, on ne peut s'attendre à une relation linéaire simple entre la densité et l'émigration.

(b) Disponibilité alimentaire

La nourriture est généralement une **ressource limitée** pour la plupart des animaux, il n'est donc pas surprenant que des études empiriques aient rapporté une corrélation entre la disponibilité alimentaire et le taux d'émigration (cf. Kuussaari et al., 1996 ; Hanski et al., 2002 ; Schneider, Dover & Fry, 2003). L'apport alimentaire expérimental a réduit la propension à l'émigration des jeunes autours des palombes *Accipiter gentilis* (Kennedy & Ward, 2003). Étant donné que la densité des concurrents et les niveaux alimentaires déterminent ensemble les ressources disponibles par habitant pour une population, on peut supposer que les effets de la disponibilité alimentaire varient en fonction de la densité de population. Cela a été démontré dans un système hôte-parasitoïde expérimental : il a été montré que le taux d'émigration du parasitoïde *Anisopteromalus calandra* dépendait du rapport entre les congénères concurrents et son hôte larvaire *Callosobruchus chinensis* French & Travis, 2001).

(c) Interactions interspécifiques

Non seulement les interactions avec les concurrents, mais aussi avec d'autres guildes, telles que les parasites et les prédateurs, peuvent déterminer l'adéquation d'une parcelle pour un individu. Des travaux expérimentaux sur le puceron du pois, *Acyrthosiphon pisum*, ont montré que la production d'ailés (morphes ailés) pouvait être induite par la présence d'un prédateur tel que la coccinelle (Sloggett & Weisser, 2002). Pour la plupart des espèces, cet effet n'a pas

été pris en compte, bien que la dispersion des proies induite par les prédateurs soit susceptible d'avoir des conséquences intéressantes sur la stabilité des systèmes spatiaux prédateurs-proies.

(d) Rapport des sexes

Le rapport des sexes peut influencer la dispersion s'il existe une compétition asymétrique entre les mâles et les femelles ou si le succès de l'accouplement varie dans l'espace en raison de différences dans le nombre de partenaires disponibles. L'acarien des fleurs *Proctolaelaps kirmsei* coexiste en petites populations dans les inflorescences de ses plantes hôtes et est soumis à une variation stochastique du rapport des sexes. À l'aide d'un système de réseau expérimental, il a été démontré que les mâles réagissent au rapport des sexes local en se déplaçant des groupes à prédominance masculine vers les groupes à prédominance féminine (Colwell & Nacem, 1999). **De même**, une étude de marquage-recapture sur le terrain portant sur le coléoptère *Tetraopes tetraophthalmus* a révélé que le taux d'émigration des mâles augmentait dans les zones où le rapport entre les sexes était plus favorable aux mâles (Lawrence, 1987, 1988).

(e) Parenté

À condition qu'il existe une capacité de reconnaissance des parents, la parenté des individus en interaction peut être un mécanisme immédiat déclenchant la dispersion lorsque celle-ci a été choisie comme moyen d'éviter la consanguinité ou la compétition entre parents. Plusieurs études ont démontré l'importance de la présence du parent du sexe opposé et des parents dans la détermination de la dispersion de la progéniture (Lambin, 1994 ; Pusey & Wolf, 1996 ; Gundersen & Andresassen, 1998 ; Léna et al., 1998).

Le retrait expérimental du parent du sexe opposé a retardé la dispersion de la progéniture chez les souris à pattes blanches *Peromyscus leucopus* (Wolff, 1992). La moindre propension à la dispersion des descendants des mères en mauvaise santé ou séniles chez le lézard commun, *Lacerta vivapara*, a été attribuée à la compétition entre parents, car les descendants de ces mères peuvent s'attendre à un faible niveau de compétition entre parents, et il n'y avait aucun effet apparent sur l'état des descendants (Ronce, Clobert & Massot. 1998).

Des études sur les morphes mâles du lézard à taches latérales *Uta stansburiana* ont montré que les décisions de dispersion sont liées à la similitude génétique (Sinervo & Clobert, 2003). Les morphes bleus, qui subissent une concurrence agressive de la part des morphes orange et perdent des femelles au profit des morphes jaunes par le biais d'accouplements clandestins, ont tendance à s'installer ensemble. Grâce à cette stratégie, les morphes bleus ont obtenu des avantages significatifs en termes de condition physique, peut-être grâce à une forme de coopération, car ces mâles protègent leurs partenaires (Sinervo & Clobert, 2003). **Cependant**, les schémas de regroupement étaient liés à la similitude génétique et non à la parenté en soi.

(f) Taille des parcelles

La taille des parcelles est l'un des corrélats immédiats de l'émigration les plus étudiés, et de nombreuses études empiriques ont confirmé qu'elle présente une corrélation négative avec le taux d'émigration (par exemple pour les papillons : Hill, Thomas & Lewis, 1996 ; Kuussaari et al., 1996 ; Baguette, Petit & Quéva, 2000 ; et d'autres insectes : Kareiva, 1985 ; Kindvall,

1999, mais aucun effet dans Roland et al., 2000 ; Schneider et al., 2003). Traditionnellement, on a suggéré que la taille des parcelles influençait les taux d'émigration par le biais du rapport entre la taille et le **périmètre**. Dans les petites parcelles où ce rapport est élevé, les individus sont plus susceptibles de rencontrer le périmètre, ce qui peut augmenter la probabilité qu'ils quittent la parcelle (Stamps, Buchner & Krishnan, 1987 ; Kindvall & Petersson, 2000). Chez les campagnols *Microtus oeconomus* (Andreassen & Ims, 2001) et les campagnols des champs *Microtus agrestis* (Crone, Doak & Pokki, 2001), la dispersion est plus fréquente à partir de petites parcelles qu'à partir de grandes parcelles. **Cependant**, contrairement à la théorie, la manipulation du rapport entre la taille et le bord, tout en maintenant la taille de la parcelle constante, n'a pas eu d'effet sur l'émigration chez les campagnols des racines (Gundersen & Andreassen, 1998). Les auteurs ont toutefois admis que la petite taille de leurs parcelles expérimentales pouvait avoir éliminé tout effet lié au rapport entre la taille et le bord.

Il est difficile de déterminer si c'est la taille de la parcelle en soi ou des facteurs associés qui est en cause. Plusieurs facteurs ont été identifiés qui pourraient co-varier avec la taille de la parcelle et être responsables des changements dans le taux de dispersion en fonction de la taille de la parcelle. Andreassen & Ims (2001) ont suggéré que la « démographie dépendante de la taille de la parcelle » pourrait expliquer une plus grande émigration à partir des petites parcelles. Dans leur étude, le mouvement hors d'une parcelle était plus important lorsque la densité de population était faible et plus variable en raison de la stochasticité démographique, deux caractéristiques des petites parcelles. La taille des parcelles est probablement une description phénoménologique de la capacité de charge des parcelles, qui devrait également être négativement corrélée au taux de dispersion (McPeek & Holt, 1992 ; Doncaster et al., 1997). La covariation entre la taille des parcelles, la taille de la population et le degré moyen de parenté introduit d'autres variables confusionnelles. Des études expérimentales pourraient permettre de distinguer l'effet de ces différentes variables sur l'émigration (par exemple Lena et al., 1998).

(g) Habitat matriciel

Les coûts de la dispersion sont essentiels pour déterminer si celle-ci peut entraîner des gains de fitness et, par conséquent, s'ils peuvent être évalués, ils sont susceptibles d'influencer les stratégies d'émigration. Les coûts supportés lors des déplacements entre les parcelles comprennent des facteurs tels qu'une plus grande dépense énergétique et une exposition accrue à la prédation (Waser et al., 1994 ; Bélichon, Clobert & Massot, 1996) et peuvent varier en fonction de l'habitat matriciel (Wiens et al., 1993). Ces coûts de dispersion peuvent être évalués avant l'émigration, sous la forme d'un comportement exploratoire à la limite de la parcelle (Larsen & Boutin, 1994), et même au sein de la matrice. On prévoit que les individus auront une plus grande propension à émigrer lorsque l'environnement environnant est plus hospitalier ou moins résistant au mouvement (Stamps et al., 1987 ; Haddad, 1999). On sait que la nature de la matrice à la limite de la parcelle influence l'émigration chez le fritillaire de Glanville, les individus montrant une plus grande propension à émigrer lorsque l'habitat de la matrice est plus ouvert (Kuussaari et al., 1996 ; Moilanen & Hanksi, 1998).

(b) Isolation des parcelles

Le degré **d'isolement** d'une parcelle, c'est-à-dire la distance qui la sépare des autres parcelles, aura une forte incidence sur le coût de la dispersion, car les coûts de déplacement augmentent avec le temps de trajet. La sensibilité de la propension à la dispersion au degré d'isolement d'une parcelle dépendra de la capacité à estimer l'isolement de la parcelle. L'isolement pourrait être évalué à l'aide de plusieurs méthodes différentes. Les mouvements exploratoires dans la matrice peuvent indiquer l'emplacement d'un habitat approprié, en fonction de la distance entre les parcelles et de la capacité de déplacement de l'animal. La perception des indices indiquant un habitat approprié peut être utile pour augmenter la distance à laquelle les parcelles sont détectables sans avoir à parcourir toute la distance (par exemple, Conradt, Roper & Thomas, 2001). Le transfert d'informations entre individus, concernant la direction et la distance d'autres parcelles d'habitat, est également une possibilité pour certaines espèces.

(2) Déplacement entre les parcelles

Les modèles spatiaux supposent généralement que le déplacement entre les parcelles est un simple transfert d'une parcelle à l'autre. Les adaptations visant à accroître le succès de la recherche de parcelles peuvent entraîner des écarts par rapport aux hypothèses de dispersion dans la majorité des modèles (Wiens et al., 1993 ; Lima & Zollner, 1996 ; Conradt et al., 2003). La difficulté à suivre les mouvements des individus entre les parcelles et le manque de données qui en résulte ont justifié des hypothèses simplifiées sur les mouvements, car il n'existe aucune preuve d'une alternative appropriée. **Cependant**, l'étude du comportement de déplacement devrait devenir plus facile grâce aux progrès des techniques moléculaires et des technologies de suivi (Bullock, Kenward & Hails, 2001).

(a) Habitat matriciel

Le comportement de déplacement d'un organisme peut être fortement influencé par le type d'habitat (Doncaster, Rondinini & Johnson, 2001 ; Goodwin & Fahrig, 2002*a* ; Desouhant et al., 2003 ; Hein et al., 2003) et l'hétérogénéité spatiale à petite échelle (Crist et al., 1992 ; Johnson, Milne & Wiens, 1992 ; McIntyre & Wiens, 1999). À plus grande échelle spatiale, il a été démontré que l'habitat matriciel avait une grande influence sur les taux globaux de réussite des déplacements entre les parcelles (par exemple, Pither & Taylor, 1998 ; Roland et al., 2000 ; Ricketts, 2001 ; Bonte et al., 2003). Une étude de marquage-recapture sur les déplacements du papillon *P. smintheus* a révélé que les déplacements entre les parcelles étaient deux fois plus fréquents dans les prairies ouvertes que dans les habitats forestiers (Roland et al., 2000). Avec uniquement des données sur les taux de réussite des déplacements, ces effets pourraient résulter de différents mécanismes : taux de déplacement différentiels, mortalité différentielle dans la matrice ou résistance différentielle de la matrice à la limite des parcelles. Plusieurs (voire tous) de ces facteurs sont susceptibles d'agir simultanément ; en effet, on peut supposer qu'un habitat dans lequel il est coûteux de se déplacer favorise l'évolution d'un comportement visant à éviter les déplacements dans cet habitat (par exemple, Schtickzelle & Baguette, 2003).

