



HAL
open science

**FONCTIONS ADAPTATIVES DES SIGNAUX
COLORES CHEZ LES RAPACES. Cas des traits colorés
à base de caroténoïdes, d'ultraviolet et de mélanine chez
deux espèces de Busard, le Busard des roseaux *Circus
aeruginosus* et le Busard cendré *C. pygargus***

Audrey Sternalski

► **To cite this version:**

Audrey Sternalski. FONCTIONS ADAPTATIVES DES SIGNAUX COLORES CHEZ LES RAPACES. Cas des traits colorés à base de caroténoïdes, d'ultraviolet et de mélanine chez deux espèces de Busard, le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* et le Busard cendré *C. pygargus*. domain_other. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2008. Français. NNT: . tel-00365090

HAL Id: tel-00365090

<https://theses.hal.science/tel-00365090>

Submitted on 2 Mar 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE PIERRE et MARIE CURIE - PARIS VI

ECOLE DOCTORALE DIVERSITE DU VIVANT

Laboratoire d'accueil : Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS - UPR 1934)

THESE DE DOCTORAT

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Pierre et Marie Curie

Spécialité
ECOLOGIE

Présentée par
Mlle Audrey STERNALSKI

FONCTIONS ADAPTATIVES DES SIGNAUX
COLORES CHEZ LES RAPACES

Cas des traits colorés à base de caroténoïdes, d'ultraviolet et de mélanine chez deux espèces de Busard, le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* et le Busard cendré *C. pygargus*

Soutenu le 18 Décembre 2008

Thèse dirigée par Vincent BRETAGNOLLE

Devant le jury composé de :

M. Gary BORTOLOTTI
M. Alexandre ROULIN
M. François SARRAZIN
M. Philip HEEB
M. Vincent BRETAGNOLLE

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directeur de Thèse

REMERCIEMENTS

Enfin, nous y voilà...la page de remerciements.

Certains commencent la rédaction de leur manuscrit de thèse par cette page, mais dans mon cas c'est la dernière, alors je m'excuse par avance les oublis éventuels que je pourrais commettre, et peut-être de leur brièveté. La fatigue et le stress aidant...

Tout d'abord, un grand merci à *Hervé Le Guyader*, Directeur de l'Ecole Doctorale, qui a accepté de m'accueillir au sein de l'Ecole Doctorale Diversité du Vivant, dans ces conditions assez particulières de pénuries monétaires...J'espère que vous ne regretterez pas votre choix à la lecture de cette thèse ! Je tiens également à remercier très chaleureusement *Marie Donatien*, qui a su être à l'écoute et toujours présente pour tous ces étudiants en thèse qui paniquent dès qu'il faut rendre le manuscrit et préparer la soutenance. Vous avez toujours su répondre à mes questions en me rassurant du mieux que vous avez pu, et je tiens à vous dire que c'est vraiment une chance pour moi, mais également pour tous les étudiants de l'Ecole Doctorale, de vous avoir...merci !!

Merci à *Vincent Bretagnolle* d'avoir accepté de me supporter trois années de plus alors qu'il savait déjà ce que cela donnait, en DEA ! Je ne sais pas si je dois te remercier ou te haïr pour ces trois années de travail ensemble. Je te remercie pour tes conseils, toujours critiques mais avisés, et les connaissances précieuses que tu m'as données. Je te remercie de t'être obstiné à essayer de me faire comprendre certaines choses, ou certains mode de travail, des mots que tu as fait entrer dans mon vocabulaire, comme organisation, timing, planning, ou bien encore optimisation, ayant en face de toi une tête de mule de première. Je te remercie d'avoir été là durant la rédaction du manuscrit de cette thèse et d'être toujours là ce soir, le dernier jour avant le rendu, et durant ces trois années en général, alors que tu es toujours surchargé.

Je tiens ensuite à remercier les membres de mon jury, en commençant par *François Sarrazin*, qui me connaît depuis longtemps maintenant, ayant encadré mon premier rapport de Maîtrise, et qui a toujours suivi mon travail d'un œil avisé. Je vous remercie d'avoir été présent tout au long de mon cursus, et d'avoir accepté de participer à ma soutenance de thèse, concrétisation de ces longues années de travail. Merci en suite à *Philip Heeb* qui m'a dépanné logistiquement en de nombreuses occasions et avec qui j'espère, nous partagerons une bière bien méritée après la soutenance ! Merci encore à *Gary Bortolotti*, qui par ses recherches à beaucoup contribué à l'évolution de cette thèse. Je regrette que vous ne soyez pas présent à la soutenance, mais je suis très heureuse que vous ayez accepté d'examiner mon manuscrit. Je ne doute pas que vous pourrez contribuer, par vos commentaires et suggestions, à son amélioration. Et j'espère également que vous lisez un peu le français pour comprendre ma gratitude. Enfin, merci à *Alexandre Roulin*, pour ses conseils avisés et ses suggestions plus que constructives, qui ont grandement permis la rédaction d'un des articles de cette thèse. J'espère que tu me conseilleras sur les améliorations à apporter à ces études sur les rapaces.

Un grand merci également à Mr. *Christian Bavoux*, qui m'a pour ainsi dire, mise sur les rails des busards... Merci pour tout ces moments que nous avons partagé dans le marais, toutes ces discussions autour d'un café, traitant de tout et de rien, science ou cuisine, mais qui m'ont apporté beaucoup. Je suis sincèrement désolée que nos chemins se soient séparés, pour de stupides conflits de relations humaines !!...mais bon, sache simplement que je suis consciente de l'aide que tu m'as apportée et que je t'en remercie sincèrement.

Merci également à *Doris Gomez*, qui m'a permis de voir plus clair sur les spectres de couleur. Merci pour ton déplacement à Chizé et tes explications claires et compréhensibles. Merci également à *Cyril Eraud* pour ses conseils sur les caroténoïdes et les manipulations expérimentales, et son travail sur les mesures de caroténoïdes plasmatiques. Merci aussi à *Emilie Arnoux* et *Bruno Faivre* pour m'avoir aidé à doser les caroténoïdes d'une part, et pour m'avoir accueillie des jours et des nuits durant dans le laboratoire de l'*Université de Bourgogne*, à Dijon. Merci enfin à *François Mougeot* pour son avis, toujours rapide, critique et concis sur les analyses statistiques et sur la problématique caroténoïdes en général, ainsi que sur les dosages de caroténoïdes, encore... Merci d'avoir su t'adapter à mon emploi du temps toujours « urgent ».

Sans oublier les personnes qui m'ont aidé à récolter les nombreuses données utilisées dans cette thèse, les personnes de terrain !! Merci donc à *Pauline Orsini* pour son travail de terrain et de rédaction sur les colorations du Busard des roseaux dans le Marais de Brouage, à *Noé Bourget* pour son travail d'analyse sur ces données et dont je me suis servie au cours de la rédaction de ce manuscrit. Merci à *Florian Picaud* qui a récolté une partie des données sur la manipulation du risque de prédation au dortoir, ainsi qu'à *William Huin* qui a complété ce travail et s'est « régalé » de ses observations d'individus autour des sites de nourrissage artificiels, les cadavres de ragondins, tout ça tout ça...Merci également à Mr. *Bourguigon*, piégeur en chef de ragondin du Marais de Brouage, qui m'a fourni tous les ragondins dont se sont nourris les oiseaux tout au long des hivers de suivis. Merci également à *Mickaël Faucher* et *Thomas Pagnon* pour la récolte des données dans le marais Poitevin en 2007, *Benjamin Jeannot*, *Gaston Chassagnard*, *Vincent Rocheteau* et *Jean-François Blanc* (et oui, ce ne sera pas Jeff ce coup là !) qui ont récolté les données de manipulations expérimentales au cours de l'été 2008. Merci ensuite à *Alexandre Villers* et *Benoît Gangloff* pour la récolte des données sur les busards cendré, au cours de l'été 2006...et Benoît, pour ton soutien et ta formation aux manipulations expérimentales : tu vois, je peux maintenant faire de belles prises de sang sans tourner de l'œil, toujours avec une dose de stress supérieure à la tienne, mais bon...et Alex, grand maître PHA de la souris de Kerguelen...Enfin, merci à *Steve Augiron* pour son travail et son investissement sur les busards des roseaux du Marais de Brouage et du Marais Poitevin, mais également sa large contribution sur l'étude mise en place sur l'île de Ré : cki cki...Et un grand merci également aux personnes qui ont contribué de près ou de loin à la récolte des données dont je me suis servie au cours de cette thèse : *Léopold Denoufoux*, *Victor Turpaud-Fizzala*, *Olivier Fontaine*, *Salomon Brodier*, et beaucoup d'autres encore...

Ces gens de terrain qui pour la plupart sont également mes amis et m'on soutenu tout au long de cette thèse, comme *Steve* par exemple rien qu'hier...Désolée d'avoir craquée. Alors dans un désordre calculé, pour qu'il n'y ait pas de jaloux (car je suis moi-même toujours vexée de me voir dans les premiers ou les derniers d'une liste de remerciements...)...Sauf pour *Mael*, parce que c'est Mael. Tu as toujours été présent, à chacun des moments difficiles de ma thèse et de ma vie, j'en sais rien comme si tu avais un troisième sens, mais également à tous les moments heureux et toutes les grosses fiestas que l'on a fait à Chizé. Merci de m'avoir couchée lorsqu'il le fallait, d'avoir résisté à deux nuits blanches pour mes résultats de DEA, désolée pour la flaque de rhum, je te rembourserai les frais en « cappucino », et je suis sûre et certaine que tu l'auras cette thèse au Canada, et qui sait même p'têtre qu'on se retrouvera là-bas...Enfin bref, voilà quoi. Un grand merci à *Camille et Léo*, pour avoir été présents tout au long de cette thèse : merci Camille pour tes massages, tes rires joyeux qui remettent du baume au cœur, ton soutien et tes « textos », auxquels je ne réponds malheureusement jamais. Merci Léo de ton accueil dans les montagnes et de ta gentillesse sans faille. Merci à *Sophie Zèbre* pour ces longues discussions et ces pauses « clup », même si tu ne fumes pas, et ton soutien

quotidien durant ta présence au labo. Je sais, je ne donne pas beaucoup de news, mais je pense à toi. Merci à l'équipe terrain ou « Dream-team », *Victor, Salomon, Benoît, Olivier*. J'espère Victor, que tu trouveras ce que tu cherches et que tu pourras enfin te poser. Un grand merci à *Noel et Nadine*, qui m'ont soutenu tout au long de cette thèse, et avec qui l'on a partagé de nombreuses pauses café. Vous avez toujours été présents et je vous en remercie. Merci Noel pour nos discussions très ouverte, merci Nadine pour ton talent artistique et ce beau busard qui trône sur mon Bureau. Nos moments avec *Jacotte* et Sophie me manquent, ainsi que vos coups de Trafalgar que vous concoctiez toutes les deux...remets toi vite Jacotte. Merci à mes collègues de bureau, *Thomas* au nom le plus compliqué du monde (dixit Pablo), *Grégoire, Alban, Fred, Bertrand* et *Alex*. Merci Alban, et *Nadège* de votre présence, Fred de tes conseils avisés en stat, Bertrand, des chansons que l'on a partagé à tue tête, et à Alex, que je ne remercierai jamais assez pour son aide et ses relectures du manuscrit. Merci également pour « les migrating birds », Mozart, ou bien encore tes surnoms si amicaux, les objets que tu me jettes à la figure, et nos bruyantes altercations dans le bureau. Merci à tous les Chizéens avec lesquels j'ai passé de très bons moments, *Pierrot* (mon Homme des Marais), *François* (mon sauveur), *Sophie* (ma garde du corps et ma chargée de « commission »), *JimBoy, Tim, Cécile*, ma mère adoptive : je te souhaite d'être heureuse. Merci également à *Mira*, pour nos pauses « clup » répétitives, tiens le coup ma belle. Merci à *JB*, pour tous les moments que nous avons passés, les bons et les moins bons, mais que je ne regrette pas... Merci à *Matthieu et Camille*, pour leur présence continue à mes côtés, enfin plus depuis que vous vous êtes tirés à Toulouse les ptits loups !! A très vite. Merci à *Mimine et Seb*, pour les moments que nous avons partagés à Oléron, les soirées au coin du radiateur, une bière à la main, contre vent et marrées... Merci Seb de m'avoir accueillie dans ton chez toi côtier, tu verras, même si c'est dur tu vas y arriver. Merci aussi à *Steve* pour tes discours de longue durée, tes blagues à deux balles et ton énergie et ta bonne humeur inébranlables. Gros bisous à *Aurore* de ma part, c'est une fille que j'aime bien, t'as de la chance. Enfin, grand merci à *Tom-Tom* pour m'avoir épaulée, dans tous les sens du terme, et qui me manque un peu tous les jours. Mon roc, ou mon épaule comme je t'appelle. Ta visite à Chizé a été trop brève, et j'espère que l'on se reverra très bientôt... Enfin, une pensée pour *Fred*, mon grand ami, le meilleur, trop peut-être à son goût, qui me connaît comme personne et qui est toujours là, après ces longues années de silence durant cette thèse. Je te remercie du fond du cœur d'être toujours là et de supporter mes allés et venues dans ta vie. Merci eidjy.

Enfin, merci à ma famille, pour son soutien moral. Merci mum, de me remonter le moral et de me « booster » quand il le faut, car je ne suis pas capable de le faire moi-même...merci pour toute les choses que tu nous as appris à Arnaud et moi, et désolée de t'en avoir fais voir de toute les couleurs. Je sais que je ne donne pas beaucoup de nouvelles, mais bon je suis comme ça, ça ne veut pas dire que je n'y pense pas...Merci daddy, pour ton soutien financier tout au long de cette thèse, et qui n'aurait pas été possible sans toi. Merci aussi d'être toujours aussi bien, de nous avoir appris à profiter de la vie et de vivre le moment présent. Merci aussi à Paule pour ton soutien, envers moi et envers mon père. Enfin, une pensée pour mon frère, à qui je pense souvent et qui me manque. Tu vois frangin, j'espère bien qu'on se prendra un peu de temps pour se voir après ces années qui défilent...

Et le dernier mot pour Vinc et mes ptiots busards.

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION : CADRE GENERAL ET CONCEPTUEL	1
1.1 La communication animale	1
1.1.1 Les signaux de communication	2
1.1.2 Information, signal et sélection	3
1.1.3 Signaux honnêtes et principe du handicap	4
1.2 Les signaux colorés: le cas des oiseaux	6
1.2.1 La coloration pigmentaire	7
Les traits colorés à base de mélanine	8
Les traits à base de caroténoïdes	8
1.2.2 La coloration structurale.....	9
Réflectance dans les ultraviolets des structures pigmentées	10
1.3 Variabilité phénotypique et polymorphisme de coloration	10
1.3.1 Un contenu informatif dans la variation ?.....	11
1.3.2 Les sources de variabilité des signaux colorés.....	11
1.3.3 Le polymorphisme de coloration.....	12
Polymorphisme condition dépendant	13
Polymorphisme génétique	13
1.3.4 Le dichromatisme sexuel.....	13
II. POURQUOI ETUDIER LES SIGNAUX VISUELS CHEZ LES RAPACES ?..	15
2.1 Signaux colorés chez les rapaces	16
2.1.1 La vision chez les rapaces	16
2.2.2 La coloration des rapaces	16
2.2 Contraintes et pressions de sélections agissant sur le développement des signaux colorés des rapaces.....	17
2.2.1 Contraintes environnementales liées aux proies	18
2.2.2 Contraintes sociales liées au système de reproduction.....	18
2.2.3 Coloration des poussins chez les rapaces	19
III. PROBLEMATIQUE DE LA THESE	20
3.1 Les busards parmi les rapaces	20
3.1.1 Des espèces partiellement coloniales et grégaires voire sociales.....	20
3.1.2 L'existence d'un fort polymorphisme de plumage	21
3.1.3 Comparaison des deux espèces de busards étudiées	22
3.2. Origine, maintien et fonction de quelques signaux colorés chez les busards.	23
3.2.1 Traits ou signaux colorés ?.....	23
3.2.2 Une même fonction pour plusieurs signaux colorés ?.....	23
3.2.3 Fonction du polymorphisme?.....	23
3.3 Structure et organisation du manuscrit.....	24
IV. ESPECES ETUDIEES, SITES ET METHODES.....	25
4.1 Dans le genre Circus... ..	25
4.1.2 ...Le Busard cendré Circus pygargus.....	25
4.1.2 ...et Le Busard des roseaux Circus aeruginosus	27
4.2 Sites d'étude	28
4.2.1 Site d'étude du Busard cendré : la plaine céréalière des Deux Sèvres.....	28
4.2.2 Sites d'étude du Busard des roseaux	29
Le Marais de Brouage	29
Le Marais Poitevin : un habitat anthropisé.....	30

L'Île de Ré.....	30
4.3 Méthodologies particulières utilisées au cours du travail de thèse	31
4.3.1 Spectrophotométrie	31
Notion de lumière et de spectre.....	31
Notion de couleur	32
La spectrophotométrie.....	33
4.3.2 Méthode d'acquisition des données sur le polymorphisme de plumage..	33
Caractérisation du plumage individuel.....	34
Collecte des données sur les stratégies d'alimentation des individus	34
Collecte des données sur les relations de dominance liée à la coloration du plumage autour d'une source de nourriture.....	34
Collecte des données sur l'appariement assortatif	35
4.3.3 Méthodes expérimentales :.....	35
Manipulation des nichées	35
Caractérisation des caroténoïdes, quantification et manipulation des colorations	35
Mesure des colorations par charte colorimétrique et spectrophotométrie.....	36
Manipulation de la composante ultraviolet des colorations	36
Expérimentation de manipulation de risque au dortoir	36
V. PRINCIPAUX RESULTATS COMMENTES	38
5. 1 Le polymorphisme de plumage, et sa fonction adaptative	38
5.1.1 Caractérisation et description du plumage du Busard des roseaux	39
Une variation graduelle ou discontinue ?.....	39
Evolution des colorations avec l'âge.....	41
5.1.2 La distribution spatiale des busards est elle affectée par leur morphé ? ..	42
Evolution du domaine vital avec l'âge et en fonction du morphé.....	42
Distribution des individus en chasse à l'échelle du Marais de Brouage	43
5.1.3 Un avantage adaptatif en termes de type de proies chassées et de milieu de chasse utilisé ?.....	44
5.1.4 Un indicateur de statut social et hiérarchique?.....	45
5.1.5 Un avantage sélectif pour l'accès aux partenaires de reproduction?.....	47
Un appariement assortatif entre mâles et femelles ?.....	47
Effet de la coloration du mâle sur le succès reproducteur.....	48
5.2 Interactions sociales et coloration : les signaux colorés interviennent-ils dans la structure sociale ?	48
5.2.1 Validation du protocole expérimental	49
5.2.2 Comportements individuels induisant le recrutement.....	50
5.3.3 Caractéristiques individuelles des participants à la défense de groupe....	51
5.3 Les signaux à base de caroténoïdes et d'ultraviolet	52
5.3.1 Développement, limitation par l'environnement à travers l'alimentation et condition-dépendance des colorations à base de caroténoïdes chez les poussins de Busards cendré	52
Développement des colorations à base de caroténoïdes durant la croissance des poussins.....	53
Effet des variations de l'environnement, à travers l'abondance de proies, sur les colorations naturelles des poussins	53
Effet des suppléments en caroténoïdes sur les colorations	54
Condition-dépendance des signaux à base de caroténoïdes chez les poussins de busards.....	55

5.3.2 Fonctions des signaux colorés à base de caroténoïdes et d'ultraviolet chez les poussins de busards : un signal destiné aux parents ?.....	56
Validation du protocole expérimental	57
Evolution des colorations chez les poussins contrôles.....	58
Effet du traitement sur les colorations.....	58
Variation des paramètres de croissance en relation avec le traitement	60
VI. DISCUSSION ET PERSPECTIVES	62
6.1 Pourquoi le Busard des roseaux est-il polymorphe ?	62
6.1.1 Pressions de sélection agissant sur le polymorphisme : maintien et fonction.....	62
Le polymorphisme de plumage, une conséquence des stratégies d'alimentation ?.....	62
Une conséquence du mode de vie grégaire de l'espèce ?	63
Polymorphisme et sélection sexuelle	64
6.1.2 La fonction du polymorphisme	64
Synthèse des résultats.....	64
Tester l'hypothèse de stratégies alternatives.....	65
6.1.3 L'origine du polymorphisme de plumage chez le Busard des roseaux....	66
Origine du polymorphisme.....	66
Evolution du polymorphisme avec l'âge ?.....	66
6.2 Les traits colorés à base de caroténoïdes et d'ultraviolets	67
6.2.1 Fonction des traits colorés.....	67
Pourquoi une expérimentation sur les poussins ?.....	67
Quelle peut être la fonction des traits colorés chez les poussins ?.....	67
6.2.2 Trait colorés, un indicateur de qualité individuelle ?.....	68
6.2.3 Traits colorés : des signaux dans la communication parent-poussin ?.....	68
Le cas des espèces longévives.....	68
Résultats des manipulations expérimentales	69
6.2.4 Comparaison entre Busard cendré et Busard des roseaux.....	70
6.2.5 Relation entre caroténoïdes au stade poussin et adulte	71
6.3 Traits colorés, signaux et communication visuelle : quelles perspectives d'étude ?	71
6.3.1 Sélection naturelle et signaux colorés	71
6.3.2 Mélanine et caroténoïdes : deux pigments si différents ?	72
6.3.3 Stratégies comportementales ou syndromes comportementaux.....	73
6.3.4 Fiabilité des signaux à base de caroténoïdes.....	74
6.3.5 Signaux multiples	74
BIBLIOGRAPHIE	75



I

INTRODUCTION : CADRE GENERAL ET CONCEPTUEL



I. INTRODUCTION : CADRE GENERAL ET CONCEPTUEL

1.1 La communication animale

Dans le monde animal, la communication est largement répandue voire omniprésente. Au-delà des animaux d'ailleurs, la communication intervient entre les cellules d'un organisme (Strassmann et al. 2000; Maynard Smith & Szathmary 1995), ou entre les plantes et les animaux (Schaefer et al. 2004). La communication est l'une des pierres angulaires de l'étude du comportement animal, depuis des décennies, et de nombreux ouvrages de synthèse sont encore régulièrement publiés à son sujet (plusieurs par an ; récemment, par exemple : Hauser 1997; Bradbury & Vehrencamp 1998; Hauser & Konish 1999; Espmark et al. 2000; Kimbrough & Griebel 2004; Searcy & Nowicki 2005), ce qui témoigne de la dynamique qui anime toujours cette branche très active de l'Ecologie comportementale, entre autres (Danchin et al. 2008). La communication se définit comme un processus comportemental qui permet aux individus, d'une même espèce ou non, d'échanger des informations sur leur environnement et/ou sur eux-mêmes (Marler 1977). Ces informations peuvent se référer à des éléments de l'environnement tels que l'état et la position des ressources alimentaires (Heinrich & Marzluff 1991; Evans & Marler 1994; Hauser & Marler 1993), la position et la dangerosité des prédateurs (Cheney & Seyfarth 1981), ou bien encore la localisation d'un territoire (Krams 2000). Ces informations peuvent également renseigner sur l'état de l'individu émetteur (i.e. individu émettant le signal), tels que l'espèce à laquelle il appartient, son sexe (Andersson et al. 1998), son état physiologique (Faivre et al. 2003), son agressivité (Ducrest et al. 2008), ou bien encore son statut reproducteur (Negro et al. 1998). Au sens large du terme, la communication se définit comme l'ensemble des interactions prenant place entre un émetteur, l'individu qui délivre une certaine quantité d'information à un autre individu, qualifié lui de receveur (i.e. percevant le message), ce dernier utilisant (ou non) l'information contenue dans le « signal », pour prendre une décision comportementale (Otte 1974; Fig. 1.1).

L'étude de la communication peut être abordée selon plusieurs angles ou approches. Il est possible en effet de s'intéresser aux caractéristiques particulières du système de communication des espèces ou entre individus, et d'évaluer l'efficacité du système soit du point de vue de l'émetteur soit du point de vue du récepteur (Guilford & Dawkins 1991). Il est possible aussi d'analyser la structure des propriétés communicatives, comment elles se développent et dans quelles circonstances (Endler 1980; Narins 1992). Il est possible également de se focaliser plus spécifiquement sur les signaux, soit sur le plan de leur structure (adaptation à l'environnement par exemple; Endler 2000) soit sur celui de leur fonction (Bradbury & Verhencamp 1998). Enfin, il est également possible d'étudier les types de contraintes qui peuvent influencer le patron des changements évolutifs concernant les signaux (Endler 1992; Alberts 1992; Théry & Endler 2001). Quoi qu'il en soit, dans la communication, les signaux revêtent une importance toute particulière, car ils sont bien évidemment, au cœur même du principe communicatif.

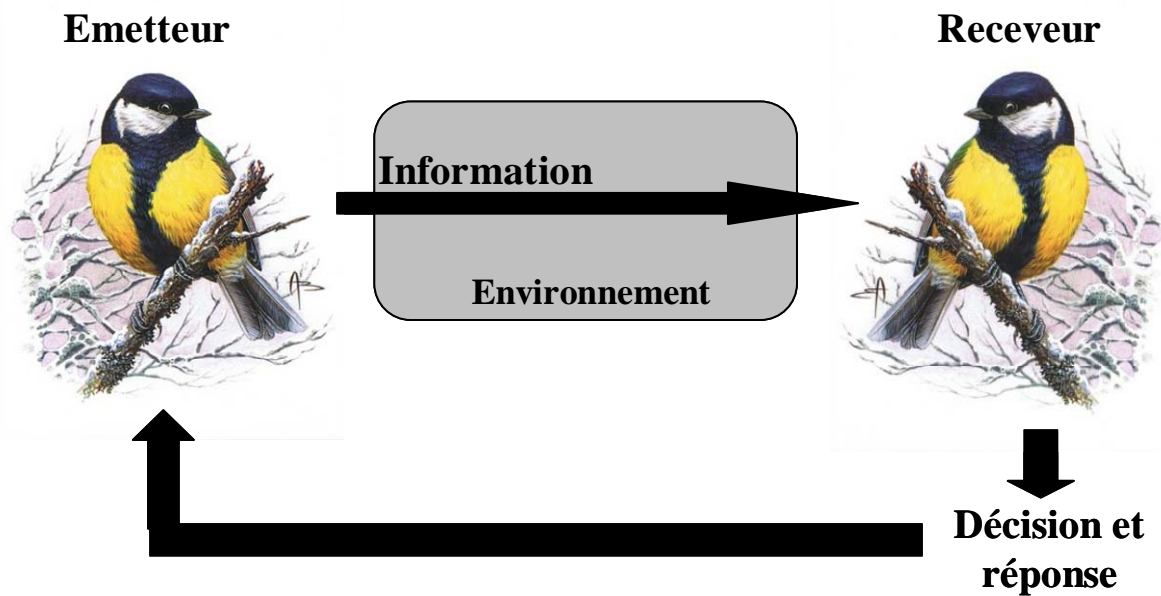


Figure 1.1. **Le processus de communication.** La communication implique deux individus, un émetteur et un receveur. L'émetteur produit un signal qui convoie de l'information. Le signal est transmis à travers l'environnement et est détecté par le receveur. Celui-ci utilise l'information pour l'aider à prendre une décision sur sa réponse. La réponse du receveur affecte la fitness de l'émetteur aussi bien que la sienne. Adapté de Bradbury & Verhencamp (1998: pp.3).

The process of communication. Communication involves two individuals, a sender and a receiver. The sender produces a signal which conveys information. The signal is transmitted through the environment and is detected by the receiver. The receiver uses the information to help make a decision about how it should respond. The receiver's response affects the fitness of the sender as well as its own. Adapted from Bradbury & Verhencamp (1998: pp.3).

1.1.1 Les signaux de communication

La communication est en effet un processus comportemental basé avant tout sur l'utilisation de signaux. Il existe une infinité de signaux de communication utilisés chez les animaux, mais on peut aisément les classer selon les systèmes sensoriels auxquels ils font appel ou desquels ils dépendent : visuel, sonore, olfactif ou bien encore chimique et électrique (Bradbury & Verhencamp 1998). Un signal se définit comme un trait, ou un comportement, façonné par la sélection (naturelle et/ou sexuelle), dont la fonction ultime est de modifier le comportement des autres individus impliqués dans l'interaction communicative, et ce, pour le bénéfice (en terme de *fitness*) de l'émetteur (Marler 1955). En d'autres termes, c'est le véhicule qui transporte l'information. De l'information peut également être produite par les individus, par inadvertance (par exemple la taille d'un individu), information qui peut être utilisée par les conspécifiques ou par d'autres organismes, tels que les prédateurs ou les parasites, mais qui ne bénéficie pas à l'émetteur, en tous cas pas de manière « intentionnelle ». On parle alors non plus de signal, mais de « *cues* », signes ou index (Seeley 1989; Dusenbery 1992). Enfin, la structure et la fonction d'un signal vont être influencées par le contexte communicatif (Bradbury & Verhencamp 1998), les caractéristiques physiques de l'émetteur (Endler 1992), la teneur de l'information devant être transmise au receveur (Andersson 2000), ou bien encore les coûts de production du signal (Grafen 1990b), et les gains associés provenant de l'interaction communicative.

1.1.2 Information, signal et sélection

Une des questions clef émergeant du processus de communication concerne la nature de l'information échangée au cours d'une interaction communicative, non seulement au plan quantitatif, mais peut être plus encore au plan qualitatif : quel est, en particulier, le niveau de fiabilité du signal émis (Hauser 1997; Searcy & Nowicki 2005) ? A travers cette question se pose directement celle des conséquences, en termes de *fitness*, pour les protagonistes. On retrouve en filigrane la question de savoir si les signaux sont « honnêtes », c'est-à-dire s'ils transmettent une information fiable entre émetteur et receveur, ou bien s'ils sont déceptifs, c'est-à-dire qu'ils transmettent une information non fiable au receveur, mais qui bénéficie à l'émetteur (Hauser 1997). Par exemple, lorsqu'un mâle courtise une femelle, est-ce que le signal qu'il produit renseigne réellement sur sa qualité, relativement aux autres mâles, ou bien celui-ci exagère-t-il ce signal dans le but d'attirer la femelle, qui aurait certainement choisi d'autres mâles pour s'accoupler autrement (Grafen 1990b; Fig. 1.2)? Ou bien encore, lorsqu'un jeune sollicite de la nourriture à ses parents, est-ce que le signal qu'il produit traduit réellement son état de besoin, ou bien est-ce que ce dernier l'exagère à travers l'intensité du signal qu'il produit, dans le but d'obtenir plus de nourriture de la part de ses parents, qu'ils ne lui auraient fourni autrement (Godfray 1995; Fig. 1.2)?



Figure 1.2. Exemples de signaux de tricherie potentiels au cours (gauche) d'une parade d'un mâle d'oiseau de Paradis, et (droite) d'un acte de sollicitation de nourriture envers les parents par de jeunes poussins.

Examples of potentially deceptive signals from (left) bird of Paradise male displaying during courtship and (right) nestling begging.

Ces différentes questions autour du processus de communication ont peu à peu, et profondément, modifié, notre vision de la communication : les notions de fiabilité et de déception, ou de l'honnêteté des signaux ont amené le niveau auquel joue la sélection, au centre des débats (Searcy & Nowicki 2005). Historiquement, la communication a été très étudiée par les fondateurs de l'Ethologie. Ces derniers ont initialement proposé que la communication animale reposait sur des échanges coopératifs d'information fiable entre individus (Tinbergen 1951; Wynne-Edwards 1962; Hinde 1981), émetteur et récepteur. Mais dans ce cas, la sélection naturelle aurait agit principalement au niveau du groupe, favorisant l'évolution des comportements bénéficiant à la population (de receveurs et d'émetteurs) ou l'espèce, dans son ensemble (Morton 1977, 1982). L'essor de l'Ecologie comportementale, dans les années 1970, a cependant jeté un trouble sur cette conception ; en même temps d'ailleurs que la sélection de groupe, violemment critiquée, disparaissait peu à peu des théories explicatives de l'évolution (Lack 1966). Ainsi, Dawkins et Krebs (1978), dans un

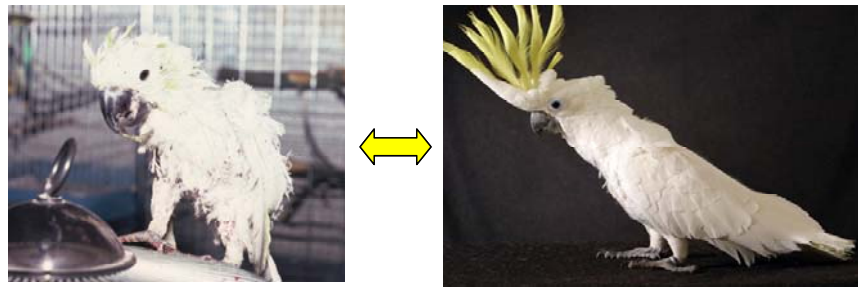
chapitre d'ouvrage fondateur au titre provoquant (« *Animal signals: information or manipulation?* »), se sont interrogés sur la nature de l'information contenue dans les signaux. Ces derniers proposent plutôt que la communication animale repose sur des échanges malhonnêtes (ou de manipulation) d'information falsifiée, la sélection naturelle agissant principalement au niveau des individus, favorisant ainsi l'évolution de comportements égoïstes permettant aux individus d'augmenter leur propre *fitness*, au détriment de celle des autres individus impliqués dans l'interaction communicative (Hauser 1997). Selon ce point de vue, et dans un cadre strict de sélection naturelle, la communication augmente donc principalement la *fitness* de l'émetteur, et accessoirement seulement, celle du récepteur.

Le concept de communication animale, considéré comme un processus basé sur des manipulations individuelles à travers des échanges d'information falsifiée, soulève cependant un problème majeur, qui peut se conclure par le suicide évolutif du système (Searcy & Nowicki 2005). En effet, en considérant que le processus de sélection naturelle agit au niveau individuel, il est censé agir au niveau des individus émetteurs d'une part, mais il doit également agir au niveau des individus receveurs, favorisant ainsi l'évolution de comportements de communication qui augmenteraient la *fitness* respective des deux types de participants. Le problème se pose donc particulièrement pour les receveurs : si le signal émis ne procure un bénéfice qu'aux émetteurs, pourquoi les receveurs devraient-ils y prêter attention ? Et s'ils l'ignorent, pourquoi et comment la communication perdure ? Au niveau même des émetteurs, on peut également se demander quel est leur intérêt à révéler des informations ? En d'autre terme, excepté lorsque l'émetteur et le receveur ont des intérêts communs, le premier ne devrait jamais révéler d'information fiable, et les signaux devraient être largement déceptifs, ou du moins, non informatifs. Les receveurs ne devraient quant à eux, plus répondre aux signaux, annihilant ainsi les bénéfices de l'émetteur lié à leur émission, et conduisant par conséquent, le système entier de communication à disparaître (Searcy & Nowicki 2005). Nous voyons ainsi émerger un paradoxe majeur, qui a cependant été levé, en partie, dans les années 80.

1.1.3 Signaux honnêtes et principe du handicap

La question de l'honnêteté des signaux est en effet restée pendant longtemps un problème fondamental en communication animale, dans le cadre de l'écologie comportementale, jusqu'à ce que Zahavi (1975, 1977) propose un mécanisme permettant d'expliquer le maintien évolutif du système de communication : l'honnêteté des signaux. En effet, afin que le processus de communication fonctionne, les signaux doivent être honnêtes, et pour être honnêtes, ils doivent être coûteux à produire (et à maintenir), sous l'hypothèse que le coût lié à leur production empêche toute déception. Un signal honnête se définit donc comme un signal coûteux à produire, ce coût étant censé empêcher l'intrusion de tricheurs dans le système (Zahavi 1977; Grafen 1990b). En effet, un individu en faible condition physique par exemple ne pourra pas supporter le coût de l'émission d'un signal « malhonnête », et ne pourra donc pas émettre un message au-dessus de ses capacités réelles (Faivre et al. 2003; Fig. 1.3). Le coût de production du signal assure donc l'honnêteté de l'information véhiculée par le signal, car seuls les individus en bonne condition physique peuvent en supporter le coût. Zahavi est célèbre pour avoir nommé ce processus le 'principe du handicap' (Zahavi & Zahavi 1997). La présupposition centrale de ce principe est que le signal est coûteux à produire et/ou à maintenir, et que ce coût est plus abordable pour un individu de bonne qualité, ou de meilleure viabilité, qu'un individu de faible qualité (Grafen 1990b). Ce principe, dont l'énoncé verbal peut paraître simple, a en fait provoqué de nombreuses réactions, car à l'époque il n'était pas formalisé, notamment d'un point de vue évolutif. Ce n'est en fait qu'avec les formalisations mathématiques de Pomiankowski (1978) et Grafen

(1990a, 1990b) que ce principe du handicap, et plus généralement l'honnêteté des signaux dans le processus de communication, ont obtenus leurs lettres de noblesse.



Individu en mauvaise condition physique **Individu en bonne condition physique**

Figure 1.3. Exemple d'un coût associé à un signal, qui le rend potentiellement honnête : le maintien de la condition physique.

Example of signal cost, rendering it potentially honest: maintenance of individual physical condition.

On parle de communication au sens large pour toute interaction entre un individu émetteur qui délivre une information à un individu récepteur, qui l'utilise pour prendre une décision. Cependant, lorsque l'on parle de communication au sens strict, deux conditions importantes sont à prendre en compte. La première est celle de l'intentionnalité de l'émetteur (voir Hauser 1997 pour plus d'information sur l'intentionnalité de l'émetteur), ce qui signifie non pas qu'il soit conscient de la décision, mais qu'il bénéficie, en terme de *fitness* de l'émission du signal (e.g. Bradbury & Vehrencamp 1998). La seconde concerne le bénéfice du receveur : la communication doit être honnête pour que le receveur puisse bénéficier de l'usage de cette information afin de prendre une décision plus avisée. Cependant, lorsque l'intérêt des deux parties diffère, la communication peut donner lieu à un conflit d'intérêt (e.g. Krebs & Dawkins 1984). En effet, si les intérêts sont divergents dans une interaction, l'émetteur va être tenté de 'mentir' sur le message transmis. La tromperie, ou tricherie, sont en effet inhérentes à toutes formes de communication. Un conflit d'intérêt peut par exemple survenir, au cours de la communication parent-enfants, dans laquelle les poussins peuvent 'manipuler' les parents afin d'obtenir plus de nourriture qu'ils n'en ont réellement besoin, au détriment potentiel du succès reproducteur futur des parents. Ainsi, au fil du temps, les receveurs vont plutôt sélectionner des signaux honnêtes (e.g. Zahavi & Zahavi 1997; Maynard-Smith & Harper 2003). La notion de coût est donc particulièrement importante. Usuellement un signal répondant au principe du handicap doit induire deux types de coût : le coût d'efficacité (« *efficacy cost* ») et le coût stratégique (« *strategic cost* », Guilford & Dawkins 1991). Le premier est le coût nécessaire à l'envoi du signal et au caractère correct de sa perception, le second est le coût nécessaire pour assurer l'honnêteté et limiter la tricherie. Ainsi, ce dernier peut intervenir de différentes façons. Il peut en effet y avoir des coûts associés à la production du signal, en terme de temps et d'énergie qui pourraient être alloué à d'autres activités. Par exemple, lors du chorus de l'aube (« *Dawn chorus* », Fig. 1.4), les oiseaux vont devoir faire un compromis : chanter ou manger ; en effet à l'aube, les réserves énergétiques des passereaux sont au plus bas, et les individus en meilleure condition peuvent se permettre de chanter alors que les individus en plus mauvaise condition vont préférer aller se nourrir. Alors que potentiellement, tous les mâles sont en mesure d'assumer le coût d'efficacité, le risque de manque de nourriture assure de ce fait l'honnêteté d'un tel signal (Staicer et al. 1996). De la même façon, lorsque l'on produit un signal, celui-ci peut avoir alternativement des répercussions coûteuses, par exemple dans le cas de conflits agonistiques ou territoriaux, émettre un signal proche de son opposant sera plus coûteux que si on le produit à une plus

grande distance, à cause des risques immédiats de combat (e.g. Maynard-Smith 1982; Enquist & Leimar 1983). Enfin, certains signaux peuvent être sujets à ces deux derniers types de coût (Guilford & Dawkins 1991).



Figure 1.4. Le chorus de l'aube chez les passereaux.
Bird dawn chorus.

1.2 Les signaux colorés: le cas des oiseaux

Un canal de communication parmi les plus utilisés dans le règne animal est la vision (Bradbury & Vehrencamp 1998), et donc les signaux visuels (Fig. 1.5). Si tous les animaux ne voient pas nécessairement en couleur (Hart 2001; Ödeen & Håstad 2003), la vision colorée est néanmoins très répandue. Pour les organismes capables de percevoir les couleurs, la coloration constitue une information susceptible d'aider au processus décisionnel et à l'adoption plus rapide de certains comportements, pouvant donc conduire au développement de signaux colorés.



Figure 1.5. Exemples de signaux colorés impliqués dans la communication animale.
Examples of colored signals involved in animal communication.

La classe des oiseaux montre plus de diversité dans leurs caractères sexuels secondaires qu'aucun autre groupe de vertébrés (Ligon 1999; Fig. 1.6). Les oiseaux ont fourni un des meilleurs matériels d'étude pour les relations coloration-reproduction, à travers les systèmes d'appariement, les soins parentaux et la sélection sexuelle. Malgré l'intérêt des biologistes

évolutionnistes pour la coloration des oiseaux dès la fin du XIX^{ème} siècle, ce ne fut qu'un siècle plus tard que le choix des femelles pour les mâles les plus colorés fut expérimentalement démontré chez les oiseaux (Blount et al. 2003). La coloration est en effet appréhendée comme un bon indicateur de la qualité individuelle (Andersson 1994; Lozano 1994; von Schantz et al. 1999; McGraw & Ardia 2003), au cœur des systèmes d'appariement. Les variations de coloration inter et intra spécifiques sont des phénomènes communément observés et documentés dans le monde aviaire (Hill & McGraw 2006). La vision étant généralement bien développée chez les oiseaux, la communication entre conspécifiques repose en grande partie sur des signaux visuels, notamment sur la coloration du plumage (la communication acoustique étant bien sûr l'autre canal privilégié : Kroodsma & Miller 1982). Il existe différents mécanismes physiques à l'origine de la production des couleurs, les plus communs étant la coloration pigmentaire et la coloration structurale.



Figure 1.6. Exemples de parades de mâles d'oiseaux du Paradis.
Examples of Paradise birds male displays.

1.2.1 La coloration pigmentaire

La coloration pigmentaire repose sur la présence, au niveau du plumage ou des parties nues des oiseaux, de pigments colorés. Les pigments sont formés de molécules qui absorbent certaines longueurs d'onde et en transmettent d'autres (Stradi et al. 1995). Par exemple, un pigment absorbant dans le violet, bleu, vert et jaune, reflète et transmet uniquement la lumière dans les longueurs d'onde du rouge, la couleur qui est vue. Il existe différents types de pigments, parmi lesquels la mélanine et les caroténoïdes sont les plus fréquents (Fox & Vevers 1960; Griffith et al. 2006) et ont un rôle particulier, chez les oiseaux, dans la communication (Kingma et al. 2008; Fig. 1.7).

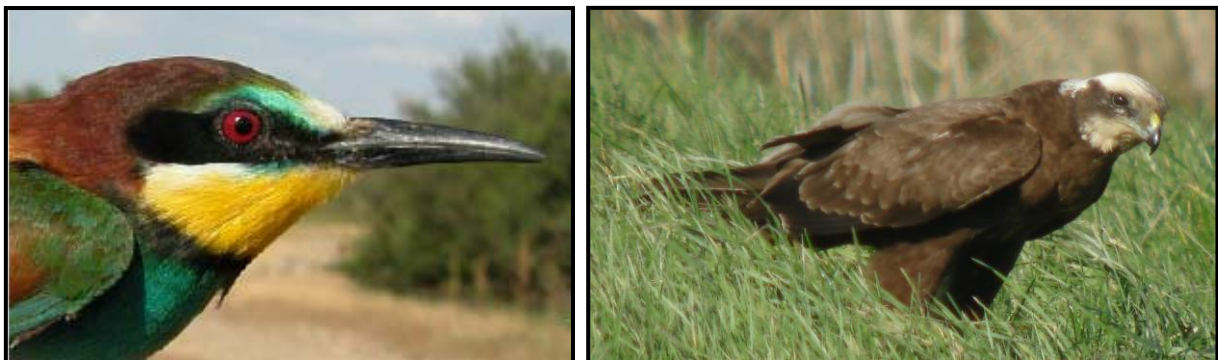


Figure 1.7. Exemple de coloration pigmentaire à base de (gauche) caroténoïdes et (droite) mélanine.
Examples of (left) carotenoids- and (right) melanin-based coloration.

Les traits colorés à base de mélanine

Le pigment mélanine est très présent chez les oiseaux et sert de colorant dans le plumage de la plupart des espèces aviaires (Dale 2006). Deux types de pigments mélanine sont utilisés dans le plumage, à savoir l'eumélanine, qui produit la couleur noire, et la phéomélanine, qui produit des couleurs rousse et brune, exprimées dans de nombreuses tâches colorées du plumage (Ducrest et al. 2008). Les pigments mélaniques sont des macromolécules produites pour la plupart par les mélanocytes, par addition ou condensation de monomères formées à partir de l'acide aminé tyrosine, pour l'eumélanine, ou de la cystéine pour la phéomélanine, avec le concours de l'enzyme tyrosinase (Fox & Vevers 1960; Hearing 1993). Ainsi, la mélanine est synthétisée directement par le métabolisme des oiseaux, à partir de précurseurs biologiques simples qui font partie de l'alimentation de tous les oiseaux (Wakamatsu & Ito 2002).

Bien que la mélanine soit le pigment le plus abondant et le plus répandu chez les oiseaux (et d'autres animaux), les recherches biologiques et chimiques sur la pigmentation mélanique ont pris du retard par rapport, par exemple, à celles concernant les caroténoïdes. La mélanine est le seul type de pigment permettant la formation de barres, rayures, tâches, intercalées avec des régions de plumes non colorées. La phéomélanine et l'eumélanine sont utilisées de manière sélective pour créer des formes de coloration disruptive et cryptiques. Cela demande un arrangement précis des régions du corps pigmentées et non pigmentées pour correspondre aux caractéristiques de l'arrière-plan du micro habitat dans lequel vivent les individus concernés. En tant que grands polymères liés à des protéines, il semblerait que la mélanine offre un support structural et un renforcement aux tissus, notamment au niveau des plumes des oiseaux (Burt 1986; Bonser 1995). Pendant plus d'un siècle, les ornithologues ont remarqué que les plumes noires semblaient mieux résister à l'abrasion que les autres plumes (Averil 1923; Barrowclough & Sibley 1980), et beaucoup de plumes ont l'extrémité noire pour mieux protéger cette partie particulièrement exposée à un risque de dégradation (Burt 1979). Par ailleurs, il se peut que la mélanine soit un des moyens par lequel les oiseaux résistent aux parasites. En renforçant les tissus que les microbes et autres ectoparasites lysent ou dégradent, la mélanine serait capable de ralentir la dégradation du plumage. La mélanine pourrait également agir dans ce sens, en liant directement les protéases responsables de la lyse de la kératine chez les microbes (Doering et al. 1999).

Les traits à base de caroténoïdes

Les caroténoïdes sont des pigments orange, jaune et rouge (Fig. 1.8) largement répandus chez les oiseaux, bien qu'en moindre quantité que la mélanine. Liposolubles, les caroténoïdes sont de larges hydrocarbures insaturés, facilement assimilables par les organismes. Ils appartiennent à la famille chimique des terpénoïdes et sont formés à partir de la polymérisation d'unités isoprènes à structure aliphatique ou alicyclique (Goodwin 1980; Vershinin 1999). Il faut distinguer les carotènes, qui sont les caroténoïdes les plus simples, contenant seulement des atomes d'hydrogène et de carbone, et étant hydrophobes, et les xanthophylles, qui possèdent des groupes fonctionnels d'oxygène, les rendant moins hydrophobes. Par exemple, la lutéine et la zéaxanthine sont deux xanthophylles connus pour être utilisés comme colorant au niveau des parties nues de nombreuses espèces de rapaces (Casagrande et al. 2006). Contrairement à la mélanine, les caroténoïdes ne sont pas synthétisables par les vertébrés et doivent donc être ingérés à travers la nourriture pour être assimilés (Goodwin 1984), et une fois ingérés, doivent être transportés via le système lymphatique, vers les sites de la pigmentation, que ce soit au niveau du plumage ou au niveau des téguments.

Figure 1.8. Exemple de différents types de pigments caroténoïdes utilisés dans la coloration des parties nues d'oiseaux.

Example of various carotenoids pigments used in bare parts coloration.



Par ailleurs, en plus de leur propriété de colorations, les caroténoïdes servent également d'importantes fonctions physiologiques liées au bon maintien de l'organisme. Ces derniers sont en effet reconnus pour avoir des propriétés anti-oxydantes ou être associés au fonctionnement de certaines composantes du système immunitaire (Bendich & Olson 1989; Chew & Park 2004), mais ils sont également impliqués dans l'expression de gènes, dans la synthèse de facteurs de croissance ou bien encore, largement utilisés dans le fonctionnement du système de vision (Hofman & Eichele 1994; Møller et al. 2000; Royle et al. 2001; Jones 2007). Globalement, il a donc été démontré que les caroténoïdes pouvaient promouvoir une croissance rapide, augmenter les réponses immunitaires, améliorer l'efficacité de détoxification du métabolisme, et au final peut-être augmenter la survie des individus (Ramakrishna 1999; Blount et al. 2002; Saino et al. 2003; Surai et al. 2003; Biard et al. 2005; Karadas et al. 2005; McGraw et al. 2005; Rubolini et al. 2006). Ces propriétés ont été tout d'abord étudiées chez les humains (Canfield et al. 1993; Krinsky et al. 2004) pour ensuite être appliquées à l'étude physiologique des oiseaux. Ainsi, la multiplicité, mais surtout la dualité des fonctions assurées par les caroténoïdes, en terme de coloration et en terme de 'santé' au sens large, ont attiré une attention considérable ces dernières années dans le domaine de la sélection sexuelle, à travers l'étude de potentiels compromis d'allocation entre fonction de signalement et fonction de 'santé' (Favre et al. 2003; Blount 2004; Bertrand et al. 2006; McGraw & Klasing 2006).

1.2.2 La coloration structurale

La coloration structurale est largement répandue dans le monde animal, que ce soit chez les vertébrés ou invertébrés (Fox 1976), mais peut également se retrouver chez les feuilles de certaines espèces de végétaux. Chez les oiseaux, la coloration à base structurale du plumage inclut le blanc, les ultraviolets, le bleu, le violet et le turquoise, ainsi que les couleurs iridescentes (Auber 1957; Dych 1976). Contrairement aux colorations à base pigmentaire (ex : caroténoïdes et mélanine), les colorations à base structurale n'ont reçu que peu d'attention de la part des écologistes comportementaux, jusqu'à la mise en évidence d'une composante ultraviolet, généralement associée à ce type de coloration. Brièvement, les couleurs structurales proviennent de légers changements dans la structure des plumes ou des téguments, qui altèrent les propriétés de réflexion de la lumière sur les éléments considérés (Prums et al. 1999; Prum & Torres 2003; Fig. 1.9).



Figure 1.9. Exemples de coloration structurale, sur le plumage d'un Rollier d'Europe (*Coracias garrulus*).

Examples of structural coloration from European Roller (*Coracias garrulus*) feather.

Il est à noter que la réflectance dans les ultraviolets (UV) est généralement produite par les colorations structurales (Prum et al. 2003), mais ce n'est pas toujours le cas.

Réflectance dans les ultraviolets des structures pigmentées

Bien que la réflectance structurale dans les ultraviolets produise typiquement un pic de réflectance dans les courtes longueurs d'onde du spectre (i.e. ultraviolets, bleus, verts), la réflectance dans les ultraviolets n'est pas totalement restreinte aux colorations structurales (Eaton & Lanyon 2003; Bleiweiss 2005; Shawkey & Hill 2005). Outre les nombreuses couleurs vertes visibles sur le plumage de certaines espèces d'oiseaux, résultant d'une combinaison de coloration structurale et pigmentée, il a également été montré qu'un grand nombre de colorations à base pigmentaire possèdent également un spectre de réflectance révélant un pic secondaire dans les ultraviolets. Par exemple, une composante dans les ultraviolets a été reportée pour le plumage brun noir du Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*; Siitari & Huhta 2002), et apparaît relativement courante dans les colorations jaune-orange-rouge exprimées sur les plumages à base de caroténoïdes (e.g. le Chardonneret triste *Carduelis tristis*; Shawkey & Hill 2005; les Tangara *Piranga*; Bleiweiss 2005). Cependant, à l'heure actuelle, nous ne savons toujours pas comment ce pic dans les ultraviolets est produit. Une récente étude propose que dans certains plumages à base de caroténoïdes, le pic secondaire dans les ultraviolets serait largement contrôlé par les caroténoïdes eux-mêmes (Bleiweiss 2005). Au contraire, d'autres études suggèrent que les caroténoïdes créent une réflectance dans les ultraviolets en absorbant la lumière à partir d'une autre substance réfléchive, comme les tissus structuraux blancs sous-jacents du plumage jaune à base de caroténoïdes des Parulines polyglotte (*Icteria virens*; Mays et al. 2004). Cependant, il est à noter que l'importance biologique et la fonction d'un pic secondaire dans les ultraviolets pour les couleurs à base de caroténoïdes reste largement à démontrer (Pryke 2007).

1.3 Variabilité phénotypique et polymorphisme de coloration

La variabilité phénotypique différencie les organismes entre eux, à l'échelle individuelle, populationnelle, ou spécifique. L'existence d'une variabilité déterminée génétiquement est nécessaire à l'action des processus évolutifs, que ce soit la sélection naturelle ou la sélection sexuelle (Barton & Turelli 1989). En effet, toute différence phénotypique entre individus peut potentiellement induire une différence de *fitness*, et donc avoir des conséquences majeures à l'échelle évolutive en favorisant certains variants alléliques aux dépens des autres. Un des objectifs de l'écologie comportementale est donc de décrire la variation existant au sein des systèmes naturels et d'étudier ses implications fonctionnelles (Fox et al. 2001).

L'évolution et la variabilité des signaux colorés dépendent de différents types de contraintes (phylogénétiques et/ou environnementales) et sont le résultat de compromis entre la sélection naturelle (i.e. caractéristiques physiques de l'environnement, prédation...; Endler 1980) et de la sélection sexuelle (compétition intra sexuelle, choix du partenaire de reproduction...; Endler & Basolo 1998). La production et la détection des signaux colorés sont associées à leurs coûts et bénéfices, et il est attendu que la sélection naturelle et la sélection sexuelle favorisent certains signaux par rapport à d'autres car ils maximisent le bénéfice, en terme de *fitness*, de leurs participants. Une forte association existe entre les effets de la sélection naturelle et de la sélection sexuelle sur les signaux, à un point qu'il est parfois difficile de discerner lequel des deux modes de sélection est le plus important (Endler 1992). Généralement, les signaux sont considérés comme soumis à l'action de la sélection naturelle

lorsqu'ils engendrent des avantages en termes de survie, alors qu'ils sont considérés comme soumis à la sélection sexuelle lorsqu'ils engendrent des avantages pour l'accès à la reproduction.

1.3.1 Un contenu informatif dans la variation ?

La variabilité des signaux colorés peut être étudiée dans le cadre de la communication, à travers lequel les émetteurs utilisent les colorations pour transmettre de l'information aux receveurs (Krebs & Davies 1993). Ainsi, pour comprendre le rôle de la variabilité individuelle de coloration, il est important de mesurer les variations dans le signal émis afin de comprendre quel type d'information spécifique transmet l'émetteur sur lui-même, à travers ses couleurs. La variabilité des signaux colorés est d'autant plus marquée qu'un même individu exprime généralement plusieurs traits colorés distincts. Ces différents traits colorés vont alors pouvoir répondre indépendamment à différents facteurs, et véhiculer un message complexe intégrant différentes sources d'information (Endler 1988). Certains traits vont être déterminés génétiquement, et permettre par exemple d'identifier les sexes de façon fiable. D'autres traits seront plus plastiques, et répondront à des variations ponctuelles de facteurs internes ou externes, comme par exemple les couleurs à base pigmentaire (Sternalski et al. Submitted – **Annexe IV**). La combinaison de ces différents signaux va donc véhiculer un message précis, en intégrant à la fois des traits fixes et des traits variables. L'ensemble de ces informations pourra être utilisé par ses congénères afin de prendre une décision adaptée. Ainsi, pour comprendre l'origine des traits multiples chez les individus, il est nécessaire de comprendre le type d'information contenue dans les différents traits colorés exprimés. De plus, il est nécessaire de comprendre comment ces différents types d'information portés par ces traits interagissent, se recouvrent, et provoquent potentiellement des compromis avec d'autres traits (Johnstone 1996; Candolin 2003).

1.3.2 Les sources de variabilité des signaux colorés

Pour que les couleurs révèlent une information spécifique, il faut qu'il existe des mécanismes par lesquels l'information est couplée à une expression spécifique de la couleur. Il est alors important de considérer à la fois la teneur de l'information contenue dans la variabilité du signal, et les sources potentielles de variabilité (Dale 2006). Toute forme de variabilité provient de deux sources : les gènes et l'environnement. Les variations génétiques proviennent des gènes qui codent directement pour différents variants de coloration, ou alternativement, à travers les gènes qui ont des effets pléiotropiques sur le développement de la coloration. La variabilité environnementale, elle, provient d'une interaction entre de nombreux paramètres environnementaux (ex : environnement social, parasites, qualité du territoire, âge, saison, nutrition...) et la pénétrance des gènes codant pour les phénotypes des signaux.

Les signaux intervenant dans la communication sociale sont souvent également impliqués dans la sélection sexuelle (Espmark et al. 2000), car ils se révèlent plus fiables que des signaux à vocation uniquement sexuelle. En effet, les coûts associés à une tricherie (usurpation d'un signal) devraient être beaucoup plus élevés lors d'une interaction compétitive (affrontement physique et blessure possible ; Rohwer 1977; Rohwer & Ewald 1981) que lors d'une tentative de séduction d'un partenaire (perte d'une occasion de reproduction : Berglund & Rosenqvist 2001). Les signaux colorés peuvent donc être soumis à une forte pression de sélection, car ils sont impliqués à la fois dans la communication intra-sexuelle (évaluation des compétiteurs) et dans la communication inter-sexuelle (choix d'un partenaire). De tels signaux peuvent en effet véhiculer des messages complexes, en reflétant

non seulement des caractéristiques génétiques fixes des individus, mais également certaines composantes plus variables du phénotype.

1.3.3 Le polymorphisme de coloration

Le polymorphisme correspond à la co-existence, au sein d'une espèce, d'une population, d'un sexe ou bien encore d'une classe d'âge, de variants phénotypiques discrets (ou morphes) pour un caractère donné (Huxley 1955). En écologie, le polymorphisme est caractérisé par la distribution de fréquence des différents morphes, qui peut varier selon les populations et les milieux. Le polymorphisme peut être sous contrôle génétique, ou bien condition-dépendant.

Les traits polymorphes sont en général associés à de nombreux autres traits discrets ou continus, par le biais de compromis évolutifs génétiques ou physiologiques, qui définissent des stratégies (Stearns 1992). Dans certaines conditions, plusieurs stratégies peuvent coexister au sein d'une même espèce ou d'une même population. La variabilité spatiale ou temporelle de l'environnement biotique ou abiotique génère une variabilité des pressions de sélection, face auxquelles certaines stratégies peuvent être avantagées. Différents phénotypes vont donc être plus ou moins performants selon les conditions locales, et une hétérogénéité spatiale ou temporelle de l'environnement peut alors favoriser le maintien de ces phénotypes alternatifs dans une population. Ainsi, la plupart des polymorphismes concernent en réalité un ensemble de caractères plus ou moins observables, et les morphes constituent des syndromes phénotypiques, qui se distinguent aussi bien au niveau morphologique que physiologique et/ou comportemental. Les corrélations entre un trait polymorphe visible et un certain nombre d'autres caractères définissent donc des stratégies alternatives, où différents individus adoptent différentes tactiques d'histoire de vie en fonction de leur propre génotype afin de maximiser leur fitness.