La création de **corridors d'habitat approprié** entre les parcelles d'habitat, dans le but d'accroître la connectivité des parcelles, a fait l'objet de nombreux débats en matière de conservation (Simberloff et al., 1992). Afin de résoudre cette question, plusieurs études empiriques ont cherché à comprendre l'effet de la présence de corridors sur les taux de déplacement et la dynamique des populations (par exemple Gonzalez et al., 1998 ;

Boudjemadi, Lecomte & Clobert, 1999 ; Coffman, Nichols & Pollock, 2001). Il a été constaté que les **corridors** augmentaient les déplacements des campagnols des prés *Microtus pennsylvanicus* (Coffman et al., 2001), mais n'augmentaient que légèrement le taux de déplacement des campagnols des racines femelles *Microtus economus* (Aars, Johannesen & Ims, 1999). **En fait**, une étude récente sur l'utilisation des corridors par divers taxons, des abeilles aux petits mammifères, a conclu que, en général, les corridors ont un effet plus important sur l'orientation des déplacements entre les parcelles connectées que sur l'augmentation du taux de déplacement global (Haddad et al., 2003).

(b) Stratégies de recherche

La description quantitative des mouvements des animaux peut être utile pour comparer leur comportement en mouvement dans différentes conditions. Une approche populaire qui a été appliquée avec succès à de nombreuses espèces d'insectes consiste à modéliser les mouvements individuels comme une marche aléatoire. Cela implique de décomposer le trajet d'un organisme en termes de distributions de longueurs de déplacement et d'angles de virage entre les déplacements, et à partir de ces paramètres, de prédire la vitesse de déplacement (voir Kareiva & Shigesada, 1983 ; Turchin, 1991). Une marche aléatoire corrélée, dans laquelle la direction du pas précédent influence la direction suivante, est souvent plus réaliste. Les animaux ne sont pas censés se déplacer de manière aléatoire, mais cette méthode part du principe que les détails supplémentaires ne sont pas nécessaires pour reproduire les schémas de déplacement observés au niveau de la population.

Cette approche ne permet pas de décrire avec succès tous les mouvements des animaux (Kareiva & Shigesada, 1983 ; Crist et al., 1992 ; Johnson et al., 1992 ; Kindvall, 1999), par exemple si les animaux affichent une orientation continue dans une direction particulière, peut-être vers des repères de leur habitat. Des stratégies de recherche systématiques non aléatoires, s'écartant d'une marche aléatoire corrélée, ont été documentées chez le papillon brun des prairies, *Maniola jurtina* (Conradt et al., 2000) et le papillon *Pyronia tithonus* (Conradt et al., 2001). Lorsqu'elles ont été relâchées à grande distance de leur habitat, les deux espèces ont volé en boucles en forme de pétales pour revenir à chaque fois à leur point de départ ; cette stratégie a été qualifiée de « recherche par incursion » (Conradt et al., 2003). Cela leur permet d'explorer l'habitat environnant, mais de revenir s'ils ne trouvent pas de zone appropriée, ce qui peut être adaptatif si les chances de trouver une nouvelle zone appropriée sont faibles (Conradt et al., 2000). Des travaux de modélisation ont révélé que ces stratégies de recherche non aléatoires permettent souvent d'obtenir un meilleur succès de dispersion que les stratégies aléatoires (Zollner & Lima, 1999 ; Conradt et al., 2003).

(c) Indices environnementaux

Lors des déplacements entre les parcelles, l'utilisation **d'indices** permettant d'identifier la direction et la proximité d'un habitat approprié peut réduire le temps de recherche et potentiellement augmenter le succès de la dispersion. En plus d'augmenter la **détectabilité** des parcelles, les **indices** peuvent fournir des informations sur la qualité d'une parcelle avant l'immigration (Lima & Zollner, 1996 ; Danchin et al., 2001). La capacité à détecter les **indices environnementaux**, par exemple par l'olfaction (Schooley & Wiens, 2003) ou la vision (Compton, 2002) parmi d'autres capacités sensorielles, varie sans aucun doute d'une espèce à l'autre, tout comme le type d'informations qui sont échantillonnées. Les signaux qu'un animal peut détecter et les distances sur lesquelles ils sont détectables, appelées « portée

perceptuelle », constituent un domaine de recherche inexploré pour la plupart des taxons (Lima & Zollner, 1996). **Cependant**, la **portée perceptuelle** d'un animal déterminera l'importance de ces signaux pour les déplacements entre les parcelles. Il a été démontré qu'un collembole du sol, *Onychrus armatus*, est capable de détecter une source de nourriture (champignon) à 40 cm (Bengtsson et al., 1994) et le papillon gatekeeper à 85 m (Conradt et al., 2001), mais un manque d'orientation vers les plantes hôtes a été signalé pour les coléoptères de la verge d'or, *Trihabda borealis* (Goodwin & Fahrig, 2002*a*) et le papillon du chou, *Piers rapae* (Fahrig & Paloheimo, 1987).

(3) Immigration

L'immigration est le choix de s'installer et de rester dans une parcelle une fois qu'elle a été découverte. La recherche d'une parcelle et l'immigration sont donc des processus différents. Selon le cadre du modèle, en particulier selon que l'espace est modélisé de manière explicite ou implicite, différentes hypothèses sont formulées concernant le processus d'immigration. **En général**, la sélection **aléatoire** de l'habitat est la norme (Travis & French, 2000). L'importance des **attributs** des parcelles et du paysage, à l'exception de l'isolement des parcelles, dont l'immigration peut dépendre, est rarement prise en compte (revue par Lima & Zollner, 1996 ; pour les exceptions, voir Ruxton & Rohani, 1999 ; Sather et al., 1999 ; Kindvall & Petersson, 2000).

(a) Taille de la parcelle

Bien que la relation entre l'émigration et la taille de la parcelle ait été prédite sur la base des rapports entre les bords et la taille, il a été avancé que la taille de la parcelle devrait influencer l'immigration à travers la superficie de la parcelle. La superficie de la parcelle est censée déterminer la probabilité qu'une parcelle soit localisée par un animal se dispersant (de manière aléatoire), car les individus sont relativement plus susceptibles de trouver une grande parcelle qu'une petite parcelle dans la matrice (Kindvall & Petersson, 2000). Des études sur le terrain montrent que les parcelles plus grandes ont tendance à accueillir davantage d'immigrants (Eber & Brandl, 1996 ; Halley & Dempster, 1996 ; Hill et al., 1996 ; Kuussaari et al., 1996 ; Baguette et al., 2000). Comme indiqué plus haut (voir section III. 1f), d'autres facteurs qui covarient avec la **taille** des parcelles et produisent les mêmes prédictions peuvent signifier que les grandes parcelles peuvent non seulement accueillir davantage d'immigrants grâce à ce processus passif, mais qu'elles peuvent également être préférées.

(b) Isolation

Comme les coûts de déplacement s'accumulent avec la distance parcourue, on s'attend à ce que le déplacement soit plus efficace à mesure que la distance entre les parcelles diminue. Des études sur le terrain confirment cette hypothèse (par exemple, les papillons : Hill et al., 1996 ; Kuussaari et al., 1996 ; Baguette et al., 2000 ; Roland et al., 2000 ; les oiseaux : Serrano & Tella, 2003), bien que les études n'aient pas encore révélé la relation exacte entre la distance de dispersion et les coûts de dispersion. Conformément à la théorie de la **biogéographie insulaire** et à de solides preuves empiriques, la plupart des modèles de métapopulation supposent que le taux de colonisation des parcelles est fonction de leur isolement (MacArthur & Wilson, 1967 ; Hanski & Thomas, 1994 ; Hanski, 1999). L'isolement des parcelles est également susceptible de jouer un rôle dans la détermination de l'importance d'autres corrélats de l'immigration, tels que les indices d'habitat.

(c) Signaux de l'habitat

Les signaux de l'habitat utilisés pour **orienter** un animal vers une parcelle d'habitat lorsqu'il se déplace dans la matrice peuvent également être utilisés dans les décisions d'immigration une fois qu'une parcelle a été localisée. D'autres **indices** peuvent également être utilisés dans le cadre de l'immigration, qui ne sont pas détectables à distance, mais peuvent être échantillonnés une fois qu'une parcelle a été localisée. Il convient toutefois de noter que lorsque les coûts de déplacement sont élevés ou que les parcelles sont bien espacées, il peut y avoir peu de possibilités d'explorer différentes parcelles, de sorte que les indices peuvent être utilisés uniquement pour détecter l'habitat, et non pour distinguer les parcelles (Kareiva, 1982 ; Mayhew, 1997).

Il existe des preuves empiriques d'une immigration plus importante vers les parcelles de meilleure qualité. Par exemple, le taux d'immigration du cuivré rare, *Lycaena virgaurea*, est plus élevé dans les parcelles riches en fleurs (Schneider et al., 2003), tandis que l'abondance des fleurs nectarifères, des plantes hôtes des larves et des femelles influence l'immigration chez les mâles *P. sminthus* (Matter & Roland, 2002). **Potentiellement**, toute variable environnementale reflétant l'adéquation de l'habitat pourrait être utilisée dans l'immigration. Un indice général de l'habitat qui a longtemps été proposé est la **présence de congénères**, ce qui n'est pas surprenant pour les espèces coloniales (par exemple, le faucon crécerelle, *Falco naumanni*, Serrano & Tella, 2003), mais qui s'est également avéré influent chez une grande variété d'autres animaux (Turchin, 1987 ; Smith & Peacock 1990 ; Muller, 1998 ; Danchin et al., 2001). Une **stratégie d'attraction** des congénères peut être adaptative si les individus tirent des avantages directs de la présence de congénères, tels que la dilution du risque de prédation (Foster & Treherne, 1981). **Cependant**, ces avantages directs ne sont pas une nécessité pour l'attraction par les congénères, car ceux-ci peuvent être utilisés simplement comme un indice intégratif, reflétant l'adéquation de l'habitat à occuper par l'espèce. On ne peut pas non plus exclure que la présence de congénères rende simplement une parcelle plus détectable plutôt que de refléter ou d'augmenter son adéquation (Lima & Zollner, 1996).

Le recours à **l'attraction** par les congénères peut être dévalorisé par les coûts liés à l'immigration dans une population à **forte densité**. Le succès de l'immigration peut être réduit par une population à forte densité (Jones et al., 1988 ; Wiklund, 1996 ; Gundersen, Andreassen & Ims, 2002). Les décisions d'immigration fondées sur les **performances** des congénères plutôt que sur leur simple présence pourraient constituer une stratégie supérieure, en particulier celles fondées sur le succès reproductif des congénères, car ce paramètre est susceptible d'intégrer toutes les variables composant la qualité de l'habitat (Danchin et al., 2001 ; Doligez et al., 2003). Plusieurs espèces d'oiseaux ont démontré que les performances reproductives sont utilisées comme indicateur dans l'immigration, mais aussi dans l'émigration (Danchin, Boulinier & Massot, 1998 ; Doligez, Danchin & Clobert, 2002). Le taux d'immigration des gobe-mouches à collier, *Ficedula albicollis*, s'est avéré plus élevé dans les populations manipulées expérimentalement pour avoir plus de descendants (Doligez et al., 2002). Bien que cela puisse être la stratégie d'immigration théoriquement la plus efficace, la disponibilité de cette information variera selon les espèces, étant peut-être plus importante pour les animaux grégaires.

(4) Intégration des facteurs environnementaux dans la prise de décision

Un certain nombre de facteurs influencent les décisions prises à chaque étape du processus de dispersion. **En outre**, l'environnement peut être échantillonné à différents moments, tant au cours de la vie de l'individu que, dans certains cas, l'environnement des générations précédentes peut être transmis par des effets maternels (par exemple, Dixon, 1985 ; Massot & Clobert ; 1995 ; Diss et al., 1996 ; Massot et al., 2002 ; voir Ims, 1990 pour un contre-exemple).

La manière dont l'organisme intègre les informations provenant de différents signaux environnementaux et prend ainsi sa décision a été largement négligée (Ronce et al., 2001 ; Massot et al., 2002). Massot et al. (2002), travaillant avec le lézard commun, ont manipulé l'humidité, tant dans l'environnement prénatal que postnatal, et la température dans une expérience factorielle afin de déterminer comment ces facteurs sont intégrés pour produire la réponse d'émigration. Des interactions significatives ont été observées entre l'humidité à différents stades et la température (Massot et al., 2002). La principale conclusion de cette expérience, à savoir que les facteurs sont combinés de manière non additive, justifie la poursuite de l'utilisation d'expériences factorielles dans les études sur la dispersion dépendante des conditions.