Un polymorphisme entre individus du même sexe peut également exister, notamment entre individus de différentes classes d'âge (Selander 1970). Bien qu'héritables, le dichromatisme sexuel et le polymorphisme entre classes d'âge ne sont pas considérés comme du véritable polymorphisme. Ce terme est réservé pour décrire des patterns distincts de coloration, héréditaires et se maintenant au sein d'une même population sans mutation récurrente (Huxley 1955). Ainsi, **le polymorphisme se réfère aux variations de coloration du plumage existant entre individus du même sexe et de la même classe d'âge**. Le polymorphisme peut résulter de phénomènes d'isolation entre populations qui, par l'effet de fondation et la dérive génétique, ont favorisé des morphes différents dans chacune d'elles, comme chez la gorge-bleue à miroir *Luscinia svecica* (Johnsen et al. 2006). Dans ce cas il n'existe pas nécessairement de stratégie particulière associée à chaque morphe. Mis à part ces cas de figures où des populations sont isolées puis réunies, différentes pressions de sélection peuvent être à l'origine de l'apparition de morphes au sein d'une population, les unes relevant de la sélection naturelle et les autres de la sélection sexuelle. Plusieurs hypothèses ont été émises pour rendre compte évolutivement de la coexistence de morphes au sein d'une même population. Dans le premier cas, chaque morphe jouit d'un avantage relatif par rapport à l'autre dans certaines conditions environnementales : meilleure crypticité (Baker & Parker 1979), meilleure thermorégulation (Burt 1981), meilleure résistance à l'action des bactéries (Burt & Ichida 2004) et meilleur taux de prédation (Rohwer & Paulson 1987). Dans le second cas, les hypothèses s'appuyant sur la sélection sexuelle insistent plutôt sur la fonction du signal de la coloration, laquelle véhiculerait de l'information sur l'émetteur (Berglund et al. 1996).

Polymorphisme condition dépendant

Dans le cas d'un polymorphisme condition dépendant, le phénotype de l'individu dépend de la valeur d'un autre trait ou d'un facteur de l'environnement. Les polymorphismes strictement condition dépendants n'ont pas de conséquences évolutives sur les populations, car il ne s'agit pas de caractères transmissibles aux descendants. Par exemple, la taille larvaire détermine le développement des cornes chez les bousiers mâles (Emlen 1994), la présence de prédateurs induit le développement d'un casque et d'une épine chez les daphnies (Agrawal et al. 1999), et une forte densité locale déclenche la production d'individus dispersants ailés chez les pucerons (Johnson 1965).

Polymorphisme génétique

Dans le cas d'un polymorphisme génétique, on peut prédire que la variation présente dans la population résulte d'un équilibre entre la création de nouveaux variants par mutation, et la fixation de certains variants par sélection ou dérive génétique (Fisher 1930). Par conséquent, si l'on observe dans les populations plusieurs variants à des fréquences supérieures à ce que l'on attendait par le simple fait des mutations aléatoires, cela signifie que la variation est maintenue par sélection. Il existe plusieurs mécanismes sélectifs favorisant le maintien d'une variation génétique dans les populations isolées (Barton & Turelli 1989) :

- l'*overdominance* : les hétérozygotes ont une *fitness* supérieure aux homozygotes (Krueger et al. 2001; Reusch et al. 2001). En effet, les hétérozygotes bénéficient en général d'une plus faible consanguinité, ils expriment plus rarement des allèles délétères, et ils possèdent une plus grande diversité protéique, ce qui peut leur permettre de s'adapter à davantage de conditions différentes (Roulin 2004a).

- la sélection disruptive, ou variation de niche : les différents phénotypes sont avantagés dans différents micro-habitat (Galeotti et al. 2003; Formica et al. 2004; Roulin 2004b).

- la sélection fréquence-dépendante négative : le phénotype le plus rare détient un avantage sélectif. Par exemple, il peut être préféré par l'autre sexe, ou être moins facilement repéré par les prédateurs ou les proies (Rohwer & Paulson 1987; Hughes et al. 1999; Olendorf et al. 2006).

1.3.4 Le dichromatisme sexuel

Il existe beaucoup de traits sexuellement sélectionnés chez les oiseaux. L'un d'entre eux est la coloration du plumage, et beaucoup d'espèces d'oiseaux affichent des différences notables de coloration entre les sexes : c'est le dichromatisme sexuel (Fig. 1.10). Le dichromatisme sexuel est la variation de coloration la plus remarquable et la plus commune au sein des espèces d'oiseaux, parfois suffisamment spectaculaire pour que le mâle et la femelle aient pu être considérés comme deux espèces distinctes, comme chez le canard colvert *Anas platyrhynchos* (Fig. 1.10). La sélection sexuelle est un mécanisme largement impliqué dans les différences de couleur entre mâles et femelles (Andersson 1994; Gontard-Danek & Møller 1999), au point qu'il est souvent utilisé même comme un indicateur de l'intensité de la sélection sexuelle (Andersson 1994; Gontard-Danek & Møller 1999). Dichromatisme sexuel et sélection sexuelle ne sont cependant pas synonymes l'un de l'autre. Le dichromatisme peut également impliquer des signaux non visibles, comme les UV (e.g. Bennett et al. 1997), mais c'est semble-t-il un cas rare puisque la réflexion dans les UV n'est connue que chez une centaine d'espèces d'oiseaux. Cependant, il existe certaines espèces, comme par exemple la

mésange bleue pour laquelle un dichromatisme sexuel a été mis en évidence (Andersson et al. 1998).



Figure 1.10. Exemples de **dichromatisme sexuel** chez (gauche) le Mériion superbe (*Malurus cyaneus*) et (droite) le Canard colvert (*Anas platyrhynchos*).

Examples of **sexual dichromatism** in (left) the Superb fairy wrens (*Malurus cyaneus*) and (right) the Mallard (*Anas platyrhynchos*).

Outre le fait que le dichromatisme sexuel puisse aider à l'identifier des sexes pour une espèce donnée, il ouvre aussi la voie à l'appariement assortatif et à l'appariement sélectif sur la base d'ornements sexuels secondaires. La sélection du partenaire par les femelles relativement aux ornements mélaniques, a ainsi été étudiée chez de nombreuses espèces d'oiseaux. Järvi et al. (1987) ont travaillé sur le gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*) et ont trouvé que les mâles avec un plumage plus mélanisé se mettaient en couple plus tôt, suggérant qu'ils étaient préférés par les femelles ; mais les mâles plus noirs ont aussi de meilleurs territoires. Plusieurs années plus tard, toujours sur le même modèle d'étude mais avec des données plus détaillées sur la gamme de comportements des femelles, Dale & Slagsvold (1996) ont conclu que celles-ci basaient leur choix de partenaire sur le statut de reproduction du mâle, la noirceur du plumage et la qualité du site de nidification dans cet ordre. La coloration mélanique n'est pas positionnée au hasard sur le corps. Le caractère mélanique du plumage pourrait refléter le statut des individus, et donc représenter un caractère sélectionné par les partenaires lors de la formation des couples (Bortolotti et al. 2008).

II

POURQUOI ETUDIER LES SIGNAUX VISUELS CHEZ LES RAPACES ?



II. POURQUOI ETUDIER LES SIGNAUX VISUELS CHEZ LES RAPACES ?

Depuis ces dernières décennies, un intérêt croissant a été porté sur l'étude des signaux colorés chez les oiseaux, qui présentent une diversité de coloration de plumage extrême. Cet intérêt, notamment pour les signaux impliqués dans les interactions inter et intra sexuelles, provient des liens étroits existant entre coloration et maintenance physiologique, établis pour certains types de pigments, tels que les caroténoïdes (Ramakrishna 1999; Blount et al. 2002; Saino et al. 2003; Surai et al. 2003; Biard et al. 2005; Karadas et al. 2005; McGraw et al. 2005; Rubolini et al. 2006) et en moindre mesure, la mélanine (Griffith et al. 2006), ainsi que la découverte récente de la vision dans l'ultraviolet des oiseaux (Bennett & Cuthill 1994). La grande majorité de ces études, réalisées en captivité, s'est principalement intéressée à l'ordre des Passériformes (e.g. Andersson et al. 1998; Blount et al. 2003; Biard et al. 2005; Bertrand et al. 2006), centrée sur quelques familles privilégiées comme les Estrildidés (e.g. Diamant mandarin, Diamant de Gould), les Paridés (Mésanges), ou bien encore les Passeridae (e.g. Moineau domestique), largement reconnues pour exprimer des signaux colorés à base de caroténoïdes ou de mélanine (Fig. 2.1). Cependant, assez peu d'études ont été menées sur d'autres espèces d'oiseaux, comme par exemple les rapaces.



Figure 2.1. Exemples d'espèces de passereaux largement étudié pour leur coloration à base de caroténoïdes et/ou de réflectance dans les ultraviolets (de gauche à droite : Diamant mandarin, Diamant de Gould, Mésange bleue, Moineau domestique).

Examples of widely studied passerine species from their carotenoid- and/or UV-based coloration (from left to right: Gouldian finches, Zebra finches, Great tit, House sparrow).

Ceci est assez paradoxal, car les rapaces apparaissent comme des modèles très originaux et pertinents dans l'étude de l'évolution et des fonctions adaptatives des signaux colorés. En effet, ces derniers présentent généralement une multiplicité de traits colorés, à la fois pigmentaires (e.g. caroténoïdes et mélanine), mais également à base structurale avec notamment de la réflexion dans les ultraviolets (Mougeot & Arroyo 2005), et qui de surcroît présente une large gamme de variabilité pour chacun de ces traits. Par ailleurs, les rapaces sont soumis à des contraintes et pressions de sélection très fortes, d'ordre phylogénétique et environnemental. Enfin, les rapaces présentent des interactions inter et intra spécifiques très complexes et très variées, qui rendent l'utilisation de leurs signaux colorés de prime importance dans la communication sociale chez ces espèces. Ces différents points sont repris dans les paragraphes suivants.

2.1 Signaux colorés chez les rapaces

2.1.1 La vision chez les rapaces

Les oiseaux ont en général une excellente vision, mais les rapaces sont particulièrement compétents dans l'utilisation du système visuel (Ödeen & Håstad 2003; Jones 2007). Cette faculté provient sans doute, et est entretenue par l'amélioration des capacités de chasse ou de navigation aérienne, mais elle peut également engendrer des contraintes liées à l'évolution des signaux colorés. En effet, les signaux colorés étant largement utilisés dans la communication entre conspécifiques, et notamment dans la recherche des partenaires de reproduction, l'acuité du système visuel des rapaces peut permettre de discerner très minutieusement les variations de coloration des signaux colorés, et par conséquent imposer de fortes contraintes quant à l'expression de ces signaux. Il est également à noter que les rapaces, comme la majorité des oiseaux, possèdent un système visuel basé sur quatre types de cônes simples et un type de cônes doubles (Cuthill et al. 2000; Hart 2001), dont le cône simple sensible aux courtes longueurs d'onde est le plus sensible à 405 nm, comme c'est le cas chez le Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*) par exemple (Ödeen & Håstad 2003). Ceci indique que les rapaces sont probablement moins sensibles aux ultraviolets que les mésanges par exemple, dont le cône sensible aux courtes longueurs d'onde est le plus sensible à 371 nm (Ödeen & Håstad 2003), les ultraviolets étant présents entre les longueurs d'onde 300 et 400 nm.

2.2.2 La coloration des rapaces

Comme nous l'avons énoncé précédemment, les rapaces présentent souvent une multiplicité de signaux colorés. S'il est reconnu que les plumages des rapaces contiennent principalement des pigments mélanine, il est beaucoup moins connu que la plupart de ces derniers présentent également des parties nues à base de caroténoïdes, comme par exemple la peau de la tête du Vautour royal (*Sarcogyps calvus*; Fig. 2.2) ou du Vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*; Fig. 2.2; Negro et al. 2002), les tarsi et la cire du bec du Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*; Casagrande et al. 2006) et des busards comme le Busard cendré (*Circus pygargus*; Mougeot & Arroyo 2005; Sternalski et al. submitted – **Annexe IV**) ou le Busard des roseaux (Sternalski et al. submitted – **Annexe V**). Par ailleurs, il apparaît que, du moins certaines espèces, la coloration à base de caroténoïdes des parties nues des rapaces reflètent également dans les ultraviolets. C'est notamment le cas pour les trois espèces de busards nichant en France (Busard cendré : Mougeot & Arroyo 2005; Sternalski et al. submitted – **Annexe IV**, Busard des roseaux et Saint Martin *Circus cyaneus*). Les rapaces présentent donc des signaux colorés à base de mélanine, de caroténoïdes et d'ultraviolets.



Figure 2.2. Exemples de traits colorés à base de caroténoïdes chez (gauche) le Vautour royal (*Sarcogyps calvus*) et chez (droite) le Vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*).

Examples of raptor carotenoid-based traits in (left) the King vulture (*Sarcogyps calvus*) and the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*).

Par ailleurs, chacun de ces traits exprime une très forte variabilité à l'échelle individuelle, mais aussi populationnelle. Ainsi, dans le cas des colorations mélaniques liées au plumage, les rapaces sont reconnus pour être les espèces les plus polymorphes parmi les oiseaux (Roulin 2004a, 2004b). Il est également à noter que ces derniers présentent le plus fort taux de mélanisme (i.e. invasion de la mélanine dans le plumage) parmi les espèces aviaires, pouvant varier en fréquence de 1 à 90% dans certaines populations (Ferguson-Lees & Christie 2001). De plus, il peut exister une forte variabilité individuelle concernant les colorations naturelles des parties nues à base de caroténoïdes, comme il a été montré par exemple chez les jeunes poussins de Busard des roseaux (Fig. 2.3).



Figure 2.3. Variabilité inter individuelle de coloration à base de caroténoïdes chez des poussins de Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*).

Inter individual variability of carotenoid-based traits in Marsh harrier (*Circus aeruginosus*) nestlings.

Le polymorphisme de plumage est particulièrement fréquent chez les rapaces diurnes par rapport aux autres ordres d'oiseaux. Les variations entre individus sont souvent de type continues, mais certaines espèces présentent des morphes très contrastés, comme chez l'aigle botté *Hierratus pennatus* (Forsman 1998) et le busard des roseaux *Circus aeruginosus* (Bavoux et al. 1991; Bavoux et al. 2006). Chez les rapaces, il a été proposé que le polymorphisme puisse entraîner des avantages en termes d'interaction proie-prédateur (Roulin & Wink 2004), ou bien encore que le polymorphisme ait évolué chez des espèces utilisant des niches écologiques différentes (Galeotti & Rubolini 2004). Par ailleurs, Bortolotti et al. (2008) ont démontré que l'appariement chez l'Aigle Ibérique (*Aquila adalberti*) se faisait de manière assortative et pouvait expliquer la forte variabilité de plumage au sein de ces populations. Nous aborderons plus en détail les différentes hypothèses pouvant expliquer l'évolution et le maintien du polymorphisme de plumage chez les rapaces par la suite.

2.2 Contraintes et pressions de sélections agissant sur le développement des signaux colorés des rapaces

Il existe différents types de contraintes et différents niveaux agissant sur le développement des signaux colorés chez les rapaces : contraintes d'ordre environnemental concernant le type de proies chassées par ces espèces ou l'accès à certaines ressources dans le milieu, ou bien encore des contraintes d'ordre social résultant du mode de reproduction des rapaces, comme la nécessité de reconnaissance individuelles des voisins pour réduire les conflits territoriaux (Fowlie & Kruger 2003), ou enfin des contraintes liées aux proies elles-mêmes induisant des colorations mimétiques ou disruptives dans le plumage des rapaces.

2.2.1 Contraintes environnementales liées aux proies

Les rapaces sont des espèces carnivores (pour la plupart). Contrairement aux autres espèces d'oiseaux qui sont généralement frugivores, insectivores et/ou granivores, les rapaces se nourrissent souvent d'espèces mobiles, intelligentes, et visuellement en alerte (Bond & Kamil 2002; Jones 2007). Cette mobilité des proies peut ainsi engendrer des contraintes quant à la variabilité et/ou aux fonctions associées aux signaux colorés chez ces espèces. Ainsi, pour expliquer le fort polymorphisme de plumage chez les rapaces par exemple, plusieurs hypothèses basées sur les relations proies-prédateurs ont été émises (Roulin & Wink 2004), dont les plus communément admises sont la sélection apostatique (Paulson 1973) et l'« *avoidance-image* » (Rohwer & Paulson 1987). Nous n'évoquons pas ici dans le détail toutes les hypothèses concernant la variabilité des colorations chez les rapaces en relation avec les interactions proies-prédateurs, mais un point fondamental à retenir est que les nouveaux phénotypes de coloration seront avantagés en termes de succès de chasse car les proies ne reconnaîtront pas immédiatement cette nouvelle forme en tant que prédateur. Ainsi, les interactions proies-prédateurs peuvent également contraindre l'évolution des signaux colorés chez les rapaces, en empêchant par exemple l'évolution de colorations très visibles et fortement contrastées.

Comme nous l'avons vu, les rapaces possèdent des traits colorés à base de pigments mélanine et caroténoïdes, et l'accès à ces pigments peut aussi contraindre l'expression des traits colorés. Dans le cas de la mélanine, qui est synthétisée directement par les individus à partir de précurseurs métaboliques simples et d'ions minéraux, cette contrainte peut s'avérer relativement faible. Dans le cas des pigments caroténoïdes, par contre, qui doivent être ingérés à travers la nourriture pour être assimilés et utilisés par l'organisme, cette contrainte peut être très forte. En effet, les rapaces sont des espèces carnivores qui se nourrissent à partir d'une très large gamme de vertébrés (Ferguson-Lees & Christie 2001). Ainsi, la force de cette contrainte, liée à l'accessibilité des pigments caroténoïdes, va varier selon le régime alimentaire des espèces, passant d'un niveau relativement faible pour les espèces se nourrissant de petits passereaux ou d'insectes, qui sont des proies relativement riches en caroténoïdes (Goodwin 1984), à un niveau beaucoup plus élevé pour les espèces spécialistes se nourrissant principalement de micromammifères, considérés comme très pauvres en caroténoïdes, comme par exemple le Busard cendré (Bortolotti et al. 2000; Casagrande et al. 2006; Sternalski et al. submitted – **Annexe IV**). L'expression des signaux colorés à base de caroténoïdes chez les rapaces, et dans une moindre mesure à base de mélanine, est donc fortement contrainte, à travers leur régime alimentaire particulier, par l'accès à ces pigments.

2.2.2 Contraintes sociales liées au système de reproduction

Le système de reproduction de beaucoup d'espèces de rapaces est territorial. Ces espèces vont donc occuper de larges territoires ouverts sur leur zone de chasse, qu'ils protégeront activement contre l'intrusion de compétiteurs conspécifiques. Cette défense active du territoire peut engendrer des coûts énergétiques ou de temps, et résulter en une diminution de la *fitness* des résidents. La sélection naturelle peut donc engendrer une contrainte supplémentaire sur l'évolution des signaux colorés chez les rapaces, en sélectionnant par exemple des signaux visuels d'identité (Tinbergen 1958), permettent potentiellement de réduire les agressions inutiles entre résidents voisins, et faciliter par ailleurs la recherche de partenaires de reproduction et la reconnaissance de parenté (Tinbergen 1958). La coloration de plumage, peut également contraindre les individus lors de l'appariement. En effet, il a été montré que chez certaines espèces, l'association entre partenaires était assortative, et basée

sur les colorations de plumage des deux partenaires (Bortolotti et al. 2008). Il a également été montré que les femelles pouvaient utiliser la coloration de la cire du bec pour choisir un partenaire de reproduction, contraignant ainsi l'intensité d'expression de ces signaux chez les mâles (Mougeot & Arroyo 2005). Dans certains cas également, les femelles se basent non plus sur la coloration des parties nues, mais sur la coloration du plumage pour s'apparier, choisissant les mâles possédant un meilleur statut social. Dans ce contexte, il apparaît alors de fortes contraintes de sélection quant au signalement du statut hiérarchique individuel à travers leur coloration de plumage (Roulin 2004a).

2.2.3 Coloration des poussins chez les rapaces

Les rapaces font partie des rares espèces d'oiseaux dont les poussins expriment des colorations dès le plus jeune âge. En effet, chez la majorité des espèces d'oiseaux, les poussins sont 'pâles' et n'expriment leurs premières colorations que plus tardivement, après l'émancipation (Kilner 2006). Les poussins de rapace expriment très tôt (≈ 10 jours) une coloration à base de caroténoïdes sur leurs parties nues (i.e. cire du bec et tarses), et plus tardivement, ils développent leur plumage à base de mélanine (Fig. 2.4). Quelques études ont proposé que les signaux à base de caroténoïdes, exprimés très tôt chez les poussins de rapaces, puissent servir dans la communication parent-enfants, mais ceci reste à démontrer.



Figure 2.4. Développement des traits colorés à base de caroténoïdes et de mélanine chez les poussins de Busard des roseaux.

Development of carotenoid- and melanin-based traits in Marsh harrier nestlings.

III

PROBLEMATIQUE DE LA THESE



III. PROBLEMATIQUE DE LA THESE

Comme nous l'avons vu, les rapaces de manière générale sont potentiellement de bons modèles d'étude pour analyser et comprendre l'évolution des signaux colorés, car ceux-ci sont nombreux, ont de multiples fonctions (compétition, choix de partenaire etc.) mais sont également contraints et canalisés par de multiples paramètres environnementaux, physiques ou biologiques (les proies par exemple). Dans le cadre de cette thèse, je me suis intéressée spécifiquement à deux espèces de rapaces qui appartiennent tous deux au groupe des busards. Parmi les rapaces, ils font office d'espèces classiques et moyennes, du point de vue de leur taille, de leur écologie alimentaire, de leur biologie de reproduction etc. (Fig. 3.1).

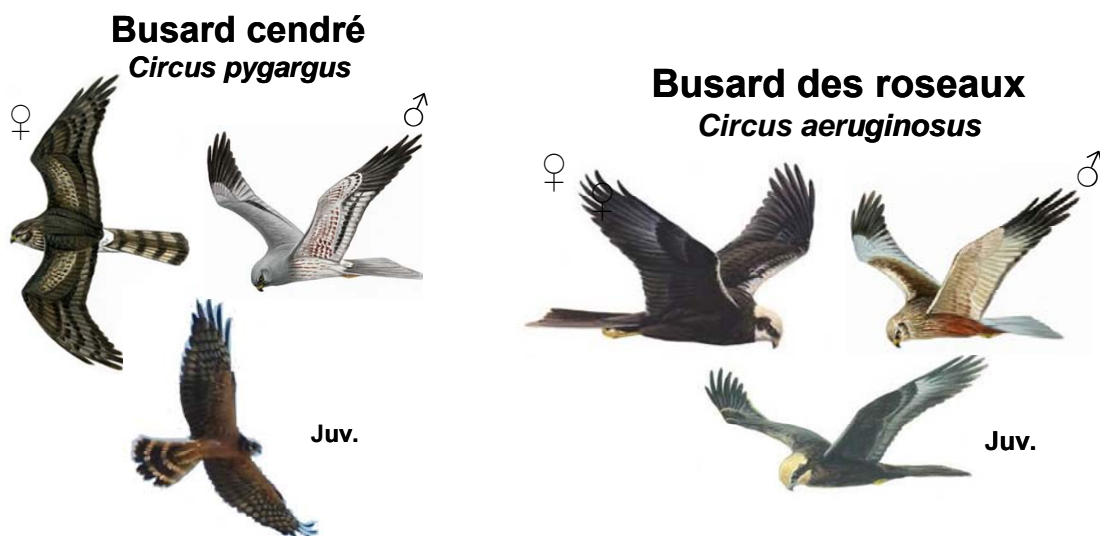


Figure 3.1. Représentation des plumages des deux espèces de busards étudiés au cours de cette étude : **Busard des roseaux** (*Circus aeruginosus*) et **Busard cendré** (*Circus pygargus*) ; pour les deux espèces, le plumage classique des mâles, des femelles et des juvéniles est représenté.

Representation of the two studied harrier species: **Marsh harrier** (*Circus aeruginosus*) and **Montagu's harrier** (*Circus pygargus*); for both species, male, female and juvenile plumage are showed.

3.1 Les busards parmi les rapaces

3.1.1 Des espèces partiellement coloniales et grégaires voire sociales

Les deux espèces de busards étudiées au cours de cette thèse sont caractérisées par l'utilisation de dortoirs, généralement au sol, pour passer la nuit. Elles sont également caractérisées par l'utilisation d'une stratégie active de défense de groupe, le *mobbing*. Le *mobbing*, ou harcèlement d'un prédateur, fait référence à une constellation de comportements qui implique une approche vers le prédateur, son observation, et finalement l'harcèlement du prédateur par la proie, qui induit le plus souvent une attraction de congénères ou d'hétérosécifiques venant participer au *mobbing* (Caro 2005). L'attraction d'individus supplémentaires venant rejoindre le groupe de défense se fait à travers le mécanisme de recrutement (Caro 2005). Chez la majorité des espèces d'oiseaux faisant du *mobbing*, busards

ou autres, le processus de recrutement et l'harassement du prédateur, sont caractérisés par l'émission de nombreux cris d'alarme (Marler 1957; Hurd 1996; Templeton et al. 2005; Templeton & Greene 2007) et la performance de nombreux vols spécifiques, souvent répétitifs et stéréotypés, de type survol ou bien encore piqués sur le prédateur. Il est à noter que plusieurs études ont été réalisées sur ce comportement particulier propre à de nombreuses espèces aviaires, et notamment chez les deux espèces de busards considérés au cours de cette thèse (Arroyo et al. 2001; Sternalski & Bretagnolle, Submitted – **Annexe III**).

3.1.2 L'existence d'un fort polymorphisme de plumage

La plupart des espèces de busards sont dichromatiques mais présentent en plus un polymorphisme (phase colorée). Par contre, ils présentent, à l'exception du groupe des Busard des roseaux, une faible variabilité individuelle de coloration de plumage. Hormis les quelques cas de mélanisme (i.e. proportion anormalement élevée de pigments eumélanine sur les plumes, ou plus spécifiquement, phénotype dans lequel la pigmentation de l'organisme est entièrement ou presque entièrement exprimée dans le plumage) existant au sein de cette espèce (Fig. 3.2), et concernant aussi bien les mâles que les femelles, la variabilité individuelle de coloration de plumage est restreinte.



Figure 3.2. Plumage typique de femelle (gauche) et de mâle (milieu) de Busard cendré, montrant peu de variabilité individuelle, hormis quelques cas de mélanisme (droite).

(left) Female and (middle) male Montagu's harrier typical plumage, exhibiting weak individual variability, expect some cases of melanism (right).

Le groupe des Busards des roseaux présente à la fois un dichromatisme sexuel marqué et une très forte variabilité de plumage entre individus du même sexe (*cf.* Planche 1a et 1b). La variabilité de coloration du plumage peut se structurer en quatre niveaux distincts. Premièrement, le dichromatisme sexuel, qui se décompose comme suit : les femelles sont généralement caractérisées par un plumage brun sombre clairsemé de tâches blanches au niveau de la tête et des épaulettes (Fig. 3.3) alors que les mâles sont le plus souvent caractérisés par un plumage trichromatique marron, gris et noir, largement représenté dans les livres ornithologiques de référence (Fig. 3.1, Fig. 3.3; Ferguson-Lees & Christie 2001). Deuxièmement, il existe également une forte variabilité inter sexuelle, qui s'exprime par la présence ou l'absence, l'étendue et l'intensité des tâches claires de la tête, des épaulettes et du dessous des ailes chez les femelles, et des parties grises chez les mâles (Fig. 3.3). Troisièmement, chez les mâles, en plus des variations de plumage des individus typiques, que nous nommerons morphe gris dans la suite, il peut exister un deuxième morphe, sombre, identique à celui des femelles, où la composante grise est inexistante (Fig. 3.3). Il existe ainsi deux morphes distincts chez les mâles : un morphe gris et un morphe sombre, ou « *female-like* », présentant également tous les deux de fortes variabilités entre individus (Fig. 3.3). D'ailleurs, il est à noter que dans la coloration de chaque morphe, il existe un continuum de

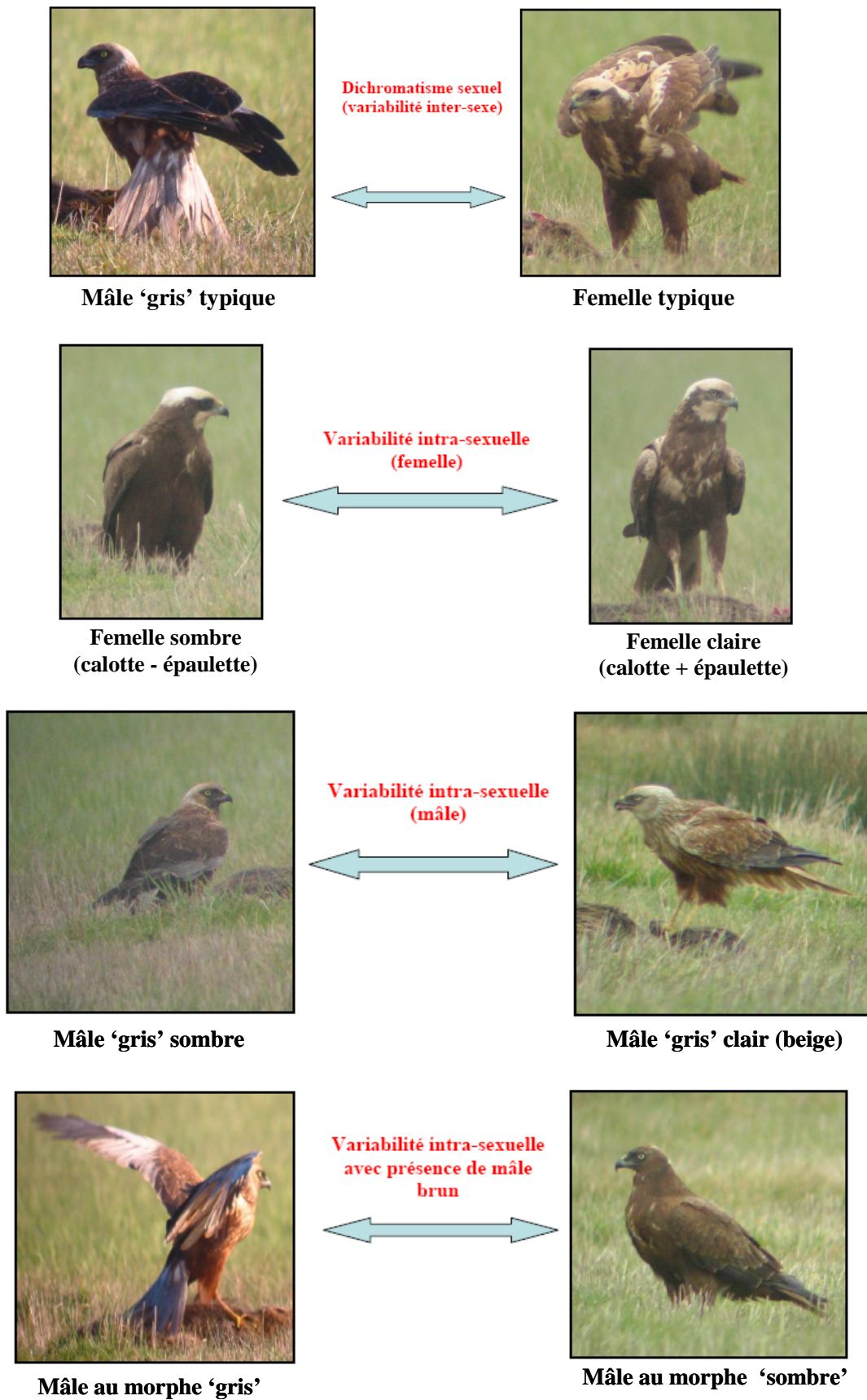


Figure 3.3. Structuration de la coloration de plumage du Busard des roseaux.
 Structuration of Marsh harrier plumage coloration



Planche 1. Variabilité de coloration de plumage chez le Busard des roseaux.
Plumage coloration variability in Marsh Harrier.



Planche 1. Variabilité de coloration de plumage chez le Busard des roseaux.
Plumage coloration variability in Marsh Harrier.

coloration allant d'un plumage globalement clair à un plumage globalement sombre. La fréquence de ce dernier morphe est mal connue, du fait de la difficulté à distinguer visuellement en milieu naturel ces mâles clairs des femelles. Et enfin, en dernier lieu, comme chez la plupart des espèces de rapace (Ferguson-Lees & Christie 2001), il apparaît également une variabilité de coloration influencée par l'âge des individus, ces derniers devenant généralement plus clairs au fil du temps.

Il est à noter qu'il existe également des différences inter et intra sexuelle de coloration au niveau de l'iris des individus, allant du brun sombre au jaune pâle tirant sur le blanc. Tout comme pour la coloration de plumage, la couleur de l'iris est également influencée par l'âge des oiseaux (Bavoux et al. 1993). Enfin, il peut également exister une variabilité inter individuelle concernant les parties nues des oiseaux, trait coloré à partir de pigments caroténoïdes, qui s'expriment très tôt dans la vie des individus (Sternalski et al. Submitted – **Annexe IV**, Sternalski et al. Submitted – **Annexe V**).

3.1.3 Comparaison des deux espèces de busards étudiées

Dans le cadre de cette thèse, nous avons étudié deux espèces proches de busards. Ces dernières se ressemblent mais diffèrent aussi sur certains points que nous allons rappeler. Concernant les stratégies alimentaires, les deux espèces diffèrent sur plusieurs paramètres. Tout d'abord, le Busard cendré est une espèce à tendance spécialiste alors que le Busard des roseaux est une espèce à tendance généraliste (Ingenbleek et al. 2004). La première se nourrit en effet essentiellement de micromammifères, ressource pauvre en caroténoïdes, alors que la seconde consomme un spectre alimentaire beaucoup plus large, contenant notamment des reptiles, des insectes et des passereaux, considérés quant à eux comme riches en caroténoïdes (Goodwin 1984). Il peut donc apparaître, à travers cet aspect alimentaire, des différences quant à la disponibilité de caroténoïdes dans la nourriture et par conséquent des différences quant au niveau d'expression des traits à base de caroténoïdes. Par ailleurs, comme nous l'avons vu, le Busard des roseaux est fortement charognard en période hivernale alors que le Busard cendré ne l'est pas du tout. Il peut donc en résulter des différences entre les deux espèces, concernant la stimulation et/ou l'état du système immunitaire, celui du Busard des roseaux étant, à priori, plus stimulé de part son aspect charognard (Blount et al. 2003). Enfin, il est à noter que le Busard cendré est un migrateur strict alors que le Busard des roseaux est plutôt sédentaire, ou tout du moins les populations étudiées dans le cadre de ce travail. Ces caractéristiques spécifiques peuvent donc engendrer des différences quant aux besoins énergétiques des individus, les Busard cendré devant accumuler de forte réserve ou bien encore maximiser la qualité de leur plumage avant leur départ en migration, et par conséquent modifier leur besoins en terme quantité (i.e. énergie) et/ou de qualité (i.e. pigments caroténoïdes et mélanine). Concernant les interactions sociales, les deux espèces diffèrent assez peu. En effet, elles sont toutes les deux de semi coloniales à solitaires, les Busard cendré ayant une tendance plutôt coloniale et les Busard des roseaux ayant une tendance plutôt solitaire. Par ailleurs, ces deux espèces font toutes les deux de la défense active de groupe à la fois sur les colonies de reproduction et sur les dortoirs. Ces dernières ont donc vraisemblablement le même type d'interactions sociales, et surtout sont soumises, à priori, aux mêmes contraintes et aux mêmes pressions de sélection.

Pour ce qui relève de la coloration de plumage, les deux espèces présentent un dimorphisme sexuel marqué, mâle et femelle présentant des morphes distincts. Par ailleurs, chez les deux espèces, les juvéniles mâles présentent des plumages de type femelle (« *juvenile-mimicry hypothesis* »), encore appelé maturation de plumage retardé (« *delayed plumage maturation* »; Rohwer 1978), qui leur permettent de réduire les conflits avec les mâles matures. Cependant, comme nous l'avons vu, chez les Busard des roseaux, il existe

également des mâles adultes arborant ce type de plumage, ce qui n'est pas le cas chez le Busard cendré. Pour finir, il est à noter que chez le Busard cendré, il existe de nombreux cas de mélanisme, notamment chez certaines populations espagnoles, qui sont plus rares chez le Busard des roseaux.

3.2. Origine, maintien et fonction de quelques signaux colorés chez les busards

On le voit donc, les busards présentent des patrons colorés que l'on retrouve chez un grand nombre de rapaces (parties nues jaunes, polymorphisme de coloration, présence de mélanine etc.) mais aussi des particularités, soient propres aux busards (très fort dichromatisme sexuel), soient propres aux espèces que nous allons étudier (polymorphisme de phase, évolution de la coloration avec l'âge). Notre objectif principal dans ce travail de thèse a été 1/ de décrire ces patrons de coloration ; 2/ d'identifier la fonction des traits colorés, à la fois ceux exprimés à partir de caroténoïdes et d'ultraviolets, et ceux exprimés à partir de mélanine ; 3/ de comprendre l'existence et le maintien du polymorphisme.

3.2.1 Traits ou signaux colorés ?

Dans le cas des espèces présentant simultanément plusieurs traits colorés produits par différents mécanismes, la question se pose souvent de savoir en premier lieu, si ces différents traits sont tous réellement utilisés comme signaux, puis si ces traits colorés servent les mêmes fonctions. En effet, les oiseaux et les rapaces en particulier, présentent généralement une multiplicité de traits colorés au niveau individuel. Ces traits ont-ils un contenu informatif, quel est-il, et quel est l'effet de cette information sur les receveurs, sont les questions classiques auxquelles on doit répondre. Pour ce faire, j'ai choisi une approche expérimentale plutôt qu'empirique, permettant d'appréhender la signification des signaux de manière plus directe.

3.2.2 Une même fonction pour plusieurs signaux colorés ?

Par ailleurs, s'il s'avère que tous les traits colorés des individus sont réellement utilisés comme signaux, c'est-à-dire qu'ils sont tous fonctionnels, il devient intéressant de savoir si les fonctions sous-jacentes associées à ces signaux agissent différemment selon la nature des interactions (sociales, sexuelles etc.) que l'individu entretient avec d'autres individus.

3.2.3 Fonction du polymorphisme ?

S'il existe un avantage pour chaque morphe dans un milieu donné, nous nous attendons à ce que les milieux fréquentés par chacun des morphes mâles diffèrent, si ce n'est pas en qualité, du moins en fréquence d'utilisation. Si la stratégie du morphe 'marron' consiste à imiter les femelles (« *female mimicry hypothesis* »), alors l'utilisation des divers milieux devrait ressembler davantage à celle des femelles qu'à celle des mâles 'gris', ou bien les mâles marrons seront moins harcelés dans les conflits sociaux dans l'hypothèse où la coloration fonctionne comme un signal régulant les interactions de dominance. On peut également émettre l'hypothèse que les deux morphes mâles devraient se distinguer dans le nombre d'interaction qu'ils perdent ou gagnent sur les sites d'alimentation. Si la coloration informe

sur la qualité de l'individu et que cette qualité est croissante avec l'éclaircissement du plumage chez les deux sexes (par exemple si le plumage s'éclaircit avec l'âge), alors les appariements devraient être assortatifs : les mâles 'gris' et les femelles claires ensemble et les individus sombres ensemble. En outre, si les territoires de reproduction sont en quantité limitée, les individus clairs devraient être favorisés dans l'accès à la reproduction, donc surreprésentés dans les couples. C'est précisément autour de ce type de questions que j'ai organisé mon travail.

3.3 Structure et organisation du manuscrit

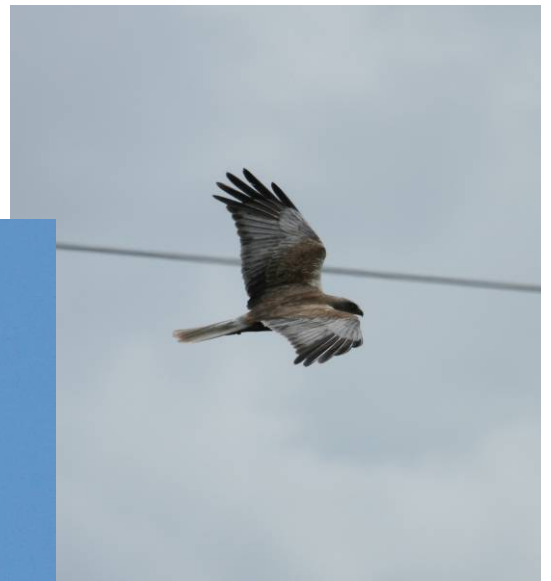
Dans le cadre de cette thèse, je me suis donc intéressée à l'étude des variabilités concernant les différents traits colorés présents chez deux espèces proches de rapaces en particulier, le Busard cendré *Circus pygargus* et le Busard des roseaux *Circus aeruginosus*, afin de comprendre d'une part, les différentes fonctions potentiellement associées à ces traits colorés et d'autre part, comment ces signaux sont utilisés à différents niveaux de communication sociale.

Sur la forme, il s'agira plutôt de résultats commentés qui vont se structurer en trois parties distinctes traitant du polymorphisme, puis d'une part des signaux colorés à base de mélanine et d'autre part des signaux colorés à base de caroténoïdes et de réflectance dans les ultraviolets. La partie traitant des signaux à base de mélanine ne considèrera que le Busard des roseaux. Chaque partie va contenir plusieurs sous parties traitant d'une problématique spécifique. Les résultats présentés ci-dessous sont tous issus d'articles publiés, soumis, ou en préparation, exceptés ceux du chapitre 5.1 qui sont issus des travaux de la thèse, mais qui n'ont pas encore donné lieu à des publications. Les résultats concernant les données non encore publiées feront l'objet d'une analyse plus poussée que ceux présentés en référence à des articles déjà rédigés. En effet, les résultats présentés ci-dessous se veulent très succins et j'invite les lecteurs à consulter les articles qui font directement suites à la partie résultats commentés.

Par ailleurs par soucis de clarté, toutes les méthodes qui font référence implicitement la présentation de ces résultats sont explicités en détails dans la partie « Espèces étudiées, sites et méthodes » de la thèse ou plus spécifiquement dans les articles eux-mêmes. De même, nous avons choisi de ne pas présenter les tests statistiques dans les résultats commentés lorsque ceux-ci étaient accessibles dans les articles.

IV

ESPECES ETUDIEES – SITES ET METHODES



IV. ESPECES ETUDIEES, SITES ET METHODES

4.1 Dans le genre *Circus*...

Selon les phylogénies utilisées, il est reconnu de 13 à 16 espèces de busards à travers le monde (del Hoyo et al. 1994; Simmons 2000). Elles sont réparties de manière homogène sur l'ensemble des continents, à l'exception notable de l'Afrique où les trois espèces nicheuses présentes n'occupent qu'une toute petite partie du continent (Brown & Amadon 1968). L'évolution des busards est profondément marquée par l'occupation des milieux ouverts, landes humides ou sèches, marais, régénérations forestières ou plaines céréalières. Pour occuper ces milieux, les busards nichent à même le sol au sein d'une végétation de type herbacé, contrairement aux autres espèces de rapaces, principalement arboricoles ou rupestres.

Par ailleurs, de nombreuses espèces de busards se regroupent dans des gîtes nocturnes, encore appelés dortoirs, pour passer la nuit (Simmons 2000). Ces dortoirs sont le plus généralement formés au sol, mais certains dortoirs peuvent également se former dans les arbres, notamment chez l'espèce *C. aeruginosus* (Bavoux et al. 1997). Décidément atypiques parmi les Accipitriiformes, les busards adoptent fréquemment un système d'appariement polygyne, avec comme extrêmes, certains mâles de Busard Saint-Martin *C. cyaneus* pouvant monopoliser jusqu'à huit femelles (Picozzi 1994). De façon intéressante, l'occurrence de la polygynie peut différer entre populations, et fortement varier dans le temps au sein d'une même population (Simmons 2000). Les différentes hypothèses à même de promouvoir un tel système d'appariement n'ont malheureusement pas fait l'objet d'études approfondies jusqu'à maintenant. Cependant il a été montré que, sous certaines conditions, la présence de ce système d'appariement chez l'espèce *C. aeruginosus* pouvait notamment, et en partie, expliquer une inversion du biais de dispersion, en faveur des mâles, dans certaines populations (Sternalski et al. 2008 – **Annexe II**). Autre caractéristique du genre, de spectaculaires parades aériennes sont observées chez toutes les espèces. Par ailleurs, pour pallier au manque de perchoirs, les busards ont développé des passages de proies aériennes entre les deux partenaires d'un couple, donnant lieu à un spectacle d'une adresse remarquable. La technique de chasse commune au genre *Circus*, basée sur des perceptions auditive et/ou visuelle, consiste à sillonner des milieux ouverts en vol battu, lentement et à faible hauteur (< 5 m).

4.1.2 ...Le Busard cendré *Circus pygargus*

La distribution du Busard cendré est centrée sur le Paléarctique occidental (Cramp & Simmons 1980; del Hoyo et al. 1994). Avec une population totale estimée à moins de 100 000 couples, cette espèce n'est pas considérée comme menacée à l'échelle mondiale (Ferguson-Lees & Christie 2001; BirdLife International 2004). En Europe de l'Ouest néanmoins, la proportion croissante de nidification dans des milieux soumis à une forte pression anthropique (majoritaire dans les deux pays qui accueillent plus des deux tiers des couples de cette région, l'Espagne et la France), devrait conduire à une surveillance accrue de l'espèce (Millon et al. 2004; Millon & Bretagnolle 2004; Fig. 4.1).

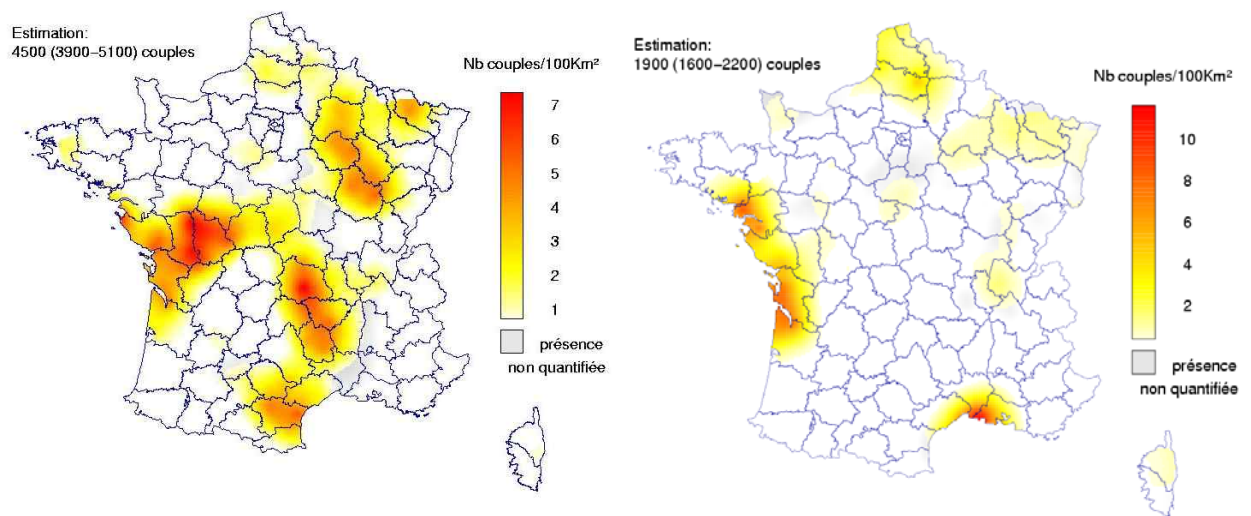


Figure 4.1. Abondance et distribution du (gauche) Busard cendré et du (droite) Busard des roseaux, d'après une carte réalisée par le CNRS de Chizé à partir de l'enquête Rapaces 2000 (Thiollay & Bretagnolle 2004).

(left) Montagu's harrier and (right) Marsh harrier distribution in France. Adapted from Thiollay & Bretagnolle (2004).

Migrateur trans-saharien strict, le Busard cendré ne fréquente ses sites de reproduction d'Europe de l'Ouest que cinq mois par an, entre avril et août. Les quartiers d'hivernage de ces populations se situent probablement dans la zone sahélienne, constat corroboré à la fois par les reprises de bagues (Garcia & Arroyo 1998), l'observation de dortoirs hivernaux importants (Cormier & Baillon 1991), et par la pose de plusieurs balises ARGOS® sur des oiseaux depuis la Hollande (Ben Koks *comm. pers.*). Son régime alimentaire pendant cette période reste mal connu mais serait composé pour l'essentiel de criquet (Cormier & Baillon 1991; Arroyo et al. 1995). Par ailleurs, certaines études ont été menées afin de caractériser les dimensions et l'utilisation de l'espace des Busards cendré, et notamment des mâles, lors de leur retour sur les sites de reproduction. Il a été ainsi démontré que dans le centre ouest de France (i.e. sur le site d'étude décrit ultérieurement), les mâles établissent en moyenne un domaine vital qui s'étend sur environ 1400 ha (polygone convexe minimal) avec un rayon d'action maximal de l'ordre de 5 km ($n = 14$; Salamolard 1997; Cornulier & Bretagnolle *unpub. data*).

Le Busard cendré est un rapace de petite taille (envergure : 102-123 cm ; Ferguson-Lees & Christie 2001), qui présente un dichromatisme sexuel accompagné d'un dimorphisme sexuel inverse : les femelles, à peine plus grande que le mâle en envergure, sont en revanche sensiblement plus lourdes (masse moyenne \pm écart-type : 273 ± 20 g, $n = 79$ mâles ; 335 ± 29 g, $n = 119$ femelles). Le dimorphisme sexuel de masse à l'âge adulte se signale déjà chez les poussins à la fin de la période d'élevage (Millon & Bretagnolle 2005).

Le Busard cendré est un rapace semi colonial qui niche ordinairement en colonies, mais qui peut également s'établir solitairement. Le système d'appariement polygyne est restreint aux années fastes en terme de nourriture et ne concerne sans doute pas plus de 10% des individus. Des cas de polygynie comme de polyandrie ont été notés sur notre site d'étude. Si la monogamie au sein d'une saison de reproduction est la règle, les Busards cendré ne

restent pas fidèles à leur partenaire d'une année à l'autre, et semblent même rechercher activement des individus différents pour s'apparier (Arroyo et al. 2004). L'âge de première reproduction diffère entre les sexes. Les mâles ne sont pas capables de se reproduire avant l'âge de deux ans et passent leur première saison de reproduction avec une livrée principalement juvénile, très proche de celle d'une femelle. Les femelles quant à elles, peuvent entamer une première reproduction dès l'âge d'un an et ne sont distinguables à distance des femelles plus âgées, que par les restes de plumage juvénile (au niveau des rémiges secondaires principalement). Les rôles parentaux chez cette espèce sont clairement définis et très peu recouvrant entre mâle et femelle. Le mâle fournit l'essentiel des proies nécessaires à sa partenaire et à sa nichée, et ce, tout au long de la période de reproduction. Par ailleurs, l'incubation est assurée à 100% par la femelle, dont la participation lors de l'élevage des jeunes se limitera à leur protection contre les intempéries et leur défense face aux prédateurs

Prédateur opportuniste, le Busard cendré est connu pour se spécialiser localement sur une proie particulièrement profitable : les levrauts en Espagne, les petits rongeurs en France, en Allemagne ou en Hollande (Arroyo 1997; Salamolard et al. 2000; Millon et al. 2002). Dans ces régions, son succès reproducteur est directement lié à l'abondance de ces proies dans son régime alimentaire. Dans d'autres, comme le sud de la France, il apparaît plutôt comme un prédateur généraliste (Schipper 1973). Sur une bonne partie de sa distribution en France, le Busard cendré est considéré comme un prédateur spécialiste du Campagnol des champs *Microtus arvalis*. Sur le site d'étude, le campagnol des champs représente, respectivement, de 94% à 53.6% de la biomasse ingérée par l'espèce, au cours d'un cycle complet de la proie, et cette proportion est positivement corrélée avec le succès reproducteur (Salamolard et al. 2000). Le reste de son régime se compose pour l'essentiel d'orthoptères (Sauterelle verte et grillons) et de passereaux de petite taille (Alouette des champs *Alauda arvensis* principalement).

4.1.2 ...et Le Busard des roseaux *Circus aeruginosus*

Le Busard des roseaux, comme le Busard cendré, fait partie des trois espèces de busards nidifiant régulièrement en France, avec le Busard Saint-Martin *C. cyaneus* (Yeatman-Berthelot & Jarry 1995). L'espèce *aeruginosus*, classée dans la catégorie faunistique paléarctique, couvre une grande partie de l'Europe, du pourtour méditerranéen à la Scandinavie, et s'étend à l'est jusqu'en Asie (Bavoux & Burneleau 2004). En France, elle se distribue en grande partie du Morbihan à l'estuaire de la Gironde, dans la région Nord-Pas-de-Calais et la Somme, sur la côte méditerranéenne de l'Hérault aux Bouches-du-Rhône, et de façon plus diffuse dans l'Est et le Centre (Bavoux & Burneleau 2004). La population est estimée à 1 600-2 200 couples nicheurs (Fig. 4.1; Bavoux & Burneleau 2004), avec moins de 10% de l'effectif nicheur européen présent en France (Rocamora & Yeatman-Berthelot 1999). À l'heure actuelle, le Busard des roseaux est donc, de loin, le plus rare des busards nichant en France, mais comme le Busard cendré, cette espèce n'est pas considérée comme menacée à l'échelle mondiale. Excepté les populations du Sud et de l'Ouest, cette espèce est migratrice (Rocamora & Yeatman-Berthelot 1999), et les deux populations étudiées au cours de ce travail sont sédentaires.

Plusieurs études ont estimé la superficie du domaine vital occupé par les Busards des roseaux, et notamment dans le Marais de Brouage (un des sites d'étude de l'espèce), à partir de données de radio-pistage et de méthode d'estimation basée sur les kernels. Par ailleurs, il a également été démontré que la population de Busard des roseaux du Marais de Brouage était fortement philopatrice, et présentait de faibles distances de dispersion de naissance, mais

biaisée en faveur des mâles (Sternalski et al. 2008 – **Annexe II**), contrairement à la tendance générale chez les oiseaux d'une dispersion biaisée en faveur des femelles (Greenwood 1980).

Le Busard des roseaux est un rapace de taille moyenne (envergure : 115-145 cm ; Ferguson-Lees & Christie 2001), surpassant en taille et en masse l'espèce *pygargus*. Cette espèce, comme le Busard cendré, présente un dichromatisme sexuel marqué (Fig. 3.3), et comme nous le verrons plus en détail dans la suite de l'exposé, un très fort polymorphisme de plumage, à la fois inter et intra sexuel. Ce dichromatisme est également accompagné d'un dimorphisme sexuel inverse (masse moyenne \pm écart-type : 609 ± 55 g, $n = 213$ mâles ; 814 ± 78 g, $n = 121$ femelles ; Bavoux et al. 2006), déjà détectable chez les poussins à la fin de la période d'élevage. Le Busard des roseaux est inféodé aux régions humides envahies de végétation palustre comme les milieux inondés riches en roselières (Phragmites ou Typhas à feuilles étroites et à feuilles larges *Typha angustifolia* et *T. latifolia*) présents dans les marais, mais se retrouve également dans des milieux plus secs comme les champs cultivés ou les friches (Bavoux et al. 1988; Clarke 1995). Cependant, depuis les années 1970, on peut également la retrouver nicheuse dans des milieux plus atypiques, tels que les milieux céréaliers ou parfois même, sporadiquement en forêt, sur des sites de nidification arboricoles (Augiron et al. 2007 – **Annexe I**).

Ces oiseaux présentent un comportement plutôt grégaire, sauf en période de reproduction où ils deviennent beaucoup plus territoriaux (Bavoux et al. 1995). Le Busard des roseaux présente également de la polygamie relativement courante (Simmons 1995), qui peut, comme nous l'avons vu, influencer les patrons de distance de dispersion de certaines populations (Sternalski et al. 2008 – **Annexe II**). Les femelles, plus précoces que les mâles, se reproduisent généralement dès l'âge d'un an, les mâles pas avant l'âge de deux ans. Comme chez le Busard cendré, les mâles pourvoient au nourrissage de la femelle et des jeunes, ainsi qu'à la défense du territoire. Les Busards des roseaux sont des prédateurs généralistes qui peuvent montrer des tendances spécialistes lorsque l'abondance d'une proie le permet (Clarke 1995). Par exemple dans le Marais de Brouage, ils présentent un comportement très nécrophage et se nourrissent essentiellement de cadavres de Ragondin (*Myocastor coypus*). Ces rapaces possèdent toutefois un spectre alimentaire très large surtout en période de reproduction et peuvent consommer des proies très variées (Bavoux et al. 1990; Clarke 1995). Cet opportunisme souligne donc une grande plasticité de l'espèce face aux conditions locales et temporelles d'abondance des ressources, et la rend sans doute moins dépendante des fluctuations cycliques d'une espèce-proie que d'autres espèces, comme le Busard cendré (Bavoux et al. 1990; Clarke 1995; Salamolard 1997).

4.2 Sites d'étude

4.2.1 Site d'étude du Busard cendré : la plaine céréalière des Deux Sèvres

La distribution du Busard cendré en France se répartit en trois pôles distincts : les plaines du nord-est, une seconde zone qui s'étend depuis le nord du Massif Central jusqu'aux garrigues du Roussillon et enfin, les plaines du centre ouest (Millon et al. 2004). Ces dernières forment le pôle le plus important du point de vue numérique avec près de 800 couples pour la seule région Poitou-Charentes. Le site d'étude sur lequel repose ce travail sur l'espèce *pygargus* est localisé au sein de cette région. Cette zone est répartie sur 340 km² de plaine céréalière intensive, dans le sud du département des Deux-Sèvres (centrée géographiquement sur 46.21°N, 0.38°W ; mentionnée comme CEBC dans la suite du document ; Fig. 4.2). A

l'origine très bocagère et essentiellement dédiée à un système de polyculture-élevage extensif au sortir de la seconde guerre mondiale, cette plaine s'est peu à peu transformée sous l'impulsion des politiques agricoles successives. A l'heure actuelle, cette plaine est dominée par une rotation blé-colza-blé-tournesol, avec des surfaces pérennes (luzerne, herbage, pâture) représentant moins de 15% de sa surface. La majorité des nids de Busard cendré (84%, $n = 565$) sont localisés dans des parcelles de blé. Les parcelles de ray-grass, luzerne, colza ou orge d'hiver composent les autres milieux de nidification. Ainsi, la disponibilité des sites propices à la nidification dans les Deux-Sèvres ne s'avère pas limitante. La distribution des nids et des colonies est néanmoins fortement contrainte par la répartition des villages et autres zones d'activité humaine, que les busards ont tendance à éviter (≈ 500 m ; Cornulier & Bretagnolle 2006).

4.2.2 Sites d'étude du Busard des roseaux

La distribution du Busard des roseaux en France, se répartie en grande partie du Morbihan à l'estuaire de la Gironde, avec de fortes densités dans les marais charentais, dans la région Nord-Pas-de-Calais et la Somme, sur la côte méditerranéenne de l'Hérault aux Bouches-du-Rhône, et de façon plus diffuse dans l'Est et le Centre (Bavoux & Burneleau 2004). Le travail effectué sur l'espèce *aeruginosus* au cours de cette thèse a été centré sur deux populations distinctes de Busard des roseaux, toutes deux situées dans les marais charentais, l'une dans le Marais de Brouage et la seconde, dans le Marais Poitevin. Ces deux habitats varient à la fois en type de milieux disponibles à la nidification et en type de ressources alimentaires disponibles. Par ailleurs, il faut rappeler que sur ces deux sites d'étude, les populations sont sédentaires et donc accessibles en période hivernale.

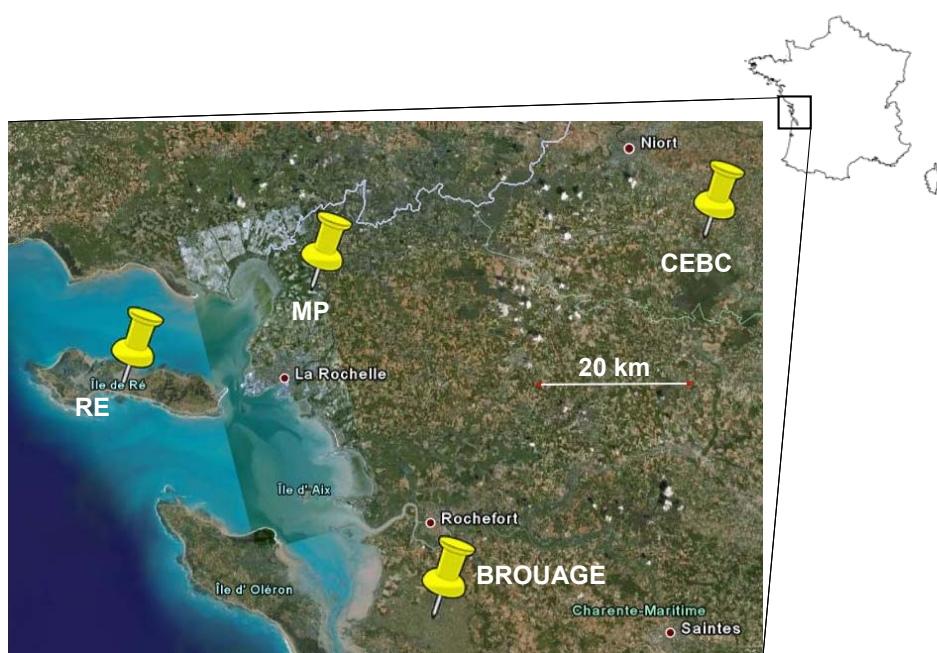


Figure. 4.2. Carte de la zone d'étude.
Map of the study area

Le Marais de Brouage

Le Marais de Brouage (centré géographiquement sur 45.53°N, 01.07°W, mentionné comme Brouage dans la suite du document ; Fig. 4.2) fait partie des Marais de l'Ouest, qui

correspondent à une zone côtière plus ou moins profonde limitée au nord par l'embouchure de la Vilaine et au sud par la Gironde. Il est situé à quelque 30 km au sud de La Rochelle et occupe une superficie d'environ 120 km² entre les estuaires de la Charente au nord et de la Seudre au sud, faisant face à l'île d'Oléron. L'action simultanée au cours du temps de phénomènes géologiques et anthropiques (création de salines) a fait du Marais de Brouage, un marais doux très morcelé présentant un microrelief de creux inondables et de bosses ainsi que de nombreuses zones de prairies naturelles (90 %) méso hygrophiles à hygrophiles sub-halophiles, et quelques zones de cultures (blé, maïs) et de friches. Il est parsemé de nombreuses roselières de taille variable, et c'est principalement dans ce type de milieu que la population de Busard des roseaux niche, et ce, en très forte densité (ex : 35 pontes découvertes sur 15,6 km², Bavoux & Burneleau 2004).

Cette zone d'étude est caractérisée par une très grande disponibilité et variabilité de ressources alimentaires. En effet, il faut souligner d'une part la présence d'une espèce invasive dans le milieu, le ragondin, qui prolifère sur le site et dont les cadavres parsemant le marais composent environ un tiers du régime alimentaire du Busard des roseaux en période hivernale (Ingenbleek et al. 2004). D'autre part, en période de reproduction, le Marais de Brouage étant très riche en diversité faunistique, la population se nourrit de proies très variées disponibles dans le milieu, telles que des insectes, passereaux, poissons, reptiles, amphibien et micromammifères (Bavoux et al. 1990; Clarke 1995).

Le Marais Poitevin : un habitat anthropisé

La zone d'étude du Marais Poitevin, quant à elle, s'étend sur une superficie d'environ 200 km² (centré géographiquement sur 46.18°N, 00.59°W ; mentionné comme Marais Poitevin ou MP dans la suite du document ; Fig. 4.2), et se situe entre la Rochelle et le Marais de Brouage. Celle-ci se compose essentiellement de zones cultivées telles que blé, orge et maïs. Sur ce site d'étude, la population se trouve en densité plus faible que dans le Marais de Brouage, niche principalement dans un milieu céréalier (blé) et se nourrit essentiellement de campagnols, comme son voisin le Busard cendré. L'étude sur la population de Busard des roseaux occupant le Marais poitevin n'a débuté qu'il y a deux ans, en 2007.

L'Île de Ré

Enfin, citons le site d'étude de l'île de Ré, faisant face à la Rochelle et s'étendant sur 85 km² (centrée géographiquement sur 46.12°N, 01.26°W ; mentionnée comme Ré dans la suite du document ; Fig. 4.2), sur lequel un suivi démographique de la population de Busard des roseaux a été mis en place en 2006, mais pour lequel nous ne présenterons pas les données obtenues durant ces trois années. Brièvement, l'Île de Ré se compose principalement de grandes friches utilisées pour la conchyliculture, l'aquaculture et l'élevage, ainsi que de nombreux marais salants encore en activité sur l'île et dans lesquels la population de busard niche principalement. Il est cependant à noter que plusieurs couples ont été trouvés nicheurs en forêt, et notamment dans des arbres (Augiron et al. 2007- **Annexe I**). Le régime alimentaire de cette population se compose principalement de lapins (*Oryctolagus cuniculus*), espèce proie proliférant sur l'île, mais également d'autres proies plus variées telles que des insectes, passereaux, reptiles et poissons.

4.3 Méthodologies particulières utilisées au cours du travail de thèse

4.3.1 Spectrophotométrie

Ayant largement employé cette méthode dans le cadre de cette thèse, je rappelle ici quelques concepts clef employés en spectrophotométrie et en optique au sens large, permettant d'améliorer la compréhension des résultats obtenus dans les articles traitant des signaux colorés à base de caroténoïdes et de réflectance dans les ultraviolets. La vision des couleurs est un phénomène psychophysique qui existe seulement dans notre esprit (voir par exemple Wyszecki & Stiles 1982; Thompson et al. 1992), et pour laquelle la couleur d'un objet ne dépend pas seulement de la quantité relative des différentes longueur d'ondes émises, reflétées ou transmises par la lumière, mais également des propriétés sensorielles de l'observateur. La sensation de couleur provient des différentes stimulations de plusieurs types de photorécepteurs localisés dans la rétine de l'œil. Chaque type de cône renvoie une production (transmise au cerveau), et ce sont les relatives différences entre ces sorties sur un point particulier de la rétine qui soulignent la sensation de couleur. Ainsi, il s'ensuit que les espèces avec différentes sensibilité de récepteurs (ex : leurs cônes sont sensibles à différentes longueur d'onde de la lumière), ou ceux comparant les informations reçues des récepteurs de différente manière, vont voir les couleurs d'un objet, différemment.

Notion de lumière et de spectre

La lumière désigne les ondes électromagnétiques visibles par l'œil et est constituée par un flux de photons. Les photons agissent à la manière d'ondes ou de particules, et possède chacun, une longueur d'onde (λ , nanomètres = 10^{-9} m), une fréquence et une énergie caractéristique. Un spectre $Q(\lambda)$ peut se définir comme la distribution d'une quantité de photons, par unité de surface et unité de temps, le long d'un intervalle de longueurs d'ondes. Chez la plupart des vertébrés, le spectre visible s'étend de 400 à 700 nm, alors que pour une grande majorité d'oiseaux et la plupart des arthropodes, ce spectre s'étend de 300 à 700 nm, intégrant ainsi les longueurs d'onde correspondant aux ultraviolets, invisibles par l'Homme (Fig. 4.3).

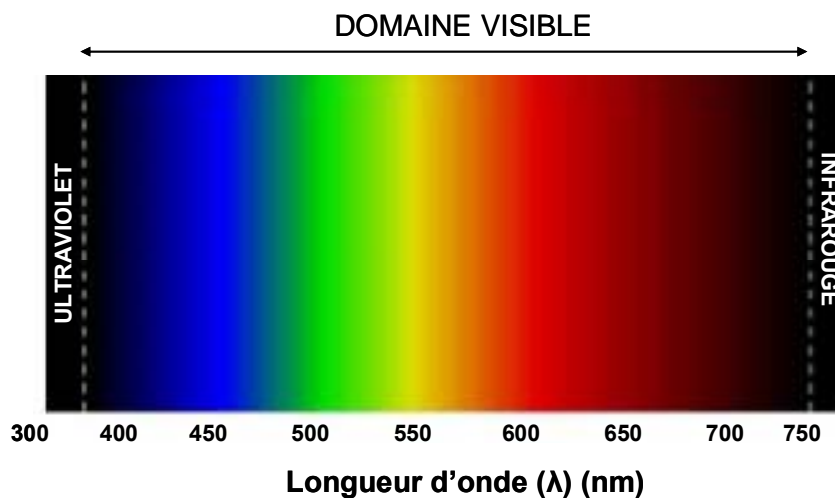


Figure 4.3. Spectre de la lumière
Light spectrum

Notion de couleur

La couleur, ou plus précisément le spectre lumineux qui atteint la surface de l'œil, n'est pas une propriété intrinsèque des objets ou des organismes, mais plutôt une sensation dépendant de quatre paramètres : l'intensité de la lumière ambiante qui atteint l'objet ou l'organisme, le spectre de réflectance de cet objet ou de cet organisme, la transmission de ce spectre dans un milieu particulier (ex : air ou liquide) et enfin la sensibilité neuronale du receveur (Endler 1990; Andersson & Prager 2006). Ainsi, pour une longueur d'onde donnée λ , l'intensité de la lumière (Q) atteignant l'œil est simplement le produit de la lumière ambiante (A), de la réflectance de l'objet (R), de la transmission du milieu (T) en fonction de la distance (x) à laquelle se trouve l'observateur et de sa sensibilité propre (S) (Fig. 4.4).

$$Q = A R T(x) S$$

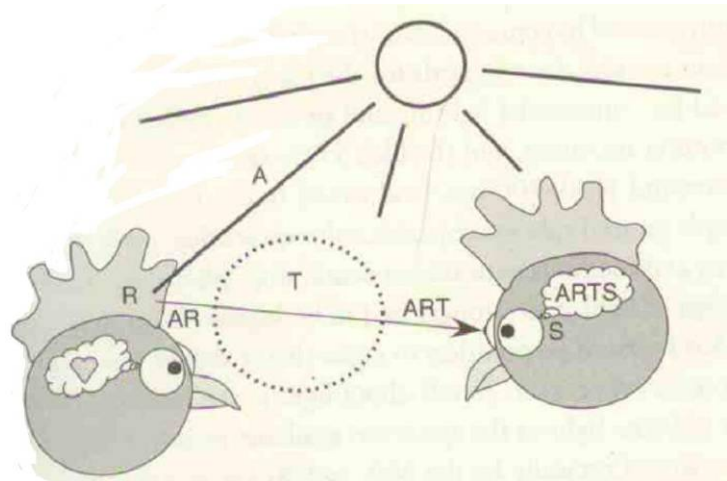


Figure 4.4. Principe ARTS de la communication visuelle. La couleur perçue par un observateur est le produit de la lumière ambiante (A), la réflectance (R), la transmission (T) et la sensibilité de l'observateur (S). Alors que la réflectance (R) est une propriété de l'émetteur, la radiance réfléchi (le produit AR) est le signal émis de la surface de l'émetteur. La fraction lumineuse qui est reçue par le receveur (ART) dépend de la distance (x) et de la transmission (T) du milieu. Tiré de Andersson & Prager (2006), adapté de Endler (1990).

The fine ARTS of color communication. The color perceived by the observer is a product of ambient light (A), reflectance R , transmittance (T), and receiver sensitivity (S). Whereas reflectance (R) is a property of the sender, the reflected radiance (the product AR) is the signal emitted from the surface of the sender. The fraction of this radiance that is carried to the receiver (ART) depends on distance and the transmittance (T) of the medium. From Andersson & Prager (2006), adapted from Endler (1990).

La sensation de couleur se définit généralement à travers trois paramètres, qui se calculent à partir des spectres de réflectance obtenus par spectrophotométrie et qui sont associés avec les propriétés physiques de la lumière. La *'brightness'*, ou clarté, d'un patch coloré se définit comme l'intensité de la lumière réfléchi par le patch. Elle correspond au niveau de gris dans un système en noir et blanc. Ce paramètre ne tient pas compte des longueurs d'onde dans lesquelles la réflexion se réalise : on dit qu'il représente l'aspect achromatique de la couleur (Endler 1990). Dans une version plus mathématique de la définition, la *brightness* est l'intégration de Q sur l'ensemble du spectre considéré, soit de 300 ou 400 à 700 nm, selon que l'on considère ou non les longueurs d'onde correspondant aux ultraviolets (Fig. 4.5). Le *'chroma'*, ou la saturation, est une mesure de la pureté ou de la saturation de la couleur (Endler 1990). Il représente le niveau de saturation de la couleur, comme par exemple l'intensité de la pigmentation pour une couleur à base pigmentaire (Inouye et al. 2001; Saks et al. 2003; Andersson & Prager 2006). Ce paramètre dépend de la forme du spectre de réflectance et varie selon la rapidité à laquelle l'intensité lumineuse change avec la longueur d'onde (Fig. 4.5). Le *'hue'*, ou la teinte, correspond à la tonalité de la couleur. C'est la notion

de couleur dans son acceptation commune du terme (ex : violet, bleu, vert, jaune, orange et rouge; Endler 1990). Ce dernier paramètre, comme le chroma, dépend de la forme du spectre lumineux et est corrélé avec la longueur d'onde à laquelle se trouve la réflectance maximale du spectre, ou pic de réflectance, ou avec la longueur d'onde à laquelle la variation de réflectance est la plus rapide (Fig. 4.5). Il est à noter que l'utilisation désormais courante de ces paramètres pour analyser la coloration est largement due à John Endler (1990).

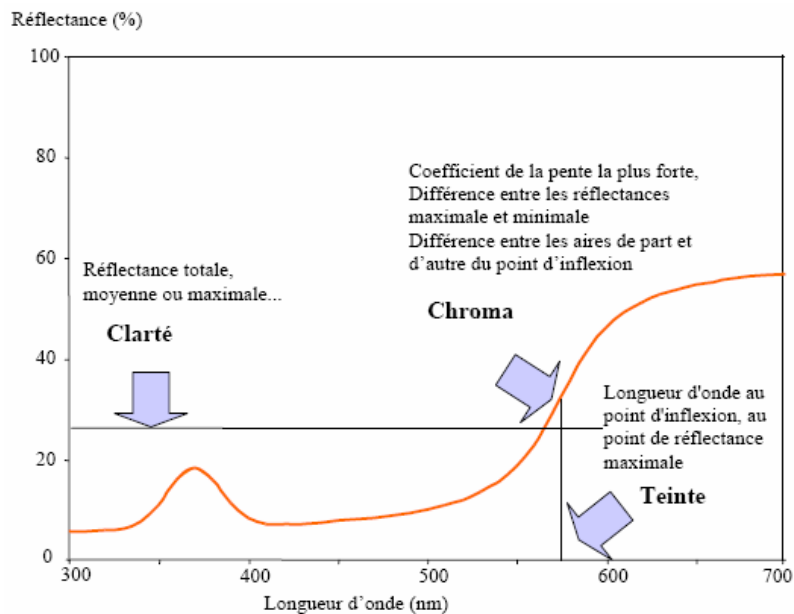


Figure 4.5. Définitions graphiques des trois paramètres obtenus des spectres de réflectance. Graphical definitions of the three spectral shape parameters.

La spectrophotométrie

La spectroscopie, ou spectrométrie, est l'étude scientifique des objets basée sur la lumière qu'ils émettent. Plus précisément, c'est l'étude du spectre d'un phénomène, c'est-à-dire l'étude de la répartition d'une onde ou d'un faisceau de particules en fonction de la fréquence ou de l'énergie. Le suffixe '-scopie' fait référence à l'observation visuelle alors que le suffixe '-métrie' fait référence à l'enregistrement d'un signal par un appareil. L'instrument de mesure permettant d'obtenir un spectre lumineux, à partir de l'enregistrement de l'intensité lumineuse à chaque longueur d'onde, est un spectrophotomètre. La spectrophotométrie est aujourd'hui largement répandue et utilisée comme un outil standard en écologie comportementale, ayant remplacé peu à peu les outils de mesure plus classiques de mesure des couleurs (mais également très subjectifs), tels que l'utilisation de charte colorimétrique (Faivre et al. 2001).

4.3.2 Méthode d'acquisition des données sur le polymorphisme de plumage

L'étude de la relation entre polymorphisme de plumage et avantages sélectifs potentiels en terme de prédation et/ou de succès reproducteur chez la population de Busard des roseaux du Marais de Brouage, n'ayant malheureusement pas encore donné lieu à une publication, je souhaiterais présenter ici les méthodes employées, à la fois pour récolter et analyser les données.

Caractérisation du plumage individuel

Pour décrire la diversité individuelle de plumage existant au sein de l'espèce *C. aeruginosus*, une codification, basée sur chacune des parties du corps pour lesquelles la coloration peut largement varier, à savoir la tête, le dessus, et le dessous des ailes, a été mise au point et utilisée dans le cadre de cette étude (Cf. Planche 2). Il est à noter que l'élaboration de cette codification a été largement restreinte en terme de complexité de coloration, aux vues des contraintes rencontrées sur le terrain, et plus particulièrement, liées à l'observation d'oiseaux posés ou en vol, mais généralement à longue distance et sur de brèves périodes de temps.

Les modalités de coloration du plumage, déterminées à partir de notre codification, ont été analysées avec des Analyses en Composantes Multiples (ACM), afin de détecter les associations les plus fréquentes entre les modalités des paramètres observés. Les valeurs des observations sur les axes factoriels ont ensuite été utilisées comme indicateur de la coloration du plumage des individus. Il est à noter que toutes les observations pour lesquelles les trois parties du plumage n'ont pu être codées ont été ôtées des analyses, ainsi que celles dont les effectifs étaient très faibles (<15).

Collecte des données sur les stratégies d'alimentation des individus

Les données concernant les stratégies d'alimentation des individus (i.e. localisation des lieux et des milieux de chasse et type de proies chassées) ont été récoltées dans le Marais de Brouage au cours de l'hiver 2006-07. Les données relatives à l'occupation du milieu des individus en chasse ont été recueillies au cours de transect standardisés, effectués en voiture et à faible vitesse (20km/h). L'agencement du réseau routier dans le Marais de Brouage et sa densité, ont permis de parcourir la quasi-totalité de la zone, facilitant le recueil des données et leur représentativité. Afin de localiser précisément la position des individus, la zone d'étude a été découpée par maillage en quadrats (500x500m). Le transect a été parcouru au moins une fois par semaine durant la période d'étude, soit un total de 40 transect. Au cours d'un transect, conducteur et passager ont observé tous les individus visibles à partir de la voiture à l'aide de jumelles, en notant la coloration du plumage (en se référant à la codification déjà décrite), l'activité (i.e. comportement de chasse, déplacement, transport de proie, attitude de l'oiseau (posé ou en vol)), le milieu dans lequel se trouvait l'individu et sa position sur la zone. Les observations, de durée variable selon l'activité des individus (de 5 secondes à 1 minute), furent réalisées jusqu'à une distance maximale de 800 m, les colorations du plumage étant difficiles à discerner au-delà de cette distance.

Collecte des données sur les relations de dominance liée à la coloration du plumage autour d'une source de nourriture

Les données concernant les relations de dominance s'établissant autour d'une source de nourriture ont été obtenues à partir de sites d'alimentation (i.e. des carcasses de ragondins) disposés par moi-même, sur 12 sites répartis dans le Marais de Brouage. Les ragondins étaient déposés la veille de l'observation pour laisser le temps aux busards de s'habituer au site. Les observations ont été réalisées par roulement, de quatre à cinq sites étant approvisionnés par semaine, à raison de un ou trois ragondins par sites, et ce, afin de tester l'influence de la densité de nourriture sur le comportement des individus. Les observations ont été accomplies à partir d'une voiture située de 100 à 200 m du site de nourrissage, avec une longue-vue (20-60x), et leurs durées ont été notées. Un individu se nourrissant d'un ragondin était suivi jusqu'à ce qu'il ne soit plus à proximité de la carcasse. Au cours de l'observation, plusieurs



Supplémentation en caroténoïdes



Mesure de la coloration de la cire du bec par charte colorimétrique



Variabilité inter individuelle de coloration



Pose d'une marque alaire



Mesure de la coloration de la cire du bec par spectrophotométrie



Mesure de l'épaisseur du patagium avec un spécimètre



Prise de sang



Mesure du tarse



Jeune oiseau marqué



Jeune poussin de Busard des roseaux

Planche 2. Quelques exemples de manipulations expérimentales effectuées durant le travail de terrain.
Some examples of manipulation performed during field work.

informations ont été notées, concernant l'individu se nourrissant sur le site (individu « focal ») et les individus avec lesquels il est entré en interaction : la coloration du plumage, le sexe, les éventuelles marques alaires et bagues des individus, et les comportements individuels liés à la dominance, la soumission ou l'agressivité. La durée d'une séance d'observation était d'une ou deux heures, mais l'observation d'un individu en particulier sur un site a pu varier de quelques minutes à presque deux heures. Ces observations ont été menées essentiellement pendant les hivers 2005-2006 et 2006-2007.

Collecte des données sur l'appariement assortatif

Les données concernant l'appariement entre individus ont été principalement récoltées dans le Marais Poitevin au cours de la saison de reproduction 2007 et en moindre mesure dans le Marais de Brouage au cours des saisons de reproduction 2006 et 2008. Des prospections ont été réalisées afin de localiser le plus exhaustivement possible les nids, et un suivi de la phénologie et du succès reproducteur a été réalisé pour chaque nid identifié à partir du nombre d'œufs pondus, du nombre d'œufs éclos et du nombre de jeunes à l'envol. Par ailleurs, les caractéristiques du plumage de chaque membre d'un couple ont été notées.

4.3.3 Méthodes expérimentales :

Plusieurs manipulations expérimentales ont été réalisées au cours de ce travail de thèse, que nous allons détailler ici (Cf. Planche 2).

Manipulation des nichées

Pour toutes les manipulations expérimentales concernant l'étude des signaux colorés à base de caroténoïdes, nous avons manipulé les poussins au nid, et je vais détailler ici, la procédure qui a été mise en place. Les nids ont été visités en moyenne toutes les semaines. A chaque visite au nid, nous avons noté plusieurs paramètres concernant les jeunes. Nous avons relevé leurs mesures biométriques, à savoir le poids (avec une balance ± 1 g), la longueur d'aile (avec un réglet ± 1 mm) et la longueur de tarse (avec un pied à coulisse ± 0.1 mm), et nous avons fait des prises de sang afin de les sexer génétiquement et afin de mesurer le taux de caroténoïdes circulant. Par ailleurs, la coloration des parties nues des jeunes a été notée.

Caractérisation des caroténoïdes, quantification et manipulation des colorations

Nous avons tout d'abord identifié les caroténoïdes circulants et présents dans les parties nues des jeunes busards, par chromatographie liquide à haute performance (HPLC). Celle-ci a révélé que les caroténoïdes présents dans les parties nues des busards étaient principalement la lutéine et la zéaxanthine, et en moindre mesure, la β -cryptoxanthine et le carotène (Fig. 4.6).

Par la suite, afin de manipuler la disponibilité en caroténoïdes pour les jeunes, nous avons procédé à des suppléments en caroténoïdes sous forme de solution liquide, que nous avons directement injecté dans le jabot des poussins. Cette solution liquide (Oro Glo liquid©, Kemin France SRL, Nantes) est composée de lutéine et de zéaxanthine (proportion relative [20:1, w/w]) à une concentration de 11mg/ml. Nous sommes donc confiants que cette forme de supplémentation est appropriée pour les poussins, car elle contient les deux caroténoïdes principaux, et en proportion similaire, présents chez les busards.

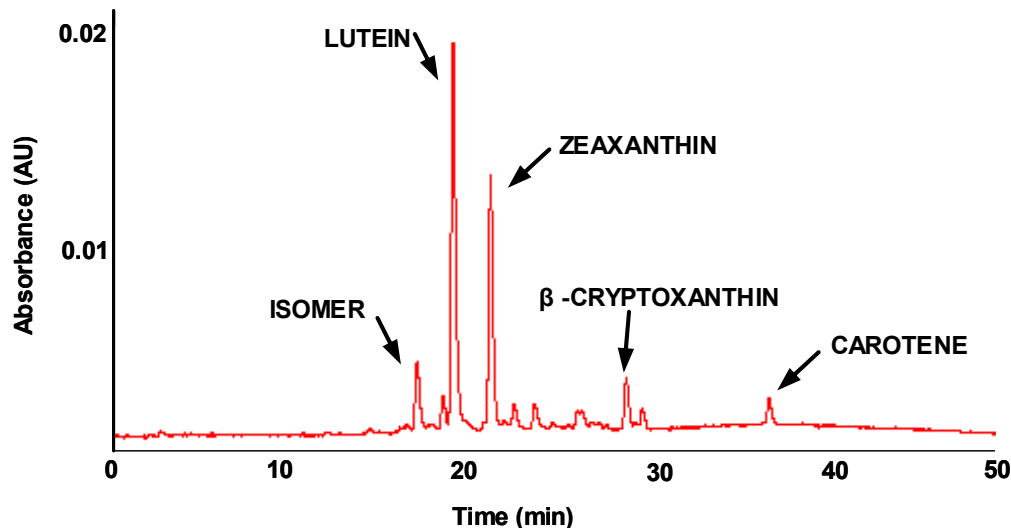


Figure 4.6. Spectre d'absorption à deux dimensions montrant le pattern des caroténoïdes circulants dans le sang, chez le Busard cendré. Le chromatographe obtenu par HPLC révèle l'existence de la lutéine et de la zéaxanthine comme pigments majoritaires, et de la β -cryptoxanthine et du carotène comme pigments mineurs.

Two-dimensional absorption spectrum showing the carotenoids pattern of plasma of Montagu's harrier. The chromatogram of HPLC results shows that three xanthophylls and one carotene were present in blood: lutein, zeaxanthin, β -cryptoxanthin (i.e xanthophylls) and carotene (i.e. carotene).

Mesure des colorations par charte colorimétrique et spectrophotométrie

Afin de caractériser les colorations des jeunes busards, nous avons utilisé une charte colorimétrique (Yolk Color Fan Roche©, Neuilly-sur-Seine, France). Celle-ci varie en coloration, des scores 0 (jaune très pâle) à 15 (orange), et la mesure des colorations des parties nues des jeunes s'est faite par comparaison directe de ces dernières avec la charte, et le score se rapprochant le plus de la coloration observée a été attribué au jeune. Nous avons par ailleurs mesuré les colorations des jeunes par spectrophotométrie.

Manipulation de la composante ultraviolet des colorations

Afin de manipuler la composante ultraviolet des colorations à base de caroténoïdes des poussins de busards, nous avons utilisé un filtre bloquant la réflectance de la lumière spécifiquement dans les ultraviolets, que nous avons appliqué directement sur les parties nues des jeunes (cire du bec et tarsi), et ce, à chaque visite au nid. Ce filtre a la consistance d'une crème solaire et se compose de crème à 85.5%, d'Eusolex® OCR à 7%, et d'Eusolex® T-AVO à 5% (Formulation Merck Chimie© SAS 189.02.12.04).

Expérimentation de manipulation de risque au dortoir

Afin d'étudier les mécanismes et les comportements liés à la défense de groupe ainsi que les caractéristiques individuelles des participants, nous avons mis en place une approche expérimentale, consistant à manipuler le risque de prédation associé aux dortoirs de Busard des roseaux. Pour ce faire, nous avons placé des leurres de prédateur variant, a priori, en dangerosité, à proximité des dortoirs et noté la réaction des oiseaux en terme de défense de groupe pour chaque test, ainsi que leurs caractéristiques individuelles.

Procédure expérimentale

Un total de 153 tests a été réalisé au cours des hivers 2005-06, 2006-07 et 2007-08. Nous avons utilisé trois types de leurres : une corneille manufacturée pour le moins dangereux, un grand-duc manufacturé et un renard empaillé pour le plus dangereux. Les corneilles et les renards sont communs sur la zone d'étude, alors que le grand-duc est absent, mais peut être reconnu comme l'image d'un prédateur (Veen et al. 2000). Une fois le leurre placé à proximité d'un dortoir, l'observateur remonte dans sa voiture et commence l'observation. Un test est déclaré positif, lorsque dans les 30 minutes qui suivent, un busard a survolé ou s'est approché à une distance d'environ 100 mètres du leurre, en présupposant que l'oiseau est capable de détecter le leurre à cette distance. Si aucun oiseau n'est passé, le test est déclaré négatif. Lorsqu'un test est déclaré positif, l'observation dure ensuite 15 minutes. Durant ce temps, nous avons noté, pour chaque oiseau, son âge, son sexe, ses caractéristiques de coloration de plumage et son comportement (voir dessous pour les catégories associées à ces comportements). Au bout de 15 min d'observation, quelque soit le résultat du test (si recrutement ou mobbing ont eu lieu ou non), nous enlevons discrètement le leurre.

Tests contrôles

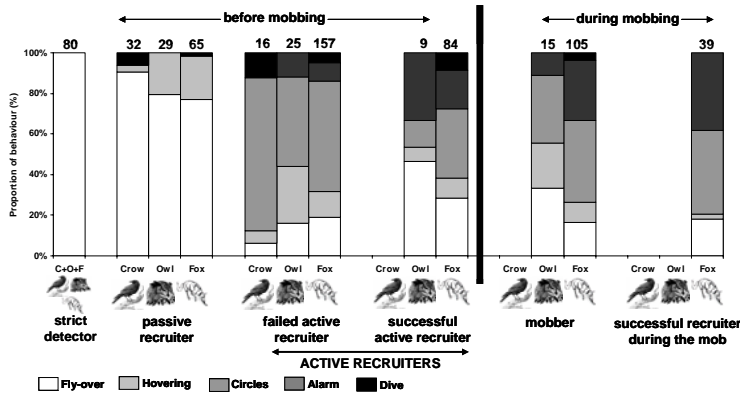
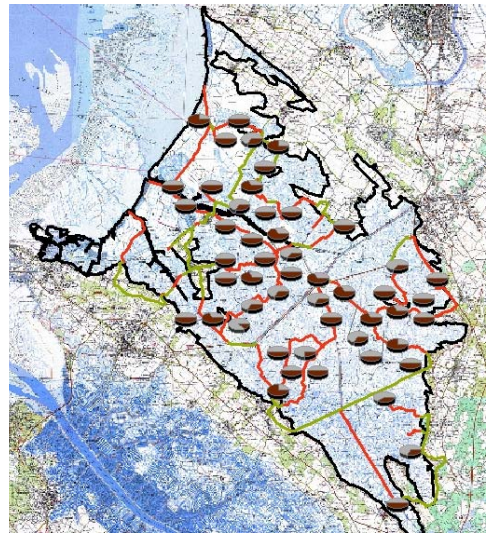
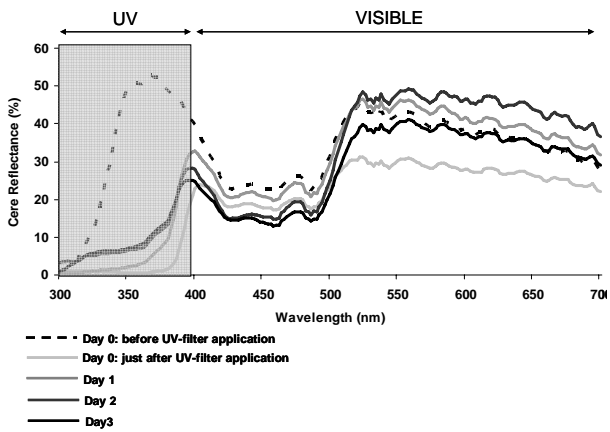
Nous avons tout d'abord effectué des tests qualifiés de contrôles, afin de tester que les oiseaux identifiaient bien les leurres comme des prédateurs, et ne réagissaient pas tout simplement à la présence d'un objet illicite à proximité du dortoir, et que le comportement de défense de groupe était bien restreint aux dortoirs. Pour ce faire, nous avons d'une part utilisé un chiffon rouge comme leurre contrôle au cours de quelques tests ($n = 6$), et d'autre part, nous avons placé le renard empaillé aléatoirement sur la zone d'étude, mais en prenant soin d'éviter de le placer à proximité d'un dortoir connu, et ce, en journée. Pour ces deux types de tests contrôle, la procédure expérimentale reste la même que celle énoncée précédemment.

Catégories des oiseaux, définitions des comportements

Au cours de chaque test, nous avons employé une terminologie précise, que nous ne redéfinirons pas dans la partie commentée des résultats. Etant intéressé par les séquences de comportements induisant le recrutement et le mobbing, nous avons porté une attention particulière à chaque étape de ces séquences. Une séquence typique implique un premier oiseau qui détecte le leurre, un oiseau (le même ou non) qui exécute des comportements destinés à recruter des conspécifiques (typiquement, à travers des cris d'alarme), en ensuite, un groupe de recrutés incluant les premiers oiseaux précédents. Nous avons classé les busards dans plusieurs catégories, basées sur l'ordre d'arrivée des individus et leur position durant le mobbing. L'oiseau est qualifié de détecteur (généralement le premier oiseau qui passe) lorsqu'il montre clairement qu'il a détecté le leurre ; l'oiseau est qualifié de recruteur (le même que le détecteur ou non), lorsqu'il exécute des comportements destinés à recruter des conspécifiques (la fonction présumée des cris d'alarme) : celui-ci peut soit réussir à induire le recrutement, au quel cas il est qualifié de recruteur actif, soit échouer dans le recrutement, au quel cas il est qualifié de recruteur passif ; enfin, les recrutés sont les individus qui participent à l'harassement du prédateur (et peuvent inclure les différents oiseaux définis précédemment s'ils participent au mobbing).

V

PRINCIPAUX RESULTATS COMMENTES



V. PRINCIPAUX RESULTATS COMMENTES

5. 1 Le polymorphisme de plumage, et sa fonction adaptative

Comme nous l'avons vu en introduction, il existe plusieurs hypothèses permettant d'expliquer l'évolution et le maintien du polymorphisme de plumage chez les oiseaux, et chez les rapaces en particulier. Dans le cadre du travail effectué dans cette thèse, nous avons tenté de tester trois hypothèses principales (non exclusives) afin d'analyser le polymorphisme de coloration chez le busard des roseaux, l'une liée à la prédation (habitats : « *niche variation hypothesis* », régime alimentaire), l'autre plutôt liée à l'appariement (concernant le choix du partenaire), la troisième liée au caractère grégaire de l'espèce et aux relations sociales (autour des charniers, au cours de la défense collective des dortoirs). Pour ce faire, nous avons récolté des données individuelles de coloration de plumage, au cours de deux protocoles spécifiques distincts, à savoir en caractérisant le plumage individuel des partenaires de couples, tout en notant les performances de reproduction de ces couples, et en caractérisant le plumage des individus, mâles et femelles, observés à la fois en train de chasser, ou bien sur des sites d'alimentation artificiels (cf. partie 4.3.2 pour plus de détails méthodologiques). La défense collective a fait l'objet quand à elle d'une étude (expérimentale) spécifique, qui sera détaillée plus loin.

Chez le busard des roseaux en effet, et dans cette population étudiée en particulier, il existe deux morphes. Les causes évolutives à l'origine de la coexistence de ces deux morphes mâles sont pour l'instant inexpliquées. Un éventuel avantage adaptatif de chaque morphe en relation avec le type de milieu occupé et les stratégies d'approvisionnement - types de proies, comportement charognard – n'ont pas été examinées chez cette espèce, ni une éventuelle préférence du partenaire en fonction de son morphe. L'hypothèse de sélection fréquence-dépendance négative chez le Busard des roseaux repose sur le fait que le phénotype le plus rare, à savoir ici le morphe de coloration considéré, détient un avantage sélectif par exemple en terme d'accès aux partenaires de reproduction ou d'accès à certains types de proies (Rohwer & Paulson 1987; Hughes et al. 1999; Olendorf et al. 2006). Nous avons donc testé si les deux morphes de plumage des mâles de la population du Marais de Brouage et du Marais Poitevin, à savoir les morphes sombres et clairs, pouvaient engendrer des avantages aux porteurs, en terme d'accessibilité aux femelles, ou en terme d'accessibilité à certains types de proie. Alternativement, si la stratégie du morphe 'marron' consiste à imiter les femelles (« *female mimicry hypothesis* »), alors l'utilisation des divers milieux devrait ressembler davantage à celle des femelles qu'à celle des mâles 'gris', ou bien les mâles marrons seront moins harcelés dans les conflits sociaux dans l'hypothèse où la coloration fonctionne comme un signal régulant les interactions de dominance.

Concernant la reproduction, il reste à établir si les appariements dépendent de la coloration, c'est-à-dire s'ils sont assortatifs – individus clairs ensemble et individus sombres ensemble, par exemple –, disassortatifs, ou s'effectuent selon d'autres critères, et s'ils présentent des avantages éventuels en terme de succès reproducteur. Ainsi, nous avons testé si l'appariement des partenaires d'un couple pouvait se faire de manière associative, c'est-à-dire à travers une association non aléatoire des partenaires de reproduction selon leur morphe de plumage, ou bien encore un appariement sélectif sur la base d'ornements sexuels secondaires. Si la coloration informe sur la qualité de l'individu et que cette qualité est croissante avec l'éclaircissement du plumage chez les deux sexes (par exemple si le plumage s'éclaircit avec l'âge), alors les appariements devraient être assortatifs : les mâles 'gris' et les femelles claires ensemble et les individus sombres ensemble. En outre, si les territoires de reproduction sont

en quantité limitée, les individus clairs devraient être favorisés dans l'accès à la reproduction, donc surreprésentés dans les couples. Par ailleurs, s'il existe un avantage pour chaque morphe dans un milieu donné, nous nous attendons à ce que les milieux fréquentés par chacun des morphes mâles diffèrent, si ce n'est pas en qualité, du moins en fréquence d'utilisation. On peut aussi émettre l'hypothèse que les deux morphes mâles devraient se distinguer dans le nombre d'interactions qu'ils perdent ou gagnent sur les sites d'alimentation. Enfin, le rôle de la coloration dans les interactions sociales reste également à déterminer, notamment à travers l'influence sur les relations de dominance et/ou la socialité (grégaire vs solitaire), chez cette espèce où l'on trouve couramment plusieurs individus (jusqu'à 10 ou 15) autour d'un même site d'alimentation.

Mais pour commencer, nous avons voulu mieux décrire ce polymorphisme. La caractérisation des patrons de coloration chez les mâles de cette espèce est au final assez mal connue : si l'on sait qu'il existe des mâles classiques (tricolores, ou gris) et qu'il existe des mâles au plumage marron (plus ou moins identique à celui des femelles), cette variation est-elle bimodale ou continue, avec une gradation entre les morphes 'sombre' et 'gris' ? Par ailleurs, on sait que chez les deux sexes, indépendamment des morphes, il existe une forte variabilité du plumage. La première section de cette rubrique des résultats est donc consacrée à cette analyse quantitative, indispensable, de la variation des colorations chez les adultes. La majeure partie de l'étude a été réalisée sur une population de Busard des roseaux dans le Marais de Brouage, site sur lequel elle présente une densité très élevée, ce qui a permis de rassembler des données permettant d'appréhender l'écologie des individus, et notamment leur stratégie alimentaire, selon la couleur de leur plumage. Par ailleurs, des données supplémentaires concernant l'appariement des couples et leur succès reproducteur ont été récoltées dans le Marais Poitevin en plus de celles obtenues dans le Marais de Brouage. Enfin, la création de plusieurs sites d'alimentation expérimentaux (charniers) dans le Marais de Brouage a également permis d'observer les interactions entre busards des roseaux autour d'une source de nourriture (carcasses de ragondin).

5.1.1 Caractérisation et description du plumage du Busard des roseaux

Une variation graduelle ou discontinue ?

Les modalités de coloration du plumage des Busards des roseaux, déterminées à partir de notre codification (cf. partie 4.3.2), ont été analysées avec des Analyses en Composantes Multiples (ACM), afin de détecter les associations les plus fréquentes entre les modalités des paramètres observés. Les ACM réalisées séparément sur les individus observés durant les transects et ceux observés sur les sites d'alimentation artificiels donnent des graphes factoriels assez semblables (Fig. 5.1). Les modalités et les observations se distribuent en arc de cercle de manière continue et révèlent une forte association entre les variables. Dans ce cas, le 1^{er} axe factoriel est suffisant pour interpréter les associations entre modalités. La part d'inertie restituée par cet axe est élevée pour les deux jeux de données (transects : 64,15% ; charniers : 53,67%). Il oppose les modalités de plumage sombre, à gauche, à celles d'un plumage de mâle gris, à droite. Entre ces deux pôles, dans l'intervalle [-0,5 ; 0,5] sont représentées les modalités associées au plumage des femelles adultes avec épaulettes et des mâles marrons. Les modalités mal représentées sont celles qui ne sont pas associées fortement avec les modalités situées à chaque pôle de l'axe. Ainsi, le *pattern* est globalement identique dans les deux jeux de données.

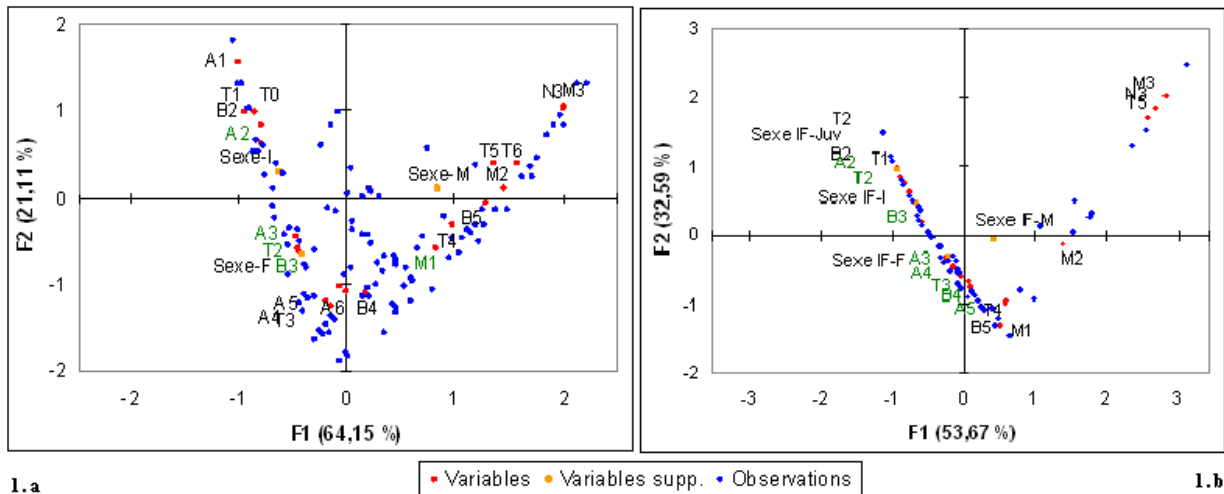


Figure 5.1. Analyses en Composantes Multiples (ACM) réalisées sur les individus observés durant (gauche) les transects ($n = 823$) et (droite) sur les sites d'alimentation artificiels ($n = 139$). Les modalités en vert sont considérées comme mal représentées.

Multiple components analysis realized from individuals observed both from (left) transects ($n = 823$) and from (right) artificial feeding sites ($n = 139$). Green modalities are underestimated.

Du fait de cette similitude, une ACM globale sur les individus observés à partir des trois jeux de données (en incluant les données obtenues sur les couples observés pendant la reproduction) permet de comparer les valeurs de F1 de chaque individu en se référant aux mêmes axes factoriels. Ceci nous permet en outre, d'apprécier globalement la répartition des observations de mâles, femelles et individus de sexe indéterminés en fonction de leur coloration (Fig. 5.2).

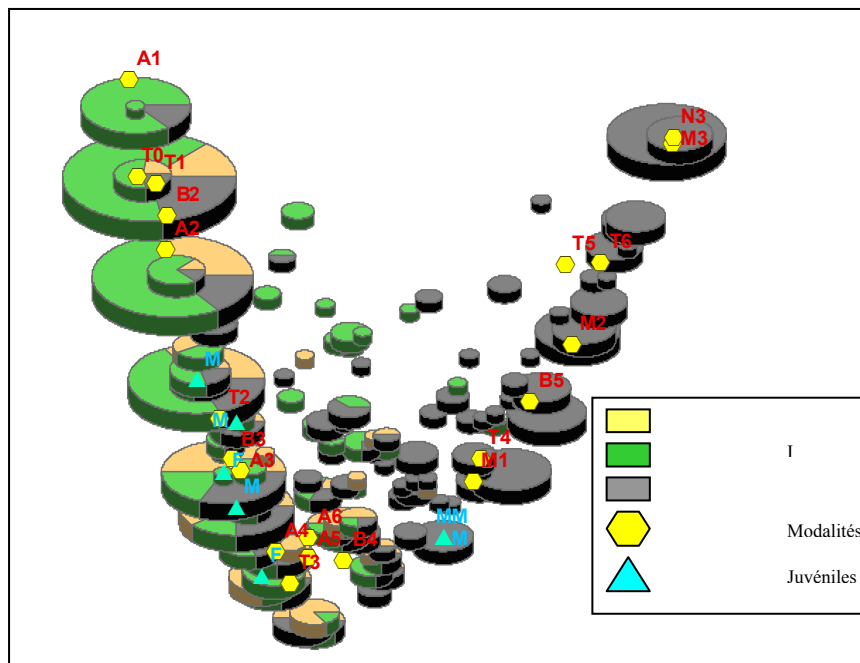


Figure 5.2. Distribution des observations de mâles certains (en gris), de femelles (en beige) et d'individus de sexe indéterminé (en vert) sur les axes factoriels 1 et 2. Les modalités de plumage sont représentées par des symboles jaunes. La taille des camemberts est proportionnelle au nombre d'observations pour une coloration donnée.

Distribution of males, females and unknown-sex individual observations, from factorial axes 1 and 2. Pie size is proportional to number of observations by one specific color.

Les observations d'individus de sexe indéterminé se distribuent essentiellement dans les colorations sombres et intermédiaires. Une minorité, non négligeable cependant, se situe au centre du graphe, entre les modalités sombres à gauche et les modalités claires (mâles) à droite. Les observations de femelles sont majoritairement situées dans la partie gauche du graphe, et sont associées aux modalités de plumages sombres et à celles, typiques, des femelles avec épaulettes. Les observations des mâles sont en revanche bien représentées sur tout le nuage de point, avec une légère prédominance des mâles gris. Les mâles de deux ans (l'âge étant connu car ce sont des oiseaux qui ont été marqués lors de l'envol) se répartissent entre les deux morphes (Fig. 5.2). La dispersion des points au centre du graphe résulte en grande partie de la difficulté à coder la coloration de la tête d'un individu en vol lors des transects ; des associations improbables entre modalités de plumage sont ainsi créées par artéfact (erreur de codage).

En conclusion, les colorations de plumage se distribuent de façon graduelle et continue (du plus sombre au plus clair). Il n'existe donc pas réellement deux morphes distincts, mais plutôt une graduation continue chez les mâles. Toutefois, la présence ou non de gris sur le plumage des mâles est un caractère totalement dichotomique, et nous continuerons donc à parler de deux morphes, les clairs (avec du gris) et les sombres (sans gris), les deux morphes étant par ailleurs très variables. Les plumages sombres et intermédiaires comportent des individus des deux sexes qu'il est impossible de distinguer par ce seul critère (par contre c'est possible à partir de la silhouette de l'individu en vol, ou de la coloration de la tête).

Evolution des colorations avec l'âge

Bien que les données disponibles soient encore fragmentaires pour cette population, une cohorte entière de poussins (67 individus) a été marquée aux ailes en 2006 et suivie régulièrement depuis (notamment à partir de photographies). Les premiers résultats indiquent que les individus gardent un plumage marron pendant leur premier hiver et leur premier été, bien que la coloration des poussins sur ce site montre une variabilité extrêmement importante (voir les différentes figures précédentes pour l'illustration de la variation des plumages). Dès leur deuxième hiver, chez les mâles, les plumes grises apparaissent, au moins sur une partie d'entre eux (nous ne pouvons en effet écarter à ce stade l'hypothèse selon laquelle l'acquisition des plumes grises pour les futurs mâles tricolores apparaîtrait à des âges variables, mais ceci nous semble peu probable). Ces mâles de deux ans sont cependant très sombres (catégories M1 et M2 ; cf Fig. 5.2) indiquant que les mâles M3 sont tous âgés d'au moins 3 ans. Chez les femelles, dès leur deuxième hiver, certaines acquièrent des épaulettes blanches très marquées, et il semblerait donc que l'étendue des plaques alaires ne soit pas un critère d'âge. Enfin, il est à noter que nous n'avons pas encore observé de mâle au phénotype « roux », ce qui indiquerait peut être que cette coloration n'apparaisse qu'après l'âge de 3 ans.

5.1.2 La distribution spatiale des busards est elle affectée par leur morphe ?

Evolution du domaine vital avec l'âge et en fonction du morphe

Grâce aux données de radiopistage obtenues sur des oiseaux d'âge connu, nous avons été en mesure d'analyser très finement les stratégies de dispersion et d'occupation de l'espace chez cette espèce en fonction de l'âge (voir Sternalski et al. - **Annexe II**).

L'utilisation de l'espace chez les Busards des roseaux du Marais de Brouage, est fortement influencé par l'âge des individus (Fig. 5.3), ainsi que pas leur statut de reproduction (moyenne \pm écart type : individus reproducteurs : 349 ± 185 ha, $n = 18$; individus non reproducteurs : 1603 ± 2126 ha, $n = 71$). En effet, la superficie des domaines vitaux diminue avec l'âge des individus, et avec leur statut reproducteur.

Nous avons par la suite analysé l'utilisation de l'espace des individus, mâles et femelles, en fonction de leur âge, mais également, pour les mâles, en fonction de leur morphe de couleur. Il apparaît que les mâles au morphe sombre utilisent un domaine vital de superficie légèrement supérieure à celle des mâles au morphe gris (Fig. 5.3). Il apparaît que les mâles au morphe sombre utilisent un domaine vital de superficie supérieure à celle des mâles au morphe gris, à la fois en considérant les mâles reproducteurs et non reproducteurs (Modèle linéaire : $F = 17.05$, $df = 1$, $P = 0.0002$, $n = 34$; Fig. 5.3), et à la fois en ne considérant que les mâles non reproducteurs ($F = 6.12$, $df = 1$, $P = 0.0211$, $n = 25$). Ce résultat est cependant préliminaire, compte tenu de la taille d'échantillon sommes toutes modeste.

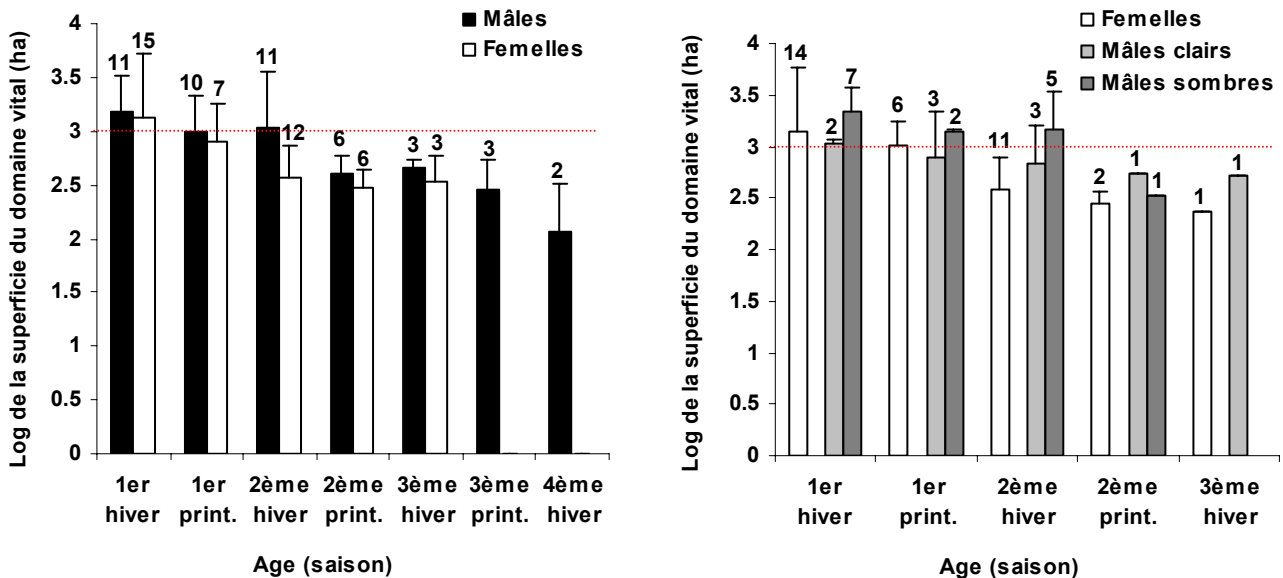


Figure 5.3. Estimation de la superficie du domaine vitale (log transformée ; hectares) des mâles (noir) et des femelles (blanc), en tenant compte (b) ou non (a), du morphe de coloration des mâles, en fonction de leur âge (saisons).

Home-range area (log-transformed; hectares) estimation of males (solid bars) and females (open bars), with (b) and without (b) taking into account male coloration morph, in relation to individual age (seasons).

Distribution des individus en chasse à l'échelle du Marais de Brouage

Les observations d'individus obtenues au cours des transects ($n = 1405$ observations collectées au cours de 25 transects; Fig. 5.4) montrent une répartition spatiale homogène des individus, qui couvre globalement l'ensemble du Marais de Brouage, mais qui reste tout de même contrainte par le biais d'échantillonnage lié à la méthode des transects. Il apparaît cependant une densité plus élevée d'individus au nord par rapport au sud de la zone, qui semble correspondre à une zone plus riche en roselières. La répartition des individus en fonction de leur sexe semble quant à elle, suivre la même tendance, avec une densité plus forte d'individus au nord qu'au sud du Marais de Brouage. Ainsi, à l'échelle spatiale de la zone d'étude, c'est-à-dire l'ensemble du Marais de Brouage, les individus ne semblent pas se distribuer spécifiquement selon leur sexe.

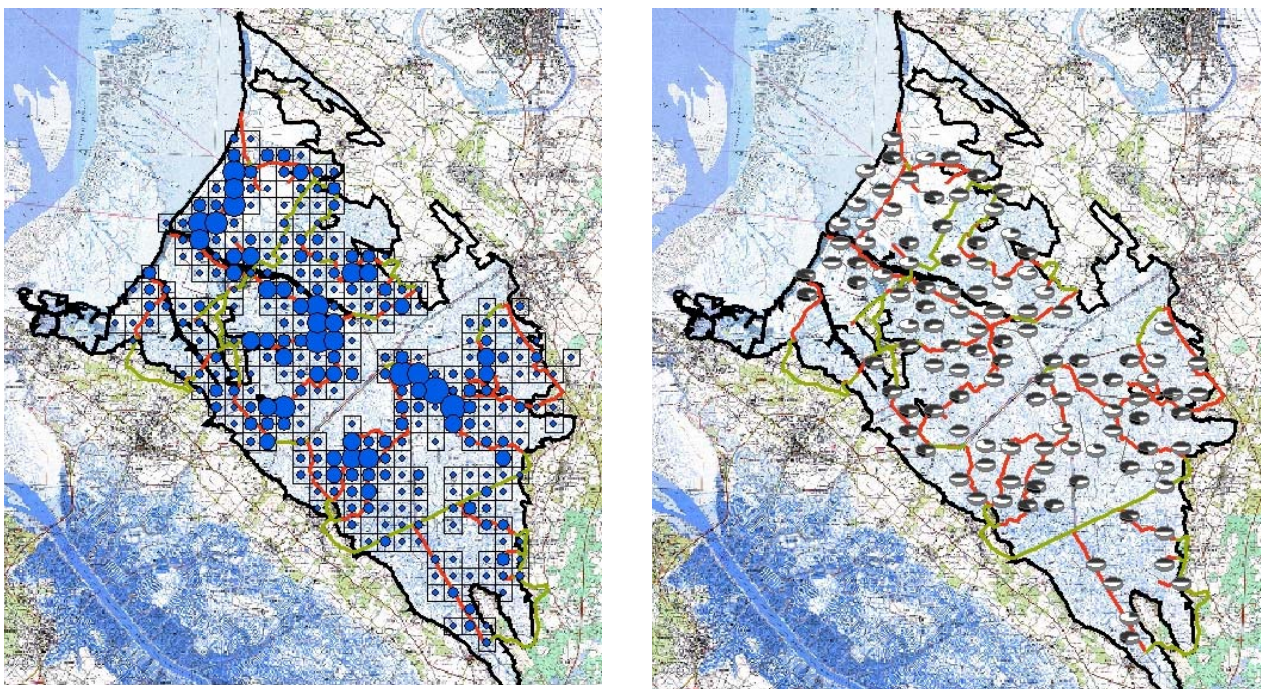


Figure 5.4. Distribution spatiale de (gauche) l'ensemble des individus ($n=1405$), et des (droite) mâles (noir ; $n = 407$) et des femelles (blanc ; $n = 334$), sur le Marais de Brouage. Les camemberts représentent les proportions relatives de mâles et femelles sur un cadrat donné. Réalisé à partir des observations obtenues durant les transects effectués au cours de l'hiver 2006-07.

Spatial distribution of (left) individuals ($n=1405$), and (right) both males (black ; $n = 407$) and females (white ; $n = 334$), within the Marais de Brouage. This distribution was realized from individual observations obtained during transects conducted in winter 2006-07.

Nous avons ensuite analysé la distribution spatiale des individus en fonction de leur sexe, et de leur morphe. Dans un souci de clarté, nous avons illustré ici les morphes sombre et gris chez les mâles (en considérant que toute trace de gris sur le plumage d'un mâle le qualifie comme mâle gris), et les morphes femelles selon qu'elles présentent des épaulettes ou non (Fig.5.4). Tant chez les mâles que chez les femelles, il ne semble pas apparaître de distribution particulière des individus, toujours à l'échelle spatiale de la zone d'étude, en fonction de leur morphe de plumage (Fig. 5.5). Nous trouvons en effet des mâles des deux morphes sur l'ensemble de la zone, avec des proportions relatives de mâles sombre et de mâles gris, similaires. De même chez les femelles, les morphes avec ou sans épaulette sont

représentés en proportion relativement similaire sur l'ensemble des cadrats où les femelles sont observées. A grande échelle, il ne semble donc pas apparaître de distribution spatiale des individus, mâles et femelles, en fonction de leur morphe de plumage.