Les informations environnementales doivent également être intégrées entre les différentes étapes de la dispersion. Cela a rarement été étudié, bien que cela soit essentiel pour comprendre le fonctionnement de l'ensemble du processus. Par exemple, dans quelle mesure les conditions dans la zone d'origine influencent-elles la distance parcourue par les organismes et les décisions d'immigration ? Une fois encore, les expériences factorielles fourniraient les preuves les plus solides des interactions entre les différentes étapes du processus de dispersion.

IV. VARIATION DE LA PROPENSION INDIVIDUELLE À LA DISPERSION

Les différences entre les caractéristiques du cycle biologique des disperseurs et des **résidents** sont généralement ignorées dans les modèles évolutifs et démographiques actuels (Johnson & Gaines, 1990 ; Lemel et al., 1997). **Néanmoins**, en réponse à l'une des variables évoquées ci-dessus, seule une fraction de la population se dispersera généralement. Plusieurs études ont montré qu'il existe une base génétique partielle (Harrison, 1980 ; Fairbairn & Roff, 1990 ; Hansson, Bench & Hasselquist, 2003) et on sait également que les hormones influencent la dispersion (Zera & Denno, 1997). Une grande partie de la variation de la propension individuelle à la dispersion peut être comprise en tenant compte de la variation des coûts et des avantages de la dispersion pour différents individus. La discussion porte ici sur la compréhension de cette variation et sur la manière dont les pressions à la dispersion peuvent être réparties de manière inégale entre les individus.

(1) Sexe

La dispersion **sexospécifique** est la norme chez les oiseaux et les mammifères : bien qu'il s'agisse d'une généralité, la dispersion des mammifères tend à être masculine, et celle des oiseaux, féminine (Greenwood, 1980). Une disparité entre les sexes a été signalée dans la dispersion de certains invertébrés, dont beaucoup présentent une dispersion féminine (Kuussaari et al., 1996 ; Albrectsen & Nachman, 2001 ; Petit et al., 2001) et d'autres, à

prédominance masculine (Lawrence, 1988). L'une des lacunes de nombreuses études analysant la dispersion sexospécifique est qu'elles ne s'intéressent qu'au succès de l'immigration. L'immigration sexospécifique peut résulter de différences entre les sexes en matière d'émigration ou de mortalité liée à la dispersion (voir Waser et al., 1994).

En raison des stratégies de vie spécifiques à chaque sexe, on peut s'attendre à des différences de mouvement entre les sexes. L'évitement de la consanguinité et les asymétries dans la compétition intrasexuelle ont été impliqués dans la détermination des stratégies de dispersion sexospécifiques chez les oiseaux et les mammifères (Greenwood, 1980), mais l'importance relative de chacun de ces facteurs est controversée (Johnson & Gaines, 1990 ; Perrin & Mazalov, 2000). Des études empiriques ont également montré une sensibilité différentielle aux signaux environnementaux, reflétant les différences dans les pressions évolutives de dispersion (Lawrence, 1987 ; Kuussaari et al., 1996 ; Aars & Ims, 2000 ; Byers, 2000 ; Albrectsen & Nachman, 2001). Par exemple, les mouches téphritides femelles, mais pas les mâles, *Parpxyna plantaginis*, affichent une propension à l'émigration fortement dépendante de la densité de population locale. La compétition pour les capitules vierges entre les femelles ovipositeurs peut favoriser cette stratégie de dispersion, tandis que la stratégie reproductive des mâles consiste à attendre dans leur territoire (Albrectsen & Nachman, 2001).

(2) Stade de développement

La relation entre l'âge et la propension à la dispersion peut être déterminée par des contraintes ou des coûts de dispersion différents, par des différences dans les pressions à la dispersion entre les classes d'âge, ou par une combinaison des deux. Dans une certaine mesure, les contraintes de mouvement sont souvent évidentes, par exemple lorsqu'un stade est sessile. Il peut être moins évident d'identifier les différents coûts du mouvement lorsque tous les stades sont vagiles. Les pressions de dispersion, telles que la compétition pour les ressources, sont susceptibles d'affecter différemment les différentes classes d'âge. Dans de nombreux cas, les individus plus jeunes ont tendance à être subordonnés dans les interactions compétitives. Par exemple, chez de nombreux oiseaux, l'acquisition d'un territoire par un jeune adulte n'est possible que par la dispersion. On peut également s'attendre à une pression de dispersion avant la maturation sexuelle lorsque la dispersion est choisie pour éviter la consanguinité.

(3) Taille/condition physique

D'une manière générale, on s'attend à ce que les individus plus grands soient plus compétitifs. **Ainsi**, à mesure que le niveau de compétition augmente, les individus plus petits et moins compétitifs peuvent « ressentir » la pression en premier et montrer une plus grande propension à la dispersion (Lawrence, 1987 ; Léna et al., 1998). Cette hypothèse est étayée par certaines données empiriques (Lawrence, 1987 ; Hanski, Peltonen & Kaski, 1991). Hanski et al. (1991) ont comparé les caractéristiques squelettiques des individus dispersés et des individus résidents de la musaraigne commune *Sorex araneus*, reflétant les caractéristiques intrinsèques des animaux non affectés par le processus de dispersion. Ils ont constaté que les individus dispersés étaient souvent plus petits que les individus vivant en groupes et que les caractéristiques mesurées étaient corrélées aux performances individuelles lors de tests en arène, de sorte que les individus plus grands étaient plus compétitifs (Hanski et al., 1991).

À l'inverse, certaines données indiquent que les individus dispersés ne sont pas toujours les moins compétitifs ou les plus petits d'une population. Il a été rapporté que les individus

dispersés étaient plus grands ou en meilleure condition physique que la moyenne des individus sédentaires dans toute une série de taxons (insectes : Lawrence, 1987 ; Anholt, 1990 ; mammifères : O'Riain, Jarvis & Faulkes, 1996 ; reptiles : Lena et al., 1998 ; oiseaux : Barbraud, Johnson & Bertault, 2003). Dans ces cas, les individus plus grands peuvent montrer une plus grande tendance à la dispersion si les individus ont besoin d'une certaine quantité de réserves avant de pouvoir entreprendre la dispersion. Les individus plus grands pourraient également être plus enclins à se disperser s'ils sont plus aptes à immigrer dans une nouvelle zone compétitive. Cette hypothèse est étayée par une étude sur les campagnols des racines ; les individus présentant une propension comportementale à se disperser étaient plus lourds que les résidents et affichaient également un taux de survie plus élevé lorsqu'ils étaient contraints d'immigrer dans une zone compétitive (Gundersen et al., 2002). Pour les animaux présentant des morphes spécialisés, les différences entre les disperseurs et les résidents peuvent être dues à des adaptations spécifiques visant à augmenter leur potentiel de dispersion. Par exemple, les disperseurs du rat-taupe nu *Heterocephalus glaber* présentent un certain nombre de traits distinctifs, notamment des réserves de graisse corporelle plus importantes, qui pourraient améliorer leurs chances de survie pendant le processus de dispersion (O'Riain et al., 1996).

Ces résultats reflètent l'importance de prendre en compte les caractéristiques des disperseurs dans le contexte dans lequel ils se dispersent. On sait que les décisions de dispersion sont influencées par divers paramètres environnementaux, qui peuvent affecter l'ensemble ou seulement une partie des individus d'une population. Les caractéristiques des disperseurs peuvent varier en fonction des pressions environnementales spécifiques qui s'exercent sur la dispersion. La preuve de cette dépendance au contexte est évidente lorsque l'on compare des disperseurs de la même espèce dans différents scénarios écologiques (Léna et al., 1998 ; Spinks, Jarvis & Bennett, 2000). Par exemple, dans un habitat optimal, les disperseurs et les résidents du rat-taupe commun, *Cryptomys hottentotus*, avaient une masse similaire, mais dans un habitat plus aride et sous-optimal, les animaux disperseurs étaient en moyenne plus lourds que les résidents (Spinks et al., 2000).

V. DÉPENDANCE À L'ÉCHELLE

L'échelle spatiale d'une étude détermine à la fois la description des mouvements de dispersion et la structure spatiale de la population (Wiens, 1989 ; Thomas & Kunin, 1999). Pour la plupart des études démographiques, la plus petite échelle de résolution à laquelle les paramètres sont estimés est le niveau de la parcelle. Les naissances et les mortalités sont estimés comme des processus intra-patch, tandis que l'immigration et l'émigration sont estimées comme des processus inter-patch. **Par conséquent**, la manière dont la zone définie comme un « patch » est délimitée dans l'espace est importante. **Cependant**, l'environnement est souvent « fragmenté » à plusieurs échelles de résolution (Kotliar & Wiens, 1990 ; Samu, Sunderland & Szinetar, 1999 ; Muller-Landau, Levin & Keymer, 2003), ce qui conduit à une utilisation variée du terme « parcelle » et donc à des échelles différentes entre les études (Thomas & Kunin, 1999). **En outre**, des différences d'échelle entre les études peuvent exister même dans des paysages simples lorsque les parcelles d'habitat sont discrètes et peuvent être clairement séparées des zones non-habitat. Cela peut se produire car l'échelle des mouvements entre les parcelles sera déterminée par la structure spécifique des parcelles du site étudié. Les études adoptant une approche expérimentale, dans lesquelles la structure des

parcelles est définie par le chercheur, ont eu tendance à étudier les mouvements uniquement à petite échelle. En conséquence, le terme « dispersion » a été appliqué aux mouvements à différentes échelles spatiales (Fig. 2).

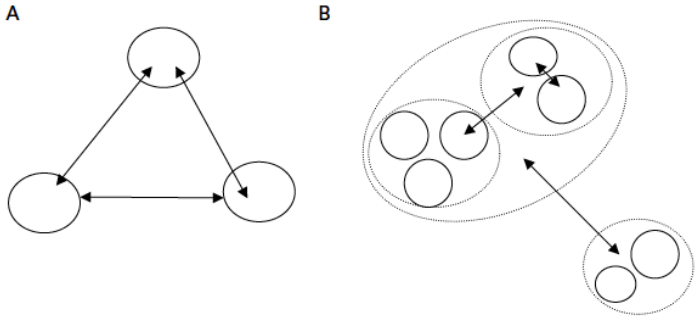

Fig. 2. Mécanismes créant des variations d'échelle entre les études. (**A**) Lorsque les parcelles d'habitat sont distinctes, la structure spécifique du paysage détermine l'échelle de déplacement. (**B**) Dans un habitat continu où le regroupement des individus est apparent à différentes échelles, la définition des limites des parcelles devient importante. Selon la manière dont les parcelles sont définies dans l'espace, la distance à laquelle les individus se dispersent variera, ce qui peut avoir une incidence sur les facteurs qui influencent la dispersion

On prévoit que les causes de la dispersion varient selon les échelles, car les **coûts** et les **avantages** de la dispersion dépendent probablement de **l'échelle des mouvements**. Les coûts augmentent simplement à mesure que l'animal se déplace sur de plus grandes distances. Les avantages qui peuvent être obtenus grâce à la dispersion sont également susceptibles de varier en fonction de l'échelle (Ronce et al., 2001 ; Rousset & Gandon, 2002 ; Muller-Landau et al., 2003). Par exemple, les distances nécessaires pour éviter la consanguinité sont susceptibles de différer de celles nécessaires pour échapper à la concurrence pour les ressources. **Ainsi**, non seulement le taux de dispersion est soumis à la sélection, mais aussi la distance de dispersion (Ezoc, 1998 ; Hovestadt, Messner & Poethke, 2001 ; Murrell et al., 2002 ; Rousset & Gandon, 2002). Peu d'études ont examiné les différences de comportement de dispersion en fonction de l'échelle (Orians & Wittenberger, 1991 ; Tenhumberg et al., 2001 ; Hansson, Bensch & Hasselquist, 2002). Une étude sur les déplacements de la rousserolle effarvatte (*Acrocephalus arundinaceus*) a montré que le lieu de naissance expliquait certaines variations dans la distance de dispersion au sein d'une petite zone de recensement. **Cependant**, si l'on considère un recensement beaucoup plus large, les variations dans la dispersion pourraient s'expliquer par l'année de naissance (Hansson et al., 2002). Les caractéristiques des individus qui se dispersent peuvent également varier en fonction de l'ampleur du déplacement (Matter, 1996 ; Fraser et al., 2001). On a constaté que les coléoptères mâles *Tetraopes tetraophthalmus* se déplaçaient sur de plus grandes distances que les femelles et étaient plus susceptibles d'être les seuls colonisateurs de zones plus éloignées (Matter, 1996).