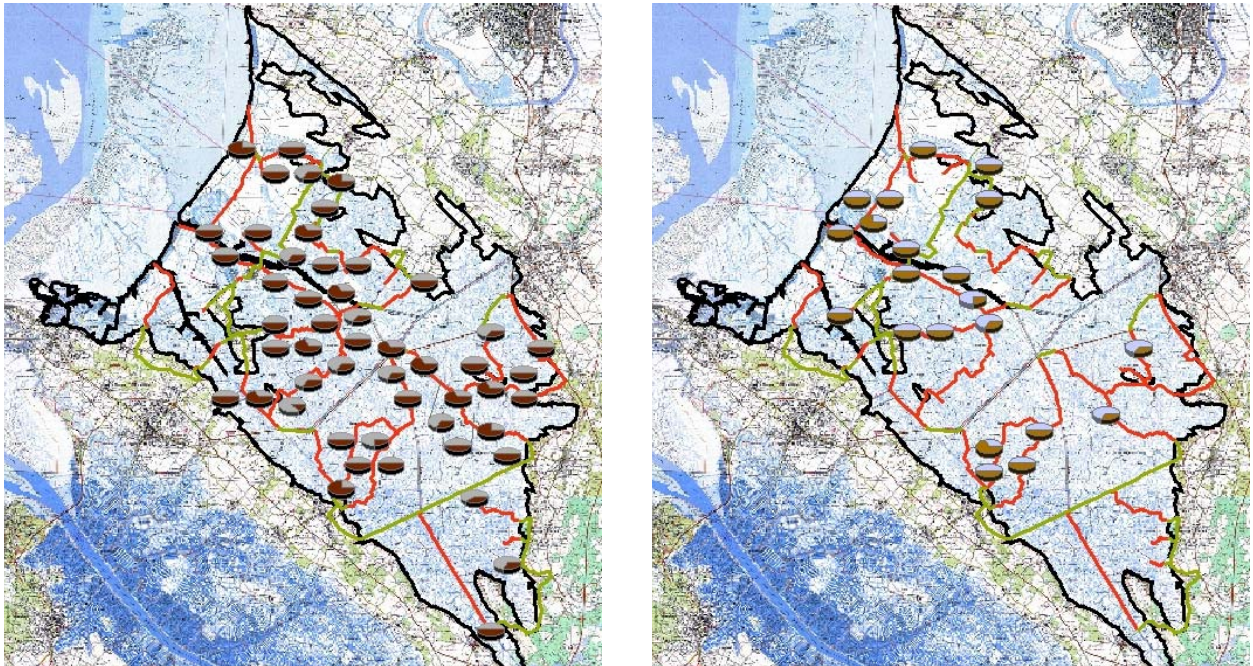


Figure 5.5. Distribution spatiale des (gauche) mâles et des (droite) femelles sur le Marais de Brouage, en relation avec leurs morphes. Les mâles au morphe clair ($n = 127$) sont représentés en gris et les mâles au morphe sombre ($n = 166$) sont représentés en marron ; les femelles avec épaulettes ($n = 125$) sont représentées en gris et les femelles sans épaulettes ($n = 65$) sont représentées en beige.

Spatial distribution of (left) individuals ($n=1405$), and (right) both males (black ; $n = 407$) and females (white ; $n = 334$), within the Marais de Brouage. This distribution was realized from individual observations obtained during transects conducted in winter 2006-07.

5.1.3 Un avantage adaptatif en termes de type de proies chassées et de milieu de chasse utilisé ?

Nous avons voulu tester si les mâles des différents morphes différaient sur le plan de leur efficacité de chasse, en particulier selon le type de proies chassées. Cette hypothèse trouve son origine dans l'idée que des mâles à coloration contrastée (les mâles gris) montrent une coloration disruptive peut être favorable à la chasse de proies habiles, mobiles et rapides, comme les reptiles de type lézard ou les poissons (des proies largement consommées par les Busards des roseaux : Inglebeek et al. 2004). A l'inverse, des mâles monochromes (marron) pourraient se spécialiser vers des proies qui n'ont pas une très bonne vue, comme les micromammifères. Cependant, n'ayant pas accès directement à des données sur les régimes alimentaires, nous nous sommes intéressés aux différents milieux de chasse que fréquentaient les mâles selon leur morphe de coloration. En effet, nous pouvons faire la présupposition que des proies de types différents vont occuper des milieux, où micro habitats différents, qui devraient se retrouver dans la distribution des mâles durant leur parcours de chasse. Les mâles, s'ils chassent sur des types de proies différentes, vont donc occuper des micro habitats différents. Nous avons donc caractérisé les plumages des individus observés en train de chasser, ainsi que le milieu dans lequel ils chassaient lorsque c'était possible.

Les milieux fréquentés par les mâles ne diffèrent pas selon leur morphe ($\text{Chi}^2_3 = 4,487$; $P = 0,213$), et diffèrent modérément entre les mâles au morphe sombre et les femelles ($\text{Chi}^2_3 = 6,785$; $P = 0,079$). En revanche, les femelles se distinguent des mâles gris dans la fréquentation des milieux, notamment les roselières (Fig. 5.6).

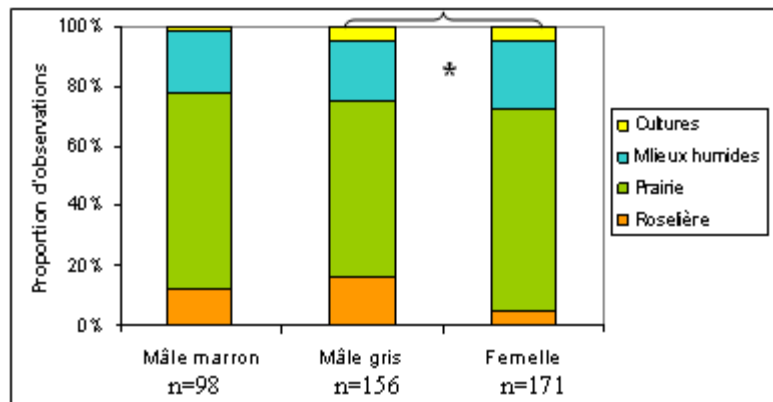


Figure 5.6. Milieux fréquentés en fonction du sexe et du morphe. * : $P < 0,05$.
Frequented habitat type in relation to sex and morph coloration. * : $P < 0.05$.

Par ailleurs, en considérant le morphe des mâles observés sur les sites d'alimentation artificiels, il apparaît que la proportion d'observations de mâles gris est inférieure à celle obtenue à partir du protocole des transects (Fig. 5.7 ; $\text{Chi}^2_3 = 7,544$; $P = 0,006$). De plus, ce résultat ne découle pas d'un biais d'identification, puisque des photos de mâles réalisées en 2008 dans le Marais de Brouage, en suivant le protocole des transects confirment la prédominance des mâles gris dans cette population (Fig.5.7).

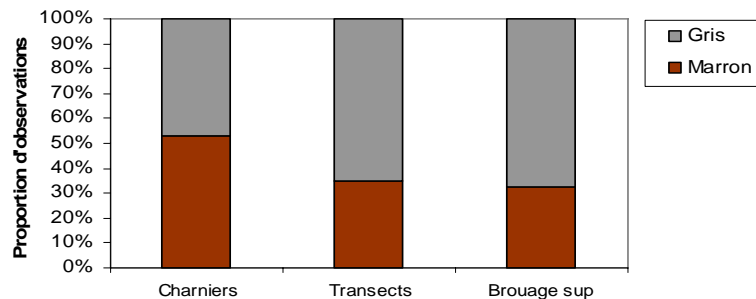


Figure 5.7. Proportion d'observations de mâles au morphe gris et sombre par rapport aux données obtenues à partir de la méthode des sites de nourrissage artificiels et des transects ($n=318$ et $n=37$). ** : $P < 0,01$.
Proportion d'observations de mâles au morphe gris et sombre par rapport aux données obtenues à partir de la méthode des sites de nourrissage artificiels et des transects ($n=318$ et $n=37$). ** : $P < 0.01$.

5.1.4 Un indicateur de statut social et hiérarchique?

Le nombre d'interactions par minute, observées entre les individus s'alimentant et ceux présents sur les sites de nourrissage artificiels, ne diffère ni selon la valeur de leur coloration de plumage (valeur de F1; Fig.5.8), ni selon le sexe de l'individu suivi (Kruskall-Wallis. $\text{Chi}^2_2 = 2,439$; $P = 0,2954$; Fig.5.8).

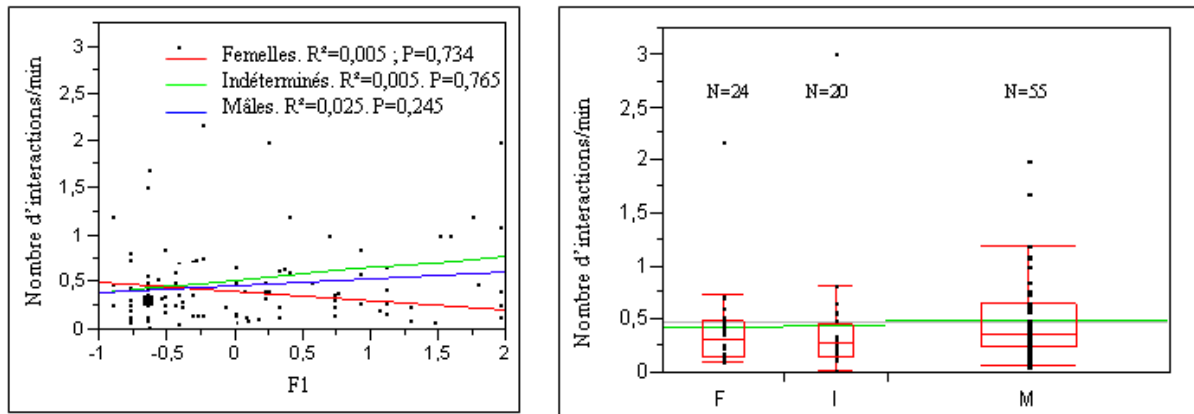


Figure 5.8. (gauche) Régression linéaire par sexe du nombre d'interactions/minute sur la valeur de F1 des individus suivis (n = 99); (droite) Comparaison du nombre moyen d'interactions/minute entre Femelles, Indéterminés et Mâles. Les points représentent les individus, la barre rouge la médiane, la barre verte la moyenne. Le nombre d'individus par catégorie est indiqué en haut.

(left) Linear regression by sex of number of interaction by minute in relation to plumage color score of observed individuals (n = 99); (right) Box plot of mean number of interactions per minutes between female, males and unsexed. Points represent individuals and green line represents mean. Number of individuals are indicated above box plots.

Cependant, les femelles suivies en train de se nourrir sont moins impliquées dans des interactions agressives que les mâles des deux morphes et les individus de sexe indéterminé (Fig. ci-dessous). Seul le sexe de l'individu semble être un facteur pertinent, mais faible, pour prédire le type d'interaction sur les sites de nourrissage artificiels (Tableau ci-dessous), et il ne semble pas apparaître de dominance de statut social associée à la coloration de plumage chez ces individus.

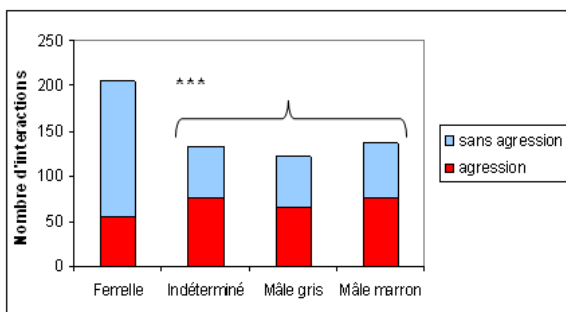


Figure 11. Distribution du type d'interaction sur les charniers selon le sexe et le morphe de l'individu focale.

Paramètres	Estimations	ddl	Wald/Score Chi²	"Sig Prob "
Intercept[1]	-0,140558	1	0	1,0000
F1 Individu 1	0	1	2,642717	0,1040
Sexe Individu 1 {M-F}	-0,4919477**	1	7,186445	0,0073
Sexe individu 2 {M-F}	0	1	0,000002	0,9990
F1 Individu 2	0	1	0,020891	0,8851

Tableau 2. Modèle de régression logistique pas à pas mixte. Le sexe et la valeur de F1 des deux individus sont les paramètres utilisés pour expliquer le type d'interaction (agression/sans agression). n= 465. Les individus indéterminés et les juvéniles ont été exclus de l'analyse.

Ainsi, aux vu de ces résultats, il n'apparaît vraisemblablement pas d'avantage à exprimer des morphes différents en terme de sélection d'habitat (« *niche variation hypothesis* »), les femelles et les mâles des deux types de morphes occupant des milieux similaires, ou en terme de dominance de statut social, le nombre d'interactions entre individus de morphes variables n'étant pas significativement différent. Cependant, ces résultats mettent tout de même en exergue que les mâles gris fréquentent moins les sites de nourrissage artificiels que les mâles sombres, autour desquels se regroupent plusieurs individus simultanément et qui engendrent donc des conflits sociaux pour l'accès à la nourriture.

5.1.5 Un avantage sélectif pour l'accès aux partenaires de reproduction?

L'accès à la reproduction des mâles ne semble pas dépendant de leur morphe de coloration. En effet, les deux morphes de coloration sont presque également représentés en tant que mâles reproducteurs, à la fois dans les populations du Marais Poitevin et du Marais de Brouage (Fig. 5.9) par rapport à leurs fréquences relatives dans la population. Par exemple, la prédominance des mâles reproducteurs au morphe gris dans la population du Marais de Brouage est proportionnelle à leur fréquence dans la population (χ^2 Pearson₃ = 0,114 ; $P = 0,736$).

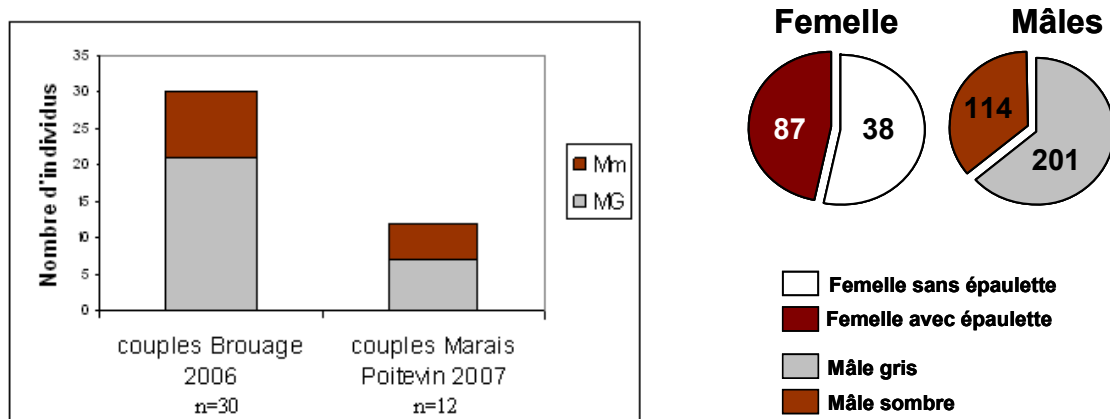


Figure 5.9. (gauche) Nombre de mâles accédant à la reproduction, selon le morphe sombre (marron) ou clair (gris), dans les populations de Busard des roseaux du Marais de Brouage (2006 ; $n = 30$) et du Marais Poitevin (2007 ; $n = 12$) ; (droite) Proportion des différents morphes dans la population en fonction du sexe.

(left) Number of breeding males according to their color morph, dark (brown) or light (grey), within Marsh harrier populations of Marais de Brouage ($n = 30$) and Marais Poitevin ($n = 12$); (right) Proportion of different color morphs within the whole population, in relation to sex.

Un appariement assortatif entre mâles et femelles ?

Chez les couples suivis, à la fois ceux du Marais de Brouage et du Marais Poitevin, les valeurs de modalités de plumage des partenaires obtenues grâce aux ACM, sont indépendantes ($R^2 = 0,018$; $P = 0,7315$). Les individus au morphe clair, c'est-à-dire les mâles clairs et les femelles présentant une large étendue de calotte et d'épauvettes blanche, ne s'apparient pas plus souvent ensemble (Fig. 5.10). Ainsi, il ne semble pas apparaître d'appariement assortatif, en relation avec les morphes particuliers des individus.

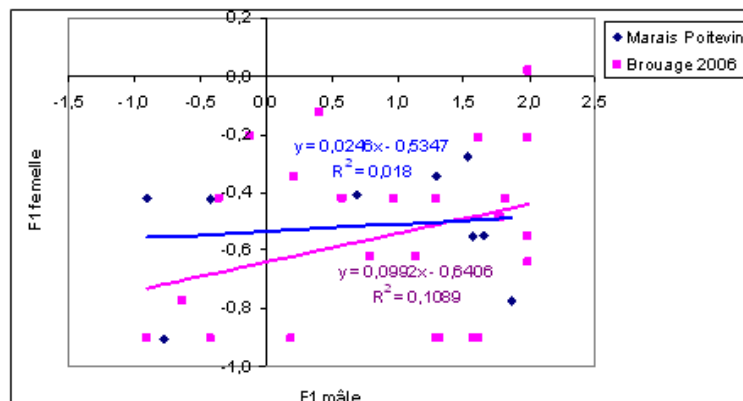


Figure 5.10. Régression linéaire de la valeur de l'axe factoriel F1 (ACM) des femelles contre celle de leur partenaire mâle, dans les populations de Busard des roseaux du Marais de Brouage (2006 ; $n = 26$; rose) et du Marais Poitevin (2007 ; $n = 9$; bleu).

Linear regression of factorial axis F1 value (ACM), between females and males, within Marsh harrier populations of Marais de Brouage (2006; $n = 26$, pink) and Marais Poitevin (2007; $n = 12$; blue).

Effet de la coloration du mâle sur le succès reproducteur

Les paramètres de reproduction considérés, à savoir le nombre d'œufs pondus, le nombre d'œufs éclos et le nombre de jeunes à l'envol, sont indépendants des valeurs de coloration obtenues sur l'axe F1 par AMC. Cependant, le nombre d'œufs pondus est positivement corrélé à la valeur de coloration des mâles du Marais Poitevin, les femelles appariées aux individus les plus clairs pondant plus d'œufs (Fig. 5.11). Ainsi, malgré ce dernier paramètre de reproduction considéré chez les mâles du Marais Poitevin, il n'apparaît pas d'avantage en terme de succès de reproduction engendré par une association particulière de coloration de plumage entre mâles et femelles.

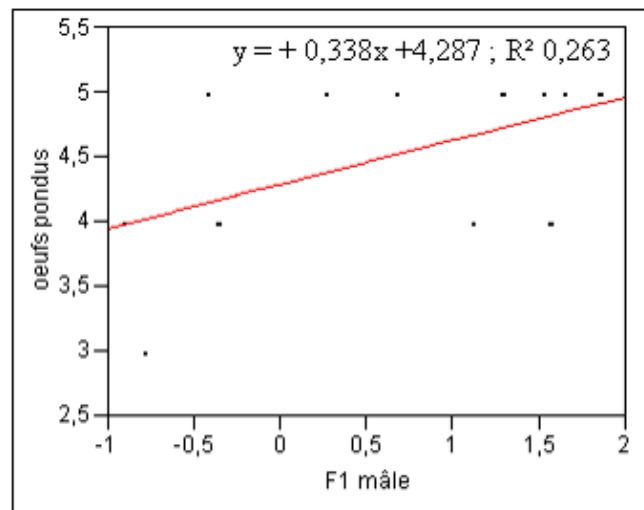


Figure 5.11. Régression linéaire du nombre d'œufs pondus contre les morphes de coloration des mâles du Marais Poitevin ($n = 12$).

Linear regression between the number of laid eggs and males plumage morph coloration within the Marais Poitevin ($n = 12$).

L'appariement chez le Busard des roseaux ne semble pas se faire de manière assortative, et il ne semble donc pas apparaître d'avantage en termes de reproduction pour un morphe donné.

5.2 Interactions sociales et coloration : les signaux colorés interviennent-ils dans la structure sociale ?

Les colorations à base de pigments mélanine (eumélanine et phéomélanine) sont les plus variables chez les vertébrés, et particulièrement chez les rapaces. Celles-ci sont fréquemment impliquées dans la communication sociale (Roulin 2004a), et co-varient avec de nombreux autres traits physiologiques, morphologiques ou comportementaux (Sih et al. 2004). Il a récemment été proposé par Anne-Lyse Ducrest et ses collaborateurs (2008) que ces associations provenaient d'effets pléiotropiques des gènes régulant la synthèse de l'eumélanine. Ces auteurs ont ainsi démontré que les individus les plus sombres, exprimant

des colorations riches en eumélanine, étaient plus agressifs, plus actifs sexuellement et plus résistants au stress, que les individus plus clairs. Au cours de cette thèse, nous nous sommes donc intéressés aux liens pouvant exister coloration de plumage et comportements sociaux, et ce, dans le cadre de la défense de groupe, et plus particulièrement du mobbing.

Le mobbing est l'une des formes les plus évoluées de défense de groupe, et fait référence à une constellation de comportements impliquant l'approche du prédateur par la proie, son observation et enfin son harcèlement, qui induit généralement l'attraction de conspécifiques à travers le recrutement, venant participer à la défense de groupe (Caro 2005). Le recrutement de conspécifiques est donc une question centrale dans la compréhension de la défense de groupe, puisqu'il détermine le niveau d'efficacité globale de cette défense. Cependant, très peu d'études ont porté sur les mécanismes et les comportements spécifiques engendrant le recrutement, et encore moins ont évalué l'investissement et les caractéristiques individuelles des participants. Nous avons donc expérimentalement étudié la défense de groupe au sein des dortoirs de Busard de roseaux, et plus particulièrement les mécanismes et les comportements spécifiques impliqués dans le recrutement, ainsi que l'investissement individuel en terme de défense, en relation avec des caractéristiques spécifiques des individus, comme leur sexe ou leur coloration de plumage. Pour ce faire, nous avons placé des leurres de prédateur à proximité des dortoirs afin d'engendrer une défense de groupe et nous avons noté les comportements, ainsi que les caractéristiques individuelles des participants (*cf.* Méthodes pour une description détaillée du protocole expérimental).

5.2.1 Validation du protocole expérimental

Le comportement de défense de groupe est bien associé à l'utilisation de dortoirs chez cette espèce, ce dernier étant engendré plus fréquemment par un même type de leurre à proximité d'un dortoir et en soirée, qu'à distance éloignée, en journée (Fig. 5.12).

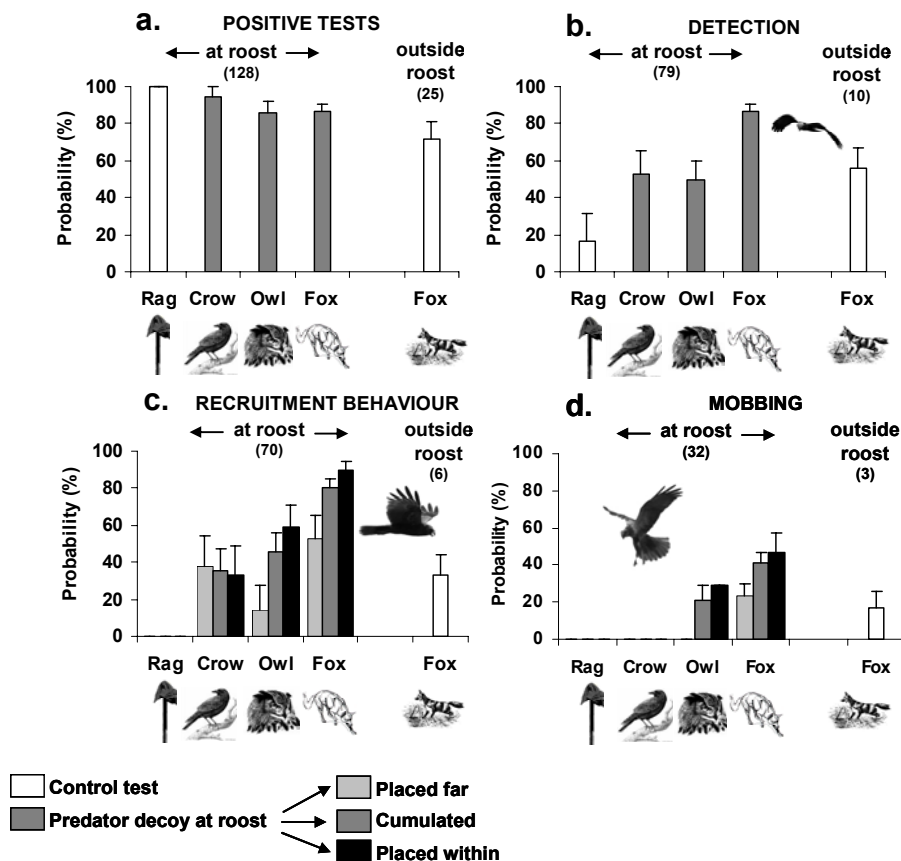


Figure 5.12. Probabilités de tests positifs, de détection et de tentatives de recrutement et de mobbing en fonction des différents types de leurres, prédateurs et contrôles. Les tailles d'échantillons sont présentées au-dessus des histogrammes.

Probabilities of positive trials, detection, recruitment and mobbing in relation to decoy types, predators and controls. Sample sizes are indicated above the histograms.

Par ailleurs les trois types de leurres sont bien détectés comme tels, car ils engendrent plus de détection, de tentatives de recrutement et finalement de mobbing, qu'un objet contrôle comme le chiffon (Fig. 5.12). Par ailleurs, le renard engendre plus de comportements liés à la défense de groupe que le Grand-Duc, lui-même en engendrant plus que la corneille (Fig. 5.12). Les Busards des roseaux semblent donc réagir aux leurres, et plus particulièrement au renard, comme à des prédateurs, et déclenchent des défenses de groupe en réponse à ces prédateurs essentiellement lorsqu'ils sont aux dortoirs.

5.2.2 Comportements individuels induisant le recrutement

Le recrutement est principalement induit par les cris d'alarme et dans une moindre mesure, par les vols spécifiques au-dessus du prédateur. En effet, ces comportements sont les seuls qui diffèrent entre les individus qui réussissent à induire le recrutement et ceux qui échouent (Fig. 5.13 ; Régression logistique multiple : cri d'alarme : $X^2 = 30.2$, $P < 0.0001$, $n = 194$; attaque : $X^2 = 4.59$, $P = 0.03$). De plus, les individus qui élicitent le recrutement avec succès ne modifient pas leur comportement une fois l'arrivée des recrutés (Fig. 5.13). Plus particulièrement, les individus induisant le recrutement émettent plus de cris d'alarme (dans le but d'attirer plus de recrutés) alors que les individus recrutés exécutent plus d'attaques envers le prédateur (Fig. 5.13). Enfin, la fréquence des comportements exécutés par les individus des différentes catégories diffère dans leur proportion relative, et en fonction des types de prédateurs (Fig. 5.13). Globalement, la probabilité de survols est supérieure pour les détecteurs, inférieure pour les individus induisant le recrutement, et diminue vers les prédateurs les moins dangereux. Cette différence de comportement laisse apparaître que les détecteurs sont plus prudents vers des prédateurs inconnus, comme le Grand-Duc, mais sont plus agressifs envers des prédateurs non dangereux, comme la corneille.

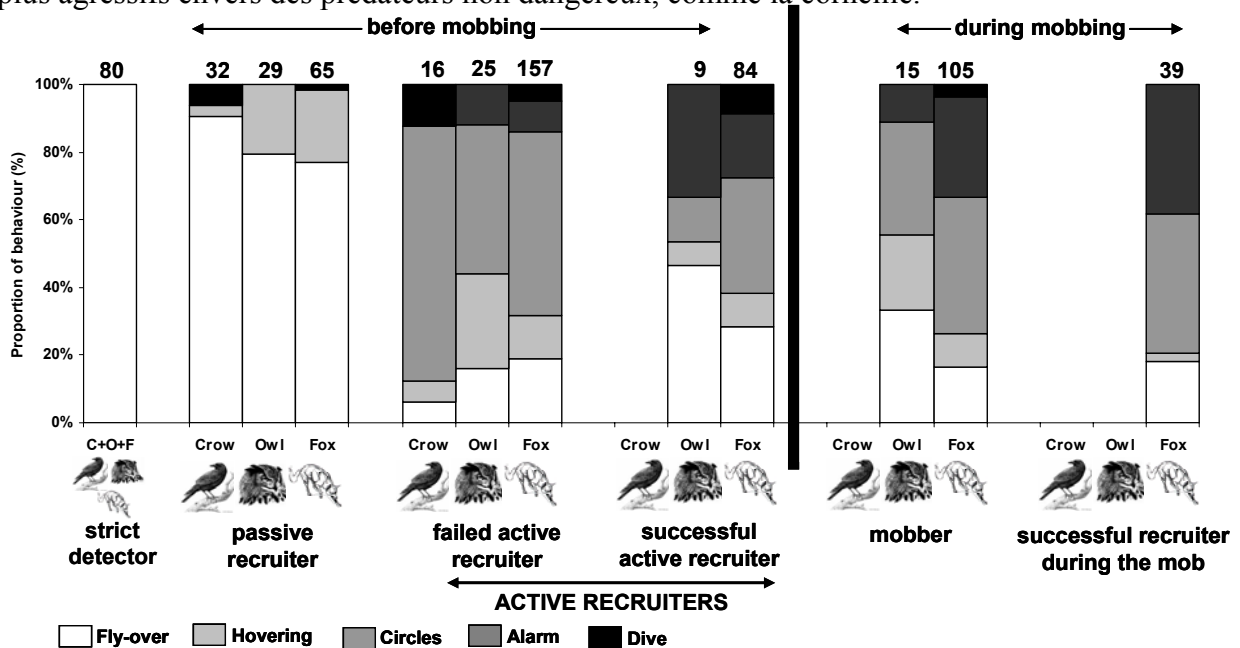


Figure 5.13. Proportion de comportements exécutés par les individus selon les catégories auxquelles ils appartiennent.

Behaviours proportion of individuals, according to specific categories they belong.

5.3.3 Caractéristiques individuelles des participants à la défense de groupe

Globalement, nous n'avons pas trouvé de différence conduisant à exprimer différents 'rôles' par les individus durant la défense de groupe, en fonction de leur sexe ($X^2 = 0.08$, $P = 0.99$, $df = 4$, $n = 310$; Fig. 5.14) ou de leur âge, mais il apparaît tout de même que les jeunes individus sont rarement observés et que les femelles sont légèrement moins présents que les mâles. Par ailleurs, les individus participant à la défense de groupe sont globalement en meilleure condition nutritionnelle (i.e. estimé à partir de l'état du jabot) que ceux observés aux dortoirs (Fig. 5.14).

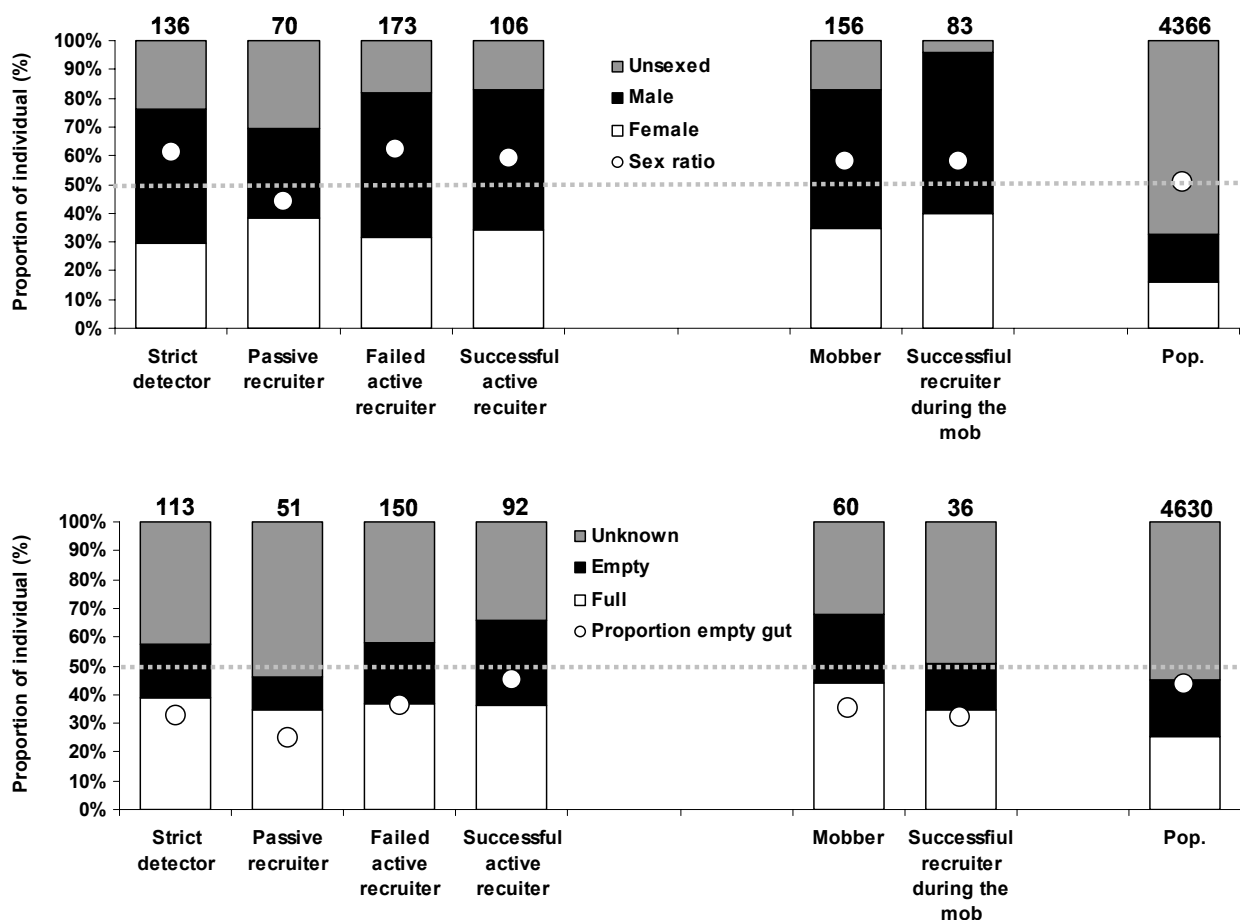


Figure 5.14. Structure de la population de Busard des roseaux, en fonction des différentes catégories d'individus (telles que définies par leur comportement). En a) par rapport au sex ratio ; en b) par rapport à un indice de condition nutritionnelle (état du jabot). La ligne pointillée représente la valeur moyenne de l'ensemble de la population fréquentant les dortoirs.

Structure of Marsh Harrier population in relation to individual categories (as defined by their behaviours). In a) from sex ratio; in b) from nutritional condition index (i.e. crop status). Dashed line represents mean value of the whole population using roost.

Par ailleurs, nous avons trouvé que la coloration de plumage des individus est un bon indicateur de la catégorie individuelle dans laquelle ces derniers appartiennent (détecteur, recruteur qui induit le recrutement ou échoue, recruté), durant la défense de groupe (Modèle linéaire généralisé multinomiale (GLM) : $X^2_{\text{sexe}}=1.07$, $df=1$, $p=0.30$; $X^2_{\text{catégorie}}=8.73$, $p=0.003$;

n=182 individus). Plus précisément, les mâles détecteurs sont sombres ou clairs, mais les mâles clairs se retrouvent légèrement plus en tant que recruteurs ou recrutés (Fig.5.15). De plus, ces derniers induisent légèrement plus de recrutement que les mâles sombres (GLM, $X^2=1.38$, $p=0.05$, $n=62$; Fig. 5.15). Au contraire, les femelles de tous types de plumage (sombre ou clair) peuvent appartenir à toutes les catégories (Fig. 5.15).

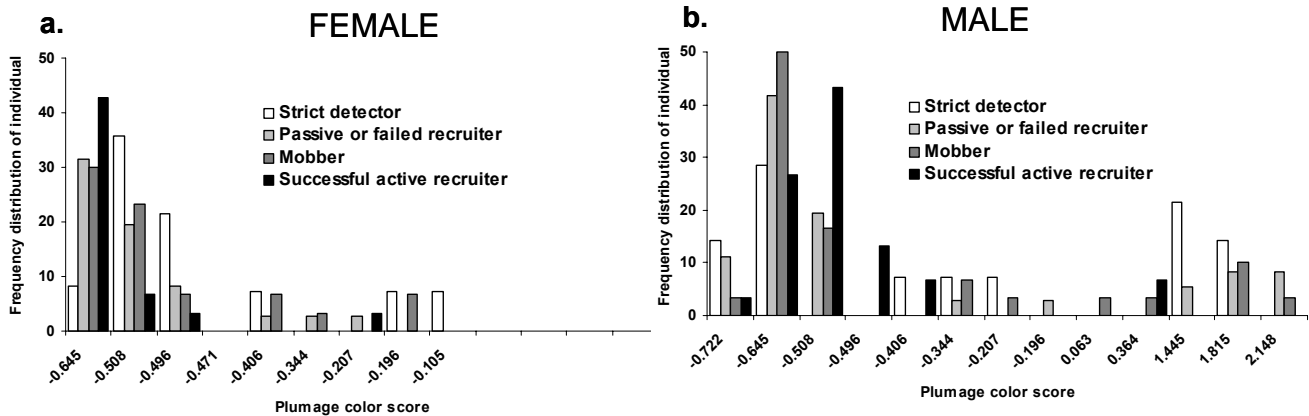


Figure 5.15. Fréquence de distribution des différents scores de coloration de plumage, en fonction des différentes catégories individuelles, pour les (a) femelles et les (b) mâles.

Frequency distribution of feather color score according to individual categories, for (a) females and (b) males.

Au cours de cette manipulation expérimentale, nous avons donc mis en évidence une spécialisation des rôles individuels tenus au cours d'un acte de mobbing, différant principalement par la coloration des individus et plus particulièrement, des mâles.

5.3 Les signaux à base de caroténoïdes et d'ultraviolet

Une des approches les plus communes concernant l'étude des colorations à base de caroténoïdes chez les oiseaux est centrée sur l'investigation des compromis d'allocation de ces pigments entre fonction de coloration et fonctions immunitaires (Faivre et al. 2003; Blount 2004; Bertrand et al. 2006; McGraw & Klasing 2006.). L'existence potentielle d'un tel compromis repose essentiellement sur la notion de limitation dans l'environnement des caroténoïdes, fondée sur son mode d'assimilation particulier à travers l'ingestion de nourriture (Goodwin 1984), et suggère donc un lien très fort entre accès aux caroténoïdes et alimentation des individus (Bortolotti et al. 2000). Ainsi, les coûts potentiels associés à l'expression des colorations à base de caroténoïdes, seraient principalement liés à leur rareté (Olson & Owens 1998), et en feraient donc potentiellement des signaux honnêtes, qualifiés de condition-dépendants, révélant la qualité d'un individu, ou bien encore sa condition physique. Cependant les démonstrations de limitation des caroténoïdes dans l'environnement sont encore rares (Fitze et al. 2003; Casagrande et al. 2007).

5.3.1 Développement, limitation par l'environnement à travers l'alimentation et condition-dépendance des colorations à base de caroténoïdes chez les poussins de Busards cendré

Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés d'une part au mécanisme de développement des colorations à base de caroténoïdes chez les poussins de Busard cendré, et

d'autre part à la limitation potentielle de leur expression, en relation avec l'accessibilité des caroténoïdes à travers la nourriture. Pour ce faire, nous avons tout d'abord comparé le niveau de coloration exprimé naturellement chez les poussins de busards, à l'aide de charte colorimétrique, en fonction de différentes conditions environnementales, variant au niveau de l'accessibilité en caroténoïdes. Puis nous avons, dans le même temps, expérimentalement manipulé l'accessibilité aux caroténoïdes dans l'environnement à travers des supplémentations en caroténoïdes réalisées directement sur les jeunes (*cf.* partie Méthode expérimentale pour plus de détails sur les méthodes utilisées).

Développement des colorations à base de caroténoïdes durant la croissance des poussins

En condition naturelle, les colorations à base de caroténoïdes des poussins de Busard cendré se développent avec l'âge, et ce, similairement entre mâles et femelles (Fig. 5.16).

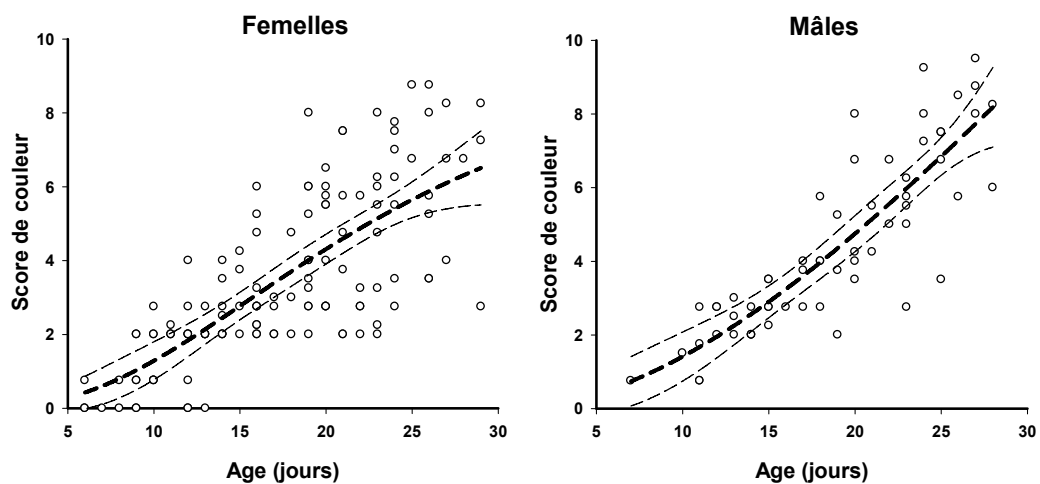


Figure 5.16. Evolution des colorations avec l'âge chez les mâles et les femelles de poussins de Busard cendré, en condition naturelle, durant l'année 2006. Les courbes représentent la modélisation de l'évolution des colorations avec l'âge par des régressions logistiques, ainsi que leurs intervalles de confiance à 95%.

Variation for color score in relation to age (days) and sex (2006 only) in wild Montagu's harrier nestling. Hatched lines represent the logistic-fitted regressions and their 95% confidence intervals.

Effet des variations de l'environnement, à travers l'abondance de proies, sur les colorations naturelles des poussins

Comme nous l'avons vu, les Busards cendré sont des prédateurs spécialisés sur les campagnols, espèce cyclique et pauvre en caroténoïdes. Afin de tester l'effet des conditions environnementales, à travers l'accessibilité des caroténoïdes dans la nourriture, nous avons donc comparé les colorations naturelles des jeunes entre deux années fortement contrastées en abondance de campagnols, et nous avons également mesuré les colorations de poussins de busards élevés en captivité et nourris exclusivement avec des souris de laboratoire (pauvre en caroténoïdes), mimant ainsi une accessibilité très réduite pour les caroténoïdes.

Il apparaît que les colorations à base de caroténoïdes des poussins sont fortement influencées par les variations de l'environnement traduites par la disponibilité de leur proie principale, les campagnols. Ainsi, la figure 5.17 présente les variations des colorations en fonctions de la disponibilité en caroténoïdes dans le milieu, suivant un gradient de

disponibilité. Les poussins élevés en captivité ayant été uniquement nourris avec des souris de laboratoire entre cinq et 25 jours, ils sont considérés comme quasiment privés de cette ressource et peuvent être considérés comme un niveau minimal pour lequel les poussins n'ont eu accès qu'aux caroténoïdes disponibles dans le jaune d'œuf et la quantité infinitésimale provenant de l'alimentation en souris. Par ailleurs, pour les poussins en conditions naturelles, les années 2006 et 2007 correspondent à des années pic et crash en campagnol, respectivement. Il apparaît donc que les colorations à base de caroténoïdes varient fortement en relation avec la disponibilité de cette ressource dans le milieu. Cependant, cette variation des colorations avec certaines conditions environnementales, ne démontre pas que cette ressource est limitante dans l'environnement.

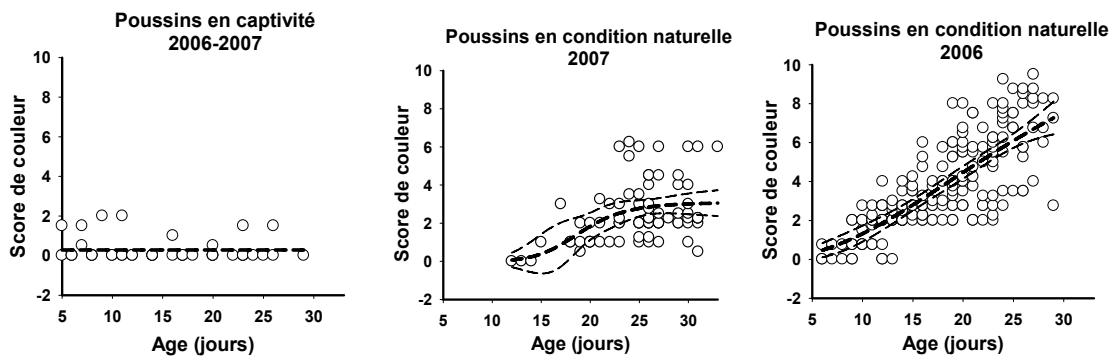


Figure 5.17. Coloration des poussins de Busard cendré, en fonction de leur âge, et dans trois contextes de limitation des caroténoïdes opposés : à gauche, en captivité (déprivés de caroténoïdes) ; au centre, en nature lors d'une année riche en abondance des campagnols (pauvres en caroténoïdes) ; à droite, lors d'une année pauvre en campagnols, où les poussins sont alimentés par des proies alternatives, plus riches en caroténoïdes.

Montagu's Harrier nestling coloration in relation to their age and within three different carotenoid-limited contexts: at left, in captivity; in the middle, in the wild during a peak-year voles; at right, in the wild during a crash-year vole (where nestling have been fed with others preys, richer in carotenoids).

Effet des suppléments en caroténoïdes sur les colorations

Pour réellement démontrer que cette ressource est limitante dans l'environnement, nous avons réalisé une manipulation expérimentale, consistant en réalisant des suppléments de caroténoïdes chez les poussins. Les suppléments en caroténoïdes augmentent les colorations des poussins avec l'âge, pour les poussins en captivité et en condition naturelle (Fig. 5.18). Il apparaît donc que les poussins sont limités par la ressource caroténoïde.

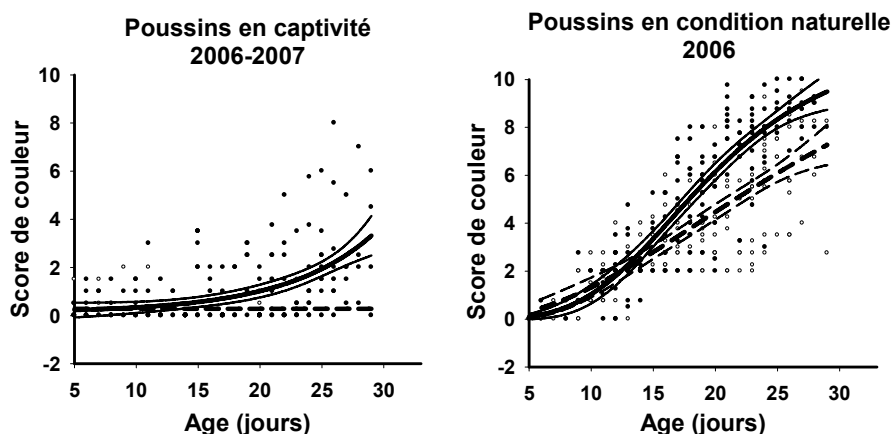


Figure 5.18. Variation des colorations en fonction de l'âge (jours) en relation avec le traitement (non supplémentés : points blancs ; supplémentés : points noirs) chez les poussins en captivité (2006-2007) et en condition naturelle (2006). Les courbes hachées et pleines représentent la modélisation de l'évolution des colorations avec l'âge par des régressions logistiques, ainsi que leurs intervalles de confiance à 95%, pour les poussins contrôles et les poussins supplémentés, respectivement.

Variation for color score in relation to age (days) according to treatment (non-supplemented: open points; supplemented: solid points) in captive and wild nestling. Hatched and full lines represent the logistic-fitted regressions and their 95% confidence intervals, respectively, for non-supplemented (dashed lines) and supplemented (solid lines) nestlings.

Condition-dépendance des signaux à base de caroténoïdes chez les poussins de busards

En plus de l'étude des colorations, nous avons également étudié la condition physique en relation avec les années contrastée en campagnols, pour les poussins en condition naturelle. Il apparaît tout d'abord que les poussins en captivité, même supplémentés en caroténoïdes, n'atteignent jamais les scores de coloration des jeunes en condition naturelle, même des poussins contrôles (Fig. 5.19). Par ailleurs, comme nous l'avons vu précédemment, les colorations sont plus élevées durant l'année 2006 (faible ressource campagnol), que l'année 2007 (forte ressource campagnol; Fig. 5.19) alors qu'au contraire, la condition physique des poussins est plus élevée en 2007 qu'en 2006 (Fig. 5.19), suggérant une condition-dépendance inverse de l'expression des traits à base de caroténoïdes chez les poussins de Busard cendré : les individus en meilleur condition physique sont les moins colorés.

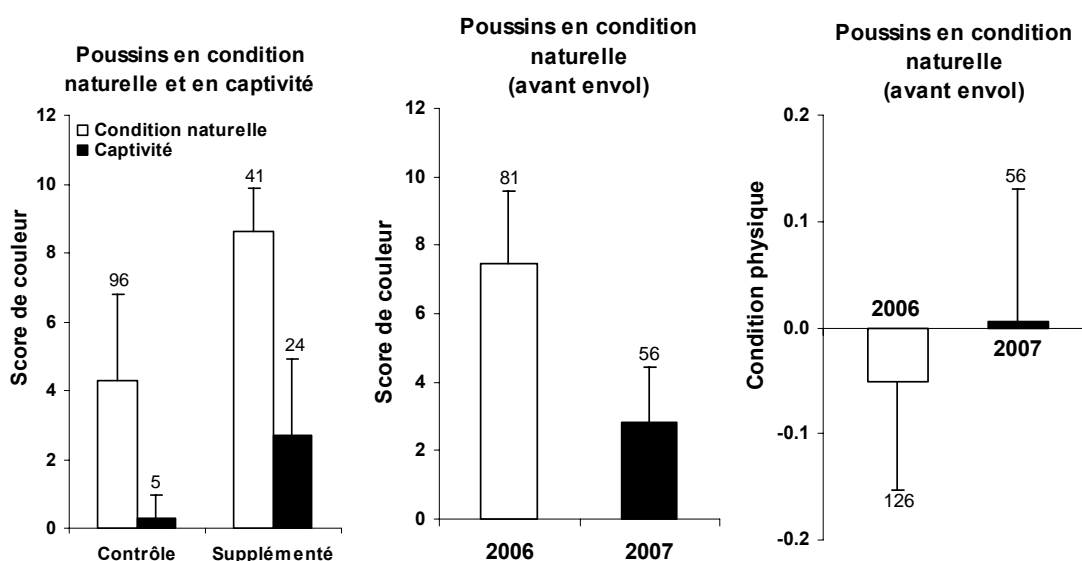


Figure 5.19. Relation entre condition physique et coloration chez les poussins de Busard cendrés dans différents contextes alimentaires (manipulations expérimentales, environnements plus ou moins riches en campagnols et donc pauvres en caroténoïdes).

Relation between Montagu's Harrier nestling condition and coloration, within different feeding contexts (experimental manipulation, more or less abundant in vole environment and thus poor in carotenoid).

Dans le cadre de cette manipulation expérimentale, nous avons donc principalement mis en évidence une limitation en ressource caroténoïdes, à travers la disponibilité alimentaire, chez les poussins de rapaces, ainsi qu'une condition-dépendance à l'inverse de ce qui est généralement admis pour les traits à base de caroténoïdes, à savoir une diminution des colorations avec l'augmentation de la condition physique.

Par ailleurs, dans l'article dont fait référence cette partie, nous avons également analysé ces différents effets pour la concentration des caroténoïdes dans le sang, mais par soucis de clarté, nous ne présenterons pas les résultats ici.

5.3.2 Fonctions des signaux colorés à base de caroténoïdes et d'ultraviolet chez les poussins de busards : un signal destiné aux parents ?

Les colorations à base de pigments comme les coloration à base de caroténoïdes, ou bien encore, bien que plus récemment et dans une moindre mesure, les colorations reflétant dans les ultraviolets, ont largement été étudiées dans le cadre de la sélection sexuelle, comme traits utilisés dans le choix du partenaire de reproduction, la fonction associée à ces traits étant donc le signalement de la qualité individuelle chez les individus matures. Il a ainsi par exemple été démontré que chez les Busards cendré, les femelles semblaient se baser sur la coloration de la cire du bec des mâles pour s'apparier (Mougeot & Arroyo 2005). Cependant, bien que de tels traits puissent avoir évolué comme signaux honnêtes de qualité individuelle chez les adultes (dans le cadre de la sélection sexuelle), la fonction de ces colorations chez les poussins reste largement à découvrir. Une des hypothèses la plus largement proposée pour expliquer la fonction des colorations à base de caroténoïdes et d'ultraviolet chez les poussins, est basée sur la communication entre parents et jeunes. Plusieurs études ont par exemple démontré que les parents nourrissaient de préférence les jeunes présentant d'intenses colorations à base de caroténoïdes (Lyon et al. 1994; Götmark & Ahlström 1997; Payne 1997; Saino et al. 2000), et ceux reflétant le plus de lumière dans les ultraviolets (Jourdie et al. 2004; Bize et al. 2006). Cependant, ces résultats restent controversés car des contre exemples existent (Noble et al. 1999; Hunt et al. 2003; Tschirren et al. 2005). D'autre part, l'ensemble de ces résultats est basé sur la manipulation d'une seule composante de la coloration, à savoir les caroténoïdes ou les ultraviolets, indépendamment l'un de l'autre, alors qu'il a récemment été démontré qu'il existait un lien entre coloration 'visible' et réflectance dans les ultraviolets, dans le cas des colorations à base de caroténoïdes (Burkhardt 1989; Bleiweiss 2005; Pryke 2007). Ainsi, sans tenir compte des origines physiques de la réflectance dans les ultraviolets des colorations à base de caroténoïdes, l'importance et la fonction biologique de cette réflectance dans les ultraviolets restent à comprendre (Pryke 2007).

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous avons donc testé l'hypothèse selon laquelle les colorations à base de caroténoïdes et reflétant dans les ultraviolets étaient utilisées dans le cadre de la communication parents-progéniture, chez les poussins de busards. Par ailleurs, nous avons tenté de mettre en évidence les potentielles fonctions, ou la potentielle fonction interactive, associées aux deux composantes de la coloration, à savoir la couleur jaune liée aux caroténoïdes ou la réflectance dans les ultraviolets. Pour ce faire, nous avons utilisé une approche expérimentale consistant à manipuler les deux composantes de la coloration des jeunes, à la fois indépendamment et simultanément, par application de crème bloquant la réflectance de la lumière dans les ultraviolets sur les parties nues des jeunes (i.e. cire du bec et tarsi) et par suppléments en caroténoïdes. Nous avons ensuite mesuré les effets de ces manipulations sur les parents ou plus précisément sur les soins prodigués par les parents aux jeunes, à la fois qualitativement à travers la mesure de la coloration des jeunes, et quantitativement, à travers la mesure du taux de croissance et de la condition physique des jeunes.

L'application du ou des traitements, et la mesure des colorations et de la biométrie des jeunes, ont été réalisées dans la mesure du possible tous les cinq jours. La mesure des colorations a été réalisée par spectrophotométrie et nous avons choisi d'analyser trois variables classiques de coloration obtenues à partir de courbes spectrales, le chroma des

ultraviolets, le chroma du jaune et la teinte de jaune. De même nous avons choisi de considérer le taux de croissance et les valeurs asymptotiques, à la fois de l'aile et du poids des jeunes, comme mesures biométriques, ainsi que la condition physique des jeunes calculées comme les résidus de la relation longueur d'aile ~ poids, estimée par espèce et par sexe (*cf.* partie Manipulation expérimentale pour plus de détails méthodologiques).

Validation du protocole expérimental

Nous avons tout d'abord testé, sur un poussin élevé en captivité, les effets de l'application de crème bloquant la réflectance de la lumière dans les ultraviolets (dénommé ultérieurement dans le texte, filtre anti-UV) sur la courbe spectrale de coloration du poussin, ainsi que la durée de ces effets. L'application de filtre anti-UV sur les parties nues du poussin bloque spécifiquement la réflectance dans les ultraviolets, sans modifier la partie visible du spectre, et cet effet dure au minimum trois jours (Fig. 5.20). Par ailleurs, nous avons déjà démontré, dans une précédente étude expérimentale (*cf.* partie précédente 5.3.1), que les supplémentations en caroténoïdes augmentaient bien les colorations à base de caroténoïdes chez les poussins de busards. Ainsi, dans le cadre de cette manipulation expérimentale, nous avons utilisé quatre traitements différents, variant selon la composante de la coloration manipulée :

- UV/Car : traitement contrôle ;
- UV-/Car : traitement avec application de filtre Anti-UV uniquement ;
- UV/Car+ : traitement avec supplémentation en caroténoïdes uniquement ;
- UV-/Car+ : traitement avec application de filtre Anti-UV et avec supplémentation en caroténoïdes simultanément ;

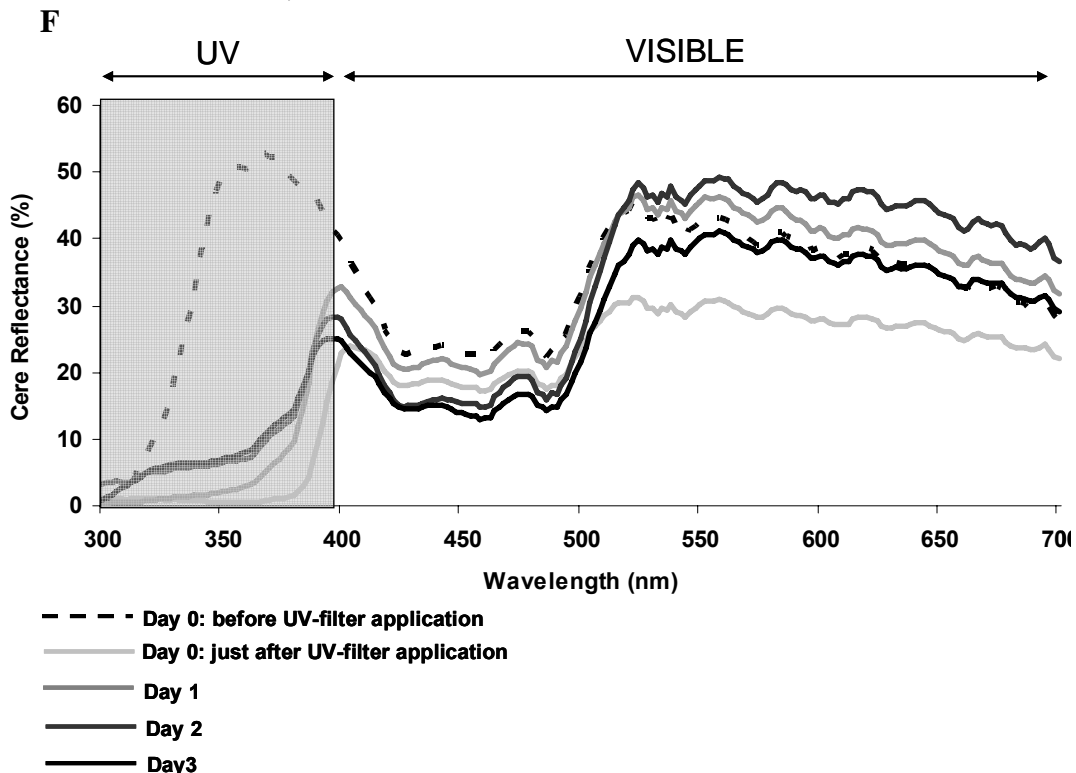


Figure 5.20. Comparaison des spectres obtenus sur un bec de Busard avant (pointillé) et après application de la crème anti-UV. Différentes périodes post-application sont présentées. Noter que le pic dans les UV disparaît du spectre jusqu'à trois jours.

Comparison of spectral curves obtained before and just after UV-filter application. Then, variation of spectral curve during the three following days of UV-filter application.

Evolution des colorations chez les poussins contrôlés

Les colorations de la cire du bec et des tarse étant positivement corrélées, et ce, sans interaction avec l'âge, le sexe ou le traitement, nous avons choisi de ne présenter que les résultats des colorations de la cire du bec. Comme nous l'avons démontré précédemment à partir d'une charte colorimétrique, la coloration à base de caroténoïdes chez les poussins de busards évolue (augmente) naturellement avec l'âge. Ces résultats sont également observés par analyse spectrophotométrique des colorations. Plus particulièrement, le chroma dans les ultraviolets diminue avec l'âge, alors que la teinte (*hue*) et le chroma de la couleur jaune augmentent avec l'âge (Fig. 5.21). Ces résultats ne sont cependant pas significatifs pour le chroma dans les UV et la teinte de jaune des colorations de poussins de Busard des roseaux.

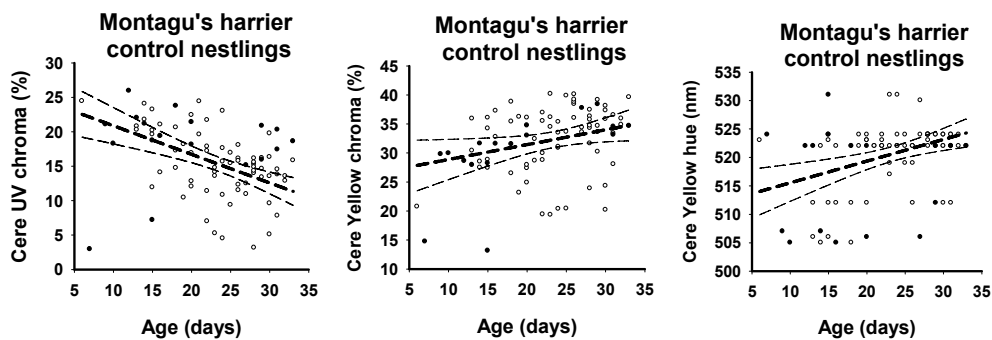


Figure 5.21. Evolution des paramètres de coloration (UV et jaune) obtenus à partir des mesures spectrales, sur le bec des poussins de busard cendré, en fonction de leur âge.

Variation of cere color parameters with age.

Effet du traitement sur les colorations

La coloration du bec est non seulement affectée par l'âge comme nous l'avons vu, mais également par le sexe et surtout le traitement expérimental. Les effets du traitement expérimental diffèrent toutefois selon la variable de coloration considérée, mais aussi selon le sexe ou l'espèce. Chez les Busards cendré, les trois variables de couleur (teinte du jaune, chroma des UV et du jaune) sont affectées par l'âge, mais le chroma dans les UV est significativement plus bas avec les deux traitements UV- chez les mâles comme chez les femelles (ce à quoi l'on pouvait s'attendre ; Fig. 5.22). Par contre, l'augmentation de chroma du jaune avec l'âge, qui est modeste, est indépendante à la fois du sexe et du traitement (Fig. 5.22). Ce qui n'est pas le cas de l'augmentation avec l'âge de la teinte de jaune, qui est à la fois beaucoup plus forte mais qui varie également selon le traitement (l'augmentation est plus forte avec l'application de filtre Anti-UV) et selon le sexe (l'augmentation, liée au traitement, est plus forte chez les mâles; Fig. 5.22).

Chez les Busards des roseaux, les variations de coloration diffèrent fortement selon les sexes (voir article en Annexe). Chez les femelles, seul le chroma du jaune augmente significativement avec l'âge, et indépendamment du traitement. Les deux autres variables de coloration ne sont affectées ni par l'âge ni par le traitement. Chez les mâles au contraire, les trois variables de couleur évoluent avec l'âge, mais cette évolution diffère selon le traitement : le chroma des UV n'est affecté que par l'application de filtre anti-UV, alors que la couleur jaune (chroma et teinte) n'est affectée que par les suppléments en caroténoïdes.

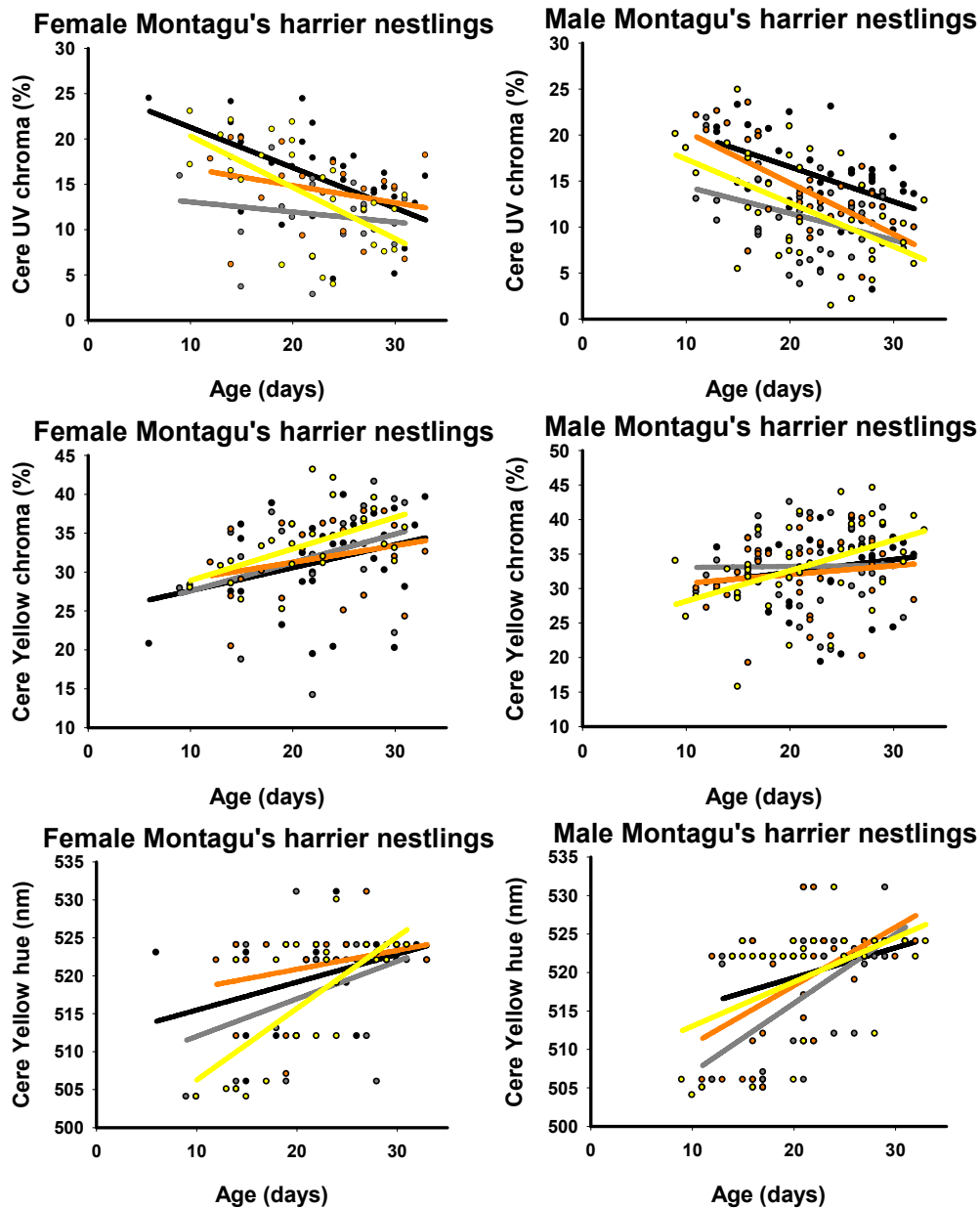


Figure 5.22. Evolution des trois paramètres de coloration avec l'âge, en fonction des quatre traitements appliqués sur les poussins de busard cendré (bec). La couleur noire correspond au contrôle, le gris correspond à l'application de crème anti-UV, l'orange à la supplémentation en caroténoïde, et le jaune enfin à la supplémentation et à l'application de crème anti-UV.

Variation of the three color parameters with age, in relation to the four treatments. Black = control nestlings, grey = UV-filter application, orange = carotenoid supplementation, yellow = UV-filter application + carotenoid supplementation.

Les deux espèces semblent donc réagir de manière similaire à l'application du filtre anti-UV et aux suppléments en caroténoïdes, par une diminution du chroma dans les ultraviolets dans un cas, et par une augmentation du chroma et de la teinte du jaune dans l'autre cas.

Variation des paramètres de croissance en relation avec le traitement

Les effets des quatre traitements sont marginaux sur les courbes de croissances modélisées par cohorte de traitement, qu'il s'agisse de l'aile ou du poids, pour les deux espèces et les deux sexes (ex : courbe de croissance du poids; Fig. 5.23).

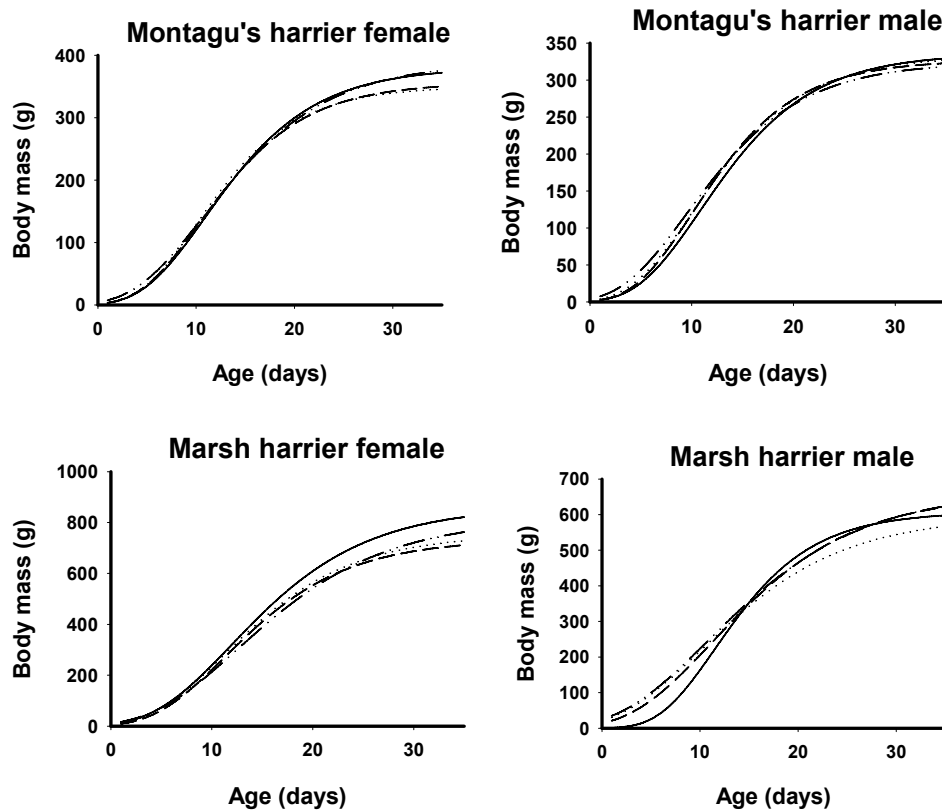


Figure 5.23. Courbes de croissance du poids en fonction de l'âge modélisée à l'aide de la fonction logistique chez les deux espèces de Busards et les deux sexes. Les quatre traitements sont présentés, mais ne diffèrent pas significativement entre eux.

Body mass growth rate in relation to age, modelling with logistic function within the two harrier species and for both sexes. The four treatments are presented, but did not significantly differ between themselves.

Lorsque l'on estime les paramètres de croissance (i.e. taux de croissance et valeur asymptotique) à l'aide de modèles logistiques, pour chaque poussin séparément, des différences (faibles) apparaissent selon les traitements. Nous avons ensuite analysé les effets du traitement sur la condition corporelle des poussins (résidus de la relation poids*aile, en modèle log-linéaire). Chez les deux espèces il apparaît des différences quant à la condition individuelle des jeunes selon le traitement appliqué, en relation avec le sexe des individus. Globalement, les mâles sont en meilleure condition corporelle que les femelles, pour tous les traitements sauf le contrôle. Chez les Busard cendré, les mâles sont toujours en condition supérieure aux femelles (Fig. 5.24). Chez les Busards des roseaux, les mâles présentent plus clairement une amélioration de leur condition corporelle avec les traitements de suppléments en caroténoïdes, et une nette dégradation de celle-ci avec l'application de filtre anti-UV (Fig. 5.24). Chez les femelles, le *pattern* trouvé est identique à celui des femelles de Busard cendré (Fig. 5.24).

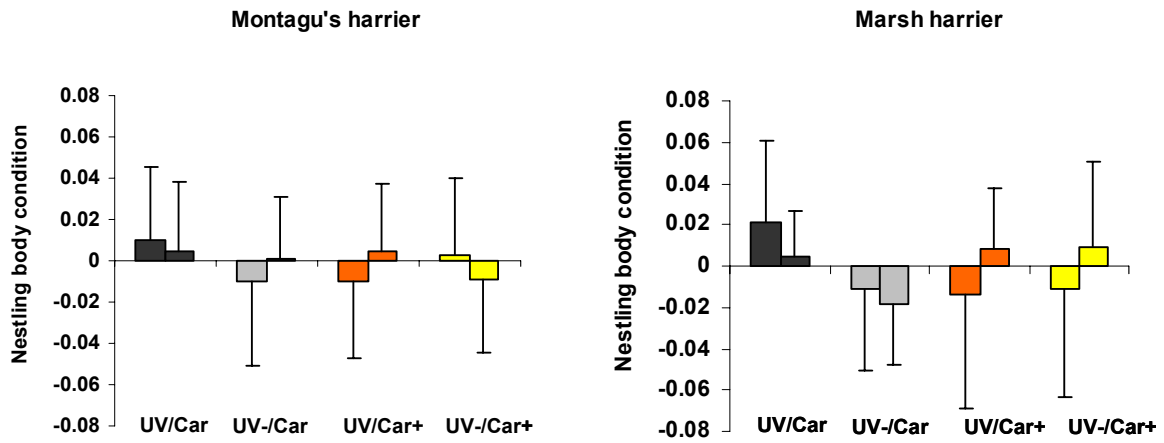


Figure 5.24. Condition corporelle (résidus de la relation poids*aile, valeurs transformées en log), chez les deux sexes et les deux espèces de Busards en fonction des traitements appliqués. Les codes couleur sont identiques à ceux de la Fig. 5.22

Physical nestling condition within both sexes and species in relation to treatments. Color codes are identical to those of Fig. 5.22.

VI

DISCUSSION ET PERSPECTIVES



VI. DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Dans la partie qui précède, nous avons abordé différents thèmes ayant trait aux fonctions potentielles des colorations chez nos deux espèces de rapaces. Nous allons ci-dessous discuter de ces résultats principaux (mais voir également, pour des aspects plus spécifiques, les quatre articles présentés en Annexe), en tentant de dégager à chaque fois des éléments de perspectives. Une dernière section de cette discussion portera beaucoup plus généralement sur la communication visuelle et les signaux colorés chez les busards, les rapaces, et les oiseaux.

6.1 Pourquoi le Busard des roseaux est-il polymorphe ?

6.1.1 Pressions de sélection agissant sur le polymorphisme : maintien et fonction

L'hypothèse de sélection fréquence-dépendance négative repose sur la sélection du phénotype rare (Rohwer & Paulson 1987; Hughes et al. 1999; Olendorf et al. 2006). En fait, s'il existe un avantage pour chaque morphe dans un milieu donné, les milieux fréquentés par chacun devraient différer, alors que si la stratégie du morphe sombre consiste à imiter les femelles (hypothèse «*female mimicry*»), les mâles sombres seront moins harcelés dans les conflits sociaux (hypothèse où la coloration fonctionne comme un signal de dominance) ; enfin, il est aussi possible que la coloration soit impliquée dans la sélection sexuelle (si elle informe sur la qualité de l'individu). Les causes évolutives (pressions de sélection) à l'origine du polymorphisme étaient inconnues pour cette espèce, et nous avons donc tenté de confronter ces trois types d'hypothèses, qui correspondent à différents types de pression de sélection, sur la coloration du plumage (notons toutefois que ces hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives).

Nous avons pour cela pu travailler sur une population de Busard des roseaux qui montre un degré extrême (inégalé à notre connaissance) de variabilité du plumage. Il nous fallait pourtant commencer par décrire ce polymorphisme. Nous avons montré que les colorations de plumage se distribuent de façon graduelle et continue (du plus sombre au plus clair). Comme nous l'avons vu, les colorations de plumage chez les Busard des roseaux, se distribuent de façon graduelle et continue, du plus sombre au plus clair. Il n'existe donc pas réellement deux morphes distincts, mais plutôt une graduation continue chez les mâles. Cependant, comme la présence de plumes grises chez certains mâles est un caractère parfaitement dichotomique, nous continuerons à évoquer par la suite les morphes clairs (gris) et sombres (marrons) non parce qu'ils traduisent une réalité, mais en tant que deux extrêmes faciles à manier. Au-delà de ces deux catégories de mâles, les plumages de femelle sont relativement homogènes (marron). L'ensemble des morphes présente une extrême variabilité, comme nous l'avons illustré dans les résultats, aussi bien graphiquement que statistiquement.

Le polymorphisme de plumage, une conséquence des stratégies d'alimentation ?

Nous avons montré que l'âge, mais également le type de morphe observé chez les mâles, influençaient leur occupation de l'espace : en effet les individus les plus âgés occupent un domaine vital plus réduit que les jeunes, mais surtout les mâles sombres occupent un domaine vital plus étendu que les mâles gris, les femelles se plaçant de manière intermédiaire. Pourtant, bien qu'ayant mis en évidence une différence entre mâles sombres et mâles gris

quant à la superficie de l'espace occupé, nous n'avons pas trouvé de différence quant à leur distribution dans l'espace, tant entre mâles et femelles qu'entre mâles sombres et gris, ni quant au type de milieux de chasse occupés par ces derniers (à noter toutefois que les femelles fréquentent moins les roselières que les mâles).

Par ailleurs, même si nous n'avons pas trouvé de différence quant au type de milieux de chasse utilisés par les mâles de différents morphes, nous avons démontré que les mâles gris fréquentaient moins les sites artificiels de nourrissage (des charniers expérimentaux mis en place et alimentés par nos soins) que les mâles sombres, semblant indiquer que les mâles gris chassent plus solitairement (ou sont moins charognards) que les mâles sombres. En effet, les carcasses de ragondin, de par leur taille et leur abondance, représentent une ressource alimentaire pouvant dans certains cas être 'partagée' par de nombreux individus. Ce type de ressource offre donc la possibilité aux Busards des roseaux de se nourrir en groupe sur un même cadavre, alternativement les uns à la suite des autres ou parfois même simultanément. La présence de ces cadavres entraîne donc de nombreuses interactions sociales de la part des individus charognards autour de la source alimentaire, incluant de nombreux conflits de dominance. Il est possible que les mâles gris soient moins présents sur ces sites de nourrissage de groupe car ils tendent à éviter les conflits sociaux. Une hypothèse alternative, que nous avons déjà évoquée, est que leur alimentation diffère : nous ne sommes pas en mesure au stade actuel de tester cette hypothèse, mais le Busard des roseaux étant une espèce très ubiquiste du point de vue son alimentation (Inglebeek et al. 2004), on ne peut certainement pas écarter cette dernière possibilité.

Une conséquence du mode de vie grégaire de l'espèce ?

Au cours de l'analyse de l'influence des signaux colorés dans la structure sociale, étudiée à travers la défense de groupe, nous avons tout d'abord montré qu'il n'apparaissait pas de différence selon le sexe des individus en fonction de la séquence comportementale se terminant par le harcèlement de groupe (mobbing). En d'autres termes, il n'existe pas de distinction des rôles (détecteur, recruteur et mobber) selon les sexes. Par contre, les femelles participent moins à la défense de groupe que les mâles, et les jeunes sont quasiment absents (il serait d'ailleurs intéressant d'analyser le taux de participation des jeunes à la défense collective et notamment de déterminer à quel âge ces derniers se joignent à cette stratégie collective, voire s'il existe une forme d'apprentissage comme c'est le cas chez d'autres espèces plus sociale (Hauser & Marler 1993). Par ailleurs, nous avons montré que les individus participant au mobbing étaient généralement en bonne condition nutritionnelle (i.e. état du jabot).

Mais surtout, nous avons mis en évidence que la coloration de plumage des mâles, à la fois le type de morphe mais également la variabilité au sein d'un morphe donné, pouvaient prédire leurs rôles au cours d'une séquence typique de recrutement et de mobbing. Ceci indique donc que les comportements individuels exprimés par les mâles diffèrent selon les colorations qu'ils arborent. En effet, il apparaît que les mâles gris ne sont présents que parmi les détecteurs et ne participent donc que modérément à la défense de groupe, suggérant une fois de plus que les mâles gris ne sont pas, ou peu, impliqués dans les interactions sociales chez cette espèce. De plus, il apparaît que les mâles au morphe sombre (i.e. sans présence de gris) recrutent moins souvent de congénères lorsque leur plumage est totalement sombre, que lorsqu'il tend à s'éclaircir, ce qui n'est pas le cas chez les femelles.

Polymorphisme et sélection sexuelle

Concernant les résultats sur l'appariement, nous n'avons pas mis en évidence d'avantage à l'accès à la reproduction pour un des deux morphes particuliers, les mâles sombres et gris étant également représentés au sein des couples. Par ailleurs, les appariements observés sur les différents sites étudiés ne sont pas assortatifs, c'est-à-dire que les individus ne s'apparient pas en relation avec leur coloration de plumage. Il apparaît cependant que le morphe gris présente un léger avantage concernant le nombre d'œufs pondus par la femelle partenaire. Ce résultat peut être expliqué par deux hypothèses: soit les mâles gris s'apparient avec des femelles en meilleure condition, par exemple ayant accumulé plus de réserves corporelles ce qui leur permettrait de pondre plus d'œufs ; soit les mâles gris sont de meilleurs partenaires (par exemple de meilleurs chasseurs qui ramènent plus de proies), permettant à leur femelle de pondre plus d'œufs (Cunningham & Russell 2004). Au final cependant, quel que soit le mécanisme impliqué, la productivité des deux morphes est identique. Il est également à noter que les mâles gris sont plus souvent polygames que les mâles sombres.

Ainsi, il apparaît que les mâles gris et les mâles sombres ne diffèrent pas en termes de succès reproducteur. En conduisant le raisonnement plus loin, et en faisant la présupposition que les individus des deux types de morphes ne diffèrent pas en terme de survie, il est probable que les mâles gris et les mâles sombres aient ainsi une *fitness* quasiment équilibrée, en moyenne.

6.1.2 La fonction du polymorphisme

Synthèse des résultats

Si l'on devait résumer l'ensemble des résultats acquis sur le polymorphisme au cours de ce travail, on pourrait dire que les mâles gris et les mâles sombres présentent des morphes de coloration discrets (présence/absence de gris) mais très variables, qu'ils occupent des domaines vitaux de superficie différente, mais qu'ils se distribuent sur les mêmes zones et occupent des types de milieux de chasse similaires, les mâles gris présentant cependant un comportement de chasse plus solitaire que les mâles sombres, plus sociaux, pouvant notamment se nourrir en groupe sur les charniers. Ils diffèrent également quant à certains de leurs paramètres de reproduction mais pas en terme de succès reproducteur global; enfin, les mâles gris participent moins activement à la défense de groupe que les mâles sombres. L'ensemble de ces résultats laisse donc à penser que les mâles sombres et les mâles gris utilisent des **stratégies comportementales individuelles alternatives**.

Une stratégie correspond à un ensemble de traits associés par le biais *trade-off* génétiques ou physiologiques (Stearns 1992), qui définissent un phénotype particulier. Dans certaines conditions, plusieurs stratégies peuvent ainsi coexister au sein d'une même population. La structuration de l'environnement est une condition nécessaire à l'émergence de différentes stratégies : les variations de l'environnement social, les variations de densité (Endler & Houde 1995), ou les variations du niveau de compétition inter et/ou intra sexuelle (Ryan et al. 2002), semblent avoir le potentiel de générer des stratégies alternatives (Doebeli & Ruxton 1997), comme par exemple des stratégies de reproduction alternatives, qui ont été montrées chez le Bruant à tête blanche (*Zonotrichia albicollis*; Atkinson & Ralph 1980) ou chez les Chevaliers (van Rhijn 1991; Lank et al. 1995). Dans ces deux cas précisément, la coloration des adultes, indépendamment de leur sexe, reflète leur stratégie reproductrice, à savoir fortement territoriale pour les individus clairs et consistant en davantage de soins parentaux pour les individus sombres (Tuttle 2003). Il est intéressant de noter que nous retrouvons dans une certaine mesure ce type de dichotomie entre nos busards clairs (plus

territoriaux, moins sociaux) et nos busards sombres (participant plus à la défense collective, se nourrissant plus volontiers en groupes).

Pour expliquer l'évolution et le maintien du polymorphisme de coloration dans le Marais de Brouage, et plus particulièrement la coexistence de deux morphes mâle distincts, nous proposons l'hypothèse que les mâles ont développé des stratégies de reproduction alternatives, ayant pour origine la **densité particulièrement élevée** d'individus sur cette zone. Ces stratégies alternatives s'exprimeraient donc, d'une part, à travers le développement de différents morphes colorés, et d'autre part, à travers l'expression de variations comportementales, les mâles gris représentant la forme territoriale, la moins sociale et la plus commune dans l'ensemble des populations de la zone de répartition de l'espèce, et les mâles sombres ayant développés une stratégie de reproduction alternative, plus sociale, basée sur l'imitation du plumage femelle, selon l'hypothèse « *female-mimicry* » (Selander 1965; Saetre & Slagsvold 1996). En effet, les mâles sombres ont pu se servir de la présence de traits sexuels dimorphiques présents chez cette espèce, afin de profiter des avantages liés à l'expression d'un plumage de type femelle, comme par exemple, réduire les conflits avec les mâles territoriaux (Saetre & Slagsvold 1996), ou accéder à des partenaires de reproduction plus facilement.

Tester l'hypothèse de stratégies alternatives

Plusieurs études pourraient permettre d'appuyer notre hypothèse. Tout d'abord, il serait judicieux de mesurer qualitativement (présence / absence) et quantitativement (proportion dans la population), la présence de mâles au morphe sombre dans d'autres populations de Busard des roseaux, variant en densité d'individus. Si notre hypothèse est valide, nous nous attendons en effet à ce que la fréquence de mâles sombres dans les populations diminue avec la diminution de densité de ces dernières, les avantages liés au polymorphisme pouvant en effet être fréquence-dépendant. Les données fragmentaires qui existent à ce sujet aujourd'hui tendent à confirmer cette prédiction : les mâles de morphe marron ont été rarement décrits, mais sont présents en petit nombre en Camargue où la densité de population est très élevée (pers. obs.), mais absents semble-t-il de Hollande ou du Nord et de l'Est de la France où les densités sont faibles.

Par ailleurs, il serait intéressant de mesurer le taux de fertilisation extraconjugale, pour étayer plus précisément l'utilisation de stratégies de reproduction différentes chez les deux types de morphes. Dans le cas où les mâles gris seraient effectivement plus territoriaux, nous nous attendons à un taux de fertilisation extraconjugale plus élevée chez ces mâles. Les données concernant les cas de polygamie relevés dans la population du Marais de Brouage tendent d'ailleurs à appuyer cette suggestion. Si cette hypothèse était confirmée, dans le Marais de Brouage les mâles sombres seraient donc des individus 'tricheurs', imitant le plumage des femelles, et profitant à la fois des avantages liés à l'expression de ce type de plumage, comme la réduction des conflits avec les mâles gris (plus territoriaux), et à la fois des avantages liés aux conditions particulières inhérentes à la zone d'étude, comme la forte abondance de cadavres de ragondin présents sur la zone, (i.e. ressource pouvant être partagée entre un groupe d'individus). Et ceci tout en profitant des bénéfices conférés par exemple par la réduction des risques liés à la prédation à travers la mise en place de stratégie sociale de défense active de groupe, au sein des dortoirs.

6.1.3 L'origine du polymorphisme de plumage chez le Busard des roseaux

Origine du polymorphisme

Une question cruciale, et clé, demeure cependant : dans quelle mesure l'expression de ces différents morphes, et la variabilité existant au sein de ces derniers, est déterminée génétiquement ? Un des moyens les plus courants pour identifier les gènes qui déterminent un polymorphisme de traits est la cartographie des 'Loci de Caractères Quantitatifs' (Quantitative Traits Loci ou QTL; Seaton et al. 2002; Kroymann & Mitchell-Olds 2005). Ces QTL ne sont pas des gènes par eux-mêmes, mais des fragments d'ADN, très liés aux gènes à l'origine du trait étudié. L'héritabilité de traits quantitatifs se rapporte à une caractéristique phénotypique qui varie graduellement, et qui peut être attribuée à l'interaction entre deux ou plusieurs gènes et leur environnement. Les QTL peuvent être identifiés moléculairement pour aider à cartographier des régions du génome qui contiennent des gènes impliqués dans la spécification d'un caractère quantitatif. Ainsi, pour notre étude, il faudrait avoir accès à des échantillons de sang appartenant aux deux parents, et aux jeunes d'un couple donné, ainsi que la caractérisation de leur coloration de plumage, pour pouvoir mettre en place cette technique. Cependant, dans le cas du Busard des roseaux, il est assez difficile de capturer des individus adultes reproducteurs, et l'utilisation de cette méthode peut donc être difficile à mettre en oeuvre. Une méthode plus facile à mettre en place, et communément employée pour estimer l'héritabilité d'un trait, est la régression parents-enfants (« *parent-offspring regression* »; Smith & Kinman 1965; Ward 1994), basée sur la comparaison de la variance d'un trait entre parents et jeunes. Pour notre étude, un moyen simple d'appliquer ce genre de méthode serait de caractériser très précisément les colorations de plumage des parents, par exemple à partir de photographies, et de les comparer à celles de leur progéniture, afin d'estimer la ressemblance entre leurs types de plumage. C'est ce qui a été mis en place cette année sur le Marais de Brouage. Les colorations de plumage de tous les couples reproducteurs de la zone ont été déterminées à partir de photographies. Par ailleurs, le *pattern* de coloration a également été déterminé chez les jeunes de ces couples, toujours à partir de photographies, et ces derniers ont été marqués individuellement. Le suivi à moyen terme de ces derniers (i.e. minimum deux ans pour que les jeunes adoptent leur plumage adulte) nous permettra de déterminer, en partie, l'héritabilité des différents morphes présents sur la zone d'étude. Les résultats très préliminaires obtenus en 2008 indiquent d'ores et déjà une forte similitude entre les différents jeunes d'une même nichée d'une part, et des ressemblances avec leurs parents d'autre part. Nous espérons donc obtenir prochainement les données nécessaires qui nous permettront de définir en partie, où tout du moins d'éclairer, le déterminisme génétique à l'origine des différents morphes de plumage présents dans notre population d'étude.

Evolution du polymorphisme avec l'âge ?

Il serait intéressant de clarifier l'évolution du plumage (et du polymorphisme) avec l'âge. En effet, cela permettrait de discerner les effets liés à l'âge et à la coloration quant à la superficie de l'espace occupé (domaines vitaux). Cela permettrait aussi de tester plus finement l'hypothèse de stratégies comportementales alternatives. Pour ce faire, il serait nécessaire d'acquérir des données individuelles sur les colorations, nous permettant de suivre l'évolution du plumage des individus au cours du temps, en plus de données spatiales nous permettant de mettre en relation l'occupation de l'espace avec ces variations de coloration. Deux méthodes existent pour obtenir ce genre de données, la radio pistage (Kenward et al. 2002) ou la pose de marques alaires; la première méthode étant plus précise quant aux données spatiales mais plus

coûteuse, et la seconde, permettant de suivre un plus grand nombre d'individus. Au cours de cet été, nous avons marqué la quasi-totalité des jeunes Busards des roseaux du Marais de Brouage, du Marais Poitevin et de l'île de Ré, et nous allons mettre en place un suivi individuel de ces populations, accompagné de prise de photographies, ce qui nous permettra d'obtenir les données nécessaires pour comprendre les mécanismes d'évolution de la coloration du plumage avec l'âge (Photo évolution plumage chez marqué + émetteur).

6.2 Les traits colorés à base de caroténoïdes et d'ultraviolets

6.2.1 Fonction des traits colorés

Pourquoi une expérimentation sur les poussins ?

De très nombreuses études ont été réalisées aujourd'hui sur les traits colorés chez les oiseaux, en particulier ceux à base de caroténoïdes (Faivre et al. 2003; Blount 2004; Bertrand et al. 2006; McGraw & Klasing 2006)). La plupart des études récentes sont expérimentales (Fitze et al. 2003; Casagrande et al. 2007). Dans le cadre de ce travail, nous souhaitons également avoir une approche expérimentale. Or dans le cas de grands rapaces, qui plus est à statut de conservation défavorable, il paraissait impensable de manipuler le phénotype des adultes. Nous avons donc opté pour des expérimentations portant sur les poussins. Ce choix offrait par ailleurs un avantage scientifique. En effet, les traits colorés chez les adultes ont fait l'objet de nombreuses études, au cours desquelles il a été montré que ces signaux étaient principalement utilisés dans le cadre du choix de partenaires et plus généralement de la sélection sexuelle. Or ces traits colorés, qui existent aussi chez les poussins, ne peuvent avoir chez ces derniers les mêmes fonctions, les poussins ne se reproduisant pas. Il nous semblait donc tout à fait pertinent d'aborder la fonction éventuelle de ces traits chez les poussins plutôt que chez les adultes, car cela représentait un « *challenge* » scientifique. Ainsi, pour des raisons éthiques, logistiques et scientifiques, notre choix s'est porté sur la manipulation expérimentale des traits colorés chez les poussins, afin d'en déterminer la fonction éventuelle.

Quelle peut être la fonction des traits colorés chez les poussins ?

La majorité des recherches récentes ayant porté sur les colorations à base de caroténoïdes chez les oiseaux, s'est focalisée sur leur condition-dépendance, c'est-à-dire l'expression de ces traits en fonction de la condition du porteur, et notamment sur leur fonction potentielle associée en tant que signaux indicateurs de qualité individuelle. Par qualité individuelle, nous entendons une information sur les aspects phénotypiques et sur la constitution génétique du porteur. Tous les signaux indicateurs de qualité partagent en commun la nécessité de coûts élevés et variables entre les différents porteurs, afin que le signal soit « honnête ». Par ailleurs, les signaux indicateurs de qualité sont fortement environnement-dépendant. Par exemple, il a été montré que les aspects de l'environnement social (McGraw et al. 2003), l'exposition aux parasites (McGraw & Hill 2000), les conditions nutritionnelles (McGraw et al. 2002; Sternalski et al. submitted), l'exposition à la pollution (Eeva et al. 1998) et les conditions climatiques globales (Garant et al. 2004) affectaient l'expression des signaux indicateurs de qualité. Il a également été démontré, pour les mécanismes de production des colorations à base de caroténoïdes, mais également et plus récemment, pour les colorations à base de mélanine et/ou structurale, que ces signaux sont reliés à de nombreux aspects de qualité individuelle.

6.2.2 Trait colorés, un indicateur de qualité individuelle ?

Dans le cadre de notre étude sur les traits colorés à base de caroténoïdes chez les poussins de Busard cendré, nous avons mis en évidence que l'accessibilité de ces pigments étaient limitée en condition naturelle, notamment en fonction des conditions environnementales et plus particulièrement de l'abondance de l'espèce-proie principale du busard, le campagnol. Cette étude a donc permis de confirmer la suggestion que les caroténoïdes étaient bien limitant dans l'environnement, validant d'autre part les coûts potentiels associés à sa production et/ou à son maintien à travers sa rareté, renforçant ainsi la vision des caroténoïdes comme signaux indicateurs de qualité individuelle, et condition-dépendants.

Cependant, dans notre étude, nous avons démontré que dans le cas des poussins de Busard cendré, en condition naturelle comme en captivité, la relation de condition-dépendance était négative (et donc inverse à celle classiquement trouvée), c'est-à-dire que la condition corporelle des jeunes diminue avec l'expression de leur coloration à base de caroténoïdes. Le sens de la relation entre condition-dépendance et traits à base de caroténoïdes varie donc en fonction du régime alimentaire propre à chaque espèce, ainsi que des stratégies de recherche alimentaire, à savoir généraliste ou spécialiste, utilisées par l'espèce, le sens de la relation passant généralement de positif à négatif en fonction de la quantité décroissante de pigments présents dans la nourriture ingérée par les individus et de leur niveau de spécialisation alimentaire.

Il faut cependant souligner (voir aussi Griffith et al. 2006) la difficulté à définir et à analyser la condition (Jakob et al. 1996), et par conséquent la condition-dépendance d'un trait. En effet, les auteurs, dans leurs publications sur les signaux colorés, emploient souvent le terme de condition-dépendance sans définir précisément quels aspects de condition-dépendance sont associés aux traits. En effet, les colorations à base de caroténoïdes peuvent être associées à d'autres composantes de la condition individuelle que la condition corporelle, comme par exemple le statut immunitaire des individus. Chez les poussins de Busards, nous avons effectivement mis en évidence une condition-dépendance négative entre traits colorés et condition corporelle, mais nous aurions également pu étudier la condition-dépendance des ces traits en terme d'immunité. En effet, les caroténoïdes étant impliqués dans le système immunitaire, nous prédisons que les réactions au test PHA (i.e. différence d'épaisseur du patagium de l'aile avant et après injection de PHA : une réaction plus forte indique une plus forte prolifération de cellules-T et donc un meilleur statut immunitaire) devraient augmenter avec l'intensité de coloration des traits chez les poussins, mais diminuer avec l'augmentation de condition corporelle. Nous avons précisément récolté ce type de donnée expérimentale dans le cadre des manipulations effectuées chez les deux espèces de busards, en testant les réponses des poussins à l'injection de phytohématagglutinine (PHA; Smits et al. 1999). Ces résultats sont en cours d'analyse.

6.2.3 Traits colorés : des signaux dans la communication parent-poussin ?

Le cas des espèces longévives

Les espèces longévives, qui prodiguent généralement des soins parentaux et dont la valeur reproductive des individus est cumulée sur plusieurs saisons de reproduction, sont supposées ajuster leur niveau d'investissement parental (i.e. toutes dépenses parentales qui bénéficient immédiatement la progéniture au détriment de la reproduction future des parents ; Trivers

1972), selon les coûts globaux associés à une nichée particulière, afin de diminuer le risque de compromettre leur chance de reproduction future (Linden & Moller 1989) et de maximiser ainsi leur *fitness* (Williams 1966). Par exemple, lorsque le coût associé aux soins parentaux est augmenté artificiellement, les oiseaux marins longévifs tendent à réduire leur niveau des soins parentaux envers les jeunes et de maintenir plutôt leur propre condition corporelle (Saether et al. 1993; Mauck & Grubb 1995). L'ajustement parental de l'effort ne doit cependant pas être considéré indépendamment du comportement des jeunes. En effet, la sollicitation par les jeunes permet aux parents d'évaluer le « réel » besoin de ces derniers et de réajuster leur effort en fonction de la valeur reproductive des jeunes et/ou de la nichée. Un tel ajustement n'est possible que lorsque parents et jeunes interagissent, et ce à travers la communication parents-enfants.

Résultats des manipulations expérimentales

Chez les rapaces, la majorité des soins parentaux est fournie après l'éclosion des œufs, à travers le nourrissage des jeunes après la naissance. Ainsi, si les individus ajustent leur comportement parental de manière à maximiser leur *fitness*, il est attendu que ce soit au niveau du taux de nourrissage que l'ajustement de l'effort parental se fasse chez ces espèces. Dans le cadre de notre étude, nous n'avons cependant réussi à mettre en évidence de tels ajustements par les parents, mesurés à travers la croissance et la condition corporelle des jeunes, pour des nichées variant en qualité. Plusieurs hypothèses sont envisageables pour expliquer ces résultats. Tout d'abord, il est possible que les colorations exprimées chez les poussins de busards, ne soient que des traits colorés et non des signaux, c'est-à-dire qu'ils ne portent pas de fonction de signalement particulière. En effet, pour tester l'hypothèse que les parents utilisent les traits colorés des jeunes afin de réajuster leur effort parental, nous faisons la présupposition que les individus jugent de la qualité de leur progéniture à travers leur coloration, et qu'ils vont donc investir un effort parental différent en fonction des variations de coloration de leur nichée. Cependant, si les traits colorés des jeunes ne sont pas porteurs d'information, et notamment concernant la qualité individuelle, les variations de coloration des jeunes au sein d'une nichée ne devraient pas influencer l'investissement parental des individus. Ces derniers pourraient par exemple juger de la qualité individuelle de leur progéniture à travers leur condition corporelle, et ajuster leur effort parental en conséquence. Par ailleurs, les colorations des jeunes poussins de busards pourraient n'être que la résultante mécanique de l'absorption et de l'accumulation de caroténoïdes dans les tissus, sans porter de fonction particulière, comme il a été par exemple proposé par Casagrande et al. (2007) pour les colorations des parties nues à base de caroténoïdes des poussins de Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*).

Il est également possible que les traits colorés exprimés chez les jeunes busards soient réellement des signaux, porteurs d'information, mais utilisés non pas dans la communication parents-enfants, mais dans la communication entre jeunes d'une même nichée, et ce, dans le cadre de la compétition intra nichée. En effet, chez les espèces où le contrôle parental est faible quant à la distribution individuelle de la nourriture, comme c'est le cas chez les busards, une forte compétition se développe au sein des membres d'une nichée, et qui augmente avec le nombre de jeunes (Mock & Parker 1997). La forme la plus aiguë de cette compétition, relativement courante chez les rapaces (Mock & Parker 1997 ; Drummond 2001 ; Drummond et al 2003), peut aller jusqu'au fratricide (« réduction de la taille de nichée ») dans laquelle les aînés attaquent et tuent, voire mangent le dernier de nichée. Cette compétition entre jeunes d'une même nichée peut ainsi expliquer l'évolution d'une large gamme de signaux, et notamment le développement de signaux colorés indicateurs de qualité individuelle, dont la fonction ultime serait de réduire la fréquence des conflits intra nichée.

Des analyses encore préliminaires que nous avons réalisées, et qui demanderaient à être développées, suggèrent que la coloration individuelle des poussins augmente avec le nombre de jeunes occupant une nichée, et que ces différences de coloration varient également entre mâles et femelles.

6.2.4 Comparaison entre *Busard cendré* et *Busard des roseaux*

Nous avons réalisé un certain nombre de manipulations expérimentales chez les deux espèces de busards simultanément, et nous présentons ici très brièvement quelques résultats comparés. Tout d'abord, et contrairement à nos prédictions précédentes, les analyses de coloration (i.e. mesurée par charte colorimétrique,) montrent que les Busards cendré sont plus colorés que les Busards des roseaux, quel que soit le traitement en terme de suppléments en caroténoïdes (Fig. 6.1). Par ailleurs, il apparaît que les poussins de Busard cendré répondent assez peu aux suppléments en caroténoïdes, alors que les Busard des roseaux y répondent plus fortement, sans pour autant atteindre le niveau de coloration des premiers.

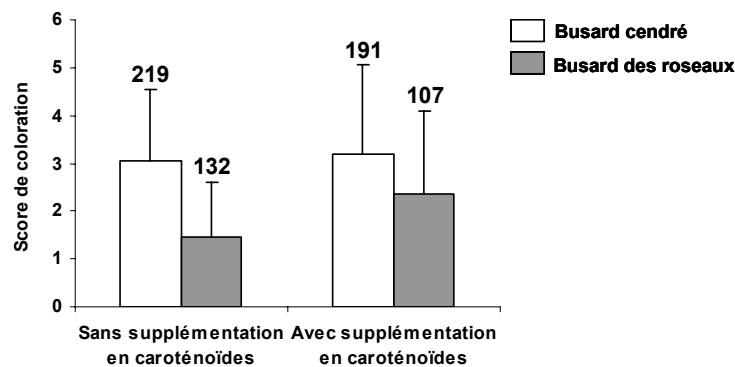


Figure 6.1. Comparaison des colorations (jaune) du bec des deux espèces de busards (en 2008), selon qu'ils ont été supplémentés en caroténoïdes ou non. Notez que les busards cendrés sont en moyenne plus colorés que les busards des roseaux, mais qu'en revanche ils réagissent proportionnellement moins à l'implémentation.

Comparison of coloration in the two harrier species (2008), according to carotenoid supplementation. Note that Montagus' harrier are more colored than Marsh harrier, but that they responded less to carotenoid supplementation.

Par ailleurs, il apparaît que les femelles des deux espèces de busards réagissent différemment en terme de réaction immunitaire et de coloration, et ce, en fonction de la présence ou de l'absence de suppléments en caroténoïdes dans le traitement. En effet, nous avons observé la corrélation entre coloration de la cire du bec et la réaction au test PHA : s'il n'apparaît pas de lien entre ces deux paramètres chez les mâles, et ce pour les deux espèces, chez les femelles des relations sont visibles mais inversées entre les femelles des deux espèces. Chez les femelles de Busard cendré, la réaction au PHA diminue avec la coloration de la cire du bec, sans suppléments en caroténoïdes (Corrélation de Pearson : $R^2 = -0.37$, $P = 0.04$, $n = 30$; Fig. 6.2), alors que chez les femelles de Busard des roseaux, la réaction au PHA augmente avec la coloration de la cire du bec, mais avec suppléments en caroténoïdes ($R^2 = 0.57$, $P = 0.01$, $n = 19$; Fig. 6.2). D'autres analyses plus poussées, notamment sur la relation entre coloration, condition corporelle, réaction au PHA (condition immunitaire) et suppléments en caroténoïdes, devront être réalisées.

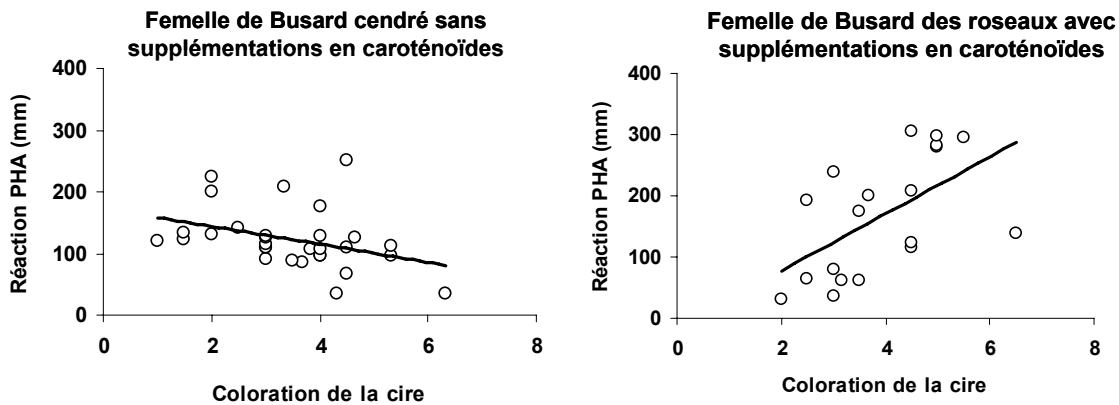


Figure 6.4. réaction des poussins des deux espèces de Busard à un test d'immunité (le test « PHA ; voir texte) en fonction de leur coloration du bec (femelles uniquement).

Nestling reaction of PHA skin-test in relation to cere coloration (female only).

6.2.5 Relation entre caroténoïdes au stade poussin et adulte

Dans le cadre de cette étude, nous avons analysé les signaux à base de caroténoïdes chez les poussins de busards, mais nous n'avons malheureusement pas pu étudier ces derniers chez les adultes, alors qu'il a été montré que ces signaux, et notamment la cire du bec chez le Busard cendré (Mougeot & Arroyo 2005), étaient utilisés au stade adulte par les femelles pour choisir un partenaire de reproduction. Par ailleurs, il a été démontré dans quelques études, que les conditions, en terme de ressource en caroténoïdes, rencontrées à des stades précoces du développement pouvaient influencer l'expression des signaux colorés à base de caroténoïdes chez les adultes (Fitze et al. 2003, McGraw et al. 2005). Il serait donc très intéressant de manipuler l'accessibilité des caroténoïdes au stade poussin et de mesurer les effets de ces différentes conditions à l'état adulte des individus, comme par exemple mesurer l'intensité de leur coloration, leur succès reproducteur ou bien encore leur taux de survie. Cela sera peut être possible à l'avenir, si nous sommes en mesure de capturer, une fois adultes, les individus que nous avons manipulés quand ils étaient poussins.

6.3 Traits colorés, signaux et communication visuelle : quelles perspectives d'étude ?

6.3.1 Sélection naturelle et signaux colorés

Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes concentrés sur les fonctions potentielles de signalement associées aux traits colorés chez les rapaces. Cependant, il est important de garder à l'esprit, dans l'étude de la variabilité et des fonctions liées aux signaux colorés, que la sélection des colorations peut être basée sur des propriétés non optiques des couleurs, autre que ses fonctions de signalement, comme par exemple des propriétés protectrices. Les colorations du plumage, comme celles à base de mélanine, peuvent par exemple avoir été sélectionnées pour leur propriété anti-abrasives (« *abrasion resistance hypothesis* »; Burt 1981). Par ailleurs, les parties nues à base de caroténoïdes chez les rapaces notamment, peuvent avoir évoluées sous l'action de leur protection contre les ultraviolets (Bortolotti 2006). Il a par ailleurs été proposé que les pigments tels que les caroténoïdes pouvaient protéger le plumage contre la dégradation dues aux bactéries (Grande et al. 2004). Enfin, la coloration pourrait également avoir évolué pour ses propriétés de thermorégulation, ou bien

encore afin d'augmenter la vision des porteurs (revue in Bretagnolle 1993). De plus, certains auteurs ont émis l'idée que les variations de coloration puissent être neutres ou simplement non adaptatives (Beauchamp & Heeb 2001). Ainsi, il est important de garder à l'esprit que les colorations peuvent avoir d'autres propriétés que celle de signalement, et donc être la cible de la sélection naturelle pour d'autres fonctions que celles de la communication. C'est un aspect que nous avons déjà évoqué auparavant : une analyse comparative (et phylogénétique) de la coloration des busards, voire des rapaces diurnes, pourrait s'avérer très pertinente à l'avenir. Une étude comparative phylogénétique pourrait nous renseigner sur l'évolution des signaux carotènes chez les busards, et permettrait aussi d'aborder d'ailleurs l'existence du polymorphisme et des morphes mélaniques chez les busards dans le monde.

6.3.2 Mélanine et caroténoïdes : deux pigments si différents ?

Dans le cadre de cette thèse, nous avons choisi d'étudier les signaux colorés à travers une dichotomie entre signaux à base de pigments caroténoïdes et de mélanine, en se référant largement à ce qui est repris dans la littérature sur le sujet. En effet, le fait que les voies de biosynthèse, ainsi que les rôles biochimiques et physiologiques varient entre ces deux classes de pigments, a conduit à la conviction générale qu'il existait une différence fondamentale dans la manière par laquelle ces pigments étaient utilisés dans les signaux colorés des animaux (Hill & Brawner 1998; McGraw & Hill 2000; Badyaev & Hill 2000). Cependant des études récentes ont démontré que cette conviction n'était pas totalement fondée (Griffith et al. 2006).

Par exemple, mélanine et caroténoïdes ont longtemps été considérés comme variant fortement en termes de coût de production et de limitation par l'environnement (Hill & Brawner 1998). Cependant il a récemment été montré que la synthèse de la mélanine requière un certain nombre d'ions minéraux (Ca, Zn, Cu, Fe), assez rares dans la nourriture de la plupart des oiseaux, mais qu'un niveau trop élevé de ces éléments peut avoir des effets nuisibles sur les fonctions de l'organisme. Il a donc été proposé que l'accès à ces ions métalliques puisse limiter la capacité de certaines espèces à synthétiser la mélanine (Hill 2007). De cette manière, tout comme les pigments caroténoïdes, l'expression de la mélanine peut être reliée à la qualité des ressources alimentaires et entraîner des coûts lors de sa production (Hill 2007).

Par ailleurs, il a également été suggéré des différences quant à la condition-dépendance de ces deux types de pigments, les caroténoïdes étant considérés comme plus à même de révéler la condition-dépendance d'un trait aux vues de leur mode d'assimilation (i.e. ingéré à travers la nourriture) (Hill & Brawner 1998). Cependant, Griffith et al. (2006) ont démontré, dans le cadre d'une méta analyse, que les ornements à base de mélanine et de caroténoïdes ne différaient pas significativement en terme de condition dépendance. De plus, il apparaît de plus en plus évident que la mélanine, en plus des caroténoïdes, est également très intimement associée aux réponses du système immunitaire (Mackintosh 2001). Enfin, il a souvent été suggéré que les traits à base de mélanine indiquaient le statut de dominance des porteurs, alors que les traits à base de caroténoïdes renseignaient plutôt sur leur condition, mais il a été démontré récemment que cette distinction entre type de coloration et fonction particulière de signalement n'était pas si justifiée. Par exemple, Pryke et al. (2002) et Pryke & Andersson (2003) ont montré que l'expression du plumage rouge à base de caroténoïdes de l'*Euplectes* veuve-noire (*Euplectes ardens*) et de l'*Euplectes* à épaules orangées (*Euplectes axillaris*) était un signal de statut de dominance. Il n'est donc plus si évident aujourd'hui que les deux types de pigments diffèrent totalement quant à leurs propriétés et leur action au niveau des signaux colorés.

De plus, la coloration UV/structurale est également souvent considérée comme une entité séparée des colorations pigmentaires, mais à l'heure actuelle, il y existe trop peu d'évidences empiriques pour identifier des différences qualitatives entre les différents mécanismes de coloration dans l'évolution du plumage des oiseaux. Des études supplémentaires sont nécessaires pour examiner l'importance relative entre les signaux UV/structurels et les autres signaux dans la communication chez les oiseaux (Pryke 2007), et par exemple deux études récentes ont montré que les variations des colorations structurales ornementales prédisaient le succès de dominance dans les interactions entre mâles (Alonso-Alvarez et al. 2004; Siefferman & Hill 2005). Dans notre étude, nous avons par ailleurs établi une corrélation négative entre pigments carotènes et réflectance dans les ultraviolets, chez les poussins tout au moins, les deux variant en sens inverse avec l'âge.

6.3.3 Stratégies comportementales ou syndromes comportementaux

Dans le cas particulier des interactions sociales engendrées par la défense collective, nous avons mis en évidence que chez le Busards des roseaux, les mâles jouaient des rôles différents et distincts selon le type de morphe qu'ils arboraient au cours d'une acte de mobbing, mais également que ces rôles étaient conservés d'un jour à l'autre, et pour des actes de mobbing distincts. Ces observations soulèvent alors plusieurs notions intéressantes, celles d'altruisme et de réciprocité, et celle de syndromes comportementaux.

En effet, le mobbing induit des coûts et des bénéfices pour les participants, variant selon le niveau d'investissement de ces individus. Si les coûts et les bénéfices diffèrent entre les différents participants au mobbing, et que ces derniers sont toujours similaires au cours des actes répétés de mobbing, il faut se questionner sur la réciprocité de ce comportement, un des aspects critiques du comportement de mobbing. Ainsi, lorsqu'il est dirigé contre le prédateur, le mobbing apparaît comme égoïste (il réduit le risque de prédation du recruteur), alors que s'il est dirigé vers les autres membres du groupe, il peut être soit égoïste soit altruiste, en fonction de la qualité de l'audience. Les caractéristiques à la fois de l'émetteur et des receveurs vont donc affecter les fonctions proximales et ultimes du mobbing et vont impliquer différents mécanismes de sélection. Dans le cas du Busard des roseaux, de plus amples recherches, et surtout des protocoles expérimentaux adaptés, seraient nécessaire pour investir plus particulièrement la question d'altruisme et de réciprocité, mais également de manipulation, de la part des individus participants à la défense de groupe.

Par ailleurs, la consistance des comportements exhibés par les mâles arborant des morphes particuliers nous laisse supposer que ces derniers présentent des syndromes comportementaux distincts. Les syndromes comportementaux se définissent comme l'association de plusieurs types de comportements, ou personnalités, propres aux individus, certains étant par exemple timide ou audacieux, qui se répètent selon les individus, au cours de situations ou de contextes variables (Ducrest et al. 2008). Ces syndromes comportementaux seraient le fruit des régulateurs du système mélanocortine, qui affecteraient par des effets pléiotropiques, une suite de traits phénotypiques corrélés (Ducrest et al. 2008). Il serait alors très intéressant de tester si les mâles présentant des morphes de coloration distincts, se distinguent également par leurs comportements au cours d'autres types d'interactions sociales, comme par exemple celles engendrées autour d'une source de nourriture. Par ailleurs, chez les busards cendrés, il serait également intéressant de regarder si les individus mélaniques diffèrent par leur comportement des individus non mélaniques, au cours d'interactions sociales.

6.3.4 Fiabilité des signaux à base de caroténoïdes

La notion de tricherie a très peu été abordée jusqu'à présent pour les signaux à base de caroténoïdes, les coûts associés à l'expression de ces traits étant supposés être trop importants (i.e. mort potentielle) pour laisser place à la tricherie. Cependant, il a été proposé que le conflit existant entre parents et enfants, ou dans une moindre mesure celui existant entre jeunes d'une même nichée, pouvaient expliquer l'évolution de signaux de quémades extravagants, surpassant la simple manifestation des besoins, et notamment ceux à base de caroténoïdes (Lyon et al. 1994 ; Kilner & Johnstone 1997 ; Kilner 2006). Il est en effet possible, d'un point de vue théorique, que les jeunes tentent d'induire un effort parental plus important que ceux dont ils ont réellement besoin, à savoir plus de nourriture par exemple, les différents comportements de sollicitations des jeunes étant alors interprétés comme des tentatives de 'manipulation' des parents par les jeunes (Parker & Macnair 1979). Dans ce contexte, qu'en est-il du caractère 'honnête' des signalisations des jeunes, et notamment celles à base de caroténoïdes ? Plusieurs auteurs ont conclu que les sollicitations des oisillons reflétaient assez fidèlement leurs besoins alimentaires (Cotton et al. 1996 ; revue in Searcy & Nowicki 2005) et que les parents distribuaient leur effort en fonction de l'intensité des sollicitations (revue in Searcy & Nowicki 2005). Cependant d'autres études (Clarke & Lee 1998) ont obtenu des résultats opposés. Il serait intéressant d'analyser plus en détail la fiabilité des signaux à base de caroténoïdes, mais également celle des signaux à base de mélanine ou celle des colorations structurales : existe-t-il par exemple une relation entre pigmentation caroténoïdes et taux de quémade ?

6.3.5 Signaux multiples

A l'heure actuelle, il apparaît un intérêt croissant pour tenter de comprendre pourquoi les oiseaux présentent des ornements multiples (Møller & Pomiankowski 1993, Candolin 2003). La base théorique de ce travail est centrée autour de trois hypothèses développées dans un article de Møller & Pomiankowski (1993) : (1) multiples messages, (2) messages redondants, (3) signaux non fiables. Ces différentes hypothèses réduisent le problème des ornements multiples à un seul type d'information, la qualité. L'hypothèse de messages multiples suppose que l'information contenue dans deux traits reflète différents aspects de qualité. L'hypothèse de messages redondants suppose que le contenu de l'information de chaque trait révèle des aspects similaires de qualité. Pour que les receveurs soient sélectionnés en faveur des messages redondants, l'augmentation de fiabilité fournie par les combinaisons de signaux multiples doit être assez élevée pour compenser les coûts additionnels liés à l'expression de signaux multiples. Enfin, l'hypothèse de non fiabilité des signaux suppose que les signaux ne révèlent pas de qualité et sont le produit, par exemple, de cas séparé de sélection par processus Fishériens arrivant indépendamment sur des traits séparés.