Des travaux supplémentaires sont nécessaires pour tirer des conclusions générales sur l'importance de l'échelle pour comprendre la dispersion, mais ces études suggèrent que les causes de la dispersion peuvent varier en fonction de l'échelle. Afin de pouvoir comparer les déplacements à des échelles identiques et différentes, les recherches futures devront tenir compte de l'échelle dans une plus large mesure que par le passé (Wiens, 1989 ; Thomas & Kunin, 1999 ; Roslin, 2000). Une approche biologique consisterait à tenter de décrire le paysage en termes de parcelles et de leur distribution, à plusieurs échelles, et à étudier les mouvements dans ce contexte (Kotliar & Wiens, 1990). La comparaison d'espèces

étroitement apparentées, habitant des paysages de structures différentes, pourrait illustrer les effets de l'échelle et de la distance de dispersion sur les stratégies de dispersion. Cela nécessiterait toutefois des critères objectifs pour définir une parcelle. Un cadre pour les études empiriques proposé par Thomas & Kunin (1999) constitue une autre approche. Il évite les difficultés conceptuelles liées à la définition d'une parcelle en favorisant la division du paysage en un système de grille (voir Thomas & Kunin, 1999 ; Menéndez & Thomas, 2000). Les effets d'échelle pourraient être étudiés à l'aide de statistiques spatiales, en particulier, les mesures de variance pourraient identifier les changements dans les modèles en fonction de l'échelle (Wiens, 1989).

VI. DISPERSION ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

La plupart des populations ont, dans une certaine mesure, une distribution **fragmentée**. La structure des systèmes structurés spatialement peut être considérée comme un continuum allant d'une connectivité élevée entre les parcelles à une connectivité faible avec peu d'événements de dispersion (Thomas & Kunin, 1999). Les effets de la dispersion sur la dynamique des populations locales et du système dans son ensemble varient en fonction de la position du système sur ce continuum de connectivité (Hanski & Gilpin, 1997 ; Thomas & Kunin, 1999). La capacité de dispersion d'un organisme devrait également être un facteur déterminant de l'aire de répartition d'un système de population, ainsi que de la capacité et de la vitesse d'invasion d'un nouvel habitat (Kot & Lewis, 1996). L'importance de la dispersion pour la (re)colonisation des parcelles est bien reconnue (Hanski & Gilpin, 1997 ; Hanski, 1999), contrairement à d'autres effets de la dispersion, et à la manière dont les conséquences sur la dynamique des populations peuvent varier selon les stratégies de dispersion. Jusqu'à récemment, peu de modèles s'éloignaient de l'hypothèse d'une fraction fixe d'individus se dispersant et peu d'études empiriques ont tenté d'étudier simultanément les mouvements de dispersion et leurs conséquences sur la dynamique des populations locales (Bowne & Bowers, 2004 ; Lecomte et al., 2004). Les modèles récents intégrant des stratégies de dispersion plus réalistes mettent en évidence des différences dans les effets au niveau de la population en fonction du comportement de dispersion individuel (Tableau 1 ; par exemple Ray, Gilpin & Smith, 1991 ; Sather et al., 1999 ; Kindvall & Petersson, 2000).

(1) Colonisations et extinctions

L'émigration et l'immigration peuvent toutes deux influer sur les taux d'extinction et de colonisation au sein d'un système méta-populationnel. L'immigration peut augmenter le taux de colonisation si les animaux parviennent à s'établir dans une zone vide, ou diminuer le taux d'extinction si les animaux s'installent dans une zone occupée. L'immigration d'individus dans une zone occupée peut réduire les risques d'extinction simplement en augmentant la taille de la population. Cette conséquence de l'immigration a été qualifiée d'effet de sauvetage (Brown & Kodric-Brown, 1977) et est particulièrement importante pour la persistance des petites populations les plus menacées d'extinction en raison de la stochasticité (Fahrig & Merriam, 1985 ; Halley & Dempster, 1996) ou des **effets Allee** (Amarasekare, 1998). Des études expérimentales confirment que la présence de **corridors**, qui maintiennent une certaine dispersion entre les populations isolées, peut réduire le taux d'extinction (Forney & Gilpin, 1989 ; Gonzalez et al., 1998 ; Gilbert, Gonzalez & Evans-Freke, 1998, mais pas Burkey, 1997).

Les conséquences de l'immigration sur la dynamique sont susceptibles de varier selon les différentes stratégies de dispersion, en particulier la relation entre l'immigration et la densité, qui peut être positive ou négative. Une stratégie d'immigration positive dépendante de la densité aura pour conséquence que les zones à forte densité recevront plus d'immigrants que les petites populations. Les modèles intégrant cette stratégie observent à la fois une augmentation du taux d'extinction et une réduction du taux de colonisation. Cela conduit à une taille de métapopulation plus petite et à une viabilité réduite du système, par rapport aux systèmes où les animaux suivent une immigration négativement dépendante de la densité (Sather et al., 1999). **De même**, si un animal présente une attraction pour ses congénères et a tendance à immigrer dans des zones déjà occupées, le taux de colonisation des zones vides peut être faible, malgré des taux de dispersion élevés (par exemple, Hanski, Kuussaari & Nieminen, 1994). On prévoit également que cette stratégie d'immigration réduira le nombre de zones occupées au sein d'une métapopulation (Ray et al., 1991).

Les stratégies d'émigration peuvent également jouer un rôle important dans la détermination des taux de colonisation et d'extinction (Hill et al., 1996 ; Petit et al., 2001). **En général**, on peut prédire que l'émigration augmente le risque d'extinction d'une population locale à mesure que la taille de la population diminue, mais cela dépendra de la dépendance à la densité de la dynamique de la population locale et de la stratégie d'émigration (par exemple, Heino & Hanski, 2001). Les émigrants doivent également être produits avant que toute immigration puisse avoir lieu au sein d'un système. L'émigration positive dépendante de la densité, qui a été observée dans de nombreuses études empiriques, devrait conduire à des taux de colonisation plus élevés et à des taux d'extinction plus faibles que l'émigration indépendante de la densité (Sather et al., 1999). Des taux d'émigration plus élevés à partir de petites parcelles, avec de faibles capacités de charge, qui ont été prédits dans des modèles évolutifs (McPeck & Holt, 1992 ; Poethke & Hovestadt, 2002), peuvent également réduire le risque d'extinction d'un système métapopulationnel. Cette stratégie conduit les individus à quitter les parcelles où la concurrence est la plus intense et à se répartir plus uniformément entre les parcelles en fonction de leur capacité de charge (Kindvall & Peterson, 2000). Une prédiction générale se dégage de ces études : lorsque la dispersion conduit à une répartition inégale des individus entre les parcelles d'habitat en fonction de leur capacité de charge, la viabilité de la métapopulation diminue (Kindvall & Petersson, 2000).

L'examen des conséquences au niveau de la population d'autres stratégies de dispersion pourrait conduire à d'autres prédictions intéressantes, mais la plupart d'entre elles restent à explorer. Par exemple, en quoi la dynamique des populations d'animaux utilisant des informations publiques telles que le succès reproductif de leurs congénères diffère-t-elle de celle des animaux ayant d'autres stratégies ? Les effets de la dispersion devraient également varier en fonction des caractéristiques des disperseurs, en particulier des facteurs tels que le sexe, l'âge ou l'état physique, qui déterminent fortement leur valeur reproductive et leur capacité à immigrer avec succès dans de nouvelles parcelles (Dingle, 1972 ; Hansson, 1991 ; Altwegg, Ringsby & Sather, 2000). Il reste encore beaucoup à explorer en ce qui concerne les conséquences des différentes stratégies de dispersion sur la dynamique des populations.

(2) Dynamique locale

Même pour les populations persistantes, la dispersion devrait avoir une incidence sur la dynamique (Coffman et al., 2001 ; Lecomte et al., 2004). La densité moyenne et la variation

de densité peuvent être affectées, mais des facteurs tels que la dépendance à la densité au sein d'une zone, la stratégie de dispersion et le niveau de variabilité environnementale devraient déterminer le résultat (Johst & BrandI, 1997 ; Ives et al., 2004). Ives et al. (2004) sont parvenus à la conclusion générale que la dispersion peut entraîner une augmentation des densités moyennes si les disperseurs se déplacent vers des populations en croissance et quittent les populations en déclin.

Dans la littérature théorique, davantage de travaux ont été consacrés à la compréhension de la manière dont la dispersion peut affecter la stabilité de la dynamique sous-jacente des populations. La dispersion peut avoir un effet stabilisateur sur une dynamique instable (Gyllenberg, Söderbacka & Ericsson, 1993 ; Doebeli, 1995 ; Ruxton & Rohani, 1999) et transformer le chaos en dynamique cyclique (Gyllenberg et al., 1993 ; Hastings, 1993 ; Ruxton, 1994, 1996*b*). Il a également été constaté qu'elle induisait une déstabilisation dans certains scénarios (Amarasekare, 1998 ; Dobeli & Ruxton, 1998) ou n'avoir aucun effet (Ranta & Kaitala, 2000). Dans une certaine mesure, certaines de ces différences peuvent être attribuées à des cadres de modélisation et à des hypothèses différentes concernant le processus de dispersion (voir Ruxton, 1994, Doebeli & Ruxton, 1998 ; Hanski, 1999).

Les modèles intégrant une stratégie d'émigration positive dépendante de la densité ont tendance à trouver un effet stabilisateur sur la dynamique (Jánosi & Scheuring, 1997 ; Ruxton & Rohani, 1999 ; mais voir Ruxton, 1996*a*). Ruxton et Rohani (1999) intègrent une stratégie de « dispersion dépendante de la condition physique » à seuil, dans laquelle la densité et les paramètres reflétant les conditions environnementales déterminent l'émigration, et où les individus sont autorisés à visiter plusieurs sites, ne s'arrêtant qu'à leur arrivée dans une zone située en dessous du seuil de densité induisant la dispersion. **Ainsi**, l'émigration et l'immigration sont toutes deux **conditionnelles** ; par rapport à des modèles similaires avec des règles de dispersion plus simplistes, la dispersion s'est avérée avoir un effet stabilisateur beaucoup plus important, même lorsque les populations isolées étaient intrinsèquement instables (Ruxton & Rohani, 1999. D'autres modèles ont montré à quel point la forme spécifique de la relation entre la dispersion et la densité est importante pour prédire les conséquences sur la stabilité (Amarasekare, 1998 ; Ylikarjula et al., 2000).

(3) Synchronie des populations

Pour divers taxons et dans plusieurs endroits, on a observé que les populations locales de conspécifiques au sein d'une région fluctuaient de manière **synchrone** (Ranta et al., 1995). Comme la synchronisation entre les populations locales augmente le risque d'extinctions simultanées, et donc aussi le risque d'extinction de l'ensemble du système (Boler & Grenfell, 1996 ; Heino et al., 1997), l'identification des causes de ce phénomène a fait l'objet de nombreuses recherches (Bjorstad, Ims & Lambin, 1999 ; Benton, Lapsley & Beckerman, 2001).