Les deux premières hypothèses peuvent expliquer en partie, l'évolution de multiples signaux colorés chez les oiseaux. Cependant lorsqu'on regarde l'extravagance, la précision, voire la minutie, et la complexité des traits colorés, à la fois indépendamment mais également dans leur ensemble, sur les individus, il est difficile de croire que ces signaux n'ont évolué que pour désigner la qualité génétique ou la condition des porteurs. Ainsi, tout comme Darwin, qui évoqua le premier la notion d'esthétisme dans le choix des femelles pour les mâles les plus extravagants, il semblerait que la multiplicité des signaux colorés chez les oiseaux ait pu évoluer parce que les femelles préféraient de 'beaux' mâles. Si certains doutes sont possibles quant à la proposition de cette hypothèse, il suffit de regarder les parades sexuelles mises en œuvre chez les oiseaux de Paradis, pour s'en convaincre un peu plus....

BIBLIOGRAPHIE

- Agrawal A.A., C. Laforsch and R. Tollrian. 1999. Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401:60-63.
- Alberts A.C. 1992. Constraints on the Design of Chemical Communication Systems in Terrestrial Vertebrates. *The American Naturalist* 139:S62.
- Alonso-Alvarez C, Bertrand S, Devevey G, Gaillard M, Prost J, Faivre B, Sorci G (2004b) An experimental test of dose-dependent effect of carotenoids and immune activation on sexual signals and antioxidant activity. *Am Nat* 164:651–659
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Andersson S. 2000. Efficacy and Content in Avian Colour Signal. Pp. 47-60, in Espmark Y, T. Amundsen and G. Rosenqvist (eds), *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Tapir Academic Press, Trondheim, Norway.
- Andersson S. and M. Prager. 2006. Quantifying Colors. Pp.41-89, in Hill G.E. and K.J. McGraw (eds), *Bird Coloration: Function and Evolution*. Vol. II. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Andersson S., J. Örnborg and M. Andersson. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 265:445-450.
- Arroyo B.E. 1997. Diet of Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) in central Spain. Analysis of temporal and geographic variation. *Ibis* 139:664-672.
- Arroyo B.E., F. Mougeot and V. Bretagnolle. 2001. Colonial breeding and nest defence in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 50: 109-115.
- Arroyo B.E., J.R. King and L.E. Palomares. 1995. Observations on the ecology of Montagu's and Marsh harriers wintering in north-west Senegal. *Ostrich* 66:37-40.
- Arroyo B.E., J.T. Garcia and V. Bretagnolle. 2004. Montagu's harrier. *Birds of Western Palearctic Update* 7:7-33.
- Atkinson C.T. and C.J. Ralph. 1980. Acquisition of plumage polymorphism in White-throated Sparrows. *The Auk* 97:245-252.
- Auber L. 1957. The distribution of structural colours and unusual pigments in the class Aves. *Ibis* 287:463-476.
- Augiron S., H. Jacob, N. Jacob and A. Sternalski. Nidification atypique du Busard des roseaux *Circus aeruginosus* dans les bois de l'île de Ré. *Alauda* 75:81-83.
- Averil C.K. 1923. Black wing tips. *Condor* 25:57-59.
- Badayev, A. V. and Hill, G. E. (2000). Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid-versus melanin-based coloration. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 69,153 -172.
- Baker R.R. and G.A. Parker. 1979. The evolution of bird coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 287:63-130.
- Barrowclough G.F. and F.C. Sibley. 1980. Feather pigmentation and abrasion—Test of a hypothesis. *Auk* 97:881-883.
- Barton N.H and M. Turelli. 1989. Evolutionary quantitative genetics: how little do we know. *Annual Review of Genetics* 23:337-370.
- Bavoux C., G. Burneleau and M. Picard. 1997. Le gîte nocturne du Busard des roseaux *Circus aeruginosus*: modalités de fréquentation en Charente Maritime (France). *Alauda* 65:321-336.

- Bavoux C., G. Burneleau and V. Bretagnolle. 2006. Gender Determination in the Western Marsh Harrier (*Circus aeruginosus*) Using Morphometrics and Discriminant Analysis. *Journal of Raptor Research* 40:57-64.
- Bavoux C., G. Burneleau, J. Cuisin and P. Nicolau-Guillaumet. 1990. Le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* en Charente-Maritime (France). III – Alimentation en période interuptiale. *Alauda* 58:221-231.
- Bavoux C., G. Burneleau, J. Cuisin and P. Nicolau-Guillaumet. 1991. Le Busard des roseaux en Charente Maritime. IV – Variabilité du plumage juvenile. *Alauda* 59:248-255.
- Bavoux C., G. Burneleau, P. Nicolau-Guillaumet and E. Pasquet. 1988. Le Busard des roseaux en Charente Maritime (France). I – Présentation – Détermination biométrique du sexe. *Alauda* 56:246-260.
- Bavoux C., G. Burneleau, P. Nicolau-Guillaumet and M. Picard. 1993. Le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* en Charente-Maritime (France). VI: Couleur de l'iris, sexe et âge. *Alauda* 61:173-179.
- Bavoux C., G. Burneleau, P. Nicolau-Guillaumet and M. Picard. 1995. Le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* en Charente-Maritime (France). VIII – Attachement au site de reproduction et appariements. *Alauda* 6:273-280.
- Bavoux, C. and G. Burneleau. 2004. Busard des roseaux *Circus aeruginosus*. Pp. 75-79, in Beauchamp, G. & Heeb P. 2001. Social foraging and the evolution of white plumage. *Evol Ecol Res* 3:703-720
- Bendich A. and J.A. Olson. 1989. Biological actions of carotenoids. *FASEB Journal* 3:1927-1932.
- Bennett A.T.D. and I.C. Cuthill. 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research* 34:1471-1478.
- Bennett A.T.D., I.C. Cuthill, J.C. Patridge and K. Lumau. 1997. Ultraviolet plumage color predicts mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94:8618-8621.
- Berglund A. and G. Rosenqvist. 2001. Male pipefish prefer dominant over attractive females. *Behavioural Ecology* 12:402-406.
- Berglund A., A. Bisazza and A. Pilastro. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual Utility. *Biological Journal of the Linnean Society* 58:385-399.
- Bertrand S., C. Alonso-Alvarez, G. Devevey, B. Faivre, J. Prost and G. Sorci. 2006. Carotenoids modulate the trade-off between egg production and resistance to oxidative stress in zebra finches. *Oecologia* 147:576-584.
- Biard C., P.F. Surai and A.P. Møller. 2005. Effects of carotenoid availability during laying on reproduction in the blue tit. *Oecologia* 144:32-44.
- Birdlife International 2004. *Birds in Europe: Population Estimates, Trends and Conservation Status*. Cambridge, UK: BirdLife International, BirdLife Conservation Series n°12.
- Bize P., R. Piault, B. Moureau, and P. Heeb. 2006. A UV signal of offspring condition mediates context-dependent parental favouritism. *Proc R Soc Lond B* 273:2063-2068.
- Bleiweiss R. 2005. Variation in ultraviolet reflectance by carotenoid-bearing feathers of tanagers (Thraupini: Emberizinae: Passeriformes). *Biological Journal of the Linnean Society* 84:243-257.
- Blount J.D. 2004. Carotenoids and life-history evolution in animals. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 430:10-15.
- Blount J.D., D.C. Houston, A.P. Møller and J. Wright. 2003. Do individual branches of immune defence correlate? A comparative case study of scavenging and non-scavenging birds. *Oikos* 102:340-350.

- Blount J.D., N.B. Metcalfe, T.R. Birkhead and P.F. Surai. 2003. Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in zebra finches. *Science* 300:125-127.
- Blount J.D., P.F. Surai, D.C. Houston, and A.P. Møller. 2002. Patterns of yolk enrichment with dietary carotenoids in gulls: the roles of pigment acquisition and utilization. *Functional Ecology* 16:445-453.
- Bond A.B. and A.C. Kamil. 2002. Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature* 415:609-613.
- Bonser R.H.C. 1995. Melanin and the abrasion resistance of feathers. *Condor* 97:590-591.
- Bortolotti G.R., J.L. Tella, M.G. Forero, R.D. Dawson and J.J. Negro. 2000. Genetics, local environment and health as factors influencing plasma carotenoids in wild American kestrels (*Falco sparverius*). *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 267:1433-1438.
- Bortolotti, G.R. 2006. Natural selection and coloration: protection, concealment, advertisement, or deception? PP 3-35, in Hill G.E. and K.J. McGraw (eds), *Bird Coloration: Function and Evolution*. Vol. II. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Bortolotti, G.R., L. Mariano González, A. Margalida, R. Sánchez and J. Oria. 2008. Positive assortative pairing by plumage colour in Spanish imperial eagles. *Behavioural Processes* 78:100-107.
- Bradbury J.W. and S.L. Verhencamp. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Bretagnolle, V. 1993. Adaptive significance of seabird coloration: the case of Procellariiforms. *American Naturalist* 142: 141-173.
- Brown L.H. and D. Amadon. 1968. *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. Welfleet, Secausus, NJ.
- Burkhardt D. and E.H. Maier. 1989. The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV. *Naturwissenschaften* 83:492-497.
- Burt E.H. (ed). 1979. Tips on wings and other things. Pp. 70-123, in *The Behavioral Significance of Color*. Garland STPM Press, New York.
- Burt E.H. 1981. The adaptiveness of animal colors. *Bioscience* 31:723-729.
- Burt E.H. 1986. An analysis of physical, physiological, and optical aspects of avian colouration with emphasis on wood-warblers. *Ornithology Mongr* 38:1-126.
- Burt E.H. and J.M. Ichida. 2004. Gloger's Rule, feather-degrading bacteria, and color variation among Song Sparrows. *Condor* 106:681-686.
- Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Review* 78:575-595.
- Candolin, U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biol. Rev.* 78:575-595.
- Canfield L.M., N.I. Krinsky and J.A. Olson. 1993. *Carotenoids in Human Health*. New York Academy of Sciences.
- Caro T.M. 2005. *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press, Chicago
- Casagrande S., D. Costantini, A. Fanfani, J. Tagliavini, and G. Dell'Omo. 2007. Patterns of serum carotenoid accumulation and skin color variation in kestrel nestlings in relation to breeding conditions and different terms of carotenoid supplementation. *J Comp Physiol B* 177:237-245.
- Casagrande S., D. Csermely, E. Pini, V. Bertacche, and J. Tagliavini. 2006. Skin carotenoid concentration correlates with male hunting skill and territory quality in the kestrel *Falco tinnunculus*. *Journal of Avian Biology* 37:190-196.
- Cheney, D.L. and R.M. Seyfarth. 1981. Selective forces affecting the predator alarm calls of vervet monkeys. *Behaviour* 76:25-61.

- Chew B.P. and J.S. Park. 2004. Carotenoid action in the immune response. *Journal of Nutrition* 134:257S-261S.
- Clark, A.B., & Lee, W.-H. 1998. Red-winged blackbird females fail to increase feeding in response to begging call playbacks. *Animal Behaviour* 56: 563-570.
- Clarke R. 1995. *The Marsh Harrier*. London: Hamlyn. Content of sexual colors: an experimental test. *The American Naturalist* 162:704-712.
- Cormier J.P. and F. Baillon. 1991. Concentration de Busards cendré *Circus pygargus* (L.) dans la région de M'Bour (Sénégal) Durant l'hiver 1988-1989: utilisation du milieu et régime alimentaire. *Alauda* 59: 163-168.
- Cornulier T. and V. Bretagnolle. 2006. Assessing the influence of environmental heterogeneity on patterns of nest-spacing: a case study with two raptors. *Ecography* 29:240-250.
- Cotton, P.A., Kacelnick, A., & Wright, J. 1996. Chick begging as a signal: are nestlings honest? *Behavioural Ecology* 2: 178-182.
- Cramp S. and K.E.L. Simmons (eds). 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.
- Cunningham E.J.A. and A.F. Russell. 2004. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404:74-77.
- Cuthill I.C., J.C. Patridge, A.T.D. Bennett, S.C. Church, N.S. Hart and S. Hunt. 2000. Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior* 29:159-214.
- Dale J. 2006. Intraspecific Variation in Coloration. Pp. 36-86, in Hill G.E. and K.J. McGraw (eds), *Bird Coloration: Function and Evolution*. Vol. II. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Dale J. and T. Slagsvold. 1996. Mate choice on multiple cues, decision rules and sampling strategies in female Pied Flycatchers. *Behaviour* 133:903-944.
- Danchin E., L.-A. Giraldeau and F. Cezilly (eds). 2008. Communication, Sensory Ecology, and Signal Evolution. Pp. 577-612, in *Behavioural Ecology*. Oxford University Press, New York.
- Dawkins R. and J.R. Krebs. 1978. Animal signals: information or manipulation? Pp. 282-309, in Krebs J.R. and N.B. Davies (eds), *Behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Del Hoyo J., Elliott A. and J. Sargatal (eds). 1994. *Handbook of the Birds of the World*, Vol. 2. Lynx Ediciones, Barcelona.
- Doebeli M. and G.D. Ruxton. 1997. Evolution of dispersal rates in metapopulation models: Branching and cyclic dynamics in phenotype space. *Evolution* 51:1730-1741.
- Doering T.L., J.D. Nosanchuck, W.K. Roberts and A. Casadevall. 1999. Melanin as a potential cryptococcal defence against microbicidal proteins. *Medecin Mycol* 37:175-181.
- Drummond, H. 2001. A revaluation of the role of food in broodmate aggression. *Animal behaviour* 61: 517-526.
- Drummond, H., Rodriguez, C., Vallarino, A., Vaderrabano, C., Rogel, G. & Tobon, E. 2003. Desperado siblings: uncontrollably aggressive junior chicks. *Behavioural Ecology & Sociobiology* 52: 357-364.
- Ducrest A-L., L. Keller and A. Roulin. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution* 23:502-510.
- Dusenbery D.B. 1992. Sensory ecology: How organisms acquire and respond to information. (ed. by Freeman W.H.). New York.
- Dyck J. 1978. Structural colours. Pp. 426-437, in Frith H.J. and J.H. Calaby (eds), *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress*. Australian Academy of Science: Canberra.

- Eaton M.D. and S.M. Lanyon. 2003. The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 270:1721-1726.
- Eeva T., E. Lehikoinen and M. Ronka. 1998. Air pollution fades the plumage of the Great Tit. *Functional Ecology* 12:607-612.
- Emlen D.J. 1994. Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Ontophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B* 256:131-136.
- Endler J.A. 1980. Natural Selection on Color Patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34:76-91.
- Endler J.A. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 319:505-523.
- Endler J.A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41:315-352.
- Endler J.A. 1992. Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American Naturalist* 139:S125.
- Endler J.A. 2000. Evolutionary Implications of the Interaction between Animal Signals and the Environment. Pp. 11-46, in Espmark Y, T. Amundsen and G. Rosenqvist (eds), *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Tapir Academic Press, Trondheim, Norway.
- Endler J.A. and A.E. Houde. 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 49:456-468.
- Endler J.A. and A.L. Basolo. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 13:415-420.
- Enquist M. and O. Leimar. 1983. Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology* 127:387-410.
- Espmark Y., T. Amundsen and G. Rosenqvist (eds). 2000. *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Tapir Academic Press, Trondheim, Norway.
- Evans C.S. and P. Marler. 1994. Food-calling and audience effects in male chickens, *Gallus gallus*: Their relationships to food availability, courtship and social facilitation. *Animal Behaviour* 47:1159-1170.
- Faivre B., M. Pr eault, F. Salvadori, M. Th ery, M. Gaillard and F. C ezilly. 2003. Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Animal Behaviour* 65:1125-1131.
- Faivre B., M. Pr eault, M. Th ery, J. Secondi, B. Patris and F. C ezilly. 2001. Breeding strategy and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour* 61:969-974.
- Ferguson-Lees J. & D.A. Christie. 2001. *Raptors of the World*. Ch. Helm, London.
- Fisher R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fitze P.S., B. Tschirren, and H. Richner. 2003. Carotenoid-based color expression is determined early in nestling life. *Oecologia* 137:148-152.
- Formica V.A., R.A. Gonsler, S. Ramsay and E.M. Tuttle. 2004. Spatial dynamics of alternative reproductive strategies: The role of neighbors. *Ecology* 85:1125-1136.
- Forsman D. 1999. *The Raptors of Europe and the Middle East: A Handbook of Field Identification*. Princeton University Press, Princeton.
- Fowlie M.K. and O. Kruger. The evolution of plumage polymorphism in birds of prey and owls: The apostatic selection hypothesis revisited. *Journal of Evolutionary Biology* 16:577-583.
- Fox C.W., D.A. Roff and D.J. Fairbairn. 2001. *Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Fox D.L. 1976. *Animal Biochromes and structural Colors*. University of California Press, Berkeley.

- Fox H.M. and G. Vevers. 1960. *The nature of animal colors*. New York, Macmillan.
- Galeotti P. and D. Rubolini. 2004. The niche variation hypothesis and the evolution of colour polymorphism in birds: a comparative study of owls, nightjars and raptors. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:237-248.
- Galeotti P., D. Rubolini, D. Dunn and M. Fasola. 2003. Colour polymorphism in birds: causes and functions. *Journal of Evolutionary Biology* 16:635-646.
- Garant D., B.C. Sheldon and L. Gustafsson. 2004. Climatic and temporal effects on the expression of secondary sexual characters: Genetic and environmental components. *Evolution* 58:634-644.
- Garcia J.T. and B.E. Arroyo. 1998. Migratory movements of western European Montagu's Harrier *Circus pygargus*: a review. *Bird study* 45: 188-194.
- Godfray H.C.J. Signaling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. *The American Naturalist* 146:1-24.
- Gontard-Danek M. and A.P. Møller. 1999. The strength of sexual selection: a meta-analysis of bird studies. *Behavioral Ecology* 10:476-486.
- Goodwin T.W. 1980. *The biochemistry of the carotenoids*. Vol. I: Plants. Chapman and hall, London.
- Goodwin T.W. 1984. *The biochemistry of the carotenoids*. Vol. II: Animals. Chapman and hall, London.
- Götmark F. and M. Ahlström. 1997. Parental preference for red mouth of chicks in a songbird. *Proc R Soc Lond B* 264:959-962.
- Grafen A. 1990a. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology* 144:473-516.
- Grafen A. 1990b. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144:517-546.
- Grande, J.M., Negro, J.J. & Torres, M.J. 2004. The evolution of bird plumage colouration: a role for feather-degrading bacteria? *Ardeola* 51: 375-383.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140-1162.
- Griffith S.C., T.H. Parker and V.A. Olson. 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour* 71:749-763.
- Guilford T. and M.S. Dawkins. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour* 42:1-14.
- Hart N.S. 2001. The Visual Ecology of Avian Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* 20:675-703.
- Hauser M.D. 1997. *The Evolution of Communication*. MIT Press.
- Hauser M.D. and M. Konishi (eds). 1999. *The design of animal communication*. Massachusetts Institute of Technology.
- Hauser M.D. and P. Marler. 1993. Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): I. Socioecological factors influencing call production. *Behavioural Ecology* 4:194-205.
- Hearing V. 2000. The melanosome: the perfect model for cellular responses to the environment. *Pigment Cell Research* 13:23-34.
- Heeb, P. & Beauchamp, .
- Heinrich B. and J.M. Marzluff. 1991. Do common ravens yell because they want to attract others? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 28:13-21.
- Hill G.E. and K.J. McGraw (eds). 2006. *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Vol. I. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Hill, G.E. 2007. Melanins and carotenoids as feather colorants and signals. Pp 41-73 in Jamieson B.G.M. (ed), *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. Vol. 6B. Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Hill, G.E., and Brawner, W.R., III. 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci*, **265**: 1105–1109.
- Hinde R.A. 1981. Animal signals: ethological and game-theory approaches are not incompatible. *Animal Behaviour* 29:535-542.
- Hofman C. and G. Eichele. 1994. Retinoids in development. Pp. 387-442, in Sporn M.B., A.B. Roberts and D.S. Goodman (eds). *The Retinoids (second edition)*. Raven press, New-York.
- Hughes K.A., L. Du, H. Rodd and D.N. Reznick 1999. Familiarity leads to female mate preference for novel males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour* 58:907-916.
- Hunt S., R.M. Kilner, N.E. Langmore and A.T.D. Bennett. 2003. Conspicuous, ultraviolet-rich mouth colours in begging chicks. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 270:S25-S28.
- Hurd C.R. 1996. Interspecific attraction to the mobbing calls of blackcapped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 38:287–292.
- Huxley J. 1955. Morphism and evolution. *Heredity* 9:1-52.
- Ingenbleek A., J. Cuisin, R. Libois, C. Bavoux and G. Burneleau. 2004. Régime alimentaire hivernale du Busard des roseaux *Circus aeruginosus* dans le Marais de Brouage en Charente Maritime. *Annale de la Société des Sciences naturelles de Charente Maritime* 9 :389-398.
- Inouye C.Y., G.E.Hill, R. Stradi and R. Montgomerie. 2001. Carotenoid pigments in male House Finches plumage in relation to age, subspecies, and ornamental coloration. *The Auk* 118:900-915.
- Jacob E.M., S.D. Marshall and G.W. Uetz. 1996. Estimating fitness components: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77:61-67.
- Järvi, T., E. Roskaft, M. Bakken and B. Zurnsteg. 1987. Evolution of variation in male secondary sexual characteristics: A test of eight hypotheses applied to Pied Flycatchers. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 20:161-169.
- Johnsen T.S., J.D. Hengeveld, J.L. Blank, K. Yasukawa and V. Nolan. 1996. Epaulet brightness and condition in female red-winged blackbirds. *The Auk* 113:356-362.
- Johnson B. 1965. Wing polymorphism in aphids II. Interaction between aphids. *Entomologia Experimentalis and Applicata* 8:49-64.
- Johnstone R.A. 1996. Multiple displays in animal communication: “Backup signals” and “multiple messages”. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 351:329-338.
- Jones M.P. 2007. Avian Vision: A Review of Form and Function with Special Consideration to Birds of Prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* 16:69-87.
- Jourdie V., B. Moureau, A.T.D. Bennett, and P. Heeb. 2004. Ultraviolet reflectance by the skin of nestlings. *Nature* 431:262.
- Karadas F., A.C. Pappas, P.F. Surai and B.K. Speake. 2005. Embryonic development within carotenoid-enriched eggs influences the post-hatch carotenoid status of the chicken. *Comparative Biochemistry and Physiology* 141:244-251.
- Kenward R.E., S.P. Rushton, C.M Perrins, D.W. Macdonald and A.B. South. 2002. From marking to modelling: dispersal study techniques for land vertebrates. Pp. 50–71, in Bullock J.H., R.E. Kenward and R.S. Hails (eds), *Dispersal ecology*. British Ecological Society, Oxford.

- Kilner R.M. 2006. Function and evolution of color in young birds. Pp. 201-232, in G.E. Hill and K.J. McGraw (eds), *Bird coloration: function and evolution*. Vol. II. Harvard University Press, London.
- Kilner, R. & Johnstone, R. A. 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends Ecol. Evol.*, **12**, 11–15.
- Kimbrough O. and U. Griebel (eds). 2004. Evolution of communication systems: a comparative approach. MIT Press.
- Kingma S.A., I. Szentirmai, T. Székely, V. Bókony, M. Bleeker, A. Liker and J. Komdeur. 2008. Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous penduline tits *Remiz pendulinus*. *Behavioural and Ecological Sociobiology* 62:1277-1288.
- Krams I. 2000. Long-range call use in dominance-structured Crested Tit *Parus cristatus* winter groups. *Journal of Avian Biology* 31:15-19.
- Krebs J.R. and N.B. Davies. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology, third edition*. Blackwell Science, Oxford.
- Krebs J.R. and R. Dawkins (eds). 1984. Animal signals: Mind-reading and manipulation. Pp. 380-402, in *Behavioural Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Krinsky N.I., S.T. Mayne and H. Sies. 2004. *Carotenoids in Health and Disease*. CRC Press.
- Kroodsma D.E. and E.H. Miller (eds). 1982. *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 1. Academic Press, New York.
- Kroymann J. and T. Mitchell-Olds. 2005. Epistasis and balanced polymorphism influencing complex trait variation. *Nature* 435:95-98.
- Krueger O., J. Lindstrom and W. Amos. 2001. Maladaptive mate choice maintained by heterozygote advantage. *Evolution* 55:1207-1214.
- Lack D. 1966. *Population Studies of Birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Lank D.B., C.M. Smith, O. Hanotte, T.A. Burke and F. Cooke. 1995. Genetic polymorphism for alternative mating strategies in lekking male Ruff, *Philomachus pugnax*. *Nature* 378:59-62.
- Ligon J.D. 1999. *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford Ornithology Series, Oxford University Press.
- Lindén, M. & Møller, A.P. (1989) Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 68, 367 371.
- Lozano G.A. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70:309-311.
- Lyon B.E., J.M. Eadie and L.D. Hamilton. 1994. Parental choice selects for ornamental plumage in American coot chicks. *Nature* 371:240-243.
- Mackintosh, J.A. 2001. The antimicrobial properties of melanocytes, melanosomes and melanin and the evolution of black skin. *Journal of Theoretical Biology* 211: 101-113.
- Marler P. 1955. Characteristics of some animal calls. *Nature* 176:6-7.
- Marler P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11:13–39
- Marler P. 1977. The evolution of communication. Pp. 45-70, in *How Animals Communicate* (ed. by T. A. Sebeok). Bloomington, IN: Indiana University Press.
- Mauck, R.A. & Grubb, T.C. Jr (1995) Petrel parents shunt all experimentally induced costs to their offspring. *Animal Behaviour* 48, 999–1008.
- Maynard Smith J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith J. and D. Harper. 2003. *Animal signals*. Oxford University Press, Oxford.
- Maynard Smith J. and E. Szathmáry. 1997. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford University Press.

- Mays J.H.L., K.L. McGraw, G. Ritchison, S. Cooper, V. Rush and R.S. Parker. 2004. Sexual dichromatism in the yellow-breasted chat (*Icteria virens*): spectrophotometric analysis and biochemical basis. *Journal of Avian Biology* 35:125-134.
- McGraw K.J. and D.R. Ardia. 2003. Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colours: an experimental test. *The American Naturalist* 162: 704-712.
- McGraw K.J. and G.E. Hill. 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proc R Soc Lond B* 267:1525-1531.
- McGraw K.J. and K.C. Klasing. 2006. Carotenoids, immunity, and integumentary coloration in red junglefowl (*Gallus gallus*). *The Auk* 123:1161-1171.
- McGraw K.J., A.J. Gregory, R.S. Parker and E. Adkins-Regan. 2003. Diet, plasma carotenoids, and sexual coloration in the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*). *The Auk* 120:400-410.
- McGraw K.J., E. Adkins-Regan and R.S. Parker. 2005. Maternally derived carotenoid pigments affect offspring survival, sex ratio, and sexual attractiveness in a colorful songbird. *Naturwissenschaften* 92:375-380.
- McGraw K.J., G.E. Hill, R. Stradi and R.S. Parker. 2002. The effect of dietary carotenoid access on sexual dichromatism and plumage pigment composition in the American Goldfinches. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 131:261-269.
- Millon A, J.-L. Bourrioux, C. Riols and V. Bretagnolle. 2002. Comparative breeding biology of Hen Harrier and Montagu's Harrier in north-eastern France: a 8-year study. *Ibis* 144:94-105.
- Millon A. and V. Bretagnolle. 2004. Les populations nicheuses de rapaces de France : analyse des résultats de l'enquête Rapaces 2000. Pp. 129-140, in Thiollay J.-M. and V. Bretagnolle (eds), *Rapaces Nicheurs de France*. Delachaux & Niestlé, Paris.
- Millon A. and V. Bretagnolle. 2005. Non-linear and population-specific offspring sex ratios in relation to high variation in prey abundance. *Oikos* 108: 535-543.
- Millon A., V. Bretagnolle and A.B.A. Leroux. 2004. Busard cendré *Circus pygargus*. Pp. 70-74, in Thiollay J.-M. and V. Bretagnolle (eds), *Rapaces Nicheurs de France*. Delachaux & Niestlé, Paris.
- Mock, D.W. & Parker, G.A. 1997. The evolution of sibling rivalry. Oxford : Oxford Series in Ecology and Evolution.
- Møller A.P., C. Biard, J.D. Blount, D.C. Houston, P. Ninni, N. Saino, and P.F. Surai. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence, or detoxification ability? *Avian Poultry Biological Review* 11:137-159.
- Moller, A.P. & Pomiankowski, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioural Ecology & Sociobiology* 32: 167-176
- Morton E.S. 1977. On the Occurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds. *The American Naturalist* 111:855.
- Morton E.S. 1982. Grading, discreteness, redundancy, and motivation-structural rules. Pp. 183-212, in Kroodsma D.E. and E.H. Miller (eds), *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 1. Academic Press, New York.
- Mougeot F. and B.E. Arroyo. 2006. Ultraviolet reflectance by the cere of raptors. *Biology Letters* 2:173-176.
- Narins P.M. 1992. Evolution of Anuran Chorus Behavior: Neural and Behavioral Constraints. *American Naturalist* 139:S90.
- Negro J.J., G.R. Bortolotti, J.L. Tella, K.J. Fernie and D.M. Bird. 1998. Regulation of integumentary colour and plasma carotenoids in American Kestrels consistent with sexual selection theory. *Functional Ecology* 12:307-312.

- Negro J.J., J.M. Grande, J.L. Tella, J. Garrido, D. Hornero, J.A. Donázar, J.A. Sanchez-Zapata, J.R. Benítez and M. Barcell. 2002. An unusual source of essential carotenoids. *Nature* 416:807-808.
- Noble D.G., N.B. Davies, I.R. Hartley and S.B. McRae. 1999. The red gape of the Nestlings Cuckoo (*Cuculus canorus*) is not a supernormal stimulus for three common cuckoo hosts. *Behaviour* 136:759-777.
- Ödeen A. and O. Håstad. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 Opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution* 20:855-861.
- Olendorf R., F.H. Rodd, D. Punzalan, A.E. Houde, C. Hurt, D.N. Reznick and K.A. Hughes. 2006. Frequency-dependent survival in natural guppy populations. *Nature* 441:633-636.
- Olson V.A. and I.P.F. Owens. 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends Ecol Evol* 13:510-514.
- Otte D. 1974. Effects and functions in the evolution of signaling systems. *Annual Review of Ecological Systematic* 5:385-417).
- Parker, GA & Macnair, MR. 1979. Models of parent-offspring conflict. IV. Suppression: evolutionary retaliation by the parent. *Anim. Behav.* 27, 1210–1235
- Paulson D.R. 1973. Predator polymorphism and apostatic selection. *Evolution* 27:269-277.
- Payne R.B. 1997. Avian brood parasitism. Pp. 338-369 in D.H Clayton and J. Moore eds. *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. Oxford University Press, Oxford.
- Picozzi N. 1984. Breeding biology of polygynous Hen harriers *Circus c. cyaneus* in Orkney. *Ornis Scandinavica* 15:1-10.
- Pomiankowski A. 1987. Sexual selection: the handicap mechanism does work—sometimes. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B.* 231:123-145.
- Prum R.O. and R.H. Torres. 2003. Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *Journal of Experimental Biology* 206:2409-2429.
- Prum R.O., R.H. Torres, S. Williamson and J. Dyck. 1999. Two-dimensional Fourier analysis of the spongy medullary keratin of structurally coloured feather barbs. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B.* 266:13-22.
- Prum R.O., S. Andersson and R.H. Torres. 2003. Coherent scattering of ultraviolet light by avian feather barbs. *The Auk* 163:163-170.
- Pryke S.R. 2007. Sexual Selection of Ultraviolet and Structural Color Signals. Pp. 1-39, in Jamieson B.G.M. (ed), *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. Vol. 6B. Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Pryke SR, Andersson S, Lawes MJ, Piper SE (2002) Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behav Ecol* 13: 622–631.
- Pryke, S.R., & Andersson, S. 2003. Carotenoid-based status signalling in red-shouldered widowbirds (*Euplectes axillaris*): epaulet size and redness affect captive and territorial competition. *Behav Ecol Sociobiol* 53: 393–401
- Ramakrishna T. 1999. Vitamins and brain development. *Physiological Research* 48:175-187.
- Reusch T.B.H., M.A. Haberll, P.B. Aeschlimann and M. Milinski. 2001. Female sticklebacks count alleles in a strategy of sexual selection explaining MHC polymorphism. *Nature* 414:300-302.
- Rocamora G. and D. Yeatman-Berthelot. 1999. Oiseaux menacés et à surveiller en France. Listes rouges et recherche de priorité. Population. Tendance. Menace. Conservation.

- Pp. 560, in *Société d'Etudes Ornithologiques de France/ Ligue pour la Protection des Oiseaux*. Paris.
- Rohwer S. 1977. Status signalling in Harris sparrows: some experiments in deception. *Behaviour* 61:107-129.
- Rohwer S. 1987. Passerine subadult plumages and the deceptive acquisition of resources: Test of a critical assumption. *Condor* 80:173-179.
- Rohwer S. and D.R. Paulson. 1987. The avoidance-image hypothesis and color polymorphism in Buteo Hawks. *Ornis Scandinavica* 18:285-290.
- Rohwer S. and P.W. Ewald. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system. *Evolution* 35:441-454.
- Roulin A. 2004a. The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 79:815-848.
- Roulin A. 2004b. Covariation between plumage colour polymorphism and diet in the Barn Owl *Tyto alba*. *Ibis* 146:509-517.
- Roulin A. and M. Wink. 2004. Predator-prey relationship and the evolution of colour: A comparative analysis in diurnal raptors. *Biological Journal of the Linnean Society* 81:565-578.
- Royle N.J., P.F. Surai and I.R. Hartley. 2001. Maternally derived androgens and antioxidants in bird eggs: complementary but opposing effects? *Behavioural Ecology* 12:381-385.
- Rubolini D., M. Romano, R. Martinelli and N. Saino. 2006. Effects of elevated yolk testosterone levels on survival, growth and immunity of male and female yellow-legged gull chicks. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 59:344-352.
- Ryan M.J., C.M. Pease and M.R. Morris. 1992. A genetic polymorphism in the swordtail *Xiphophorus nigrensis*: testing the prediction of equal fitness. *The American Naturalist* 139:21-31.
- Sæther, BE, Andersen, R. & Pedersen, H.C. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird an experimental manipulation of the cost of reproduction in the antarctic petrel, *Thalassoica Antarctica*. *Behavioural Ecology & Sociobiology* 33: 147-150
- Saetre , G.P. and T. Slagsvold. 1996. The significance of female mimicry in male contests. *The American Naturalist* 147:981-995.
- Saino N., P. Ninni, S. Calza, R. Martinelli, F. De Bernardi and A.P. Møller. 2000. Better red than dead: carotenoid-based mouth coloration reveals infection in barn swallow nestlings. *Proc R Soc Lond B* 267:57-61.
- Saino N., R. Ferrari, M. Romano, R. Martinelli and A.P. Møller. 2003. Experimental manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 270:2485-2489.
- Saks L, K.J. McGraw and P. Horak. 2003. How feather reflects its carotenoid content. *Functional Ecology* 17:555-561.
- Salamolard M, A. Butet, A.B.A Leroux and V. Bretagnolle. 2000. Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81:2428-2441.
- Salamolard M. 1997. Utilisation de l'espace par le Busard cendré *Circus pygargus* : Superficie et distribution des zones de chasse. *Alauda* 65, 307-320.
- Schaefer H.M., V. Schaefer and D.J. Levey. 2004. How plant-animal interactions signal new insights in communication. *Trends in Ecology and Evolution* 19:577-584.
- Schipper W.J.A. 1973. A comparison of prey selection in sympatric harriers *Circus sp.* In Western Europe. *Gerfaut* 63:17-120.
- Searcy W.A. and S. Nowicki. 2005. *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton University Press.

- Seaton, G., C.S. Haley, S.A. Knott, M. Kearsey and P.M. Visscher. 2002. QTL Express: mapping quantitative trait loci in simple and complex pedigrees. *Bioinformatics* 18: 339-340.
- Seeley T.D. 1989. The honey bee colony as a superorganism. *American Scientist* 77:546-553.
- Selander R.K. 1965. On mating systems and sexual selection. *The American Naturalist* 99:129-141.
- Selander R.K. 1970. Behavior and Genetic Variation in Natural Populations. *American Zoologist* 10:53-66.
- Shawkey M.D. and G.E. Hill. 2005. Carotenoids need structural colours to shine. *Biology Letters* 1:121-124.
- Siefferman, L. and Hill, G. E. 2005. UV-blue structural coloration and competition for nest boxes in male eastern bluebirds. *Anim. Behav.* 69: 68-72.
- Sih A., A. Bell and J.C. Johnson. 2004. Behavioural syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19:372-378.
- Siitari H. and E. Huhta. 2002. Individual color variation and male quality in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): a role of ultraviolet reflectance. *Behavioural Ecology* 13:737-741.
- Simmons R. 2000. *Harriers of the World, their Behaviour and Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Simmons R. E. 1995. *Harriers of the world, their behaviour and ecology*. Pp. 324, in Perrins C. M. (ed), Oxford University Press.
- Smith J.D. and M.L. Kinman. 1965. The use of parent-offspring regression as an estimator of heritability. *Crop Science* 5:595-596.
- Smits J.E., G.R. Bortolotti and J.L. Tella. 1999. Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Functional Ecology* 13:567-572.
- Staicer C.A., D.A. Spector and A.G. Horn. 1996 The dawn chorus and other duel patterns in acoustic signaling. Pp. 426-453, in Kroodsma D.E. and E.H. Miller (eds), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Stearns S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Sternalski, A. C. Bavoux, G. Burneleau and V. Bretagnolle. 2008. Philopatry and natal dispersal in a sedentary population of western marsh harrier. *Journal of Zoology* 274:188-197.
- Stradi R.G., E. Celentano, G. Rossi and M. Pastore. 1995. Carotenoids in bird plumage. I. The carotenoid pattern in a series of palearctic carduelinae. *Comparative Biochemistry and Physiology* 110B:131-143.
- Strassmann J.E., Y. Zhu and D.C. Queller. 2000. Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature* 408:965-486.
- Surai A.P., P.F. Surai, W. Steinberg, W.G. Wakeman, B.K. Speake and N.H.C. Sparks. 2003. Effect of canthaxanthin content of the maternal diet on the antioxidant system of the developing chicks. *British Poultry Science* 44:612-619.
- Templeton C.N. and E. Greene. 2007. Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 104:5479-5482.
- Templeton C.N., E. Greene and K. Davis. 2005. Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science* 308:1934-1937.
- Théry M. and J.A. Endler 2001. Habitat selection, ambient light and colour patterns in some lek-displaying birds. In *Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest* (ed. by Bongers F., P. Charles-Dominique, P.-M Forget and M. Théry). Kluwer, Dordrecht.

- Thiollay J.-M. and V. Bretagnolle (coord.), *Rapaces nicheurs de France, Distribution, effectifs et conservation*. Delachaux & Niestlé, Paris.
- Thompson E., A. Palacios and F.J. Varel. 1992. Ways of coloring: Comparative color vision as a case study for cognitive science. *Behaviour Brain Sciences* 15:1-74.
- Tinbergen N. 1951. *The study of instinct*. Oxford University Press, Oxford.
- Tinbergen N. 1958. *Curious Naturalists*. Basic Books, New York.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. Pages 136-179 in *Sexual selection and the descent of man* (B. Campbell, Ed.). Aldine, Chicago.
- Tschirren B., P.S. Fitze and H. Richner. 2005. Carotenoid-based nestling coloration and parental favouritism in the great tit. *Oecologia* 143:477-482.
- Tuttle E.M. 2003. Alternative reproductive strategies in the White-throated Sparrow: Behavioural and genetic evidence. *Behavioural Ecology* 14:425-432.
- Van Rhijn J.G. 1991. *The Ruff: Individuality in a Gregarious Wading Bird*. Academic Press, London.
- Veen T, D.S. Richardson DS, Blaakmeer K, Komdeur J (2000) Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *Proc R Soc Lond B* 267:2253–2258
- Vershinin A. 1999. Biological functions of carotenoids—Diversity and evolution. *BioFactors* 10:99-104.
- von Schantz T., S. Bensch S., M. Grahn, D. Hasselquist, and H. Wittzel. 1999. Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 266:1-12.
- Wakamatsu K. and S. Ito. 2002. Advanced chemical methods in melanin determination. *Pigment Cell Research* 15:174-183.
- Ward P.J. 1994. Parent-offspring regression and extreme environments. *Heredity* 72:574-581.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.
- Wynne-Edwards V.C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Wysecki G. and W.S. Stiles. 1982. *Color Science. Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*. 2nd Edition. Wiley John, New York.
- Yeatman-Berthelot D. and G. Jarry. 1995. Nouvel atlas des oiseaux nicheurs en France, 1985-1989. Pp. 776, in *Société d'Etudes Ornithologiques de France*. Paris.
- Zahavi A. 1975. Mate selection: A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53:205-214.
- Zahavi A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67:603-605.
- Zahavi A. and A. Zahavi. 1997. *The Handicap Principle: A Missing Piece of Darwin's Puzzle*. Oxford University Press, Oxford.

ANNEXE I

« Nidification atypique du Busard des Roseaux *Circus aeruginosus* dans les bois de l'île de Ré »

Augiron S., H. Jacob, N. Jacob & A. Sternalski

Publié dans *Alauda* 75:81-83 (2007)



0000: OBSERVATION D'UN TANTALE IBIS *Mycteria ibis* ET D'UN HÉRON GARDE-BŒUFS ORIENTAL *Bubulcus ibis coromanda* AU CAP BON (TUNISIE)



Un immature de Tantale ibis *Mycteria ibis* a été observé le 15 mai 2005 sur les bords du lac de barrage de Lebna au Cap Bon (Tunisie). Cet individu a séjourné 28 jours sur ce site avant de disparaître. Il s'agit de la deuxième mention connue de cette espèce d'origine afrotropicale en Tunisie (la première concernant deux immatures) datant du 14 mars 1959 à Gabès (CASTAN, 1959).

Autre curiosité, le 10 septembre 2006, un Héron garde-boeufs de type oriental (*Bubulcus ibis coromanda*) a pu être identifié sur la lagune de Korba également au Cap Bon. Cet individu observé au milieu d'un groupe de Hérons-garde-bœufs a été distingué par son bec légèrement plus épais et la couleur cannelle foncée s'étendant de la tête à l'ensemble du cou. Cet oiseau était-il réellement d'origine sauvage (cette sous-espèce niche du Sud et de l'Est de l'Asie à l'Australie et à la Nouvelle-Zélande) ou provenait-il d'une importation? Aucune réponse satisfaisante ne peut-être apportée.

BIBLIOGRAPHIE

CASTAN (R.) & OLIER (A.), 1959.– Le Tantale ibis *Ibis ibis* dans le sud tunisien et au Maroc oriental. *Alauda*, 27: 148-150.

Ridha OUNI
Association "Les Amis des Oiseaux"
Béjaoua 2 Sidi Thabet C.P 2020, B.P 23
Tunisie
(elanion2003@yahoo.fr)

0000: NIDIFICATION ATYPIQUE DU BUSARD DES ROSEAUX *Circus aeruginosus* DANS LES BOIS DE L'ÎLE DE RÉ

Évolution de la population

En 2006, dans le cadre d'un suivi du Busard des roseaux *Circus aeruginosus* sur l'île de Ré, mis en place par le Centre d'Étude Biologique de Chizé – CNRS en collaboration avec la Réserve Naturelle de Lilleau des Niges, une modification dans le choix des sites de nidification de l'espèce a été observée.

Jusque dans les années 1960, du fait des persécutions humaines et de la mise en culture des "bossis" dans les marais salants, l'île de Ré n'abritait que peu ou pas de Busards des roseaux nicheurs. Par la suite, deux couples ont été dénombrés en 1975 (NICOLAU-GUILLAUMET, 1978), et la population nicheuse n'a cessé d'augmenter, jusqu'à atteindre un total de 21 couples dans les années 1980 (ROBREAU, 1999). Il se pourrait que cette colonisation rapide puisse être imputée à une moindre activité salicole sur l'île et à l'abandon des persécutions humaines. Après une période de diminution des effectifs nicheurs dans les années 1987-88, la population a atteint à nouveau 21 couples en 1994 puis la situation s'est à nouveau dégradée. En parallèle avec cette évolution, la population de Busard cendré *Circus pygargus* qui comptait 11 couples en 1975 sur l'île de Ré a elle, totalement disparue dans les années 1980. (FIG. 1).

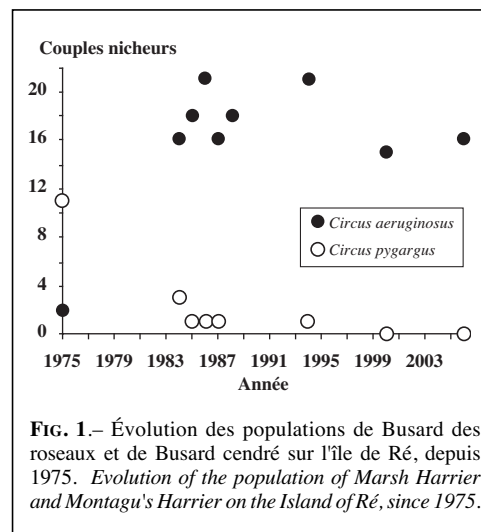


FIG. 1.– Évolution des populations de Busard des roseaux et de Busard cendré sur l'île de Ré, depuis 1975. Evolution of the population of Marsh Harrier and Montagu's Harrier on the Island of Ré, since 1975.



PHOTO 1.– Nidification dans un bois de feuillus, en haut d'un Chêne vert.

Nesting in a wood, in the top of Holm Oak.



PHOTO 2.– Nidification dans un bois de pins et de Fougères aigles.

Nesting in wood of pines and ferns eagles.

Localisation des nids

Deux sessions de prospection de nids de Busard des roseaux sur l'île de Ré ont été mises en place au cours d'études distinctes, à six ans d'intervalle. La première, qui s'inscrivait dans le cadre de l' "Enquête Rapaces" (BRETAGNOLLE & THIOLLAY, 2004) et qui a été réalisée en 2000, a permis de localiser 15 couples de Busard des roseaux. La seconde effectuée en 2006, s'inscrivait, quant à elle, dans un suivi populationnel à long terme, et a permis de localiser 16 couples nicheurs. C'est ainsi que de 2000 à 2006, de nouveaux habitats de nidification ont été découverts, en relation possible avec l'évolution importante des pratiques agricoles, l'augmentation des constructions immobilières, encore avec la fermeture des habitats ouverts envahis peu à peu par les essences forestières, *Pinus pinea*, *Quercus ilex* et *Pteridium aquilinum*.

Trois cas atypiques de nidification de Busard des roseaux dans une zone boisée ont été observés durant l'été 2006, dans la partie sud de l'île que nous allons rapporter en détail ici.

Si de précédentes observations, signalées principalement en Europe de l'Est, ont relaté la nidification de busards et particulièrement de cette espèce sur des arbres (GLEICHNER & NAUMANN, 1985; MEY, 1985; KUNSTMULLER & HLAVAC, 1988; SCHROPPER, 1988; WÜRFELS, 1996), nous décrivons ici le premier cas, à notre connaissance, observé en France.

Description des trois cas

Le 21 mai 2006, une parade de Busard des roseaux a été notée au-dessus d'un bois de Chênes verts *Quercus ilex*, entouré d'une forêt de résineux, sur la commune de La Flotte. Les observations répétées d'un mâle transportant des proies à l'intérieur du bois, ainsi que l'émission de cris d'alarme par une femelle à l'approche de ce secteur boisé nous ont conduits à initier une recherche approfondie aux

abords et au sein du bois même. Grâce notamment au grand nombre de fientes et de pelotes présentes au sol, le nid a finalement été trouvé presque au sommet d'un Chêne vert, à 11.2 mètres de hauteur. Il était construit essentiellement de branchettes de Chêne vert et de Pin parasol *Pinus pinea*. Un jeune était présent sur l'aire et son envol intervint le 3 juillet. Il devait par la suite être régulièrement observé dans les proches environs jusqu'à la fin de ce mois.

Deux autres cas de nidifications peu typiques, un certain et un autre possible ont été aussi remarqués. Début juin, sur la commune de Sainte-Marie de Ré, des passages de proies ainsi que les déplacements répétés d'un mâle en direction d'un bois ont révélé la présence d'une femelle perchée et alarmant, permettant de confirmer un nouveau cas de nidification inhabituel. Le nid a en effet été découvert dans un bois de Pins parasols et de Chênes verts abritant un sous-bois dense de hautes Fougères-aigles *Pteridium aquilinum*. Situé à 300 mètres de la lisière du bois dans une zone très densément peuplée en fougères atteignant une hauteur de 2 mètres, il était installé à même le sol, constitué essentiellement de Fougères-aigles et de branches de Pin parasolet et mesurait 80 cm de diamètre et 20 cm de haut. Quatre jeunes étaient encore présents le 2 juillet et ont pris leur envol une semaine plus tard.

Le dernier cas de nidification devait être découvert lorsqu'un autre mâle a été observé à plusieurs reprises aux alentours du même bois, en même temps que celui du nid sus-cité, pouvant ainsi laisser croire à un cas de polyandrie. Cependant, suite à une prospection plus poussée, il est apparu que ce deuxième mâle possédait son propre nid que nous avons finalement mis en évidence le 26 juillet. À une distance de 600 mètres du nid précédent, le mâle et deux jeunes ont pu être correctement observés mais le nid lui-même n'a pu être précisément localisé. Les jeu-

nes, notés à plusieurs reprises à travers les branches basses du bois, se tenaient perchés sur un même arbre et criaient longuement en attendant le retour du mâle avec une proie. Des restes de Lapins de garenne *Oryctolagus cuniculus* étaient disséminés dans les fougères au-dessous de leurs perchoirs.

La découverte de ces trois cas de nidification atypique sur l'île de Ré laisse à penser que les profondes et rapides atteintes d'origine anthropique au milieu insulaire ont pu influencer fortement la nidification du Busard des roseaux (ici bien mal nommé !). Il sera dès lors, particulièrement intéressant de poursuivre cette étude et connaître si pérennité il y aura, de tels comportements, pour le moins inhabituellement décrits.

Remerciements

Ces observations ont été effectuées au cours d'une étude portant sur le Busard des roseaux, coordonnée par Vincent BRETAGNOLLE (Centre d'Étude Biologique de Chizé, CNRS), en collaboration avec la Réserve Naturelle de Lilleau des Niges (LPO). Nous remercions Jean-Christophe LEMESLE, Conservateur, et Rémy PERIN, adjoint technique à la gestion, pour leur aide dans la coordination de l'étude, ainsi que toute l'équipe de la Réserve Naturelle de Lilleau des Niges. Merci également à Marion CLÉMENT et Mathieu ENTRAYGUES, stagiaires du CNRS, pour leur implication dans la recherche et le suivi des couples de Busards des roseaux sur l'île de Ré.

BIBLIOGRAPHIE

- GLEICHNER (W.) & NAUMANN (C.) 1985.– Extreme Rohrweihenhorstandorte. *Falke*, 8: 263.
- KUNSTMULLER (I.) & HLAVAC (V.) 1988.– Unusually nesting of the Marsh Harrier *Circus aeruginosus* on a pine-tree top. *Buteo*, 3: 43-46.
- MEY (E.) 1985.– Bemerkenswerter Brutplatz der Rohrweihe. *Falke*, 8: 282-283.
- NICOLAU-GUILLAUMET (P.) 1978.– Recherches sur l'avifaune terrestre des îles du Ponant. V Les îles de la Charente-Maritime (Île de Ré). *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente-Maritime*, VI: 368-386.
- ROBREAU (H.) 1999.– Les rapaces diurnes sur l'île de Ré. *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente-Maritime*, VIII: 947-966.
- SCHROPPER (L.) 1988.– First nesting of the Marsh Harrier *Circus aeruginosus* on a shrub in West Bohemia. *Buteo*, 3: 39-42.
- WATSON (D.) 1991.– Hen Harriers breeding in a tree nest: further comments. *Irish Birds*, 4: 418-420.
- WÜRFELS (M.) 1996.– Brutversuch einer Rohrweihe *Circus aeruginosus* im geschlossenen Wald auf einer Douglasie. *Ornithol. Mitt.*, 48: 310-304.

S. AUGIRON⁽¹⁾, H. JACOB⁽²⁾, N. JACOB⁽¹⁾
& A. STERNALSKI⁽³⁾

⁽¹⁾CEBC-CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort

⁽²⁾3 cours des Écoles, 17740 Sainte-Marie-de-Ré,

0000: NOTES ON THE LADDER-TAILED NIGHTJAR *Hydropsalis climacocerca* IN FRENCH GUIANA

Notes sur l'Engoulevent tricolore Hydropsalis climacocerca en Guyane française. Bien que largement répandu en Guyane française, l'Engoulevent tricolore *Hydropsalis climacocerca* n'est pas commun. On le trouve dans des habitats riverains le long de criques et de rivières dans les forêts de l'intérieur. Les rares observations ont été faites auprès de sauts, où des bancs de sables et de cailloux se forment plus facilement. Jusqu'à maintenant, des nids avec des oeufs n'ont pas encore été trouvés, mais l'observation d'adultes accompagnés par des juvéniles prouvent que cet engoulevent se reproduit en Guyane française.

Introduction

The Ladder-tailed Nightjar *Hydropsalis climacocerca* is uncommon to fairly common throughout most of the lower tropical Amazonian rainforest, where it occurs along creeks and rivers. It is restricted to riverine habitats in forests, where it is found along river banks covered by weeds and other vegetation, on sand and gravel bars in and along rivers, on sandy or gravelly river islands and around the edges of pools, lakes and oxbow lagoons. Little is known about its general ecology or breeding behaviour (CLEERE, 1998, 1999; HOLYOAK, 2001; RESTALL *et al.*, 2006).

We present information on this nightjar in French Guiana and discuss its habitat preferences and choice of nest sites.

Methods and material

We obtained information for the Ladder-tailed Nightjar from the Alapi database of the GEPOG (Groupe d'Études et de Protection des Oiseaux en Guyane). Additional observations were received from members of the list server "ornithoguyane", a group of professional and amateur ornithologists interested in the birds of French Guiana. The data presented, refer to the period 1995 to 2006.

From 4 to 8 November 2002 (JI) and from 3 until 7 November 2003, (JI and NC), nightjar surveys were conducted along the Mana River between Saut Sabbat and Saut Tamanoir (CLEERE & INGELS, 2004).

Coordinates of localities were calculated with the aid of a map of French Guiana published by the Institut Géographique National and are therefore approximate. For each observation and when available, date and name(s) of observer(s) are given.

ANNEXE II

« Philopatry and natal dispersal in a sedentary population of western Marsh Harrier »

Sternalski A, C. Bavoux, G. Burneleau & V. Bretagnolle

Publié dans *Journal of Zoology* 274:188-197 (2008)



Philopatry and natal dispersal in a sedentary population of western marsh harrier

A. Sternalski¹, C. Bavoux², G. Burneleau³ & V. Bretagnolle¹

¹ CEBC-CNRS, Beauvoir-sur-Niort, France

² Le Marais aux Oiseaux, Les Grissotières, Dolus-d'Oléron, France

³ Rue du Port de Chiffeu, Mauzac, Saint-Just-Luzac, France

Keywords

philopatry; natal dispersal; sex bias; home range; *Circus aeruginosus*; Marsh Harrier; radio tracking.

Correspondence

Audrey Sternalski, CEBC-CNRS, 79360

Beauvoir-sur-Niort, France.

Email: sternalski@cebc.cnrs.fr

Received 2 January 2007; accepted

9 July 2007

doi:10.1111/j.1469-7998.2007.00372.x

Abstract

Dispersal is a key life-history trait because it influences population dynamics and population genetic structure. From a behavioural perspective, the study of natal dispersal requires some understanding of the mechanisms that affect individual movements, because movements of an animal form a path that is continuous throughout its life. Our aim was to investigate juvenile dispersal strategies in the western marsh harrier *Circus aeruginosus*, between fledging and first breeding attempt (from 1 to 4 years later, depending on the sex and individual). Using radio tracking, we monitored dispersing juvenile harriers and their home-range size variations within a sedentary population in central western France from 2001 to 2007. Juvenile dispersal strategy was mainly characterized by a very high natal philopatry (i.e. birds that remained within the study area) and short-distance dispersal. All but one bird (out of 39) remained within the study area between their first winter and their first spring, and 96.0% during their first spring. The distance moved at 2 years of age was significantly larger for males than for females ($3800 \pm \text{SD } 3593$ m and $935 \pm \text{SD } 481$ m for seven males and six females, respectively), in contrast to most bird species studied so far. Home-range size was not sex biased and significantly decreased with age. In addition, non-breeding birds had larger home ranges ($1603 \pm \text{SD } 2128$ ha) than breeders ($349 \pm \text{SD } 185$ ha). Using data obtained from other populations, juvenile marsh harrier dispersal strategies appeared to be determined by migratory status (migratory birds dispersing farther) and demographic parameters (juvenile survival or fecundity).

Introduction

Dispersal is a key life-history trait because it has profound influences on population dynamics as well as on population genetic structure (Dieckmann, O'hara & Weisser, 1999). As a consequence, it has long been studied from both ecological and evolutionary perspectives (Sutherland *et al.*, 2000). In long-lived animals, two forms of dispersal have been identified (see Clobert, Ims & Rousset, 2004): breeding and natal dispersal. Natal dispersal, that is the movement of an individual from where it was born to its first breeding site (Greenwood, 1980), has been particularly investigated in birds. Females were found to disperse further than males from natal sites, and two main hypotheses have been proposed to account for this bias: the resource defence hypothesis (Greenwood, 1980) and the inbreeding avoidance hypothesis, which relies on the presumed advantages of dispersal in reducing breeding with close relatives (Pusey & Wolf, 1996).

Dispersal may also be viewed from a behavioural perspective (Clobert, de Fraipont & Danchin, 2005), considering dispersal as a state-dependent process that accounts for

spatial and temporal environmental constraints, resulting in individual dispersal strategies, that is whether to disperse, how and where to travel and where to settle (Kenward *et al.*, 2002). Dispersal data are, however, still missing for many species because they are difficult to collect, often requiring intensive, large-scale and long-term demographic studies (Koenig, Van Vuren & Hooge, 1996). Furthermore, although studies of marked and recaptured animals provide data on natal dispersal, they usually do not account for the transition movement. Before the emergence of telemetry methods, transition movement was assumed to be a straight line between the nest and the first breeding place. Radio tracking now allows movements to be studied in greater detail, in particular to measure natal dispersal as a transition movement vector from the natal to the breeding site, consisting of several temporally separated home ranges (Walls & Kenward, 1998).

Raptors are long-lived species that may disperse over several years before acceding to first reproduction. During juvenile dispersal, individuals settle within different home ranges and acquire skill efficiency and experience. Several radio tracking studies have been conducted on juvenile

dispersal in medium-size raptors (Tyack, Walls & Kenward, 1998; Walls *et al.*, 1999; Kenward, Walls & Hodder, 2001). In the genus *Circus*, a single study on Northern Harrier *Circus hudsonius* (Beske, 1982), and a pilot study on 19 juveniles Western Marsh Harrier *Circus aeruginosus* (Bavoux *et al.*, 1992, 1998) that were monitored only during 4–8 months after fledging, have been published. Here, we use a much larger sample size of birds of this latter species, radio-tags that were long lived (several years) and much more numerous and precise locations. Our aims were to investigate juvenile dispersal strategies in the Marsh Harrier, and in particular (1) to describe and compare individual juvenile dispersal patterns, by calculating dispersal distances between nest sites and subsequent seasonal individual home ranges and (2) to analyse the effects of sex, age, experience and breeding status on seasonal home-range size and dispersal distance variations. More specifically, we predicted that females should disperse further than males, that home-range size should decrease with age and that home-range size should be larger for non-breeding individuals than for breeders.