Des études théoriques prédisent que le degré de synchronisation pouvant résulter de la dispersion variera en fonction du taux de dispersion (par exemple, Hanski & Woiwood, 1993 ; Ranta, Kaitala & Lundberg, 1998), la distance de dispersion (Murrell et al., 2002) et la dynamique locale (Hanski & Woiwood, 1993 ; Ranta et al., 1998). La relation entre la dispersion et la synchronisation des populations est complexe, car la synchronisation induite par la dispersion peut avoir un effet de rétroaction sur les pressions de sélection en faveur de

la dispersion (Fig. 1A ; Doebeli & Ruxton, 1997). Le niveau de synchronisation généré par la dispersion peut également dépendre du type de stratégie de dispersion (Ruxton & Rohani, 1999 ; Johst & Schöps, 2003). Ranta & Kaitala (2000) ont étudié la synchronisation émergeant dans un système à deux parcelles pour une règle de dispersion fixe et une règle de dispersion libre idéale, en supposant que les individus quittent leur parcelle lorsque les conditions y sont moins bonnes que la moyenne. Il a été constaté que la règle libre idéale synchronisait même les populations chaotiques, contrairement à la règle fixe (Ranta & Kaitala, 2000).

VII. DISPERSION ET PRÉVISIONS DU MODÈLE

La dispersion, et plus généralement les processus spatiaux, se sont révélés importants pour la persistance des populations face aux changements environnementaux et pour le succès des différentes stratégies de gestion (Hanski & Thomas, 1994 ; Dunning et al., 1995 ; Swinton et al., 1997 ; Clutton-Brock et al., 2002). Par exemple, l'effet de la dégradation de l'habitat sur la persistance d'une population peut dépendre de la capacité des animaux immigrants à distinguer les habitats de qualité différente. Une **inadéquation** entre la qualité de l'habitat et les indices utilisés pour l'immigration (Remes, 2000) peut entraîner la dispersion des individus dans des habitats de mauvaise qualité, ce qui peut réduire le taux de croissance de l'ensemble du système (Delibes, Ferraras & Gaona, 2001 ; Gundersen et al., 2001).

Une question qui commence à retenir l'attention est le degré de réalisme requis dans les hypothèses du processus de dispersion pour pouvoir saisir la dynamique spatiale d'un système (Conroy et al., 1995 ; Moilanen & Hanski, 1998 ; Moilanen & Nieminen, 2002 ; Lindenmayer et al., 2003). Le niveau de complexité intégré variera en fonction des objectifs du modèle. Pour les modèles explorant les impacts généraux de la variation de paramètres spécifiques, des travaux supplémentaires sont nécessaires afin d'étudier comment différentes stratégies dépendantes des conditions, et des stratégies de recherche telles que la recherche par **incursion**, affectent les populations et l'évolution de la dispersion. Lorsque des prévisions quantitatives de systèmes réels sont produites, il existe un équilibre entre l'intégration d'un niveau de détail suffisant sur la dispersion pour pouvoir faire des prévisions utiles, sans pour autant nécessiter l'estimation d'un nombre irréalisable de paramètres sur le terrain.

L'importance relative des différents facteurs affectant la dispersion, pour prédire le succès de la dispersion, a été examinée dans plusieurs études. À l'aide d'un modèle individuel de marcheurs aléatoires dans des paysages spatialement explicites, Gustafson & Gardner (1996) ont étudié l'effet de **l'hétérogénéité** de l'habitat matriciel sur le succès de la dispersion. Ils ont constaté que la structure des parcelles d'habitat (taille et distance des parcelles) pouvait expliquer 89% de la variation du succès de la dispersion. Des travaux empiriques et des simulations sur le mouvement des coléoptères *I. borealis* dans des paysages expérimentaux ont également montré que l'influence de l'habitat matriciel était moins importante que la structure des parcelles d'habitat pour déterminer les taux de mouvement (Goodwin & Fahrig, 2002*b*). Et ce, malgré la démonstration des effets de l'habitat matriciel sur les paramètres de mouvement individuels (Goodwin & Fahrig, 2000*a*). La superficie totale de l'habitat dans le paysage peut être importante pour déterminer l'importance relative des différents facteurs permettant de prédire le succès de la dispersion. King & With (2002) ont observé que le fait de supposer que le mouvement était aléatoire ou non, n'avait d'importance pour prédire le

succès de la dispersion que lorsque l'abondance de l'habitat diminuait. La question suivante qui se pose est la suivante : dans quelle mesure les prédictions de la dynamique des populations sont-elles sensibles au taux de succès de la dispersion ? Cela dépendra très probablement d'autres aspects de la population, tels que la **structure spatiale** et le degré de **connectivité** des parcelles (South, 1999 ; Thomas & Kunin, 1999).

L'importance du comportement de dispersion dans la modélisation de la dynamique des populations a été examinée dans quelques études ; la plupart ont conclu que le comportement individuel détaillé n'est pas toujours nécessaire (Moilanen & Hanski, 1998 ; South, 1999 ; Crone et al., 2001 ; French & Travis, 2001). Le modèle de fonction d'incidence développé par Hanski (1994) est un modèle de métapopulation simple et spatialement réaliste, qui suppose que la colonisation dépend de l'isolement des parcelles et que les taux d'extinction dépendent de la superficie des parcelles. Il a permis de représenter avec un certain succès la dynamique des métapopulations de papillons (Hanksi & Thomas, 1994 ; Hanski, 1999). **Cependant**, des études sur le terrain ont montré que les taux de dispersion entre les parcelles sont influencés par plusieurs paramètres environnementaux autres que l'isolement des parcelles (Kuussaari et al., 1996). Des travaux supplémentaires ont donc été menés pour étudier l'importance d'intégrer ces informations dans le modèle (Moilanen & Hanksi, 1998). La quantité de fleurs productrices de nectar et l'habitat matriciel à la limite de la parcelle, deux facteurs connus pour influencer les processus de dispersion, se sont avérés améliorer l'ajustement du modèle. **Cependant**, comme l'amélioration était minime, il a été conclu que ces détails supplémentaires n'étaient pas importants (Moilanen & Hanski, 1998). Dans une autre étude, la capacité des modèles basés sur des hypothèses simples, telles qu'une dispersion simpliste, à prédire l'occupation des parcelles et la taille des populations de plusieurs espèces vertébrées variait considérablement d'un taxon à l'autre (Lindenmayer et al., 2003). Les processus de dispersion, tels que l'attraction entre individus de la même espèce, pourraient expliquer la mauvaise adéquation du modèle pour certains animaux (Lindenmayer et al., 2003). Compte tenu des ressources limitées et de la quantité de données pouvant être collectées sur le terrain, les études futures devraient se pencher sur l'importance d'intégrer différentes données biologiques sur la dispersion, telles que les causes immédiates de la dispersion et les caractéristiques des disperseurs.

VIII. CONCLUSIONS

(**1**) La dispersion est une stratégie visant à accroître la valeur sélective dans un paysage hétérogène en modifiant l'environnement dans lequel vit un organisme. La variabilité de l'aptitude attendue entre différents fragments d'habitat est le **moteur** de l'évolution de la dispersion, cette variation étant déterminée par les interactions entre parents, ou par des facteurs déterminant la qualité de l'habitat et le niveau de concurrence au sein de celui-ci. On a généralement considéré que la variation temporelle était nécessaire à la sélection de la dispersion, bien que dans certaines circonstances, il ait été démontré que la variation spatiale pouvait sélectionner la dispersion lorsque celle-ci dépendait des conditions.

(**2**) La plupart des modèles évolutifs et démographiques ont formulé des hypothèses simplistes concernant la dispersion, et intègrent en particulier une stratégie de dispersion fixe. **Cependant**, les stratégies de dispersion plastiques et dépendantes des conditions sont considérées comme supérieures aux stratégies fixes dans de nombreux cas. La dispersion

peut dépendre de la présence de parents, ce qui peut indiquer une plasticité en réponse au niveau prévu de consanguinité ou de concurrence entre parents. La dispersion peut également dépendre de paramètres environnementaux qui constituent les composants de base de la qualité des parcelles.

(**3**) **Contrairement** aux études théoriques, les stratégies de dispersion dépendantes des conditions ont fait l'objet de nombreux travaux empiriques et se sont révélées très répandues. Bien que peu de résultats généraux sur le comportement de dispersion ressortent de la littérature, il a été démontré qu'un certain nombre de **facteurs environnementaux** différents influencent la dispersion. La plupart des études empiriques ne reconnaissent pas que la dispersion se compose de trois étapes : l'émigration, le mouvement entre les parcelles et l'immigration. **En général**, les facteurs influençant l'émigration ont été les plus étudiés. L'échelle et les différentes interprétations de la dispersion constituent un autre problème qui a entravé l'étude de la dispersion. De nombreuses études antérieures ont été menées soit sans tenir compte de l'échelle, soit en utilisant une échelle qui semblait appropriée pour leur système. Cela a conduit à une « dispersion » décrivant des mouvements à différentes échelles spatiales. On prévoit que les coûts et les avantages de la dispersion varient en fonction de l'échelle spatiale, et que la distance de dispersion, ainsi que le taux de dispersion, sont susceptibles d'être soumis à une sélection. Il convient d'en tenir compte dans les travaux empiriques et théoriques futurs.

(**4**) Plusieurs études empiriques démontrent que la **concurrence** peut jouer un rôle dans les décisions de dispersion, et ont observé une émigration positive dépendante de la densité, et dans certains cas, une immigration négative dépendante de la densité. Les travaux futurs devraient viser à comprendre comment les coûts de la dispersion influencent les décisions de quitter une zone et la distance parcourue par les individus. L'utilisation des **signaux** d'immigration est également un domaine de recherche important, en particulier l'échelle spatiale sur laquelle ces signaux peuvent être utilisés. Comme différentes pressions sur la dispersion sont susceptibles d'opérer simultanément, la recherche empirique devrait s'efforcer de comprendre comment les différents facteurs s'intègrent à chaque étape du processus de dispersion et entre les différentes étapes. Outre la compréhension des déterminants environnementaux de la dispersion, davantage d'informations sur les caractéristiques des individus qui se dispersent en réponse à une pression spécifique pourraient révéler l'importance des différents coûts et avantages de la dispersion.

(**5**) Compte tenu des conséquences de la dispersion sur la dynamique des populations, différents effets peuvent être observés. La plupart des études ne reconnaissent que le rôle de la dispersion dans la colonisation des parcelles, alors que la dispersion peut influencer les risques d'extinction ainsi que la colonisation, et que les résultats obtenus varient également selon les stratégies de dispersion. La prévalence des stratégies de dispersion dépendantes des conditions devrait encourager la poursuite des études sur les conséquences dynamiques des différentes stratégies sur les populations.

(**6**) Le comportement de dispersion peut être important pour comprendre les réponses aux changements environnementaux et a donc des implications pour la gestion des populations. **En effet**, la dispersion affectera la manière dont les populations font face à certaines des menaces les plus importantes pour la biodiversité, telles que le changement climatique, la

perte et la fragmentation des habitats et l'invasion d'espèces exotiques. **Cependant**, l'étude de la dispersion pour la plupart des taxons est entravée par des problèmes logistiques. La théorie pourrait être utile à cet égard pour comprendre quelle quantité d'informations sur le comportement et les caractéristiques des disperseurs est nécessaire pour représenter la dynamique des systèmes réels. Seules quelques études ont été menées à ce sujet, mais jusqu'à présent, elles indiquent généralement que des informations détaillées ne sont pas toujours nécessaires. D'autres études sur cette question sont nécessaires avant de pouvoir confirmer la généralité de ces conclusions.

X. REFERENCES

AARS, J. & IMS, R. A. (2000). Population dynamic and genetic consequences of spatial density-dependent dispersal in patchy populations. *The American Naturalist* **155**, 252–265.

AARS, J., JOHANNESEN, E. & IMS, R. A. (1999). Demographic consequences of movements in subdivided root vole populations. *Oikos* **85**, 204–216.