Materials and methods

Study area and species

The western marsh harrier (hereafter, marsh harrier) has been studied since 1982 by two of the authors (C. B. and G. B.) in the *Marais de Brouage* (c. 120 km², 45°51'N–01°04'W, Fig. 1). This wetland is an old marine gulf managed as saltmarsh, crossed by a large network of canals (c. 1900 km

and small ponds. The landscape of the study area is mainly composed of grassland (86%) and cultivated area (14%), with many small patches of reed bed. There is also a wide network of roads or tracks (c. 770 km), allowing easy travel throughout the study area. The study area is a homogeneous habitat, which is suitable for harriers, but is surrounded by unsuitable habitat (intensive agriculture, forests, cities). The closest neighbour suitable patch is c. 10 km away (Ile d'Oléron). This particular topography (i.e. bounded area) allowed us to define philopatric behaviour in contrast to dispersing behaviour: if individuals remained within the study area, they were considered to be philopatric individuals (whatever their dispersal distance within the study site, which was quantified); otherwise, they were considered to be dispersing individuals.

The marsh harrier is an abundant raptor in the *Marais de Brouage*: c. 100 breeding pairs (with the highest densities of 36 nests in 15.6 km²), and around 400 birds were counted in communal roosts in winter (Bavoux & Burneleau, 2004). Forty-seven birds were equipped with backpack transmitters: 42 as chicks (24 males and 18 females) and five as adults (two males and three females). The transmitter of one male chick failed < 4 months after fledging (before November: see Table 1). The 47 harriers (four in 2001, eight in 2002, nine in 2003, three in 2004 and 23 in 2005) belonged to 24 different nests, and were fitted with TW3 tags (Biotrack Ltd., Wareham, UK) mounted with a harness of a 9 mm-wide Teflon ribbon (Dunstan, 1972). The tags fitted during 2001–2002 transmitted for about 2 years, but later ones transmitted for a maximum of 4 years. Radio transmitters weighed < 5% of a bird's body mass (including harness), which is 609 g for

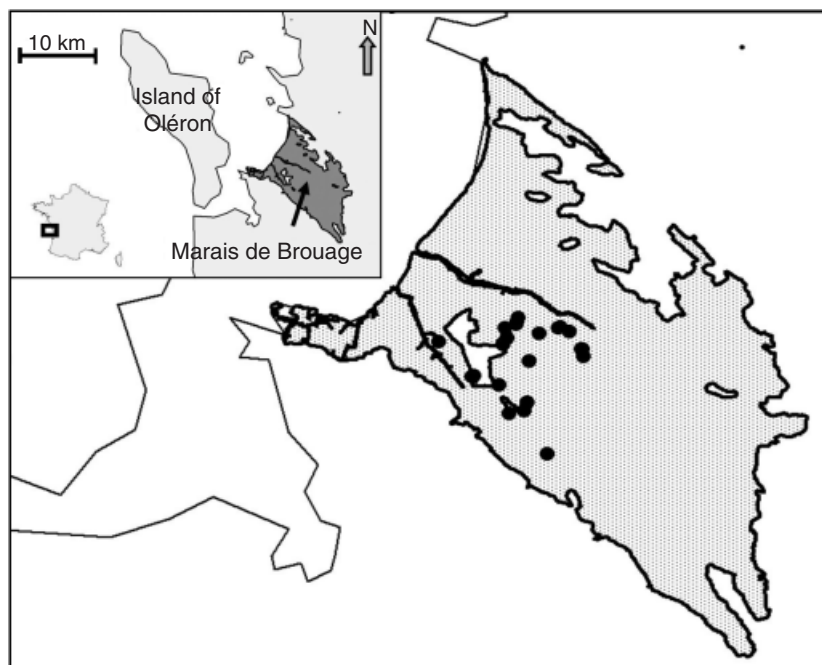


Figure 1 Map of the study area showing the *Marais de Brouage* (shaded) where marsh harriers *Circus aeruginosus* were radio tracked. Dots represent the 24 nests from which fledglings were radio-tagged (see Materials and methods).

males and 813.8 g for females (see Bavoux, Burneleau & Bretagnolle, 2006), and were thus unlikely to impact harrier survival and behaviour (Mech & Barber, 2002). Chicks were ringed and genetically sexed (Fridolfsson & Ellegren, 1999).

Data collection

Radio tracking data were collected between August 2001 and February 2007. Birds were tracked by car in the study area and its surroundings, under favourable climatic conditions, and were located using a three-flexible elements Yagi antenna and portable receiver (Yaesu FT-817, Cypress, CA, USA). Signals could usually be detected at 4–5 km maximum distance when birds were flying. A total of 12 235 locations (9245 in the daytime and 2990 at communal night roosts) were obtained. Only daytime locations were considered for the present study, because night roosts can be several kilometres away from the zone occupied during the day (A. Sternalski, C. Bavoux, G. Burneleau, V. Bretagnolle, pers. obs.). Daytime locations were collected under two sampling designs, that is ‘burst’ and sequential samplings (Swihart & Slade, 1997; Barg, Jones & Robertson, 2005). For the former (30% of the data), successive observations were separated by short time intervals (i.e. one location every *c.* 10 min). For the latter (70% of the data), observations were collected with longer intervening time intervals (i.e. one or two locations per day). All tagged birds that died were recovered in the field. Transmitters that failed were always confirmed visually (i.e. survival of the individual was confirmed) with individual colour rings. Therefore, the fraction of dispersing birds was calculated as the fraction of birds that left the area that did not die and whose transmitters did not fail.

A coordinate grid system ($100 \times 100 \text{ m}^2$) was set up across the entire study area and all locations were automatically positioned on their square’s centre (i.e. all locations were positioned within a 70-m maximum radius). Exact coordinates (Lambert II carto – Paris) were projected under the ‘Systèmes Français Méridien de Paris’. When individuals were detected visually (34% of 9245 locations), their position was reported on maps (70 m precision). Other locations (66%) were determined by triangulation and plotted on the study map with an estimated precision of *c.* 140 m. Two seasons were defined *a priori*: winter, that is the non-breeding season (November–February), and spring, the breeding season (March–July). Analyses were divided into nine periods: post-fledging period, from the hatching date to the end of October, and then eight consecutive periods, corresponding to the first, second, third and fourth winters and springs.

Home-range size estimates

Home range has been defined as an area repeatedly traversed within a specified time period (Kenward *et al.*, 2001). In this study, the time period is set at the season, and therefore, up to nine seasonal home ranges could be estimated. We used the 95% fixed kernel method for calculating

home ranges in order to reduce the impact of outlier locations from excursions. Fixed, rather than an adaptive kernel was preferred because the latter, allowing a varying smoothing parameter according to location density in space, may introduce a systematic variation in home-range estimation. Data were first standardized by the method of ‘Unit Variance’ (Rodgers & Carr, 1998). The smoothing parameter, *h*, is usually calculated with the least-square cross-validation technique (Seaman *et al.*, 1999), but Hemson *et al.* (2005) recently advised caution regarding this method when large samples or samples containing a large number of points that are very close together are used, and argued that in such cases, the reference smoothing parameter h_{ref} is preferable. As our sampling design contained ‘burst’ samplings, we used a fixed h_{ref} . This single value was determined by calculating h_{ref} for all individuals \times period with ≥ 20 locations, then plotting this distribution (Fig. 2a) and taking the median of the distribution as our *h* value. The smoothing parameter (0.486) was used for all individuals and all seasons.

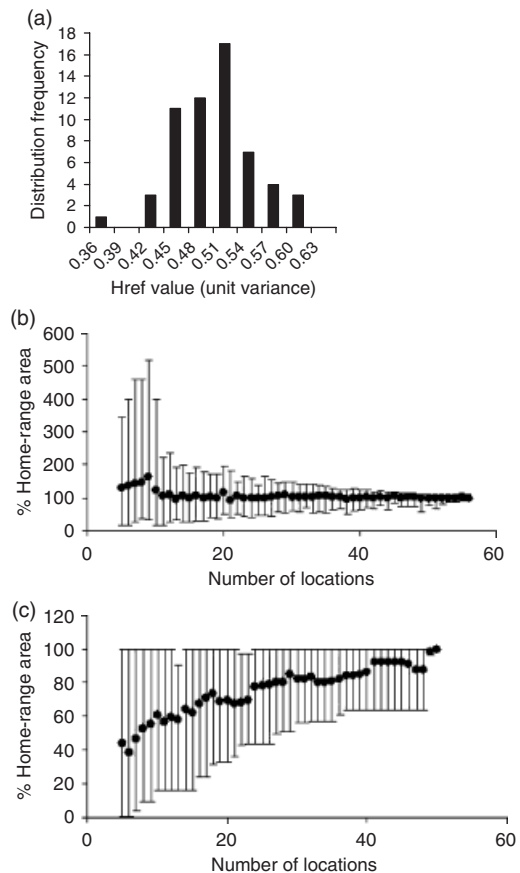


Figure 2 Frequency distribution of H_{ref} values calculated for all individuals \times period (only with ≥ 20 locations available). Example of an individual bootstrap to determine the minimum sample size necessary to estimate the home ranges (in this example, an asymptote is reached at around 20 locations). Incremental area analysis with all individuals with ≤ 50 locations per season (using RANGES VI software).

Dispersal distances

Dispersal distances (from the nest and between seasonal ranges) were calculated for all birds, including philopatric birds defined as those remaining within the study area. Measurement of distances between successive home ranges is difficult because a home range is not an exact point in space. We used the harmonic mean function of ranges VI (Lair, 1987; Kenward *et al.*, 2002) to estimate a focal point for each home range (range 5–813 locations per individual per period). Although harmonic mean function is less robust mathematically than kernel functions, this method is rather insensitive to outliers (Kenward *et al.*, 2002; Kenward, South & Walls, 2003). Seasonal movements and dispersal were calculated, according to season, either by the absolute distance separating the natal nest position and the harmonic mean centre of each subsequent seasonal home range, or by the relative distance between successive harmonic mean centres (i.e. between period i and period $i+1$). Natal dispersal distance was calculated as the straight-line distance between the nest position and the first breeding settlement. However, in order to increase the sample size (as not all fledglings bred during the study period), we calculated natal first- and second-year dispersal as the distance between the natal nest and the harmonic mean centre at 1, and 2 years of age, respectively. Two years is the median age of first breeding in this population. By convention, individuals were considered within the breeder category in successive winters from their first breeding attempt (with laid eggs).

Statistical analyses

The accuracy of kernel density estimation may be affected by two sampling artefacts: the time interval between consecutive locations, which may affect the level of statistical autocorrelation in the data (Swihart & Slade, 1985), and sample size (Seaman *et al.*, 1999). Marsh harriers typically behave periodically, with short hunting stages alternating with long resting stages where a bird remains in exactly the same location for up to 2 h (Bavoux *et al.*, 1992). In addition to our sampling design containing 'burst' sampling sessions, this periodic behaviour produces a high level of autocorrelation in the data. Achieving statistical independence may be at the cost of sample size as well as biological significance (e.g. De Solla, Bonduriansky & Brooks, 1999), and therefore we preferred a biological rather than a statistical definition of independence, that is a sampling time interval long enough to allow individuals to traverse their home range entirely (Lair, 1987), considering first their maximal moving speed. This resulted in keeping locations spaced by more than 10 min. In order to validate this method, we additionally tested two further approaches. The second method considered the mean (rather than maximal) moving speed, which resulted in a 41-min lag in order to obtain independent locations. The third method, based on the length of long resting stages, was set at 120 min. We did not detect any significant differences between home-range areas estimated

with the three approaches (mixed model, individual as a random factor: $F_{158,2} = 0.07$, $P = 0.93$, $n = 189$). Given that the sample size decreased from 89 to 63 home-range estimations, we chose to retain the largest sample size (i.e. we excluded from the dataset all locations separated by < 10 min).

Usually, 15–20 locations are considered to be necessary to obtain stable home-range size estimates (e.g. Kenward *et al.*, 2003). Here, we used two bootstrap approaches to determine the minimum sample size necessary to estimate correctly the individual home ranges (i.e. cover the entire home-range area). First, for each individual successively, we started with a sample size of five locations and increased it by increments of one location until the total sample size was reached. For each sample size, we ran 50 iterations of the procedure. We then examined the resulting sample size–area relationships to assess whether it reached an asymptote (Barg *et al.*, 2005; see Fig. 2b for an example). Second, we used the incremental area analysis implemented in Ranges VI (Fig. 2c). Both analyses agreed in suggesting that birds with ≥ 20 locations per season reached the asymptote (Fig. 2b and c; see sample sizes in Tables 1 and 2).

All home-range size estimations were performed using the Home Range (HRE, Rodgers & Carr, 1998) and Spatial Analyst Extensions of ArcView3.2 (Hooge & Eichenlaub, 1997). We checked for normality of all variables before performing parametric tests, and log-transformed them if necessary. We used generalized linear mixed models (PROC MIXED in SAS 9.2) to analyse individual variability in natal dispersal distances. Means are expressed as \pm SD.

Results

Philopatry and survival rate of juveniles

Philopatry (i.e. birds that remained within the study area) and survival rates of juveniles were calculated for each period separately (therefore, sample sizes vary; see Table 1). Marsh harriers appeared to be highly philopatric at post-fledging (from fledging until October), as 100% of the 39 fledglings (two of the 41 birds were found dead during that period) were subsequently recovered within the study area during their first winter. All but one of the 29 harriers (i.e. 96.6%) that could be monitored between their first winter and their first spring remained in the area (six birds died and the transmitters of four others failed during their first winter: Table 1). Then, only two birds left the study area, during their first and second springs. The philopatry rate was thus 95.2% at 2 years of age. Of the 41 fledglings, eight were recovered dead before the age of 1, mainly during the winter period, another one was found dead in its second winter, two others at the age of 1 and finally, two were recovered dead at 2 years of age. Based on radio-tracking data, the survival rate of fledging birds at 1 year of age was 78.3%, and 72.1% at 2 years of age.

Table 1 Sample sizes (males and females) used to analyse philopatry and survival rates of juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*

	Post-fledging	First winter	First spring	Second winter	Second spring	Third winter	Third spring	Fourth winter	Fourth spring
Total number of birds at the start of the period	41	39	28	24	23	9	7	6	4
Males	23	21	16	13	12	5	3	3	3
Females	18	18	12	11	11	4	4	3	1
Total number of birds lost during the period due to	2	11	4	1	14	2	1	2	4
Dispersal	0	1	1	0	1	0	0	0	0
Death	2	6	2	1	1	0	0	0	0
Transmitter failure	0	4	1	0	1	2	0	2	0
End tracking session ^a	0	0	0	0	(11)	0	(1)	0	(4)
% philopatry per period ^b	100	96.6	96.0	100	95.2	100	100	100	100
% survival per period ^c	95.1	82.3	96.2	95.8	95.2	100	100	100	100

^aThis number corresponds to the birds that reached that age when the study stopped (February 2007).

^bCalculated as the number of birds still within the study site out of the number of birds present at the start of the period, excluding dead birds and birds with transmitter failure during the period.

^cCalculated as the number of birds still alive at the end of the period out of the number of birds present at the start of the period, excluding dispersed birds and birds with transmitter failure during the period.

Numbers are detailed for all nine consecutive periods of the study (see Materials and methods for terminology and details).

Table 2 Sample sizes (males and females, and total number of locations available) used to analyse dispersal (left) and home range (right) of juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*

	Post-fledging	First winter	First spring	Second winter	Second spring	Third winter	Third spring	Fourth winter	Fourth spring
Number of tracked birds	32/0	33/26	28/17	23/23	13/12	7/6	5/3	4/2	2/0
Males	16/0	17/11	15/10	11/11	7/6	3/3	3/3	3/2	2/0
Females	16/0	16/15	13/7	12/12	6/6	4/3	2/0	1/0	0/0
Age of birds	0.2	0.5	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4
Total locations	321/0	1932/1603	2443/1895	1593/1283	1213/998	596/458	698/538	76/57	11/0

Numbers are detailed for all nine consecutive periods of the study (see Materials and methods for terminology and details). The age of the birds at each period is provided in the last line (average age, in years, from birth month).

Dispersal distances

Distances from the natal nest could be obtained for all 47. Successive movements from the natal nest were significantly influenced by period (mixed model on log-transformed distance, data from third and fourth winter, and third and fourth spring pooled because of sample size, and individual as a random factor: $F_{88,6} = 20.77$, $P < 0.0001$, $n = 147$) and sex ($F_{88,1} = 4.81$, $P = 0.03$), but not by their interaction ($F_{88,5} = 1.21$, $P = 0.31$). The period and sex effects arose mainly from the post-fledging period (in which birds of both sexes dispersed less than later: Fig. 3a), because excluding post-fledging period from the analysis resulted in non-significant effects of sex, period and their interaction (all $P > 0.1$). At post-fledging, males dispersed less than females (104 ± 81 m vs. 765 ± 1838 m) but the difference was not significant (Kruskal–Wallis Test: $\chi^2 = 2.22$, $n = 32$,

$P = 0.14$). Conversely, at 1 year of age, males dispersed further than females (2062 ± 1208 and 1581 ± 2126 m, respectively: $\chi^2 = 3.48$, $n = 38$, $P = 0.06$), and this was even more marked at 2 years of age (3800 ± 3593 m for males, 935 ± 481 m for females: $\chi^2 = 5.22$, $n = 13$, $P = 0.02$). Natal dispersal distance was 2098 ± 1565 and 856 ± 616 m for four breeding males and four breeding females, respectively. As there was no period effect when excluding post-fledging for the two sexes, we pooled all data and investigated whether sex and breeding status (breeder vs. non-breeder) had an effect on dispersal distance. We found no sex effect, status effect or interaction between factors on dispersal distance (see Fig. 4a).

Given that the sample sizes and individuals retained in analyses varied across periods, we further considered a reduced sample of individuals that could be monitored during six consecutive periods (i.e. from first winter to third

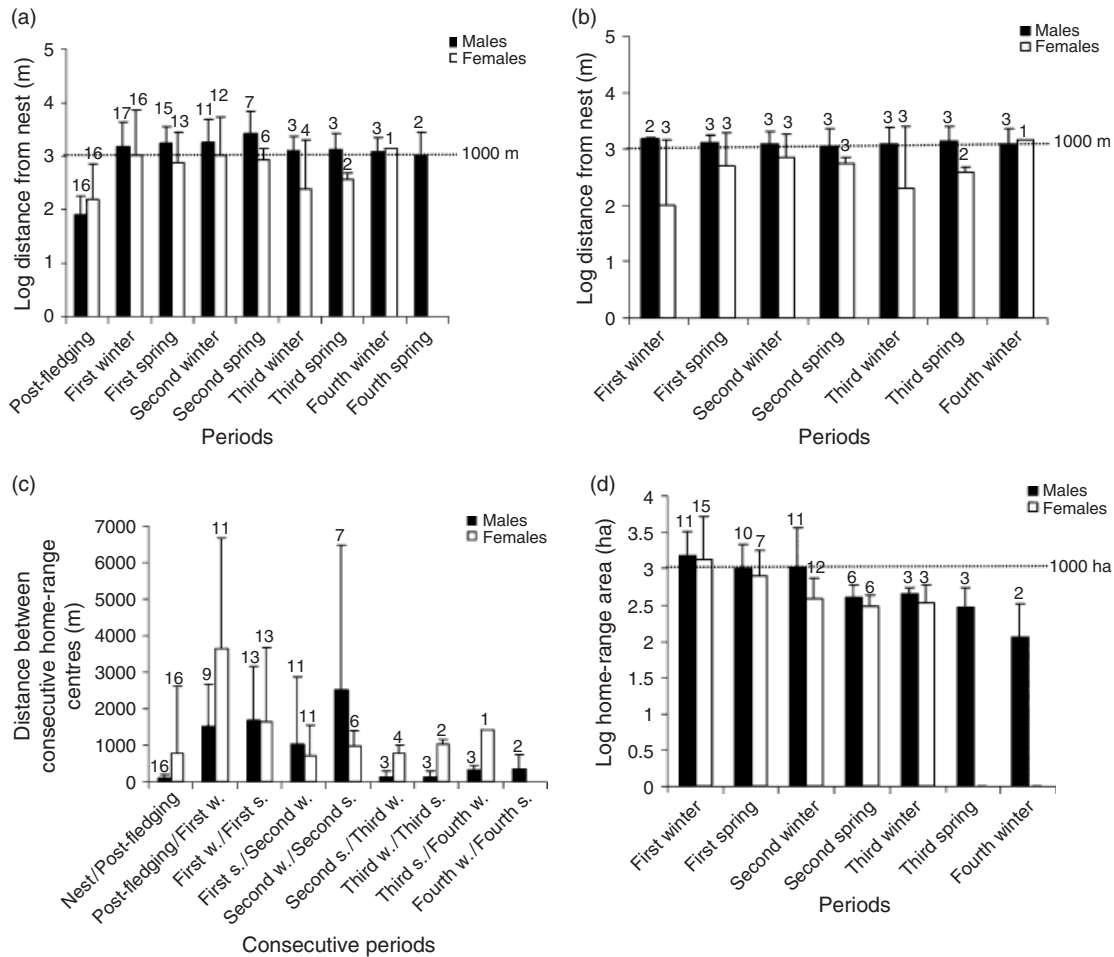


Figure 3 Dispersal distances from the natal nest (in metres, log-transformed, means expressed \pm SD) to the home range centroid at consecutive periods of the study a, b, successive distances between consecutive seasonal home-range centres c, and home-range area variations (in ha, log-transformed) over consecutive periods of the study d, with males (solid bars) and females (open bars) for: -all individuals: a (see Table 2 for sample size), c and d (sample size above bars) -a reduced sample of six individuals (sample size above bars) that have been monitored between the first winter and the third spring: b. The horizontal dotted lines represent a distance of 1000 m and an area of 1000 ha.

spring), consisting of three males and three females. The larger dispersal distances in males compared with females and its stability during consecutive stages were similarly found with this reduced sample size (Fig. 3b). We also considered dispersal distances as being calculated by increments, that is the distance between a seasonal centre of home range at period i and the seasonal centre of home range at period $i+1$. In both sexes, the distances moved during post-fledging were smaller than between post-fledging and first winter, and then decreased regularly (Fig. 3c). However, for both sexes, there was again an increase in movements from second winter to second spring.

Home-range size variation

Seasonal home-range sizes could be estimated within five periods (post-fledging excluded because of a small sample size

and third spring and fourth winter excluded because only males were available), and for 16 males and 15 females (Table 2). Home-range size was significantly influenced by period (mixed model: $F_{48,6} = 5.75$, $P = 0.0001$, $n = 89$) but not by sex ($F_{48,1} = 1.24$, $P = 0.27$, interaction not significant, Fig. 3d), males and females having similar home ranges (1378 ± 1909 ha, $n = 46$ and 1318 ± 2043 ha, $n = 43$, respectively). Considering the reduced sample of six individuals, the same pattern and the same statistical results were observed. In contrast to dispersal distance, there was a significant effect of the reproductive status on home-range size ($F_{56,1} = 13.74$, $P = 0.0005$, $n = 89$; sex effect and interaction not significant): home range was greater for non-breeding (1603 ± 2126 ha, $n = 71$) than for breeding individuals (349 ± 185 ha, $n = 18$, Fig. 4b). We also found a positive relationship between dispersal distance and home-range size (mixed model, individual as a random factor: $F_{57,1} = 5.06$, $P = 0.03$, $n = 89$, Fig. 5).

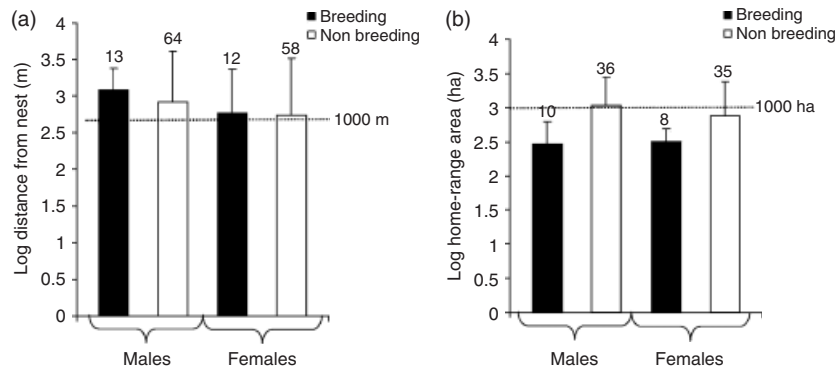


Figure 4 (a) Dispersal distance from the natal nest (in metres, log-transformed, means expressed \pm sd) of breeding and non-breeding individuals. Males with solid bars and females with open bars. The horizontal dotted line represents a distance of 1000 m. (b) Home-range area (in ha, log transformed) of breeding and non-breeding individuals. The horizontal dotted line represents an area of 1000 ha. In the winter season, individuals were considered to be breeders from their first breeding stage.

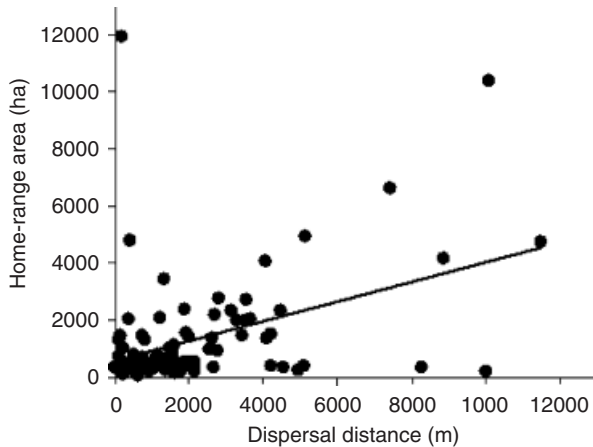


Figure 5 Relationship between dispersal distance (m) and home-range size (ha).

Discussion

Natal dispersal in marsh harrier

Our results showed a very high natal philopatry (96.6% in first winter, 96.0% in first spring, 100% in second winter, 95.2% in second spring and 100% later) and very short-distance dispersal for this population during this study. Although higher, these rates are consistent with a previous study carried out using wing-tagging on a neighbour sedentary population (*île d'Oléron*, 175 km², located *c.* 10 km from the present study area): on average, 40.8% of 191 wing-tagged chicks (belonging to four cohorts) remained in the study area during their first winter (Bavoux *et al.*, 1992). In addition, 28.4% of 334 wing-tagged and/or ringed chicks bred, or at least have been seen, in *île d'Oléron* (see Bavoux *et al.*, 1995). Two other studies investigated natal dispersal in marsh harrier, using resightings of ringed and wing-tagged birds: both reported much lower values of fledglings recovered as breeders in the study site (5.8% at 2 years of age

and 7.7% at 3 years of age: Witkowski, 1989; 7.1% at 2 or 3 years of age: Buczek, 1995). Dispersal data obtained by resighting methods are known to underestimate dispersal range compared with radio-tracking approaches (Koenig *et al.*, 1996). The two latter studies also involved migratory populations of marsh harrier (Clarke, 1995), a behaviour known to affect dispersal pattern (see Sutherland *et al.*, 2000 for a recent review). Paradis *et al.* (1998) reported that migratory species disperse further than resident ones, and Weatherhead & Forbes (1994) found that natal philopatry is less common in migratory species than in resident ones. Demographic parameters also affect the dispersal pattern: Johst & Brandl (1999) showed by using a modelling approach that in vertebrates living in a temporally constant environment, a low natal dispersal is favoured in populations showing low birth rates. Similarly, Altwegg *et al.* (2003) found a strong covariation between survival and emigration of barn owls *Tyto alba*, with more individuals emigrating in years of low survival. In our study, we found a rather low juvenile (1 year old) mortality rate, *c.* 21%. This population also shows low fecundity, at around only one fledgling per laying pair (Bavoux *et al.*, 1989 and unpubl. data). High natal philopatry in our study population may therefore result from low mortality and fecundity rates, in contrast to migratory populations in which breeding success is twice that in our study area (see, Bavoux *et al.*, 1989 and Witkowski, 1989). Moreover, in migratory populations, juvenile mortality is higher (46%, Buczek, 1995).

Sex-biased dispersal

Female-biased dispersal in birds is widespread and is supposed to arise from females benefiting by moving away from their natal site and by assessing a wide variety of territories and mates, whereas males should benefit by staying in a familiar territory, that is near to their natal site (Wheelwright & Mauck, 1998). In contrast to many bird species studied so far, and especially raptors (Newton & Marquiss, 1983; Korpimäki, 1993), we found no female bias in natal

dispersal. Actually, considering philopatric birds (i.e. birds that remained within the study area), males moved longer distances than females. Female-biased dispersal has not been found in all species (Clarke, Saether & Roskaft, 1997), and even within a species, the pattern may change according to populations (Lahaye, Gutierrez & Dunk, 2001). Indeed, the study performed on *île d'Oléron* suggested a slight sex bias in distances moved from birth site during first winter (males: 6.1 ± 5.4 km, $n = 35$ and females: 7.4 ± 5.4 km, $n = 29$; Bavoux *et al.*, 1992). In addition, of the chicks recovered as breeders, 21.9% of the males ($n = 32$) and no females ($n = 28$; Fischer exact-test: d.f. = 1, $P = 0.01$) settled close to their natal nest (i.e. <200 m; Bavoux *et al.*, 1995). Polygyny, which is relatively common in our study population, may also act indirectly on dispersal. While polygyny is usually related to a biased adult sex ratio (specifically, an excess of adult females may promote polygamy: Simmons, 2000), the adult sex ratio in this population is unbiased (49.1% male, Bavoux *et al.*, 2006). As some males mate with several females, others therefore remain unpaired, leading to possibly intense male intra-sexual competition, and as a consequence, male-biased distance moved from natal nest.

Home range and the effects of age and breeding status

In raptors, home range is mainly delineated by breeding place and hunting area, and its variation in size depends on the type of habitat, local food resources and food requirements (Marquiss & Newton, 1981), age (Walls & Kenward, 2001) and individual skills (Pärt, 1995). Dispersal distance and home-range size also vary proportionately across bird species (Bowman, 2003), a result that we confirm intra-specifically. More generally, we found that home-range size, as dispersal distance, was influenced by the age and sex of the individuals. In particular, home ranges were shown to decrease with age and/or experience. In raptors, home-range size in juveniles is larger than that of adults (Forero, 1999), resulting from individual experience and skill increasing with age (Pärt, 1995). Moreover, among sexually dimorphic raptors such as *Accipiter*, females (the larger sex) have a larger home range than males (Marquiss & Newton, 1981; Boal, Andersen & Kennedy, 2003). We failed to detect any difference in home-range size between males and females, possibly in relation to reduced sexual dimorphism in this species.

In contrast to dispersal distances, home-range size was influenced by reproductive status. In montagu's harrier *Circus pygargus* Salamolard (1997) reported no home-range size differences between non-breeding and breeding males. In contrast, non-breeding marsh harriers had larger home ranges than breeding ones. Breeders are expected to show smaller home ranges, because of breeding commitments (males have to provide food for females and young, and therefore return frequently to the nest, whereas females remain in the vicinity of the nest). In order to reduce their energy expenditure, males restrict their hunting movements to the nest area and thus contract their home-range size

during the breeding season. In contrast, montagu's harriers, even breeding birds, do not defend feeding territories (Garcia & Arroyo, 2005).

Acknowledgements

This study was conducted under a license delivered by the CRBPO (*Muséum National d'Histoire Naturelle*). Particular thanks are due to several trainees and volunteers of *Le Marais aux Oiseaux* for their dedicated help during the field work, particularly L. Mimaud. We are grateful to D. Carslake for commenting and improving the English of a first draft.

References

- Altwegg, R., Roulin, A., Kestenholz, M. & Jenni, L. (2003). Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls *Tyto alba*. *J. Anim. Ecol.* **72**, 391–399.
- Barg, J. J., Jones, J. & Robertson, R.J. (2005). Describing breeding territories of migratory passerines: suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. *J. Anim. Ecol.* **74**, 139–149.
- Bavoux, C. & Burneleau, G. (2004). Busard des roseaux *Circus aeruginosus*. In *Rapaces nicheurs de France. Distribution, effectifs et conservation: 75–79*. Thiollay, J.-M. & Bretagnolle, V. (Eds). Paris: Delachaux & Niestlé.
- Bavoux, C., Burneleau, G. & Bretagnolle, V. (2006). Gender determination in the western marsh harrier (*Circus aeruginosus*) using morphometrics and discriminant analysis. *J. Raptor Res.* **40**, 57–64.
- Bavoux, C., Burneleau, G., Leroux, A. & Nicolau-Guillaumet, P. (1989). Le Busard des roseaux *Circus a. aeruginosus* en Charente-Maritime (France). II. Chronologie et paramètres de reproduction. *Alauda* **57**, 247–262.
- Bavoux, C., Burneleau, G., Nicolau-Guillaumet, P. & Picard, P. (1992). Le Busard des roseaux *Circus a. aeruginosus* en Charente-Maritime (France). V. Déplacements et activité journalière des juvéniles en hiver. *Alauda* **60**, 149–158.
- Bavoux, C., Burneleau, G., Nicolau-Guillaumet, P., Picard, P. & Sahuc, C. (1998). Dependence and emancipation in juvenile Marsh Harriers *Circus a. aeruginosus*. In Meyburg, B.-U., Chancellor R.D. & Ferrero J.J. (eds), *Holarctic Birds of Prey*: 91–100. Mérida/Berlin: ADENEX/WWGBP.
- Bavoux, C., Burneleau, G., Nicolau-Guillaumet, P. & Picard, P. (1995). Le Busard des roseaux *Circus a. aeruginosus* en Charente-Maritime (France). VIII. Attachement au site de reproduction et appariements. *Alauda* **63**, 273–280.
- Beske, A.E. (1982). Local and migratory movements of radio-tagged juvenile harriers. *J. Raptor Res.* **16**, 39–53.
- Boal, C.W., Andersen, D.E. & Kennedy, P.L. (2003). Home range and residency status of northern goshawks breeding in Minnesota. *The Condor* **105**, 811–816.

- Bowman, J. (2003). Is dispersal distance of birds proportional to territory size? *Canadian J. Zool.* **81**, 195–202.
- Buczek, T. (1995). Natal site tenacity and fidelity to breeding place in individually marked marsh harriers (*Circus aeruginosus*). *Notatki Ornitologiczne* **36**, 323–329.
- Clarke, A.L., Saether, B.-E. & Roskaft, E. (1997). Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* **79**, 429–438.
- Clarke, R. (1995). *The marsh harrier*. London: Hamlyn.
- Clobert, J., de Fraipont, M. & Danchin, E. (2005). L'évolution de la dispersion. In *Ecologie comportementale*: 199–232. Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. (Eds). Paris: Dunod.
- Clobert, J., Ims, R. & Rousset, F. (2004). Causes, mechanisms and consequences of dispersal. In *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*: 307–335. Hanski, I. & Gaggiotti, O.E. (Eds). London: Academic Press.
- De Solla, S.R., Bonduriansky, R. & Brooks, R.J. (1999). Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *J. Anim. Ecol.* **68**, 221–234.
- Dieckmann, U., O'hara, B. & Weisser, W. (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 88–90.
- Dunstan, T.C. (1972). A harness for radio-tagging raptorial birds. *Inland Bird Banding News* **44**, 4–8.
- Forero, M.G. (1999). Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. *Ecology* **80**, 1298–1310.
- Fridolfsson, A.K. & Ellegren, H. (1999). A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J. Avian Biol.* **30**, 116–121.
- Garcia, J.T. & Arroyo, B.E. (2005). Food-niche differentiation in sympatric hen *Circus cyaneus* and montagu's harriers *Circus pygargus*. *Ibis* **147**, 144–154.
- Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* **28**, 1140–1162.
- Hemson, G., Johnson, P., South, A.B., Kenward, R.E., Ripley, R. & Macdonald, D. (2005). Are kernels the mustards? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *J. Anim. Ecol.* **74**, 455–463.
- Hooge, P.N. & Eichenlaub, B. (1997). *Animal movement extension to Arcview, Ver. 1.1*. Anchorage, AL: Alaska Science Center, Biological Science Office, US Geological Survey.
- Johst, K. & Brandl, R. (1999). Natal versus breeding dispersal: evolution in a model system. *Evol. Ecol. Res.* **1**, 911–921.
- Kenward, R.E., Rushton, S.P., Perrins, C.M., Macdonald, D.W. & South, A.B. (2002). From marking to modelling: dispersal study techniques for land vertebrates. In *Dispersal ecology*: 50–71. Bullock, J.H., Kenward, R.E. & Hails, R.S. (Eds). Oxford: British Ecological Society.
- Kenward, R.E., South, A.B. & Walls, S.S. (2003). *Ranges6 v1.2: for the analysis of tracking and location data*. Online manual. Wareham, UK: Anatrack Ltd.
- Kenward, R.E., Walls, S.S. & Hodder, K.H. (2001). Life path analysis: scaling indicates priming effects of social and habitat factors on dispersal distances. *J. Anim. Ecol.* **70**, 1–13.
- Koenig, W.D., Van Vuren, D. & Hooge, P.N. (1996). Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* **11**, 514–517.
- Korpimäki, E. (1993). Does nest-hole quality, poor breeding success or food depletion drive the breeding dispersal of Tengmalm's owls? *J. Anim. Ecol.* **62**, 606–613.
- Lahaye, W.S., Gutierrez, R.J. & Dunk, J.R. (2001). Natal dispersal of the spotted owl in southern California: dispersal profile of an insular population. *The Condor* **103**, 691–700.
- Lair, H. (1987). Estimating the location of the focal centre in red squirrel home range. *Ecology* **68**, 1092–1101.
- Marquiss, M. & Newton, I. (1981). A radio-tracking study of the ranging behaviour and dispersion of European sparrowhawks *Accipiter nisus*. *J. Anim. Ecol.* **51**, 111–133.
- Mech, L.D. & Barber, S.M. (2002). *A critique of wildlife radio-tracking and its use in national parks: a report to the US national park service*. Jamestown: US Geological Survey, Northern Prairie Wildlife Research Center (<http://www.npwrc.usgs.gov/resource/wildlife/radiotrk/radiotrk.pdf>).
- Newton, I. & Marquiss, M. (1983). Dispersal of sparrowhawks between birthplace and breeding place. *J. Anim. Ecol.* **52**, 463–477.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, J. & Gregory, R.D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *J. Anim. Ecol.* **67**, 518–536.
- Pärt, T. (1995). The importance of local familiarity and search costs for age- and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Anim. Behav.* **49**, 1029–1038.
- Pusey, A. & Wolf, M. (1996). Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol. Evol.* **11**, 201–206.
- Rodgers, A.R. & Carr, A.P. (1998). *HRE: the home range extension for ArcView*. Thunder Bay: Ontario Ministry of Natural Resources, Centre for Northern Forest (Ecosystem Research <http://blue.lakeheadu.ca/hre/>).
- Salamolard, M. (1997). Utilisation de l'espace par le Busard cendré *Circus pygargus*. Superficie et distribution des zones de chasse. *Alauda* **65**, 307–320.
- Seaman, D.E., Millsbaugh, J.J., Kernohan, B.J., Brundige, G.C., Raedeke, K.J. & Gitzen, R.A. (1999). Effects of sample size on kernel home range estimates. *J. Wildl. Mgmt.* **63**, 739–747.
- Simmons, R.E. (2000). *Harriers of the world. Their behaviour and ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K. & Lertzman, K.P. (2000). Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conserv. Ecol.* **4**, 16 (<http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>).
- Swihart, R.K. & Slade, N.A. (1985). Influence of sampling interval on estimates of home-range size. *J. Wildl. Mgmt.* **49**, 1019–1025.

- Swihart, R.K. & Slade, N.A. (1997). On testing for independence of animal movements. *J. Agric. Biol. Environ. Statistics* **2**, 48–63.
- Tyack, A.J., Walls, S.S. & Kenward, R.E. (1998). Behaviour in the post-nestling dependence period of radio-tagged common Buzzards *Buteo buteo*. *Ibis* **140**, 58–63.
- Walls, S.S. & Kenward, R.E. (1998). Movements of radio-tagged Buzzards *Buteo buteo* in early life. *Ibis* **140**, 561–568.
- Walls, S.S. & Kenward, R.E. (2001). Spatial consequences of relatedness and age in buzzards. *Anim. Behav.* **61**, 1069–1078.
- Walls, S.S., Mañosa, S., Fuller, R.M., Hodder, K.H. & Kenward, R.E. (1999). Is early dispersal enterprise or exile? Evidence from radio-tagged buzzards. *J. Avian Biol.* **30**, 407–415.
- Weatherhead, P.J. & Forbes, M.R.L. (1994). Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? *Behav. Ecol.* **5**, 426–433.
- Wheelwright, N.T. & Mauck, R.A. (1998). Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of savannah sparrows. *Ecology* **79**, 755–767.
- Witkowski, J. (1989). Breeding biology and ecology of the marsh harrier (*Circus aeruginosus*) in the Barycz Valley, Poland. *Acta Ornithol.* **25**, 223–320.

ANNEXE III

« Manipulating mobbing behaviour in a communal roosting polymorphic raptor provides evidence for specialised phenotypic roles »

Sternalski A & V. Bretagnolle

Soumis dans *Behavioural Ecology*



**Manipulating mobbing behaviour in a communal roosting
polymorphic raptor provides evidence for specialised phenotypic roles**

AUDREY STERNALSKI* & VINCENT BRETAGNOLLE

CEBC-CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

*Corresponding author.

Email: sternalski@cebc.cnrs.fr

Running headline: mobbing and phenotypic role specialisation in raptors

Sternalski & Bretagnolle

Abstract

Group living is associated with costs, such as competition for food, but also with potential benefits, such as a decrease in predation risk. Earlier predator detection and/or higher defence efficiency has been found in several groups of vertebrates. Recruitment and mobbing are among the most specialised forms of anti-predator strategies involving group defence, and have mainly been investigated in passerine birds and some mammals. Here we study mobbing behaviour in a raptor species (the Marsh harrier *Circus aeruginosus*), which roosts communally and shows group defence that can involve more than 50 individuals. In addition, our study population of this species exhibits colour polymorphism, with two colour morphs in males, as well as sexual dichromatism and colour variation with age. We quantified individual investment in mobbing group as well as individual characteristics of mobbers (sex, age, condition, and colour morph). By manipulating experimentally predator threat (i.e., using decoys varying in dangerousness) we first assessed whether harriers graded their response (from displays to mobbing) in relation to predator threat. Second, we focused on the sequence and the specific behaviours involved in recruitment of mobbers, and whether individual investment in terms of defence was associated to phenotypic characteristics of individuals. We found that group defence was modulated by predation risk, i.e. a higher response was found to more dangerous (decoy) predators. In addition, the main behaviour involved in attracting successfully mobbers was alarm calling (acoustic display). Finally, we found that there was a slight excess of males in the different sequences of the mob, that immature birds were not involved, and that the condition of harriers involved was higher on average than the condition of roosting birds. Finally, we found that light-morph males never acted as recruiter birds (in contrast to females or dark-morph males), but were more inclined to be detectors or mobbers.

INTRODUCTION

Though in most cases, preys try to escape predators (Lima & Dill 1990), sometimes they do not behave just as passive victims: in social species particularly, they may be able to defend themselves against the unwelcome predator. Protection from predation has actually been considered as a driving force for the development of sociality (Alexander 1974; Wilson 1980; Hill and Dunbar 1998; Haas & Valenzuela 2002). Predation risk can be minimized as a result of increased predator detection, and/or by group defence (Treherne & Foster 1980, Ruxton et al. 2004, review in Caro, 2005). Defence against predators involves gradual stages, from simple alarm signalling with warning signals when sighting a predator, warnings of the prey when an attack is imminent, mobbing signals, and active mobbing of the predator. Predator mobbing refers to a constellation of behaviours that involve prey animals approaching, observing, and harassing a predator, which usually induces attraction of conspecifics which participate to the mob (Arnold 2000; Curio 1978; Desrochers et al. 2002; Dominey 1983; Shedd 1982). Mobbing is not restricted to predators, as it also occurs against nest parasites such as cuckoos (Welbergen & Davies 2007). This specialised behaviour has been found in several groups, e.g. primates (Srivastava 1991), rodents (Owings and Coss 1977) or fish (Ishihara 1987, Helfman 1989, Pitcher et al. 1986). It is however most prevalent in birds and mammals (Altmann 1956; Curio 1978).

Mobbing and recruitment consist of a suite of coordinated behaviours: in songbirds for instance, individuals first approach the predator, move rapidly around it, perform wing and tail movements, and emit loud and broad-frequency calls (Curio 1978) that are recognized by conspecifics as well as heterospecifics (Marler 1957; Hurd 1996; Templeton et al. 2005; Templeton and Greene 2007). Mobbing however incurs costs, owing to injuries or death (Curio and Regelman, 1983, 1986; Denson, 1979; Hoogland and Sherman, 1976; McLean and Rhodes, 1991; Krams et al. 2007); it is also time consuming (Collias and Collias, 1978) and bears energetic costs. The compensatory benefits of mobbing behaviour have therefore formed the central focus of recent research (Caro 2005). Those benefits include predator deterrence, quality advertisement to other group members, and transfer of information regarding the risk of threats, which allows prey individuals to respond adaptively in a graded manner (Helfman 1989, Dugatkin & Godin 1992; Brown 2003). The recruitment of others is therefore a central issue in mobbing (Frankenberg 1981; Ostreiher 2003), as it allows to increase the group overall vigilance (Dugatkin & Godin 1992), as well as mobbing efficiency toward the predator (Becker 1984; Robinson 1985). Thus, the success in recruiting mobbers is

a key to successful mobbing. Surprisingly however, very few studies so far have investigated mechanisms and specific behaviours eliciting recruitment.

If recruitment is critical and if there are costs to mobbing, reciprocity among neighbouring individuals may be expected (Kruuk 1964; Slagsvold 1980). Recent empirical and experimental evidence (Krams and Krama 2002, Krama & Krams 2005, Kramm et al. 2007, 2008) indicate that mobbing behaviour in birds may be actually explained in terms of reciprocity. However, whether mobbing is altruistic or selfish behaviour is still debated: if mobbing to protect non-relatives is altruistic, mobbing as a means to advertise its quality is selfish (Rasa 1987). Indeed risks taken by individuals during mobbing could potentially have a signalling function (Curio et al. 1983, Slagsvold 1984; Francis et al. 1989; Moholt and Trost 1989), such as “social prestige” in cooperative species (Zahavi 1995; but see Wright 1997, 1999). The idea of mobbing as a costly signal has been seldom tested, but signals of threat were shown to be honest signals (Lind et al. 2005). Mobbing signals (visual and acoustic) may help to disentangle between altruistic versus selfish communication: when directed towards the predator, mobbing appears as a selfish behaviour (that decreases own predation risk: Curio 1978). If directed towards other group members, mobbing is either a selfish or altruistic behaviour, which depends on the audience (Curio 1978; Curio et al. 1983; Dugatkin & Godin 1992; Frankenberg 1981; Slagsvold 1984). Therefore, emitter and receiver status and quality will affect proximate and ultimate functions of mobbing and involve a different mechanism of selection (Frankenberg 1981; Curio et al. 1985; Maklakov 2002). Though the identity and characteristics of the individual that has detected the predator, its subsequent behaviour toward the predator, and whether it recruits mobbers, are all critical issues with regard to the evolution of mobbing, again very few studies have evaluated individual investment of each member of a mobbing party. Variation in mobbing responses have been detected in relation to sex and age (Knight & Temple, 1988; Graw & Manser 2007), group size and breeding status (Arroyo et al. 2001), and conditions associated with risk (Slagsvold, 1985). In addition to classes (sex and age), individual characteristics such as plumage colouration may also influence anti predator behaviour: for instance, Ducrest et al. (2008) showed that the content of melanin in plumage may increase individual aggressiveness, and this would presumably affect mobbing behaviour.

While studies on mobbing behaviour in birds have focused almost exclusively on songbirds, many other birds are able to mob. We investigated mobbing behaviour in a non-passerine bird, a medium-sized raptor that breed and roost communally, the Marsh harrier *Circus aeruginosus*. As this species roosts on the ground (Cramp & Simmons 1980), it is

particularly vulnerable to predation (see Arroyo et al. 2001). In addition, harriers show active anti-predator defence, i.e. detection, alarm calling, recruitment of congeners and active defence with predator attack (Arroyo et al. 2001, Simmons 2000). Lastly, this particular species has evolved both sexual dichromatism and plumage polymorphism (presumably in relation with age), and our study population further shows male colour phases, with males being either grey or brown (Bavoux et al. 1993, 2006), depending presumably on the melanin content of their feathers. We were therefore able to sex and age birds, identify individuals and classify males according to their colour morph, during mobbing behaviour. We analysed and quantified accurately mobbing sequences in this species, in eliciting mobbing by presenting stimuli of different threat levels. Our aims in this experimental study were i) to investigate the causes of mobbing behaviour in terms of predator risk assessment, ii) to analyse the sequence of behaviour that elicit mobbing, and iii) to test whether bird of different sex, age or colour plumage phase invest differentially in the different acts of the mobbing sequence. The three main functional hypotheses for mobbing (i.e., predator deterrence, predator risk assessment, and transfer of information) as well as the self-advertisement hypothesis, all predict that mobbing intensity will be correlated with threat level. Predators such as foxes should enhance higher danger than, e.g., owl or crow to Marsh Harrier. We therefore manipulated, by using predator decoys, the level of risk and predicted higher response levels in front of more dangerous decoys. In the case of direct benefits to mobbers through predator-prey interactions, individual variation in mobbing response should correlate with individual characteristics of mobbers (e.g., Hasson 1991). We therefore further predicted that more aggressive individuals (melanin-based plumage) would participate more actively in anti-predator behaviour, and conversely that inexperienced individuals such as immature birds would participate less. If mobbing was a means of advertisement of individual quality to other group members, we thus predicted that specific categories within the group that gain from such behaviour should mob more intensely than others and this difference may be more pronounced with increasing threat levels. To test this prediction, we quantified accurately which individual performed which behaviour and its effect on congeners, and the level of investment of the different class types of individuals.

MATERIALS AND METHODS

Study area and species

Fieldwork was conducted during three winter seasons (2005-06, 2006-07 and 2007-08) in the *Marais de Brouage* (central western France, c. 120 km², 45°51'N - 01°04'W; see Sternalski et

al. 2008 for additional details). The study site is mainly composed of grassland (86%) and cultivated area (14%), with numerous small reedbeds that are used by Marsh Harriers for communal roosts (Bavoux et al. 1997). All night roosts within the study area were searched and located in the evening. Communal roosts differed with regard to accessibility (by car) and vegetation type. We chose, each year, three to four roosts (of varying size) out of c.20 roosts to perform the tests (in total, tests were carried out on seven different roosts). They were regularly counted during winter season (each about every week), but especially so just before and/or after tests, allowing us to estimate roost size during experimental tests. On average, roost size was 23.4 birds, but it varied from 1 up to 85 harriers.

To account for colour polymorphism, we assess general colouration of flying birds with scores (see Bavoux et al. 1991, 1993 for illustrations, and Forsman 2008 for photographs). Plumage scores were obtained by assigning a code category to upper-wing and under-wing to each bird in the field. There were four colour categories for under-wing, ranging from very dark to light. Six colour codes were available for upper-wing, four for “brown” birds (completely dark brown to dark brown with very large yellow shoulder patches), and two for “grey” birds (according to the extent of grey feathers, few and many). Grey feathers are only found in males, and qualify these males as light-morph (“grey males”). Other males are dark-morph males, and female like in plumage (Bavoux et al. 1993). Sexing birds in this particular population of Marsh harrier is quite difficult based only on colouration (Bavoux et al. 2006), but is feasible using morphometrics and silhouette. We sexed visually 1498 birds over the course of this study, and found a population sex ratio of 0.508, a figure which is very close to the sex ratio of captured birds (0.491; $n=648$; Bavoux et al. 2006) in this same population and not statistically different ($X^2=0.58$, $df=1$, $p=0.45$). A high proportion of birds (22%), however, could not be sexed with certainty in the field. There were also wing-tagged birds, in particular fledglings of the year and the previous year, which allowed ascertain age of a small proportion (less than 10%) of birds. Finally, when harriers are flying over the roost, it is rather easy to detect whether a bird has fed or not (based on the shape of gut; see Bavoux et al. 1997). We therefore recorded sex, age and gut content of birds (the latter being used as a proxy of whether the individual was in good condition, i.e. had fed 4-6 hours before: Bavoux et al. 1997).

Experimental procedure

Types of decoys and sequence of events

Over the three winter seasons, a total of 153 tests were performed using one of the three

different predator decoys: stuffed fox, plastic eagle owl and plastic crow (the latter two being manufactured). We could not find a plastic fox and thus used a stuffed specimen (see Arroyo et al. 2001, Kramm et al. 2008 for similar procedures), and preferred to use manufactured objects when these were available. Fox and crow are common in the study area, whereas eagle owl is not present. Unfamiliar predators may be recognized innately (Veen et al. 2000), and an owl probably conforms to the general *gestalt* of such raptors: in addition, a previous study has shown that Montagu's harrier *Circus pygargus* (a closely related species) reacted toward plastic owl (Arroyo et al. 2001). Foxes (ground predator) and in a lower degree eagle owls (avian predator), both represent direct risk for marsh harrier roosting on the ground, while in contrast crows are not. Therefore, decoys varied a priori in terms of dangerousness, from high risk (fox) to low risk (owl) and no risk (crow). In addition, dangerousness was also manipulated through the distance between the decoy settlement and the roost, under the assumption that a decoy within the roost would be perceived as more dangerous than a decoy settled at some distance. Therefore, for each test, one of the three decoys (randomly chosen) was placed either adjacent to the roost (i.e. at the "edge"), or "far" from it (50-100 m). Decoys were always placed before birds arrived at the roost, 30-60 min before sunrise. Foxes were placed on the ground, eagle owls and crows on a 1 m-high perch. Tests were performed under favourable weather conditions.

Once the decoy was settled, the observer came back to the car, and started to observe at a distance of 50-200m. A test was considered positive if, within 30 min after decoy settlement, a harrier flew within 100 m around the decoy, assuming that a harrier would be able to see the decoy at this distance (otherwise, the trial was stopped and the test was declared negative). It is obviously difficult to know with certainty that the harrier actually saw the decoy. However, in each cases we monitored precisely this first bird, it exhibited a detectable behaviour for the human observer, i.e. it either conspicuously spotted the decoy (detected by the head turning toward the decoy while the bird was flying in another direction), or it modified its trajectory (and flew toward the decoy).

When a test was positive, a chronometer was started for 15 min duration (due to the fieldwork constraints, the exact time duration of tests was 14 ± 3 min). During this time, we recorded every coming bird, its age, sex, plumage characteristics, gut shape and behaviour (see below for categories). After the 15 mn duration elapsed, irrespectively of test outcome (i.e., a mobbing behaviour occurred or not), we removed the predator decoy. In 2007 however, in 11 cases, we extended the test until mobbing and recruitment behaviour occurred in order to increase sample size: these tests were however considered only for behavioural

sequence behaviour (see below). In addition, in 2008, 33 trials were performed with the Fox only, and only within the roost (i.e., close distance), in order to analyse accurately the sequence of events during the trial.

Control tests

In order to check that harriers did not simply react to anything within or close to their roosts, we carried out two control tests. The first was done outside any roosts in order to verify that group defence behaviour was really associated to communal roost. It consisted in placing the stuffed fox on a randomly chosen site in the study area, distant from any known communal roosts, and during day (i.e. excluding therefore behaviours associated to communal roosting). A second control test was performed at roosts, and consisted in using an object that could not be taken for any animal in order to verify that the presence of an alien object itself around a communal roost did not elicit reaction of birds. The object was a red rag, placed on the 1-m-high perch on the edge of a roost. For these two control tests, procedure of experimentation was exactly the same as for decoy presentation tests.

Bird categories and behaviour definitions

A typical sequence of a positive test would include a first harrier coming close to the decoy, a harrier (be it the same or not) performing behaviours presumably aimed at recruiting other harriers (see below for a description of such behaviours), and then a group of mobbers, including the previous ones. As we were interested into the sequence of behaviours that led to mobbing, we paid particular attention to each step of this sequence. Furthermore, because of extreme inter-individual variation in plumage colouration, and the reduced number of birds involved (at least in the first stages of the mob), all individuals could be monitored individually. We recorded all behaviours exhibited by each individual harrier, in particular visual displays and calling behaviour. Behaviour that were noted and counted were (a) simple flight over the decoy (**FLY-OVER**) within 20 m from the decoy (estimated visually), (b) flying just above the decoy and usually showing a conspicuous moving up of 2-3 meters (**HOVERING**), (c) specific circling flight over the decoy (**CIRCLES**), (d) alarm calling (**ALARM**), and (e) repeated dives over the decoy (**DIVE**).

We classified individual Marsh harriers a priori into three categories on the basis of the time sequence and nature of behaviours. The first harrier that approached the decoy (thus showing Fly-over) could either show only this behaviour subsequently, and thus remain strictly a **DETECTOR** bird, or show any other than fly-over behaviours (b-e, above),

presumably towards conspecific in order to recruit them, and then become a **RECRUITER** bird (be it the same as the first bird approaching the decoy, or not). Finally, the **MOBBERS** were all birds involved in the harassment of the decoy (which could thus include recruiter and detector). We therefore considered that the decoy was detected if at least one harrier showed fly-over, that a decoy elicited recruitment when at least a behaviour among hovering, circle, alarm or dive was given by a harrier, and that mobbing occurred when a harrier being a recruiter was joined by at least another harrier.

Statistical analyses

Each harrier during the trial could be monitored individually (providing a grand total of 396 individual harriers of which the behaviour was quantified during 81 trials), and we analysed its behaviour using the five behavioural categories as presence-absence data (1 indicated that a given individual performed a given behaviour, irrespectively of how many such behaviours were performed) or the number of behaviour given/mn. In order to analyse which behaviour elicited mobbing, we separated individuals between those observed before any mobbing occurred ($n=267$ individuals, thus excluding mobbers). We used General Linear Mixed Models (Mixed procedure, SAS 2001) that included roost (i.e., the individual roost where a given test was performed) as a random effect for all analyses. According to the distribution of errors, we either used normal or binomial models (mixed and logistic regressions) to estimate the effects of different factors or of their interactions on the probability of arrival, detection and recruitment as independent variables. We also performed a Multiple Correspondence Analysis on colour codes in order to obtain a single (i.e., linear) index of coloration of each harrier, irrespectively of its sex and age. Non parametric tests (Chi-square, Fisher-exact test) were used for frequency data. All statistical tests were performed with SAS v.9.

RESULTS

Validation of experimental design

When trials were performed at roost ($n = 128$), the proportion of trials being declared positive (i.e., the probability that a bird flew within 100 m of the decoy position, no later than 30 min after the decoy was settled) was 88.2%, and was not affected by decoy type (including rag considered here as a “decoy”; mixed logistic model with site as random effect: $F_{3,122} = 0.82$, $P = 0.49$, $n = 128$; Fig. 1a). Conversely, we found an overall effect of decoy type on the probability that at least one harrier detected the decoy (mixed model; $F_{3,106} = 5.83$, $P = 0.001$, $n = 113$ with deleting the 15 trials declared negative): as expected, harriers detected

significantly more frequently the decoys (lumping crow, owl and fox) than the rag (mixed model, $F_{1,111} = 6.38$, $P = 0.013$, $n = 113$, Fig. 1b). We further checked that group defence behaviour was indeed associated to roosting behaviour. Fox placed within the roost, or at random far from any roost, elicited trials declared positive at similar rates (86.8%, $n = 76$ and 72.0%, $n = 25$; Logistic regression: $X^2 = 2.83$, $P = 0.09$, $n = 101$; Fig. 1a). However, fox placed within the roost elicited more detection than fox placed at random (respectively 86.4% vs. 55.6%; $X^2 = 7.44$, $P = 0.006$, $n = 84$; Fig. 1b), more recruitment behaviour (80.3% vs. 33.3%; $X^2 = 12.73$, $P = 0.0004$; Fig. 1c) and more, though not significantly, mobbing (40.9% vs. 16.7%; $X^2 = 3.33$, $P = 0.07$; Fig. 1d). Therefore, we are confident that harriers associated “predator” decoys with predation risk, and that their reaction toward decoys was defence behaviour, as it was exhibited more frequently to decoys at roost than anywhere else.