ALBRECTSEN, B. & NACHMAN, G. (2001). Female-biased density-dependent dispersal of a tephritid fly in fragmented habitat and its implications for population regulation. *Oikos* **94**, 263–272.

ALTWEGG, R., RINGSBY, T. H. & SAETHER, B. E. (2000). Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology* **69**, 762–770.

AMARASEKARE, P. (1998). Interactions between local dynamics and dispersal: insights from single species models. *Theoretical Population Biology* **53**, 44–59.

AMARASEKARE, P. (2004). The role of density-dependent dispersal in source-sink dynamics. *Journal of Theoretical Biology* **226**, 159–168.

ANDREASSEN, H. P. & IMS, R. A. (2001). Dispersal in patchy vole populations: role of patch configuration, density dependence and demography. *Ecology* **82**, 2911–2926.

ANHOLT, B. R. (1990). Size-biased dispersal prior to breeding in a damselfly. *Oecologia* **83**, 385–387.

BAGLIONE, V., CANESTRARI, D., MARCOS, J. M. & EKMAN, J. (2003). Kin selection in cooperative alliances of carrion crows. *Science* **300**, 1947–1949.

BAGUETTE, M., PETIT, S. & QUÉVA, F. (2000). Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology* **37**, 100–108.

BARBRAUD, C., JOHNSON, A. R. & BERTAULT, G. (2003). Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a populations of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology* **72**, 246–257.

BÉLICHON, S., CLOBERT, J. & MASSOT, M. (1996). Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **17**, 503–517.

BENGTSSON, B. O. (1978). Avoiding inbreeding: at what cost? *Journal of Theoretical Biology* **73**, 439–444.

BENGTSSON, G., HEDLUND, K. & RUNDGREN, S. (1994). Food-dependent and density-dependent dispersal – evidence from a soil collembolan. *Journal of Animal Ecology* **63**, 513–520.

BENTON, T. G., LAPSLEY, C. T. & BECKERMAN, A. P. (2001). Population synchrony and environmental variation: an experimental demonstration. *Ecology Letters* **4**, 236–243.

Bjørnstad, O. N., Ims, R. A. & Lambin, X. (1999). Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 427–432.

Bolker, M. & Grenfell, B. T. (1996). The impact of vaccination on the spatial correlation and persistence of measles dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **93**, 12648–12653.

Bonte, D., Lens, L., Maelfait, J. P., Hoffmann, M. & Kuijken, E. (2003). Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolf spider. *Oecologia* **135**, 227–233.

Boudjemadi, K., Lecomte, J. & Clobert, J. (1999). Influence of connectivity on demography and dispersal in two contrasting habitats: an experimental approach. *Journal of Animal Ecology* **68**, 1207–1224.

Boulinier, T. & Lemel, J. V. (1996). Spatial and temporal variation of factors affecting breeding habitat quality in colonial birds: some consequences for dispersal and habitat selection. *Acta Oecologia* **17**, 531–552.

Bowne, D. R. & Bowers, M. A. (2004). Inter-patch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology* **19**, 1–20.

Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**, 445–449.

Bullock, J. M., Kenward, R. E. & Hails, R. S. (eds.) (2001). *Dispersal Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.

Burkey, T. V. (1997). Metapopulation extinction in fragmented landscapes: Using bacteria and protozoa communities as model ecosystems. *The American Naturalist* **150**, 568–591.

Byers, J. E. (2000). Effects of body size and resource availability on dispersal in a native and a non-native estuarine snail. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **248**, 133–150.

Cadet, C., Ferrière, R., Metz, J. A. J. & van Baalen, M. (2003). The evolution of dispersal under demographic stochasticity. *The American Naturalist* **162**, 427–441.

Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A. & Nichols, J. D. (eds.) (2001). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.

Clutton-Brock, T. H., Coulson, T. N., Milner-Guland, E. J., Thomson, D. & Armstrong, H. M. (2002). Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature* **415**, 633–637.

Bjørnstad, O. N., Ims, R. A. & Lambin, X. (1999). Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 427–432.

Bolker, M. & Grenfell, B. T. (1996). The impact of vaccination on the spatial correlation and persistence of measles dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **93**, 12648–12653.

Bonte, D., Lens, L., Maelfait, J. P., Hoffmann, M. & Kuijken, E. (2003). Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolf spider. *Oecologia* **135**, 227–233.

Boudjemadi, K., Lecomte, J. & Clobert, J. (1999). Influence of connectivity on demography and dispersal in two contrasting habitats: an experimental approach. *Journal of Animal Ecology* **68**, 1207–1224.

Boulinier, T. & Lemel, J. V. (1996). Spatial and temporal variation of factors affecting breeding habitat quality in colonial birds: some consequences for dispersal and habitat selection. *Acta Oecologia* **17**, 531–552.

Bowne, D. R. & Bowers, M. A. (2004). Inter-patch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology* **19**, 1–20.

Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**, 445–449.

Bullock, J. M., Kenward, R. E. & Hails, R. S. (eds.) (2001). *Dispersal Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.

Burkey, T. V. (1997). Metapopulation extinction in fragmented landscapes: Using bacteria and protozoa communities as model ecosystems. *The American Naturalist* **150**, 568–591.

Byers, J. E. (2000). Effects of body size and resource availability on dispersal in a native and a non-native estuarine snail. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **248**, 133–150.

Cadet, C., Ferrière, R., Metz, J. A. J. & van Baalen, M. (2003). The evolution of dispersal under demographic stochasticity. *The American Naturalist* **162**, 427–441.

Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A. & Nichols, J. D. (eds.) (2001). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.

Clutton-Brock, T. H., Coulson, T. N., Milner-Guland, E. J., Thomson, D. & Armstrong, H. M. (2002). Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature* **415**, 633–637.

implications for metapopulation models. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **267**, 1505–1510.

Conradt, L., Zollner, P. A., Roper, T. J., Frank, K. & Thomas, C. D. (2003). Foray search: an effective systematic search strategy in fragmented landscapes. *The American Naturalist* **161**, 905–915.

Conroy, M. J., Cohen, Y., James, F. C., Mastinos, Y. G. & Maurer, B. A. (1995). Parameter estimation, reliability, and model improvements for spatially explicit models of animal populations. *Ecological Applications* **5**, 17–19.

Crespi, B. J. & Taylor, P. D. (1990). Dispersal rates under variable patch density. *The American Naturalist* **135**, 48–62.

Crist, T. O., Guertin, D. S., Wiens, J. A. & Milne, B. T. (1992). Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* **6**, 536–544.

Crone, E. E., Doak, D. & Pokki, J. (2001). Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. *Ecology* **82**, 831–843.

Danchin, E., Boulinier, T. & Massot, M. (1998). Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* **79**, 2415–2428.

Danchin, E., Heg, D. & Doligez, B. (2001). Public information and breeding habitat selection. In *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), pp. 243–258. Oxford University Press, Oxford.

Delibes, M., Ferraras, P. & Gaona, P. (2001). Attractive sinks, or how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. *Ecology Letters* **4**, 401–403.

den Boer, P. J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* **18**, 165–194.

Denno, R. F. & Peterson, M. A. (1995). Density-dependent dispersal and its consequences for population dynamics. In *Population dynamics: new approaches and synthesis* (eds. N. Cappuccino and P. W. Price), pp. 113–130. Academic Press. San Diego.

Denno, R. F., Olmstead, K. L. & McCloud, E. S. (1989). Reproductive cost of flight capability: a comparison of life history traits in wing dimorphic planthoppers. *Ecological Entomology* **14**, 31–44.

Denno, R. E., Roderick, G. K., Peterson, M. A., Huberty, A. F., Dobel, H. G., Eubanks, M. D., Losey, J. E. &

implications for metapopulation models. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **267**, 1505–1510.

Conradt, L., Zollner, P. A., Roper, T. J., Frank, K. & Thomas, C. D. (2003). Foray search: an effective systematic search strategy in fragmented landscapes. *The American Naturalist* **161**, 905–915.

Conroy, M. J., Cohen, Y., James, F. C., Mastinos, Y. G. & Maurer, B. A. (1995). Parameter estimation, reliability, and model improvements for spatially explicit models of animal populations. *Ecological Applications* **5**, 17–19.

Crespi, B. J. & Taylor, P. D. (1990). Dispersal rates under variable patch density. *The American Naturalist* **135**, 48–62.

Crist, T. O., Guertin, D. S., Wiens, J. A. & Milne, B. T. (1992). Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* **6**, 536–544.

Crone, E. E., Doak, D. & Pokki, J. (2001). Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. *Ecology* **82**, 831–843.

Danchin, E., Boulinier, T. & Massot, M. (1998). Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* **79**, 2415–2428.

Danchin, E., Heg, D. & Doligez, B. (2001). Public information and breeding habitat selection. In *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), pp. 243–258. Oxford University Press, Oxford.

Delibes, M., Ferraras, P. & Gaona, P. (2001). Attractive sinks, or how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. *Ecology Letters* **4**, 401–403.

den Boer, P. J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* **18**, 165–194.

Denno, R. F. & Peterson, M. A. (1995). Density-dependent dispersal and its consequences for population dynamics. In *Population dynamics: new approaches and synthesis* (eds. N. Cappuccino and P. W. Price), pp. 113–130. Academic Press. San Diego.

Denno, R. F., Olmstead, K. L. & McCloud, E. S. (1989). Reproductive cost of flight capability: a comparison of life history traits in wing dimorphic planthoppers. *Ecological Entomology* **14**, 31–44.

Denno, R. E., Roderick, G. K., Peterson, M. A., Huberty, A. F., Dobel, H. G., Eubanks, M. D., Losey, J. E. &

Coffman, C. J., Nichols, J. D. & Pollock, K. H. (2001). Population dynamics of *Microtus pennsylvanicus* in corridor-linked patches. *Oikos* **93**, 3–21.

Cohen, D. & Levin, S. A. (1991). Dispersal in patchy environments – the effects of temporal and spatial structure. *Theoretical Population Biology* **39**, 63–99.

Colwell, R. K. & Naeem, S. (1999). Sexual sorting in hummingbird flower mites (Mesostigmata: Ascidae). *Annals of the Entomological Society of America* **92**, 952–959.

Comins, H. N., Hamilton, W. D. & May, R. M. (1980). Evolutionary stable dispersal strategies. *Journal of Theoretical Biology* **82**, 205–230.

Compton, S. G. (2002). Sailing with the wind: dispersal by small flying insects In: *Dispersal ecology* (eds. J. M. Bullock, R. E. Kenward and R. S. Hails), pp. 113–133. Blackwell Publishing, Oxford.

Conradt, L., Roper, T. J. & Thomas, C. D. (2001). Dispersal behaviour of individuals in metapopulations of two British butterflies. *Oikos* **95**, 416–424.

Conradt, L., Bodsworth, E. J., Roper, T. J. & Thomas, C. D. (2000). Non-random dispersal in the butterfly *Maniola jurtina*:

Doebeli, M. & Ruxton, G. D. (1997). Evolution of dispersal rates in metapopulation models: branching and cyclic dynamics in phenotype space. *Evolution* **51**, 1730–1741.

Doebeli, M. & Ruxton, G. D. (1998). Stabilization through spatial-pattern formation in metapopulations with long-range dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **265**, 1325–1332.

Doligez, B., Danchin, E. & Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* **297**, 1168–1170.

Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E. & Boulinier, T. (2003). When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* **66**, 973–988.

Doncaster, C. P., Clobert, J., Doligez, B., Gustafsson, L. & Danchin, E. (1997). Balanced dispersal between spatially varying local populations: an alternative to the source-sink model. *The American Naturalist* **150**, 425–445.

Doncaster, C. P., Rondinini, C. & Johnson, P. C. D. (2001). Field test for environmental correlates of dispersal in hedgehogs *Erinaceus europaeus*. *Journal of Animal Ecology* **70**, 33–46.

Dunning, J. B. J., Stewart, D. J., Danielson, B. J., Noon, B. R., Root, T. L., Lamberson, R. H. & Stevens, E. E. (1995). Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* **5**, 3–11.

Eber, S. & Brandl, R. (1996). Metapopulation dynamics of the tephritid fly *Urophora cardui*: an evaluation of incidence-function models assumptions with field data. *Journal of Animal Ecology* **65**, 621–630.

Etienne, R. (2000). Local populations of different sizes, mechanistic rescue effect and patch preference in the Levins metapopulation model. *Bulletin of Mathematical Biology* **62**, 943–958.

Ezoe, H. (1998). Optimal dispersal range and seed size in a stable environment. *Journal of Theoretical Biology* **190**, 287–293.

Ezoe, H. & Iwasa, Y. (1997). Evolution of condition-dependent dispersal: a genetic-algorithm search for the ESS reaction norm. *Researches on Population Ecology* **39**, 127–137.

Fahrig, L. & Merriam, G. (1985). Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* **66**, 1762–1768.

Fahrig, L. & Paloheimo, J. E. (1987). Interpatch dispersal in the cabbage butterfly. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 616–622.

Langelloto, G. A. (1996). Habitat persistence underlies intraspecific variation in the dispersal strategies of planthoppers. *Ecological Monographs* **66**, 389–408.

Desouhant, E., Driessen, G., Lapchin, L., Wielaard, S. & Bernstein, C. (2003). Dispersal between host populations in field conditions: navigation rules in the parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology* **28**, 257–267.

Dieckmann, U., O'Hara, B. & Weisser, W. (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 88–90.

Dingle, H. (1972). Migration strategies of insects. *Science* **175**, 1327–1335.

Diss, A. L., Kunkel, J. G., Montgomery, M. E. & Leonard, D. E. (1996). Effects of maternal nutrition and egg provisioning on parameters of larval hatch, survival and dispersal in the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Oecologia* **106**, 470–477.

Dixon, A. F. G. (1985). *Aphid ecology*. Chapman and Hall, London.

Doak, P. (2000). Population consequences of restricted dispersal for an insect herbivore in a subdivided habitat. *Ecology* **81**, 1828–1841.

Doebeli, M. (1995). Dispersal and dynamics. *Theorerical Population Biology* **47**, 82–106.

Gadgil, M. (1971). Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology* **52**, 253–261.

Gandon, S. (1999). Kin competition, the cost of inbreeding and the evolution of dispersal. *Journal of Theoretical Biology* **200**, 345–364.

Gandon, S. & Rousset, F. (1999). Evolution of stepping-stone dispersal rates. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **266**, 2507–2513.

Gilbert, F., Gonzalez, A. & Evans-Freke, I. (1998). Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **265**, 577–582.

Gonzalez, A., Lawton, J. H., Gilbert, F. S., Blackburn, T. M. & Evans-Freke, I. (1998). Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* **281**, 2045–2047.

Goodwin, B. J. (2003). Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology* **18**, 687–699.

Goodwin, B. J. & Fahrig, L. (2002*a*). Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trihabda borealis*. *Canadian Journal of Zoology* **80**, 24–35.

Goodwin, B. J. & Fahrig, L. (2002*b*). How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* **99**, 552–570.

Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **7**, 165–167.

Greenwood-Lee, J. M. & Taylor, P. D. (2001). The evolution of dispersal in spatially varying environments. *Evolutionary Ecology Research* **3**, 649–665.

Gundersen, G. & Andreassen, H. P. (1998). Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Micotus oeconomus*. *Animal Behaviour* **56**, 1355–1366.

Gundersen, G., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. (2002). Individual and population level determinants of immigration success on local habitat patches: an experimental approach. *Ecology Letters* **5**, 294–301.

Gundersen, G., Johannesen, E., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. (2001). Source-sink dynamics: how sinks affect demography of sources. *Ecology Letters* **4**, 14–21.

Gustafson, E. J. & Gardner, R. H. (1996). The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* **77**, 94–107.

Gyllenberg, M., Parvinen, K. & Dieckmann, U. (2002). Evolutionary suicide and evolution of dispersal in structured

Fairbairn, D. J. & Roff, D. A. (1990). Genetic correlations among the traits determining migratory tendency in the sand cricket, *Gryllus firmus*. *Evolution* **44**, 1787–1795.

Ferriere, R., Belthoff, J. R., Olivieri, I. & Krackow, S. (2000). Evolving dispersal: where to go next? *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 5–7.

Forney, K. A. & Gilpin, M. E. (1989). Spatial structure and population extinction – a study with *Drosophila* flies. *Conservation Biology* **3**, 45–51.

Foster, W. A. & Treherne, J. E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* **293**, 466–467.

Fraser, D. F., Gilliam, J. F., Daley, M. J., Le, A. N. & Skalski, G. T. (2001). Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist* **158**, 124–135.

French, D. R. & Travis, J. M. J. (2001). Density-dependent dispersal in host-parasitoid assemblages. *Oikos* **95**, 125–135.

Friedenberg, N. A. (2003). Experimental evolution of dispersal in spatiotemporally variable microcosms. *Ecology Letters* **6**, 953–959.

Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press, Oxford.

Hanski, I. & Gilpin, M. E. (eds.) (1997). *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*, Academic Press, San Diego.

Hanski, I. & Thomas, C. D. (1994). Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation* **68**, 167–180.

Hanski, I. & Woiwod, I. P. (1993). Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations. *Journal of Animal Ecology* **62**, 656–668.

Hanski, I., Kuussaari, M. & Nieminen, M. (1994). Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* **75**, 747–762.

Hanski, I., Peltonen, A. & Kaski, L. (1991). Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus*. *Oikos* **62**, 48–58.

Hanski, I., Breuker, C. J., Schöps, K., Setchfield, R. & Nieminen, M. (2002). Population history and life history influence the migration rate of female Glanville fritillary butterflies. *Oikos* **98**, 87–97.

Hansson, L. (1991). Dispersal and connectivity in metapopulations. *Journal of the Linnean Society* **42**, 89–103.

Hansson, B., Bensch, S. & Hasselquist, D. (2002). Predictors of natal dispersal in great reed warblers: results from small and large census areas. *Journal of Avian Biology* **33**, 311–314.

Hansson, B., Bensch, S. & Hasselquist, D. (2003). Heritability of dispersal in the great reed warbler. *Ecology Letters* **6**, 290–294.

Harrison, R. G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, 95–118.

Hastings, A. (1983). Can spatial variation alone lead to selection for dispersal? *Theoretical Population Biology* **24**, 244–251.

Hastings, A. (1993). Complex interactions between dispersal and dynamics – lessons from coupled logistic equations. *Ecology* **74**, 1362–1372.

Hein, S., Gombert, J., Hovestadt, T. & Poethke, H. J. (2003). Movement patterns of the bush cricket *Platycleis albopunctata* in different types of habitat: matrix is not always matrix. *Ecological Entomology* **28**, 432–438.

Heino, M. & Hanski, I. (2001). Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *The American Naturalist* **157**, 495–511.

metapopulations. *Journal of Mathematical Biology* **45**, 79–105.

Gyllenberg, M., Söderbacka, G. & Ericsson, S. (1993). Does migration stabilize local-population dynamics – analysis of a discrete metapopulation model. *Mathematical Biosciences* **118**, 25–49.

Haddad, N. M. (1999). Corridor use predicted from behaviours at habitat boundaries. *The American Naturalist* **153**, 215–226.

Haddad, N. M., Bowne, D. R., Cunningham, A., Danielson, B. J., Levey, D. J., Sargent, S. & Spira, T. (2003). Corridor use by diverse taxa. *Ecology* **84**, 609–615.

Halley, J. M. & Dempster, J. P. (1996). The spatial population dynamics of insects exploiting a patchy food resource: a model study of local persistence. *Journal of Applied Ecology* **33**, 439–454.

Halley, J. M. (1996). Ecology, evolution and 1/f noise. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 33–37.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour (Parts I and II). *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1–52.

Hamilton, W. D. & May, R. M. (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature* **269**, 578–581.

Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**, 151–162.

Hurd, L. E. & Eisenberg, R. M. (1984). Experimental density manipulations of the predator *Tenodera sinensis* (Orthoptera: Mantidae) in an old-field community. 1.mortality, development and dispersal of juvenile mantids. *Journal of Animal Ecology* **53**, 269–281.

Ims, R. A. (1990). Determinants of natal dispersal and space use in gray-sided voles, *Clethrionomys rufocanus* – a combined field and laboratory experiment. *Oikos* **57**, 106–113.

Ims, R. A. & Hjermann, D. Ø. (2001). Condition-dependent dispersal. In *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), pp. 203–216. Oxford University Press, Oxford.

Ives, A. R., Woody, S. T., Nordheim, E. V. Nelson, C. & Andrews, J. H. (2004). The synergistic effects of stochasticity and dispersal on population densities. *The American Naturalist* **163**, 375–387.

Jánosi, I. M. & Scheuring, I. (1997). On the evolution of density dependent dispersal in a spatially structured population model. *Journal of Theoretical Biology* **187**, 397–408.

Johnson, M. L. & Gaines, M. S. (1990). Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**, 449–480.

Johnson, A. R., Milne, B. T. & Wiens, J. A. (1992). Diffusion in fractal landscapes: simulations and experimental studies of tenebrionid beetle movements. *Ecology* **73**, 1968–1983.

Johst, K. & Brandl, R. (1997). Evolution of dispersal: the importance of the temporal order of reproduction and dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **264**, 23–30.

Johst, K. & Brandl, R. (1997). The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecological Modelling* **104**, 87–101.

Johst, K. & Schöps, K. (2003). Persistence and conservation of a consumer-resource metapopulation with local exploitation of resources. *Biological Conservation* **109**, 57–65.

Jones, W. T., Waser, P. M., Elliott, L. F. & Link, N. E. (1988). Philopatry, dispersal, and habitat-saturation in the banner-tailed kangaroo rat, *Dipodomys spectabilis*. *Ecology* **69**, 1466–1473.

Kareiva, P. (1982). Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality of foraging discrimination. *Ecological Monographs* **52**, 261–282.

Kareiva, P. (1985). Finding and loosing host plants by *Phyllotreta*:

Heino, M., Kaitala, V., Ranta, E. & Lindström, J. (1997). Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **264**, 481–486.

Herzig, A. (1995). Effects of population density on long-distance dispersal in the goldenrod beetle, *Trirhabda virgata*. *Ecology* **76**, 2044–2054.

Hill, J. K., Thomas, C. D. & Lewis, O. T. (1996). Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of Animal Ecology* **65**, 725–735.

Holt, R. D. (1985). Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology* **28**, 181–208.

Holt, R. D. & McPeek, M. A. (1996). Chaotic population dynamics favors the evolution of dispersal. *The American Naturalist* **148**, 709–718.

Hovestadt, T., Messner, S. & Poethke, H. J. (2001). Evolution of reduced dispersal mortality and 'fat-tailed' dispersal kernels in autocorrelated landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **268**, 385–391.

Kuussaari, M., Nieminen, M. & Hanski, I. (1996). An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of Animal Ecology* **65**, 791–801.

Lambin, X. (1994). Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in Townsend's voles (*Microtus townsendii*). *Ecology* **75**, 224–235.

Lambin, X., Aars, J. & Piertney, S. (2001). Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation. In *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), pp. 110–122. Oxford University Press, Oxford.

Larsen, K. & Boutin, S. (1994). Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology* **75**, 214–223.

Lawrence, W. S. (1987). Dispersal – an alternative mating tactic conditional on sex-ratio and body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 367–373.

Lawrence, W. S. (1988). Movement ecology of the red milkweed beetle in relation to population size and structure. *Journal of Animal Ecology* **57**, 21–35.

Lecomte, J., Boudjemadi, K., Sarrazin, F., Cally, K. & Clobert, J. (2004). Connectivity and homogenization of population sizes: an experimental approach in *Lacerta vivpara*. *Journal of Animal Ecology* **73**, 179–189.

Lemel, J. Y., Belichon, S., Clobert, J. & Hochberg, M. E. (1997). The evolution of dispersal in a two-patch system: some consequences of differences between migrants and residents. *Evolutionary Ecology* **11**, 613–629.

Léna, J. P., Clobert, J., de Fraipont, M., Lecomte, J. & Guyot, G. (1998). The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. *Behavioral Ecology* **9**, 500–507.

Lima, S. & Zollner, P. A. (1996). Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 131–135.

Lindenmayer, D. B., Possingham, H. P., Lacy, R. C., McCarthy, M. A. & Pope, M. L. (2003). How accurate are population models? Lessons from landscape-scale tests in a fragmented system. *Ecology Letters* **6**, 41–47.

MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

McIntyre, N. E. & Wiens, J. A. (1999). How does habitat patch size affect animal movement? an experiment with darkling beetles. *Ecology* **80**, 2261–2270.

patch size and surrounding habitat. *Ecology* **66**, 1809–1816.

Kareiva, P. & Shigesada, N. (1983). Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* **56**, 234–238.

Kennedy, P. L. & Ward, J. M. (2003). Effects of experimental food supplementation on movements of juvenile northern goshawks (*Accipter gentilis atricapillus*). *Oecologia* **134**, 284–291.

Kindvall, O. (1999). Dispersal in a metapopulation of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Animal Ecology* **68**, 172–185.

Kindvall, O. & Petersson, A. (2000). Consequences of modelling interpatch migration as a function of patch geometry when predicting metapopulation extinction risk. *Ecological Modelling* **129**, 101–109.

King, A. W. & With, K. A. (2002). Dispersal success on spatially structured landscapes: when do spatial pattern and dispersal behavior really matter? *Ecological Modelling* **147**, 23–39.

Kot, M. & Lewis, M. A. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* **77**, 2027–2042.

Kotliar, N. B. & Wiens, J. A. (1990). Multiple scale of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* **59**, 253–260.

spilodactylus (Lepidoptera: Pterophoridae). *Journal of Animal Ecology* **69**, 935–951.

Metz, J. A. J. & Gyllenberg, M. (2001). How should we define fitness in structured metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionary stable dispersal strategies. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **268**, 499–508.

Moilanen, A. & Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* **79**, 2503–25155.

Moilanen, A. & Nieminen, M. (2002). Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* **83**, 1131–1145.

Muller, K. L. (1998). The role of conspecifics in habitat settlement in a territorial grasshopper. *Animal Behaviour* **56**, 479–485.

Muller-Landau, H. C., Levin, S. A. & Keymer, J. E. (2003). Theoretical perspectives on evolution of long-distance dispersal and the example of specialized pests. *Ecology* **84**, 1957–1967.

Murrell, D. J., Travis, J. M. J. & Dytham, C. (2002). The evolution of dispersal distance in spatially-structured populations. *Oikos* **97**, 229–236.

Nathan, R. (2001). The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*. **16**, 481–483.

O'Riain, M. J., Jarvis, J. U. M. & Faulkes, C. G. (1996). A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature* **380**, 619–621.

Orians, G. H. & Wittenberger, J. F. (1991). Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* **137**, S29–S49.

Otronen, M. & Hanski, I. (1983). Movement patterns in *Sphaeridium*: differences between species, sex, and feeding and breeding individuals. *Journal of Animal Ecology* **52**, 663–680.

Perrin, N. & Goudet, J. (2001). Inbreeding, kinship and the evolution of natal dispersal. In *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), pp. 123–142. Oxford University Press, Oxford.

Perrin, N. & Mazalov, V. (2000). Local competition, inbreeding and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist* **155**, 116–127.

Petit, S., Moilanen, A., Hanski, I. & Baguette, M. (2001). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movement between habitat patches. *Oikos* **92**, 491–500.

Pimm, S. L. & Redfearn, A. (1988). The variability of population densities. *Nature* **334**, 613–614.

McPeek, M. A. & Holt, R. D. (1992). The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *The American Naturalist* **140**, 1010–1027.

Massot, M. & Clobert, J. (1995). Influence of maternal food availability on offspring dispersal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**, 413–418.

Massot, M., Clobert, J., Lorenzon, P. & Rossi, J. M. (2002). Condition-dependent dispersal and ontogeny of the dispersal behaviour: an experimental approach. *Journal of Animal Ecology* **71**, 253–261.

Matter, S. F. (1996). Interpatch movement of the red milkweed beetle, *Tetraopes tetraophthalmus*: individual responses to patch size and isolation. *Oecologia* **105**, 447–453.

Matter, S. F. & Roland, J. (2002). An experimental examination of the effects of habitat quality on the dispersal and local abundance of the butterfly *Parnassius smintheus*. *Ecological Entomology* **27**, 308–316.

Mayhew, P. J. (1997). Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* **79**, 417–428.

Menéndez, R. & Thomas, C. D. (2000). Metapopulation structure depends on spatial scale in the host-specific moth *Wheeleria*

Remeš, V. (2000). How can maladaptive habitat choice generate source-sink population dynamics. *Oikos* **91**, 579–581.

Ricketts, T. H. (2001). The Matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* **158**, 87–99.

Roff, D. A. (1975). Population stability and the evolution of dispersal in a heterogeneous environment. *Oecologia* **19**, 217–237.

Roff, D. A. (1990). The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs* **60**, 389–421.

Roland, J., Keyghobadi, N. & Fownes, S. (2000). Alpine *Parnassius* butterfly dispersal: effects of landscape and population size. *Ecology* **81**, 1642–1653.

Ronce, O., Clobert, J. & Masssot, M. (1998). Natal dispersal and senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **95**, 600–605.

Ronce, O., Gandon, S. & Rousset, F. (2000). Kin selection and natal dispersal in an age-structured population. *Theoretical Population Biology* **58**, 143–159.

Ronce, O., Olivieri, I., Clobert, J. & Danchin, E. (2001). Perspectives on the study of dispersal evolution. In *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), pp. 341–357. Oxford University Press, Oxford.

Roslin, T. (2000). Dung beetle movements at two spatial scales. *Oikos* **91**, 323–335.

Rousset, F. & Gandon, S. (2002). Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* **15**, 515–523.

Ruxton, G. D. (1994). Local and ensemble dynamics of linked populations. *Journal of Animal Ecology* **63**, 1002.

Ruxton, G. D. (1996*a*). Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bulletin of Mathematical Biology* **58**, 643–660.

Ruxton, G. D. (1996*b*). Synchronisation between individuals and the dynamics of linked populations. *Journal of Theoretical Biology* **183**, 47–54.

Ruxton, G. D. & Rohani, P. (1999). Fitness-dependent dispersal in metapopulations and its consequences for persistence and synchrony. *Journal of Animal Ecology* **68**, 530–539.

Sæther, B.-E., Engen, S. & Lande, R. (1999). Finite metapopulation models with density-dependent migration and stochastic local dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **266**, 113–118.

Pither, J. & Taylor, P. D. (1998). An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos* **83**, 166–174.

Poethke, H. J. & Hovestadt, T. (2002). Evolution of density- and patch-size-dependent dispersal rates. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **269**, 637–645.

Poethke, H. J., Hovestadt, T. & Mitesser, O. (2003). Local extinction and the evolution of dispersal rates: causes and correlations. *The American Naturalist* **161**, 631–640.

Pusey, A. & Wolf, M. (1996). Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 201–206.

Ranta, E. & Kaitala, V. (2000). Resource matching and population dynamics in a two-patch system. *Oikos* **91**, 507–511.

Ranta, E., Kaitala, V. & Lundberg, P. (1998). Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *Oikos* **83**, 376–382.

Ranta, E., Kaitala, V., Lindstrom, J. & Linden, H. (1995). Synchrony in population-dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **262**, 113–118.

Ray, C., Gilpin, M. & Smith, A. T. (1991). The effect of conspecific attraction on metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**, 123–134.

Simberloff, D., Farr, J. A., Coz, J. & Moehlman, D. W. (1992). Movement corridors: conservation bargain or poor investment? *Conservation Biology*, **6**, 493–504.

Sinervo, B. & Clobert, J. (2003). Morphs, dispersal, behaviour, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science* **300**, 1949–1951.

Sloggett, J. J. & Weisser, W. W. (2002). Parasitoids induce production of the dispersal morph of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Oikos* **98**, 323–333.

Smith, A. T. & Peacock, M. M. (1990). Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. *Conservation Biology* **4**, 320–323.

South, A. (1999). Dispersal in spatially explicit population models. *Conservation Biology* **13**, 1039–1046.

Spinks, A. C., Jarvis, J. U. M. & Bennett, N. C. (2000). Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations: implications for the evolution of mole-rat sociality. *Journal of Animal Ecology* **69**, 224–234.

Stamps, J. A., Buechner, M. & Krishnan, V. V. (1987). The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *The American Naturalist* **129**, 533–552.

Swinton, J., Tuyttens, F., Macdonald, D., Nokes, D. J., Cheeseman, C. L. & CliftonHadley, R. (1997). Comparison of fertility control and lethal control of bovine tuberculosis in badgers: The impact of perturbation induced transmission. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B* **352**, 619–631.

Tenhumberg, B., Keller, M. A., Tyre, A. J. & Possingham, H. P. (2001). The effect of resource aggregation at different scales: optimal foraging behaviour of *Cotesia rubecula*. *The American Naturalist* **158**, 505–518.

Thomas, C. D. & Kunin, W. E. (1999). The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology* **68**, 647–657.

Travis, J. M. J. (2001). The color of noise and the evolution of dispersal. *Ecological Research* **16**, 157–163.

Travis, J. M. J. & Dytham, C. (1998). The evolution of dispersal in a metapopulation: a spatially explicit, individual-based model. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **265**, 17–23.

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

Travis, J. M. J. & Dytham, C. (2002). Dispersal evolution during

Samu, F., Sunderland, K. D. & Szinetar, C. (1999). Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems: a review. *Journal of Arachnology* **27**, 325–332.

Scheiner, S. M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**, 35–68.

Schneider, C., Dover, J. & Fry, G. L. A. (2003). Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology* **28**, 219–227.

Schooley, R. L. & Wiens, J. A. (2003). Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos* **102**, 559–570.

Schtickzelle, N. & Baguette, M. (2003). Behavioural responses to habitat-patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* **72**, 533–545.

Serrano, D. & Tella, J. L. (2003). Dispersal within a spatially structured populations of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology* **72**, 400–410.

Wiener, P. & Tuljapurkar, S. (1994). Migration in variable environments: exploring life-history evolution using structured population models. *Journal of Theoretical Biology* **166**, 75–90.

Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**, 385–397.

Wiens, J. A., Stenseth, N. C., Vanhorne, B. & Ims, R. A. (1993). Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* **66**, 369–380.

Wiklund, C. G. (1996). Determinants of dispersal in breeding merlins, *Falco columbarius*. *Ecology* **77**, 1920–1927.

invasions. *Evolutionary Ecology Research* **4**, 1119–1129.

Travis, J. M. J. & French, D. R. (2000). Dispersal functions and spatial models: expanding our dispersal toolbox. *Ecology Letters* **3**, 163–165.

Travis, J. M. J., Murrell, D. J. & Dytham, C. (1999). The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London series B* **266**, 1837–1842.

Turchin, P. (1987). The role of aggregation in the response of Mexican bean beetles to host-plant density. *Oecologia* **71**, 577–582.

Turchin, P. (1991). Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology* **72**, 1253–1266.

Venable, D. L. & Brown, J. S. (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* **131**, 360–384.

Waser, P. M., Creel, S. R. & Lucas, J. R. (1994). Death and disappearance-estimating mortality risks associated with philopatry and dispersal. *Behavioural Ecology* **5**, 135–141.

Wolff, J. O. (1992). Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. *Nature* **359**, 409–410.

Ylikarjula, J., Alaja, S., Laakso, J. & Tesar, D. (2000). Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony. *Journal of Theoretical Biology* **207**, 377–387.

Zera, A. J. & Denno, R. F. (1997). Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology* **42**, 207–231.

Zollner, P. A. & Lima, S. L. (1999). Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* **80**, 1019–1030.