Effect of decoy type on defence behaviour

Overall, using only experimental tests at roosts and excluding rag ($n=122$ trials), we found no effect of year and time of test on probability of trial being declared positive, and detection, recruitment and mobbing rates (all P -values, including interaction between year and time, being > 0.54). Therefore we pooled all tests for subsequent analyses, and analysed the effects of decoy distance from the roost (either within or outside roost), roost size and decoy type, on the proportions of trials declared positive, and trials with detection, recruiters or mobbers. The proportion of trials being declared positive was positively affected by the size of the roost, as would be expected simply because more birds were moving around (Table 1). Similarly, the proportion of trials being detected by at least one harrier was positively affected by roost size and negatively affected by distance, but in addition, detection rate was significantly affected by decoy type, with fox eliciting higher detection than owl and crow (Table 1; see also Fig. 1b). Mobbing only occurred for the fox (without significant effect of distance: $F_{1,54} = 0.18$, $P = 0.67$, $n = 56$) and the owl inside the roost (Fig. 1d). Therefore, harriers responded gradually to decoy dangerousness in terms of detection, recruitment and mobbing, and adjusted their defence behaviour toward more dangerous predator (i.e. crow $<$ owl $<$ fox) and more risky situation (i.e. far $<$ close distance).

Considering only trials declared positive (resulting in 107 trials), 78 (72.8%) implied at least one harrier showing fly-over (detection), 70 (65.4%) a bird trying to recruit (i.e., showing any behaviour other than fly-over), and 32 (29.9%) ended with mobbing behaviour. Time latency to detection (i.e., the time elapsed between decoy settlement and the first harrier showing a fly-over) was 1.37 ± 3.2 min (range 1-14). Time latency to detection was not

affected by decoy type, by distance nor by their interaction (all P -values > 0.21). There was no significant effect of time latency to detection on the probability that there was a recruiter during the trial (Mixed logistic model with site as random effect; decoy: $F_{2,56.8} = 2.36$, $P = 0.10$, time: $F_{1, 62.2} = 0.11$, $P = 0.74$; interaction not significant), nor on the probability of mobbing (all P -values > 0.5). The mob size (excluding recruiter) was highly variable (6.56 \pm 7.5 individuals; range 1-26), though none of the variation was accounted for by either decoy type (fox and owl elicited on average 7.4 \pm 7.9 ($n=27$) and 2.2 \pm 1.3 harriers ($n=5$), respectively; mixed model on log-transformed value with site as a random effect, $F_{1,29}=2.23$, $p=0.15$), nor roost size ($F_{1,29}=0.72$; $p=0.40$) and time latency to detection ($F_{1,29}=0.55$; $p=0.57$).

Individual behaviour during the trial

Using the 267 individual harriers for which behavioural data were collected (in the form of presence-absence behaviour) before a mobbing event occurred, we found that only alarm calling, and to a much lesser extent circle flight, significantly affected the behaviour of congeners by eliciting a mob (Table 2). We used this result to categorise arbitrarily the 267 individual harriers, splitting individuals between strict detectors (showing only fly-over; 30% of the total number of individual harriers), passive recruiters (only showing hovering or dive, irrespectively of whether they show fly-over; 9.7%), and active recruiters (showing alarm call or circle flight). We further split active recruiters between those which succeeded in recruiting mobbers (labelled as successful active recruiter, 17.6%) and those which failed (failed active recruiter, 42.7%). These proportions differed with decoy type ($X^2=44.2$, $p<0.0001$, $df=6$, $n=267$) and distance ($X^2=9.87$, $p=0.02$, $df=3$; Fig. 2). The frequency of behaviour showed per individual categories also differed in their relative proportions, and to some extent in relation to decoy (Fig. 3). Overall, we found that the probability of showing fly-over was highest for passive recruiters and strict detectors, and lowest for successful recruiters (Mixed logistic model with site as random effect; decoy: $F_{1,218} = 1.34$, $P = 0.25$, harrier category: $F_{3, 218} = 4.47$, $P = 0.004$; interaction not significant). Hovering was similarly affected by harrier category ($F_{3, 214} = 5.04$, $P = 0.02$), but also by decoy type, with more hovering given to owl than to fox (Fig. 2b; $F_{1, 217} = 4.60$, $P = 0.033$). This difference in relation to decoy suggested that detectors were cautious toward an unknown predator (the owl) but were more aggressive (more and lower attacks) toward the fox, a non-dangerous predator for a flying bird. Types of behaviours given by the different categories of harriers are summarised in Table 3. Among active recruiters, we compared failed and successful individuals, and found that only alarm calling significantly entered the model (multiple stepwise logistic regression: $X^2=26.2$, $df=5$,

$P < 0.0001$, $n = 158$). Recruiters that failed showed alarm call in only 14.2% while successful recruiters showed alarm call in 55.3% (Table 3). The number of alarm calls given per min also showed marked difference: 1.93 ± 3.80 alarm call versus 0.33 ± 1.25 ($F_{1,119} = 10.34$, $p = 0.002$).

When a mob occurred, we found that the recruits (i.e., harriers other than the recruiter bird) showed a different behaviour compared to recruiter, giving significantly less circle flights and alarm calling, but more dives than recruiters which actually never showed any dive, the presumably most risky behaviour during mobbing (Table 3). This suggested that after the mob started, recruiters still behaved as recruiters rather than mobbers, and this was actually confirmed by the fact that their behaviour did not significantly differ between the two periods (i.e., before the mob started and during the mob: Table 3). Using the 33 trials performed in 2008, we investigated what would happen if no mobbing occurred. Of 28 trials declared positive, in 24 cases a bird became a recruiter (85.7%), and in 11 cases (44%), a mobbing occurred. Therefore, in 17 cases (60.1%), no mobbing occurred, either because of non recruiting behaviour (four cases) or because of failure in recruitment though showing recruiting behaviour (13 cases). In all those cases, the detecting harrier left the decoy, but in 15 of these, a second harrier came over the decoy, on average 10.00 ± 10.8 minutes (range 1-39) later. In 14 of 15 cases, this was a different individual. Again repeating the same analysis, in 65% of cases no mobbing occurred and in all cases a third harrier came and detected the decoy. We found no significant differences between rounds (first detector to fourth detector) in either recruiting behaviour frequency (Fisher exact test=0.03, $n = 58$, $p = 0.8$) or mobbing behaviour frequency (Fisher exact test=0.02, $n = 58$, $p = 0.8$). We therefore pooled all data for the subsequent analysis.

Individual characteristics among harrier categories

There was no apparent differences in sex ratio (i.e., probability of being a male) between the six categories of birds (Fig. 4a), i.e. strict detectors, passive recruiters, the two class of active recruiters, mobbers and successful recruiters during the mob ($X^2 = 1.96$, $p = 0.85$, $df = 5$, $n = 310$), even when restricting the analysis before mobbing occurred ($X^2 = 1.90$, $p = 0.59$, $df = 3$, $n = 205$). On average, out of sexed birds, males accounted for 59% of birds involved (Fig. 3a). This contrasts with the overall sex ratio on roosts (and presumably, of the wintering population), which is 51% ($n = 1498$ sexed birds in total), a significant difference ($X^2 = 6.86$, $df = 1$, $p = 0.008$). Therefore, it appeared that significantly more males (an excess of c.10%) than available in the roosting population were engaged in the sequence of mobbing. In contrast, juvenile birds (i.e.,

wing-tagged individuals aged one or two years old) were only found in very small numbers (4.3% of birds involved), were never successful recruiters nor passive recruiters, but accounted for >6% of mobbers (data not shown). Empty gut (as a proxy of poor-quality individuals) was found to average 42.3% on roosts (n=2086 individuals recorded), but was overall lower in the population involved in the mobbing sequence though not significantly (36.6%, n=153 individuals; $X^2=2.64$, $p=0.10$). There was a slight increase in % of empty gut from passive recruiters to successful active recruiters (Fig. 4b).

Plumage was analysed through the plumage scores obtained by Multiple Correspondence Analysis (Fig. 5). It clearly revealed that light-morph males were particularly present in the strict detector category, but were never observed as successful recruiters (Fig. 5). More precisely, we found that male detectors were either dark (negative plumage scores) or grey (positive plumage scores) but grey plumage males were seldom either recruiters or mobbers (Fig. 5). They however did some mobbing. In addition, colour score was a significant predictor of male category (multinomial GLM; $X^2=4.36$, $df=1$, $p=0.03$; n=110 males), indicating that colour morph differed between male categories (Fig. 5). Furthermore, we found a slight difference between failing and successful male recruiters (GLM, $X^2=3.75$, $p=0.05$, n=53; Fig. 4b), with successful recruiters being on average lighter than failing ones though both were female-like plumages (i.e., not grey). There was no such variation in female plumages (Fig. 5).

DISCUSSION

Our first aim in this experimental study was to investigate the relation between mobbing behaviour and predator dangerousness. Functional effects of mobbing (predator deterrence, predator risk assessment, and transfer of information) predict that mobbing intensity will be correlated with threat level (Helfman 1989, Dugatkin & Godin 1992; Brown 2003). By manipulating the level of risk, we indeed found that Harriers responded gradually to decoy dangerousness, as many other taxa (e.g., Graw & Manser 2007). Their defence behaviour increased with dangerousness of predator (from crow to fox) and situation risk (from far to close distance of decoy to roost). Harriers were apparently therefore able to identify predator types and associate predator recognition with threat (see Altmann 1956), as suggested by their modulation of group defence. For instance, we found that detector individuals were cautious toward an unknown predator (the owl) but were more aggressive (more, and closer attacks to decoy) toward the fox, a non-dangerous predator for a flying bird. These results are consistent with those found in Montagu's harrier, a closely related species in which precisely the same

decoy types were used in a similar experiment, though the latter was performed on breeding colonies (Arroyo et al. 2001). Conversely to our study however, Montagu's harrier did not modulate defence behaviour between owl and fox (Arroyo et al. 2001). Other studies have demonstrated that prey species, such as vervet monkey (*Cercopithecus pygerythrus*; Seyfarth et al. 1980), assess predator dangerousness by producing acoustically distinct alarm calls and responding with behaviourally adaptive escape responses. In a corvid bird, alarm calls are acoustically modulated and induce differential response (Ellis 2008; see also Yorzinski et al. 2006, Templeton et al. 2005). In the marsh harrier there is no such evidence.

Our second aim was to analyse the sequence of behaviour, and the particular displays that elicit mobbing. Mobbing behaviour is usually mediated through the use of alarm calls (Bradbury & Vehrencamp 1998) though some species do not emit alarm call during mobbing (Jones & Hill 2001). These are designed to maximise transmission to predator and/or conspecifics, facilitate group formation and cohesion, and also possibly to manipulate the behaviour of conspecifics (Charnov & Krebs 1975). Although many studies have investigated the relationship between alarm calling and mobbing (e.g. references in Ellis 2008), few have accurately assessed sequence of behaviours inducing recruitment. We mainly found that only alarm calling, and to a much lesser extent circle flight, significantly elicited a mob. Harriers used both acoustics and visual signals in order to attract conspecifics, but acoustic cues were more efficient. However, visual cues (other than displays) also play some role, as we found that colour morph of the bird trying to recruit affected the probability of mobbing. In addition, we showed that individual "recruiters" (i.e., individuals that performed behaviours that elicited mobbing, by our definition) actually differed in the probability of performing such behaviours, as well as in the probability that they induced mobbing in accordance to their individual characteristics.

Our third aim was to test whether bird of different sex, age or colour plumage phase invested differentially in mobbing. We could not find a sex difference leading to differential roles during a mobbing sequence, but overall, younger birds were very rarely involved, females were less involved than males, and birds involved overall were in better nutritional condition than the average. Previous studies have found that mobbing varied with individual characteristics: Knight and Temple's (1988) found that females gave more 'checks' than males, whereas the latter approached the decoy more closely, and hovered over and stroked the decoy more than females. Conversely, in meerkats, males mob more than females (Graw & Manser 2007). Griesser and Ekman (2005) found that young birds may mob less than adults, especially alpha-males. We further investigated whether individual characteristics,

other than sex or age, could affect mobbing behaviour. Individual variation in mobbing response was already found to correlate with individual characteristics of mobbers (Hasson 1991). In particular, we predicted that presumably more aggressive individuals (melanin-based plumage) would participate more actively in anti-predator behaviour, and conversely that inexperienced individuals such as immature birds would participate less (see Ducrest et al. 2008). Indeed we found that grey and brown males differed in their role during mobbing: grey males were predominantly detectors (i.e., first individuals to come), but were nearly never recruiters (i.e., showing any behaviour in order to recruit mobbers), and rarely did they act as mobbers. In addition, they were less involved in mobbing (at any stage) than expected from their frequency in the population. Conversely, brown males behaved mainly as recruiter birds. In addition, their efficiency in recruiting other harriers was affected by coloration, with lighter brown males being more efficient than the darker ones. To our knowledge, this is the first time a visual cue is shown to affect mobbing, though this has already been demonstrated for acoustic cues (Yorzinski et al. 2006, Ellis 2008).

Is mobbing a selfish or altruistic behaviour in the marsh harrier? This has long been questioned in general (Shields 1984), as communal defence might be based on the gain of mutual benefits (Trivers 1971). In passerines, mobbing was empirically (Krams et al. 2006) and experimentally (Krams et al. 2008) shown to be reciprocally altruistic. In social mammals or birds, mobbing was shown or suggested to be altruistic (toward relatives; e.g., Griesser & Ekman 2005, Graw & Manser 2007; but see Ostreiher 2003). However, our study model is intermediate between the solitary/territorial passerines and the social/cooperative corvids or mammals, in that a roost is composed of many, unrelated individuals, thus raising the question of the benefits of mobbing in such species. In addition, the differential participation of colour phenotypes in defence suggests that we have pointed out in this study, suggests a strong asymmetry in the distribution of the benefits gained. It seems therefore likely that investment of mobbers is the result of exploitation by the recruiter birds (Krebs & Dawkins 1984). The fact that recruiter bird never mobbed (and neither showed any attack or dives to the decoy) further tends to suggest that recruiters manipulate mobbers. Recruiters, as breeding birds in the Montagus' harrier experiment (Arroyo et al. 2001), used alarm rates when confronted to a dangerous predator, make recruiters approach, increase in number, and attack the decoy, thus decreasing their own risk. If detector and recruiters manipulate mobbers, this raises the question of the benefits of recruited individuals (Krebs and Davies 1993). Benefits may be related to defence of young in breeding colonies (such as in Montagu's harrier: Arroyo et al. 2001), but this does not apply to winter roosts of marsh harrier. Benefits may also be

experience gathering for inexperienced (or young) birds. The participation of juveniles/immatures in communal defence may lead to cultural transmission of enemy recognition (Curio et al. 1978; Conover 1987), but this is unlikely in Marsh harrier because such birds were rarely involved in mobbing. Reciprocal benefit however still remains as a possibility to be further explored. An important prerequisite to reciprocal altruism is that there must be repeated interactions (thus an individual that does not cooperate may be “punished” in the future; Krams et al. 2008), and that individual must be recognizable in order to interact. These two are supported in harrier roosts, which are permanent over the winter, and because variation in visual cues allow individual recognition in those raptors.

In conclusion, although being a raptor, we found that harriers behaved exactly as passerines in front of dangerous predators. However, conversely to passerines, manipulation by recruiter is most likely, and evolution and maintenance of mobbing behaviour by reciprocal altruism has to be tested in the future.

Acknowledgments:

This study was conducted under license delivered by the CRBPO (*Muséum National d'Histoire Naturelle*). Particular thanks are due to F. Picaud and W. Huin for their participation of field work and to C. Bavoux and several trainees and volunteers of *Le Marais aux Oiseaux* for their dedicated help during communal roost counts.

References

- Alexander RD. 1974. The evolution of social behavior. *Ann Rev Ecol Systematics* 5:325-383.
- Altmann SA, 1956. Avian mobbing behavior and predator recognition. *Condor* 58:241-253.
- Arnold, K.E. 2000. Cheats or specialists? Variable helping strategies in cooperative breeders. Abstracts of 8th International Behavioural Ecology Congress, Zoological Museum, University of Zurich.
- Arroyo B., Mougeot F. and Bretagnolle V. (2001) Colonial breeding and nest defence in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behav Ecol Sociobiol* 50: 109-115.
- Bavoux, C., Burneleau, G. & Picard, M. 1997. Le gîte nocturne du Busard des roseaux *Circus a. aeruginosus*. Modalités de fréquentation en Charente-Maritime (France). *Alauda* 65: 337-342.
- Bavoux, C., Burneleau, G., Cuisin, J. & Nicolau-Guillaumet, P. 1991. Le Busard des roseaux *Circus a. aeruginosus* en Charente-Maritime (France). IV. Variabilité du plumage juvénile. *Alauda* 59: 248-255.

- Bavoux, C., Burneleau, G., Nicolau-Guillaumet, P. & Picard, M. 1993. Le Busard des roseaux *Circus a. aeruginosus* en Charente-Maritime (France). VI. Couleur de l'iris, sexe et âge. *Alauda* 61: 173-179.
- Bavoux, C., Burneleau, G. & Bretagnolle, V. 2006. Sexing European marsh harrier *Circus aeruginosus* using morphometrics and discriminant analyses. *J. Rapt. Res.* 40: 57-64.
- Becker P, 1984. Tageszeitliche Steigerung der Feindabwehr der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*). *Z Tierpsychol* 66:265–280.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL (1998) Principles of animal communication. Sinauer, Sunderland, Mass
- Brown GE (2003) Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish Fish* 4:227–234
- Caro, T.M. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago
- Charnov EL, Krebs JR (1975) The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *Am Natur* 109:107–112
- Collias NE, and Collias EC, 1978. Group territory, dominance, co-operative breeding in birds, and a new factor. *Anim Behav* 26:308–309.
- Conover M (1987) Acquisition of predator information by active and passive mobbers in ring-billed gull colonies. *Behaviour* 102:41–57
- Cramp S, Simmons KEL (eds) (1980) The birds of the western Palearctic, vol 2. Oxford University Press, Oxford
- Curio E, 1978. The adaptive significance of avian mobbing I. Telenomic hypothesis and predictions. *Z Tierpsychol* 48:175-183.
- Curio E, Klump G, Regelman K (1983) An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): is it tuned to the predator risk? *Oecologia* 60:83–88
- Curio E, Regelman K, Zimmermann U (1985) Brood defence in the great tit (*Parus major*): the influence of the life-history and habitat. *Behav Ecol Sociobiol* 16:273–283
- Curio E, Ernst U, Vieth W (1978a) Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science* 202:899–901
- Curio E, Ernst U, Vieth W (1978b) The adaptive significance of avian mobbing. II. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: effectiveness and some constraints. *Z Tierpsychol* 48:185–202.
- Denson, R.D. 1979. Owl Predation on a Mobbing Crow. *The Wilson Bulletin* 91: 133.

- Desrochers, A., Bélisle, M. & Bourque, J. 2002. Do mobbing calls affect the perception of predation risk by forest birds? *Anim. Behav.* 64 : 709-714
- Dominey W. J. 1983. Mobbing in colonially nesting fishes, especially the bluegill, *Lepomis macrochirus*. *Copeia* 4: 1086-1088.
- Dugatkin LA, Godin JGJ (1992) Prey approaching predators: a cost–benefit perspective. *Ann Zool Fenn* 29:233–252
- Ducrest, A.-L., Keller L. & Roullin, A. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *TREE* 23 : 502-510.
- Ellis, J.M.S. 2008. Which Call Parameters Signal Threat to Conspecifics in White-Throated Magpie-Jay Mobbing Calls? *Ethology* 114 : 154-163.
- Francis AM, Hailman JP, Woolfenden GE (1989) Mobbing by Florida scrub jays: behaviour, sexual asymmetry, role of helpers and ontogeny. *Anim Behav* 38:795–816
- Frankenberg E (1981) The adaptive significance of avian mobbing. IV. “Alerting others” and “Perception advertisement” in blackbirds facing owl. *Z Tierpsychol* 55:97–118
- Forsman, D. 2008. *The Raptors of Europe and the Middle East*. Princeton Univ. Press.
- Graw, B. & Manser, M.B. 2007. The function of mobbing in cooperative meerkats. *Anim. Behav* 74: 507-517
- Griesser, M. & Ekman, J. 2005. Nepotistic mobbing behaviour in the Siberian jay, *Perisoreus infaustus*. *Animal Behaviour*: 345-352.
- Hass, C.C. & Valenzuela, D. 2002. Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51 : 570-578.
- Hasson O (1991) Pursuit deterrent signals – communication between prey and predator. *TREE* 6:325–329
- Helfman G.S. Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions *Behav Ecol Sociobiol* (1989) 24:47-58
- Hill RA, Dunbar RIM. 1998. An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour* 135:411-430.
- Hoogland JL, Sherman PW (1976) Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecol Monogr* 46:33–58
- Hurd CR (1996) Interspecific attraction to the mobbing calls of blackcapped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behav Ecol Sociobiol* 38:287–292
- Ishihara M (1987) Effect of mobbing toward predators by the damselfish *Pomacentrus coelestis* (Pisces, Pomacentridae). *J Ethol* 5:43–52.

- Jones, K. & Hill, W.L. 2001. Auditory Perception of Hawks and Owls for Passerine Alarm Calls. *Ethology* 107 : 717 – 726.
- Knight, RL & Temple, SA. 1988. Nest-defense behavior in the red-winged blackbird. *Condor* 90: 193-200.
- Krams, I., Krama, T., Igaune, K. & Mand, R. 2007. Long-lasting mobbing of the pied flycatcher increases the risk of nest predation. *Behavioral Ecology* 18:1082-1084.
- Krams, I, Krama, T., Igaune, K, & Maend, R. 2008. Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 62: 599-605.
- Krama T, Krams I (2005) Cost of mobbing call to breeding pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behav Ecol* 16: 37–40
- Krams I, Krama T (2002) Interspecific reciprocity explains mobbing behaviour of the breeding chaffinches, *Fringilla coelebs*. *Proc R Soc Lond B* 269:2345–2350
- Krebs JR, Davies NB (1993) An introduction to behavioural ecology, 3rd edn. Blackwell, Oxford
- Krebs JR, Dawkins R (1984) Animal signals: mind-reading and manipulation. In: Krebs JR, Davies NB (eds) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 2nd edn. Blackwell, Oxford, pp 380–402
- Kruuk H (1964) Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Behav Suppl* 11:1–129
- Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Can J Zool.* 68:619-640.
- Lind J, Jöngren F, Nilsson J, Alm DS, Strandmark A (2005) Information, predation risk and foraging decisions during mobbing in Great Tits *Parus major*. *Ornis Fenn* 82:89–96.
- Maklakov, A.A. 2002. Snake-directed mobbing in a cooperative breeder: anti-predator behaviour or self-advertisement for the formation of dispersal coalitions? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 372-378.
- McLean IG, Rhodes G (1991) Enemy recognition and response in birds. *Curr Ornithol* 8:173–211
- Marler P (1957) Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11:13–39
- Moholt RK, Trost C (1989) Self-advertisement: relations to dominance in black-billed magpies. *Anim Behav* 38:1079–1088
- Owings DH, Coss RG (1977) Snake mobbing by California ground squirrels—adaptive variation and ontogeny. *Behaviour* 62:50–69.

- Pitcher, T. J., Green, D. A. & Magurran, A. E. 2006. Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. *Journal of Fish Biology* 28 : 439 – 448.
- Ostreiher, R. 2003. Is mobbing altruistic or selfish behaviour? *Anim. Behav.* 66: 145-149.
- Rasa OAE (1987) Vigilance behaviour in dwarf mongooses: selfish or altruistic? *S Afr J Sci* 83:587–590
- Robinson SK (1985) Coloniality in the yellow-rumped cacique as a defense against nest predators. *Auk* 102:506–519
- Ruxton, G.D., Sherratt, T.N. & Speed, M.P. 2004. *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*. University Press Inc., New York
- SAS (2001) *SAS / STAT User's guide*, version 8.01 SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P. 1980. Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science* 210:801-803.
- Shedd DH (1982) Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American Robin (*Turdus migratorius*). *Auk* 99:342–346
- Shields WM (1984) Barn swallow mobbing: self-defence, collateral kin defence, group defence or parental care? *Anim Behav* 32:132–148
- Simmons, R.E. 2000. *Harriers of the world. Their behaviour and ecology*. Oxford Ornithology Series. pp, 368. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Slagsvold T (1984) The mobbing behaviour of the hooded crow *Corvus corone coronix*: anti-predator defence or self-advertisement? *Fauna Norv Ser C Cinclus* 7:127–131
- Srivastava A (1991) Cultural transmission of snake-mobbing in freeranging Hanuman langurs. *Folia Primatol* 56:117–120
- Sternalski, A., Bavoux, C., Burneleau, G. & Bretagnolle, V. 2008. Philopatry, natal and postnatal dispersal in a sedentary population of Marsh Harriers *Circus aeruginosus*. *Journal of Zoology* 274 : 188 - 197.
- Templeton, C., Greene, E. & Davis, K. 2005. Allometry of Alarm Calls: Black-Capped Chickadees Encode Information About Predator Size. *Science* 308: 1934 – 1937.
- Templeton CN, Greene E (2007) Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proc Nat Acad Sci* 104:5479–5482
- Treherne, J.E, & Foster, W. A. 1980. The effects of group size on predator avoidance in a marine insect. *Anim Behav* 28:1119–1122
- Trivers RL (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol* 46:35–57
- Veen T, Richardson DS, Blaakmeer K, Komdeur J (2000) Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *Proc R Soc Lond B* 267:2253–2258

- Welbergen J . A. & Davies, N.B. 2008. Reed warblers discriminate cuckoos from sparrowhawks with graded alarm signals that attract mates and neighbours. *Animal Behaviour* 76: 811-822
- Wilson EO. 1980. *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wright J (1997) Helping-at-nest in Arabian babblers: signalling social status or sensible investment in chicks? *Anim Behav* 54:1439–1448
- Yorzinski, J.L., Vehrencamp, S. L., Clark, A. B., & McGowan, K. J. 2006. The inflected alarm call of the American Crow: Differences in acoustic structure among individuals and sexes *Condor* 108: 518-529.
- Zahavi A (1995) Altruism as a handicap – limitations of kin selection and reciprocity. *J Avian Biol* 26:1–3.

Table 1. Effects of decoy type, distance between decoy and roost (i.e., within the roost or at 50-100m from the edge of the roost) and roost size, on probability that the test is positive, and the probability of detection and mobbing. Mixed logistic model included roost site as random effect. In some cases however, some interactive terms were omitted because the model did not converge.

	Probability of test being declared positive			Detection probability			Mobbing probability		
N	122			107			69		
Source of variation	df	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Decoy type	2, 114	1.46	0.24	2, 96.2	2.97	0.05	1, 60.4	0.18	0.67
Distance	1, 114	2.87	0.09	1, 97	4.89	0.03	1, 60.9	0.61	0.44
Roost size	1, 82.9	4.54	0.04	1, 97	4.06	0.05	1, 61.6	3.52	0.06
Decoy*Distance	-			2, 96.7	0.36	0.70	-		
Size*Distance	1, 109	0.17	0.68	1, 96.9	0.01	0.91	1, 63.2	0.36	0.55
Decoy*Size	-			2, 95.7	0.84	0.44	-		

Table 2. Number and proportion of individual harriers showing each of the five recorded behaviours (see methods) before an event of mobbing occurred. The effects of these behaviour (probability of presence) on a mobbing event were tested using mixed logistic model (including roost site as random effect).

	Before mob (%)	Effect on probability of mob		
	N = 267	Estimate (std)	X ²	P
Fly-over	154 (57.7)	-0.4410 (0.4284)	1.0596	0.30
Hovering	59 (22.1)	0.0143 (0.4876)	0.0009	0.97
Circle	145 (54.3)	0.9653 (0.4495)	4.6125	0.03
Alarm	43 (16.1)	2.5890 (0.4291)	36.4015	<.0001
Dive	16 (6.0)	-0.8430 (0.7734)	1.1881	0.28

Table 3 Behaviour showed by harriers of the six categories, strict detector, recruiter, being either passive or active (in that later case, being either failed or successful), mobber and recruiter during mobbing (see text for more details). The number of individual harriers in each category is shown first, then the proportion of individuals in each category showing a particular behaviour; The first two statistical tests are restricted to categories of harriers before a mobbing event occurs, while the two latter are restricted to mobbers (including birds that were active and successful recruiters).

Individual harrier category	N	% showing “Fly-over”	% showing “Hovering”	% showing “Circle flight”	% showing “Alarm call”	% showing “Dive”
Strict Detector	80	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Recruiter						
Passive	26	96.2	88.5	0.0	0.0	11.5
Active						
Failed	114	28.9	22.8	94.7	14.9	8.8
Successful	47	34.0	21.3	78.7	55.3	6.8
<i>Effect of harrier category on probability of giving behaviour¹</i>	F	7.72	15.19	7.82 ²	21.73 ²	0.79
	df	2,184	2,183	1,154	1,158	2,179
	P	0.0006	<0.0001	0.006	<0.0001	0.45
<i>Effect of decoy type on probability of giving behaviour</i>	F	6.68	5.35	10.38	- ³	0.08
	df	2,264	2,264	2,264		2,258
	P	0.01	0.005	<0.0001		0.92
Mobber						
Recruits	104	35.6	12.1	40.4	25.5	10.8
Successful recruiter	25	28.0	4.5	64.0	60.0	0.0
<i>Effect of harrier category on probability of giving behaviour</i>	F	0.26	0.54	4.45	9.74	- ³
	df	1,123	1,105	1,116	1,121	
	P	0.61	0.46	0.04	0.002	
<i>Comparison between behaviour given when recruiting vs. mobbing</i>	F	0.27	2.49	1.74	0.01	- ³
	df	70,1	67,1	70,1	67,1	
	P	0.61	0.12	0.19	0.99	

¹ Strict detector removed for the test

² Passive recruiters deleted

³ Model did not converge

Figure legend

Figure 1. Results of decoy presentation (five class, two controls in white, three predator decoys at roost in grey-black), in relation to decoy type. Sample sizes are provided within brackets. Standard errors of binomial distribution are given above columns.

a) Probability of tests being declared positive (see methods for conditions), b) probability of decoy being detected by at least one harrier, c) probability that at least one harrier attempts recruitment (i.e., shows behaviours b-e, see methods), and d) probability that a mobbing event occurred.

Figure 2. Proportion of harrier categories (sample size above columns) before any mobbing event occurred, according to predator decoy type and distance (edge, versus within the roost).

Figure 3. Percentage of the five behaviours showed by individual harriers in relation to decoy type (three predator decoys), harrier category (six categories) and whether this occurred before, or during the mob. See Table 3 for more details. Sample size above columns for the number of individuals.

Figure 4. Population structure of harriers according to harrier category (before, and after mob). The dotted line represents the average value for the whole population (established from counts at roosts when no test was carried out; see methods).

a) sex ratio; b) proportion of individuals with empty gut (established from shape), an indicator of poor foraging success and individual quality.

Figure 5. Colouration of individual harriers according to sex and harrier category. Colouration score was obtained by colour coding of upper- and underwing (see text), from extreme dark birds (left) to grey and light males (right).

Figure 1

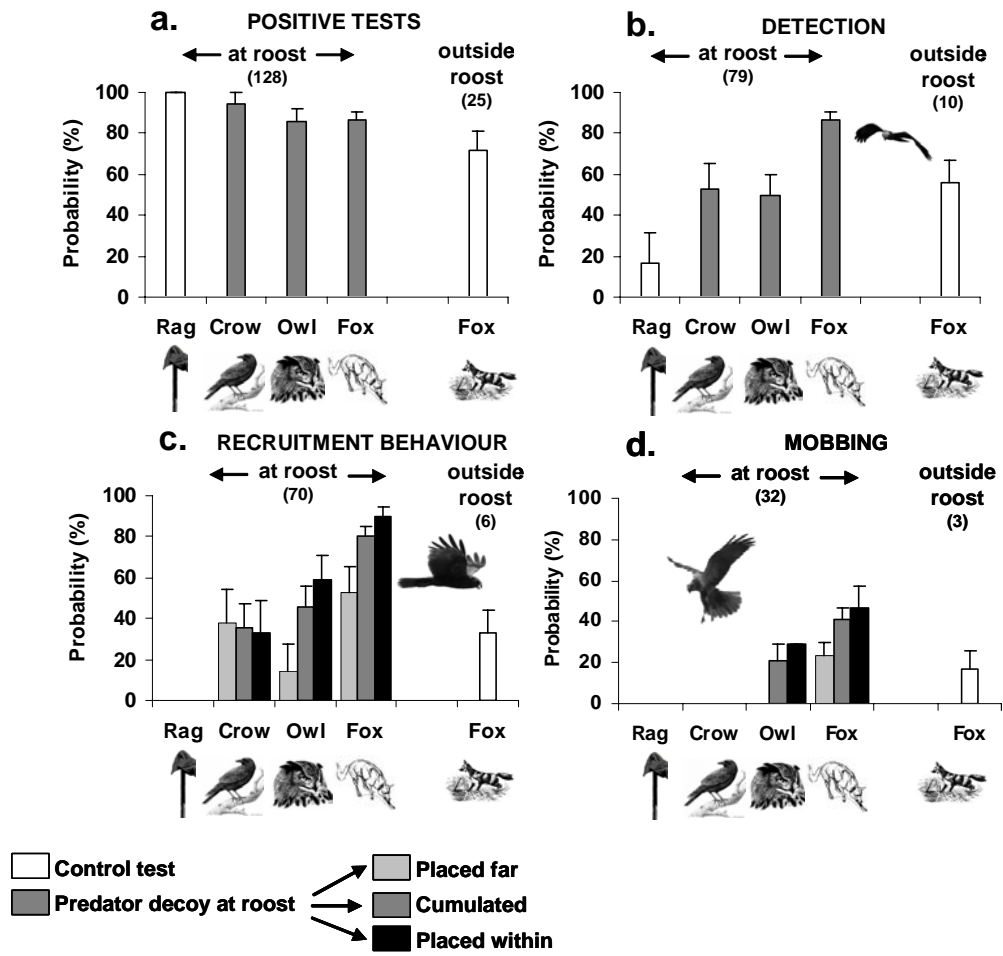


Figure 2.

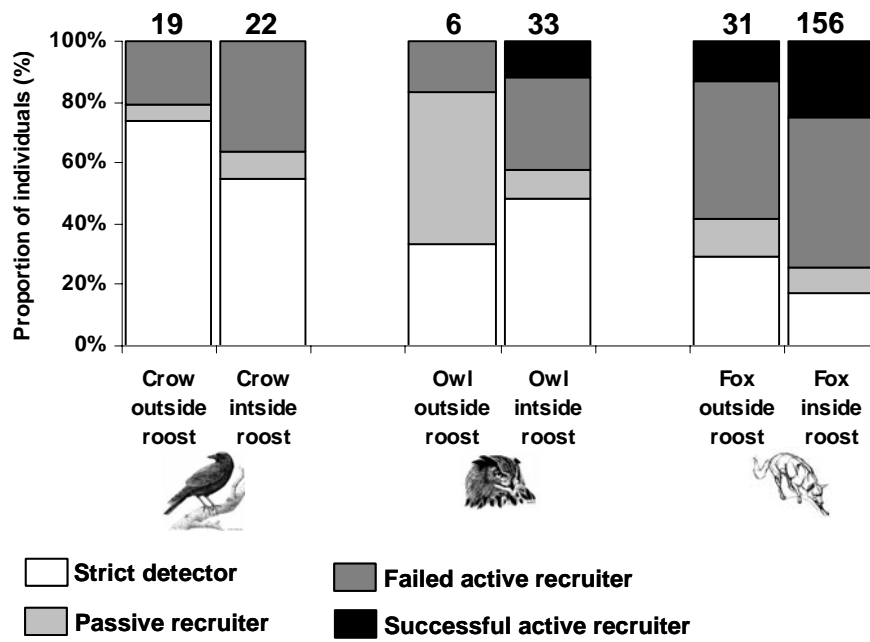


Figure 3

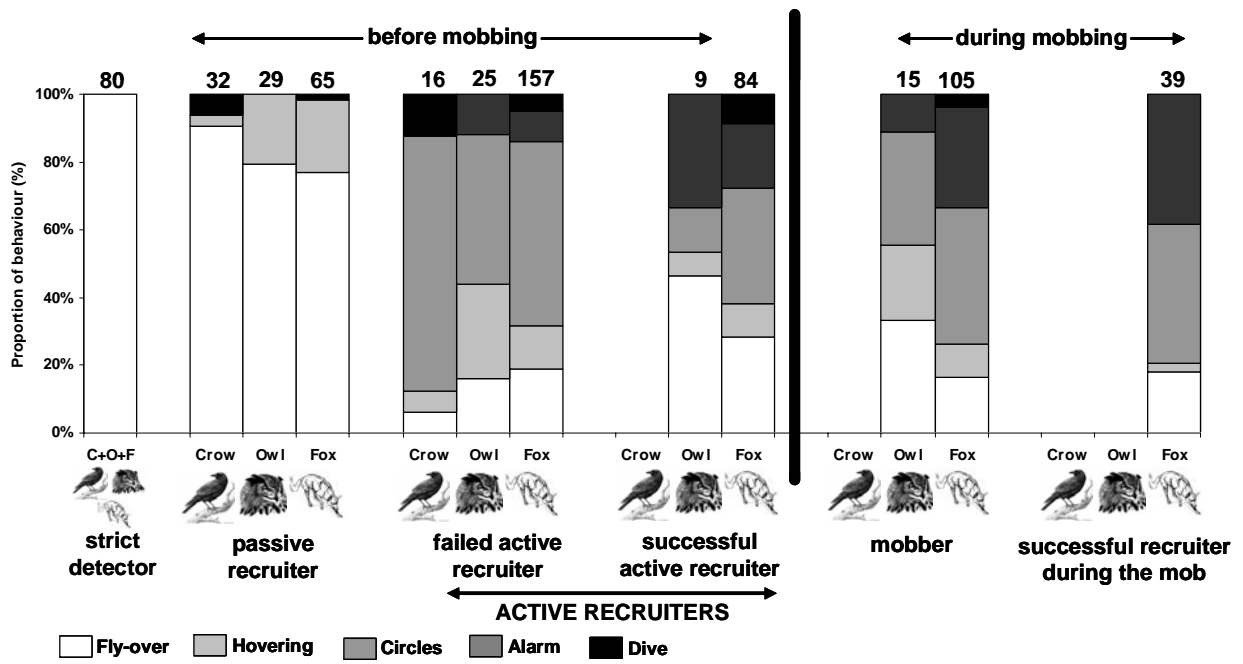
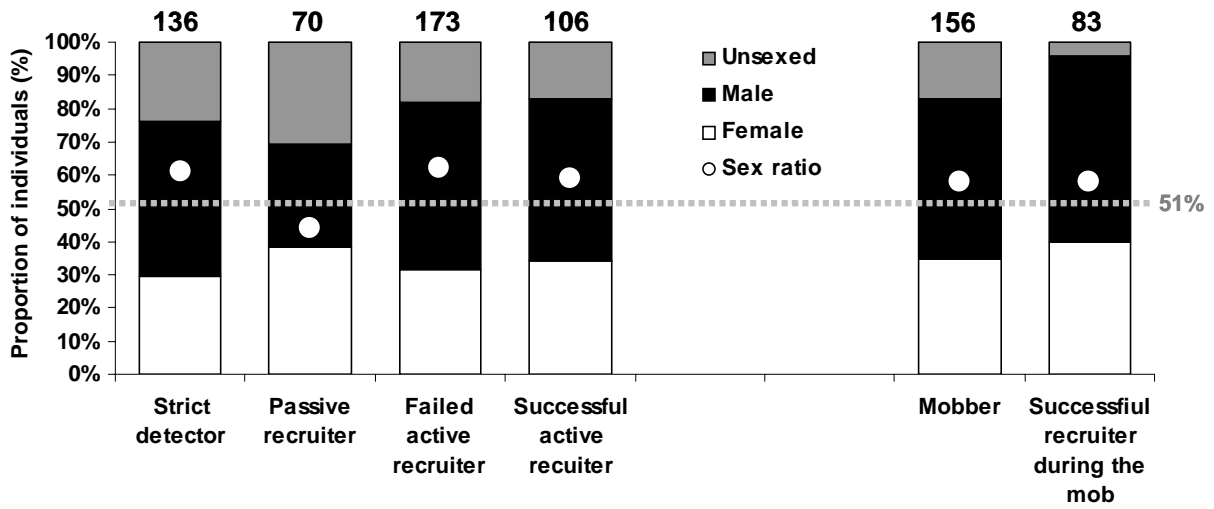


Figure 4.

a.



b.

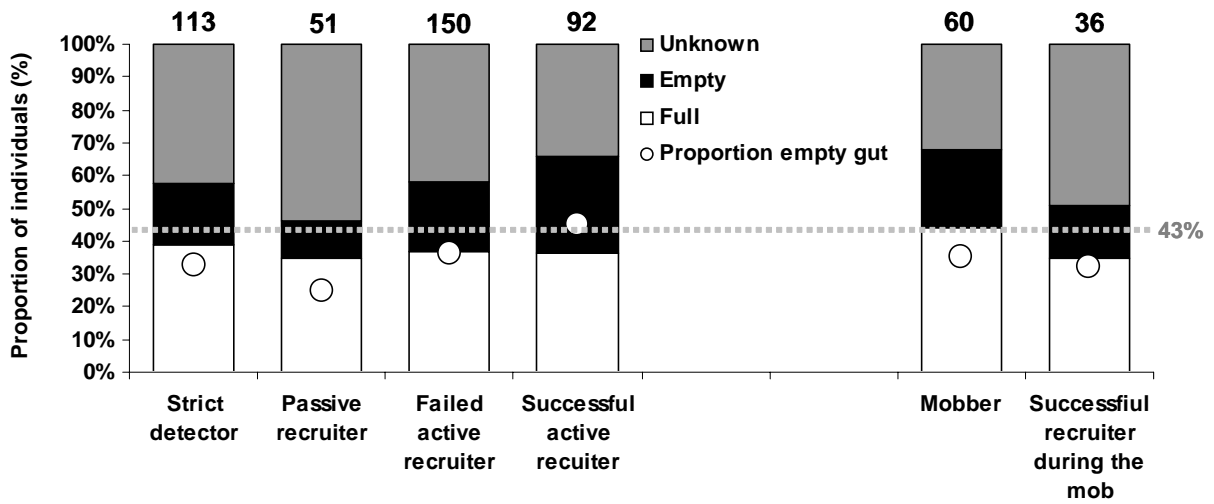
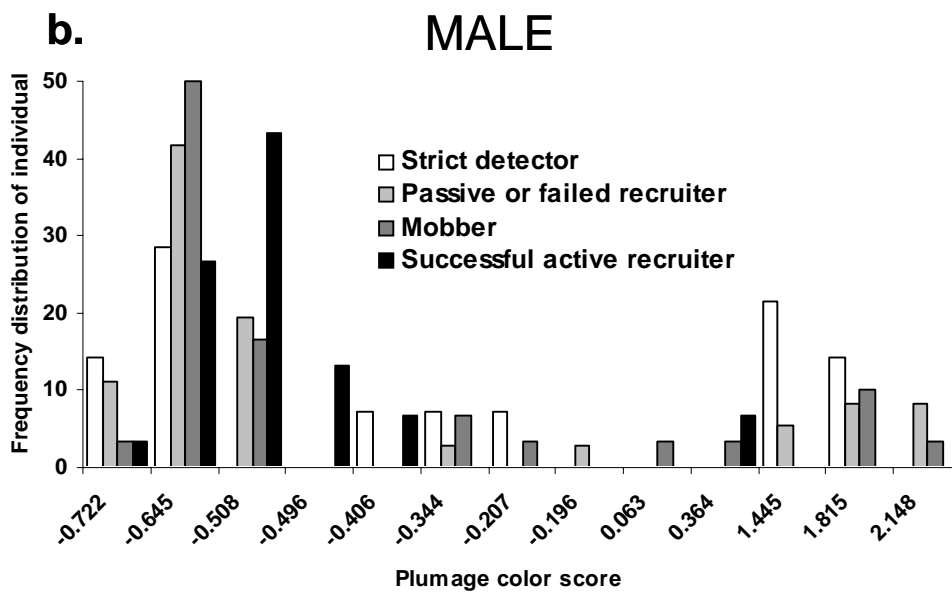


Figure 5.

a.



b.



ANNEXE IV

« Carotenoids in nestling raptors: correlative and experimental evidence for diet-related limitations »

Sternalski A, F. Mougeot, C. Eraud, B. Gangloff, A. Villers & V. Bretagnolle

Soumis dans *Physiological and Biological Zoology*



1 Carotenoids in nestling raptors: correlative and experimental evidence for diet-
2 related limitations

3

4 Audrey Sternalski^{1,*}, François Mougeot^{2,3}, Cyril Eraud⁴, Benoît Gangloff¹, Alexandre Villers¹
5 & Vincent Bretagnolle¹

6

7

8 ¹ CEBC-CNRS, F-/79360 Beauvoir-sur-Niort, France

9 ² Instituto de Investigaciones en Recursos Cinegeticos, CSIC-UCLM-JCCM, Ronda de
10 Toledo s/n, E-/13005 Ciudad Real, Spain

11 ³ Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA-CSIC), General Segura 1, E-/04001
12 Almeria, Spain

13 ⁴ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Station de Chizé, F-/79360 Beauvoir-
14 sur-Niort, France

15

16

17

18 *Corresponding author.

19 e-mail: sternalski@cebc.cnrs.fr

20

21

22 Running headline:

23 Carotenoid limitation in raptor nestlings

24

25

26

27 **ABSTRACT**

28

29 Carotenoids are colored pigments forming the basis of many avian sexual and social traits.
30 Several studies have focused on a possible trade-off between investment of carotenoids in
31 color signals and immune function or self-maintenance. However, before their utilization
32 carotenoids must be acquired through diet and mobilized for specific uses. Few studies have
33 investigated the relationship between the allocation of carotenoids to coloration and plasma
34 carotenoid concentration in nestlings. Here we investigated possible limitations in carotenoid
35 availability and use for coloration in nestlings of Montagu's harrier (*Circus pygargus*), both in
36 captivity and in natural conditions. To do so, we compared years of contrasted prey
37 abundance, and experimentally supplemented nestling with carotenoid. We found that captive
38 reared nestlings, fed only with mice, were carotenoid limited. Also, wild nestling raptors were
39 carotenoid limited, especially when feeding primarily on voles (a poor-carotenoid source and
40 cyclic prey). When voles were abundant, nestlings were in better condition but were less
41 colored than when voles were scarce and alternative preys targeted. Thus, variation in vole
42 abundance resulted in a de-coupling of condition and carotenoid-based coloration in this vole
43 specialist population, suggesting that a positive relation between carotenoid-based traits and
44 condition could be restricted to species that feed on rich-carotenoid food. More caution may
45 therefore be needed when investigating carotenoid-based traits and especially condition-
46 dependence in wild populations.

47

48

49

50

51

52

53 **Introduction**

54

55 Carotenoids are fat-soluble pigments that determine the bright yellow-red colors of many
56 traits involved in social interactions (Goodwin et al. 1984). Besides providing coloration,
57 carotenoid pigments also serve important health-related physiological functions such as
58 antioxidant and immune defences (Bendich and Olson 1989; Chew and Park 2004; but see
59 also Costantini and Møller 2008). This dual function of carotenoids has attracted considerable
60 attention over the last decades within the framework of sexual selection and signaling theory,
61 including the potential of carotenoid-based ornaments to act as honest signals of health
62 (Lozano 1994; von Schantz et al. 1999; McGraw and Ardia 2003; Blas et al. 2006), or
63 revealing the foraging ability (Endler 1983; Hill and Montgomerie 1994), the nutritional
64 status (Endler 1980; Hill et al. 2002) antioxidant and immune status of their bearers (Lozano
65 1994; von Schantz et al. 1999; McGraw and Hill 2000; Faivre et al. 2003).

66 The role of carotenoids extends beyond the framework of sexual selection: the
67 availability of carotenoids can limit clutch size (Blount et al. 2004) or modulate the trade-off
68 between egg production and self-maintenance (Bertrand et al. 2006), therefore suggesting a
69 potential role in life-history trade-offs. Carotenoids are also implied in the early stages of
70 phenotypic architecture: they are thought to ensure cellular integrity in newborns by
71 scavenging harmful by-products of aerobic metabolism (i.e. free radicals), produced
72 massively by the rapid burst of growth (Royle et al. 2001). As for adults, they also serve
73 health-related functions in young or nestlings, e.g. immune defence, gene expression or
74 synthesis of growth factors (Hofman and Eichele 1994; Møller et al. 2000). Overall,
75 carotenoids have been documented to promote rapid growth, higher immunoresponses, more
76 efficient detoxification system, better neurobehavioral development and better survival
77 prospects (Ramakrishna 1999; Blount et al. 2002; Saino et al. 2003; Surai et al. 2003; Biard et
78 al. 2005; Karadas et al. 2005; McGraw et al. 2005; Rubolini et al. 2006). Furthermore, some

79 nestlings of birds show carotenoid pigmented traits or ornaments that are used in parent-
80 offspring communication (Saino et al. 2000; Helfenstein et al. 2008; but see Tschirren et al.
81 2005), and that may affect parental care (Götmark and Ahlström 1997), and ultimately,
82 offspring survival (Lyon et al. 1994).

83 As the basic forms of carotenoids originate from plants, algae or fungi, vertebrates
84 cannot synthesize these pigments *de novo*, but have to acquire them from their diet (Brush
85 1981, 1990; Goodwin 1984; Olson and Owens 1998). Therefore, variation in carotenoid-
86 based color expression among vertebrate phenotypes may arise from limitation in carotenoid
87 intake, which may depend either on diet quality or physiological ability of individuals to
88 absorb, convert, transport and deposit carotenoids in colored integuments (Negro et al. 2000;
89 McGraw 2006). Surprisingly however, there is some, but limited experimental evidence to
90 date that carotenoids may be a limiting resource in nature, and even fewer studies have
91 addressed this issue in nestlings (but see Grether et al. 1999; Tschirren et al. 2003;
92 Casagrande et al. 2006, 2007; Laaksonen et al. 2008), despite the supposed importance of
93 carotenoids for offspring fitness (Lyon et al. 1994). Evidence was obtained either empirically
94 by investigating variation of coloration in natural conditions (Bortolotti 2000; Casagrande et
95 al. 2006, 2007) or experimentally by manipulating access to carotenoids (Fitze et al. 2003;
96 Tschirren et al. 2003; Biard et al. 2005; Casagrande et al. 2007).

97 Raptors (birds of prey, order Falconiformes) offer original model species for studying
98 carotenoid limitation in wild nestlings (Bortolotti 2000; Casagrande et al. 2006, Laaksonen et
99 al. 2008). First, nearly all raptors show carotenoid pigments in their bare parts that are often
100 more colored in adult males than in adult females and are used as sexual signals during mate
101 choice (e.g., Olson and Owens 1998; Mougeot and Arroyo 2006). Second, most raptors feed
102 on carotenoid-poor prey (mammal prey, in particular voles) and some species are highly
103 specialised on such prey (Ims et al. 2008). These small mammals often vary in abundance, but
104 are usually carotenoid-poor, as compared to birds or insects (Goodwin 1984), and further may

105 contain different carotenoids pigments than the latters (Hill 1999; Slifka et al. 1999). Thus,
106 predators that are specialised on voles (or mammals in general) might get plenty of food when
107 their preferred mammal prey is abundant, but might be more carotenoid limited when their
108 diet is dominated by such prey than when it includes a wider range of alternative prey, such as
109 birds and insects. In addition, raptor nestlings exhibit carotenoid-based signals that are
110 colored very early in their development, even before coloration of their plumage is developed
111 (Kilner 2006).

112 In this study, we empirically and experimentally investigated variation in carotenoid
113 availability and limitation for their use on ornamental coloration in nestling Montagu's
114 harriers (*Circus pygargus*). In our study area, Montagu's harriers specialise on cyclic voles
115 (Salamolard et al. 2000), but this preferred prey exhibit extreme inter-annual variation in
116 abundance (Lambin et al. 2006). In peak vole years, Montagu's harriers feed almost
117 exclusively on voles (>90% of the total prey biomass: Salamolard et al. 2000), but when this
118 prey is scarce, they have a more diversified diet, including more birds and insects, prey that
119 are richer than voles in carotenoid pigments (Goodwin 1984; Hill 1999; Slifka et al. 1999).
120 We therefore expect, first, that in a high vole abundance year, as compared with a low vole
121 abundance year, nestlings would be in better condition (due to the greater food availability
122 when voles are overabundant), but would be more constrained in their access to carotenoid
123 pigments and the use of these for coloring their bare-parts (cere and tarsi), and consequently
124 be less colored. Second, using hand-reared nestlings in an aviary, we were able to strictly
125 control diet (conversely to the field situation), and fed nestlings with a diet consisting
126 exclusively of small mammals (mice *Mus musculus*). We expected these nestlings (mouse-
127 only diet) to be deprived from carotenoids, and to show paler coloration than wild birds.
128 Third, in order to experimentally test that carotenoids were a limited resource, we performed a
129 carotenoid supplementation experiment, both in the field (during a relatively poor vole year)
130 and in the aviary. We expected supplemented nestlings to have more circulating carotenoids

131 and more colored bare parts than control nestlings. Finally, because captive nestlings were fed
132 with an *ad libitum* diet, we expected these nestlings to be in better condition than nestlings
133 reared in the wild, and we expected the former's condition to be dissociated from coloration.

134

135 **Material and methods**

136

137 *Study site and species*

138

139 We studied Montagu's harriers during two successive breeding seasons (2006 and 2007) in an
140 agricultural area of *c.* 450 km² (46°15N, 0°30W). This cultivated area was characterised by
141 winter cereal crops (35% of the surface), other winter crops such as rape-seed and peas (15%),
142 spring-sown crops (sunflower and corn, 25%), pasture land and other permanent or semi-
143 permanent crops use for livestock rearing (15%; see Millon et al. 2008, for additional
144 information on the study site).

145 The Montagu's harrier is a small-bodied ($281 \pm 28\text{g}$ for males, $340 \pm 31\text{g}$ for females;
146 Millon et al. 2008), trans-Saharan migrant and ground-nesting raptor. Nests of harriers were
147 searched with a constant effort, during the pre-laying period, and we found most of them
148 during egg-laying or incubation. Nests were visited as soon as possible to assess stage of
149 reproduction (for details, see Millon et al. 2008), and checked again 3-8 times during the
150 nestling period to assess breeding success and collect reproductive data. Eggs were measured
151 (nearest 0.1 mm) and weighed (nearest 0.1 g), which allowed estimating hatching dates and
152 planning future nest visits.

153 Montagu's harrier is both an opportunistic and a specialist predator (Arroyo 1997), but in
154 central-western France the common vole *Microtus arvalis* accounts on average for two thirds
155 of its dietary biomass (Salamolard et al. 2000). There, the common vole exhibits cyclic
156 population dynamics over a three-year period (see Millon and Bretagnolle 2005; Lambin et al.

157 2006). Abundance of the common vole was assessed three times each year (June, July and
158 August), using 80 lines of live trapping (Millon and Bretagnolle 2005). Trap-lines consisted
159 in a 100m-transect of 51 traps deposited for 24 hours in randomly selected fields (no.
160 captures/100 traps/24h).

161

162 *Experimental design in the field*

163

164 Nests were visited, on average, once a week (5 ± 2 days). We used a within-brood design for
165 applying treatment (either control or supplemented). The first treatment was randomly
166 assigned to the older chick of the brood, while other treatments were sequentially assigned to
167 other chicks according to the order set by their rank within the brood (hatching order). We
168 used different doses of supplementation (range 1-4 ml = 11-44 mg), which were also
169 randomly assigned to a given brood before the first supplementation. Thus, within each brood
170 we had control (i.e. non-supplemented) and supplemented nestlings, varying in a continuum
171 of doses of carotenoid supplementation (range 1-10 ml = 11-110 mg).

172 Starting when nestlings were 10 days old, supplementations were given at each visit (3
173 times ± 1) and consisted of a liquid carotenoid solution (Oro Glo liquid, 11 mg/mL lutein and
174 zeaxanthin [20:1, w/w]; Kemin France SRL, Nantes). In order to avoid photo-oxidation of
175 pigments, the solution was kept in a refrigerated bag and in opaque recipient until it was given
176 to nestlings. During each visit, we weighed (with a scale, nearest 1 g) each nestling, and
177 measured wing length (with a ruler, nearest 1 mm) and tarsus length (with a calliper, nearest
178 0.1 mm). We also took a blood sample from the brachial vein, and collected blood using
179 heparinized capillaries. Blood sampled were kept refrigerated (0-5°C) for a few hours,
180 centrifuged, and the plasma was subsequently stored at -20°C until the laboratory analyses.

181 The coloration of bare parts (i.e. cere and tarsi) was assessed by direct comparison
182 with a colorimetric chart made available by the Yolk Color Fan Roche (Neuilly-sur-Seine,

183 France). Scores ranged from 0 (very pale yellow) to 15 (orange). The selected colors were
184 characterized by tristimulus values of the CIE-1931-standard colorimetric system (Faivre et
185 al. 2001). We took three consecutive measures per individual. Repeatability was assessed
186 using the method described in Lessells and Boag (1987), and was very high (cere: $r = 0.94$, F
187 $= 45.79$, $P < 0.0001$, $N = 315$ and tarsi: $r = 0.92$, $F = 36.68$, $P < 0.0001$, $N = 315$); and thus
188 we used the average score for subsequent analyses. In addition, from the captive nestlings
189 study (498 measures), we compared this color score to an objective measure of bare parts
190 coloration by using a hand-held reflectance spectrophotometer operating at wavelengths of
191 300-700 nm (USB2000, Ocean Optics). Hue, chroma and brightness were then computed,
192 between 400 and 700nm (Endler 1990). Hue is indicative of ‘color’ while chroma is a
193 measure of the ‘purity’ or ‘saturation’ of a color (Endler 1990). Comparison of color scores
194 obtained with colorimetric chart and spectrophotometry indicated positive correlations for
195 both cere and tarsi scores with yellow hue measurement (Pearson correlation: cere: $r^2 = 0.25$,
196 $F = 0.001$, $N = 165$ and tarsi: $r^2 = 0.49$, $F < 0.0001$, $N = 333$) and with yellow chroma (cere:
197 $r^2 = 0.79$, $F < 0.0001$ and tarsi: $r^2 = 0.48$, $F < 0.0001$). Thus, a higher score was indicative of
198 a more yellow-orange and more saturated color, for both cere and tarsi.

199

200 ***Experimental design in captivity***

201

202 For this experiment, we used 31 Montagu’s harrier nestlings originating from nests that were
203 destroyed during harvesting operations and whose eggs or nestlings were incubated and
204 reared in captivity before being released at fledging (16 in 2006 and 15 in 2007; see Amar et
205 al. 2000 for additional information on rearing and releasing). After hatching, nestlings were
206 housed in separate cages according to their age (they were reared in small groups, like broods)
207 and fed *ad libitum* with 1 day old chickens before the start of the experiment (i.e. 5 days old).
208 During the whole experiment (i.e. when nestlings were 5 to 25 days old), nestlings were fed

209 exclusively with laboratory mice. Captive nestlings were randomly allocated the same
210 carotenoid treatment as described before and they were supplemented (in average 3 times \pm 2,
211 range 4-10 ml = 44-110 mg) with the same liquid carotenoid solution as nestlings in the field.
212 They were bled, measured and their bare parts colorations were measured using both a
213 colorimetric chart and a hand-held reflectance spectrophotometer every three days. All
214 captive nestlings were also genetically sexed, ringed and wing-tagged just before release, at
215 30 days old.

216

217 *Laboratory analyses*

218

219 Circulating carotenoids were identified by high-performance liquid chromatography (HPLC;
220 see Stradi et al. 1995, for a detailed description of the method): HPLC showed that nestlings
221 of Montagu's harrier circulate four main carotenoid pigments (i.e. three xanthophylls and one
222 carotene) through blood: mainly lutein and zeaxanthin, and β -cryptoxanthin and carotene
223 (Fig. 1). To determine carotenoid concentration in blood, twenty microliters of plasma was
224 diluted in 20 μ l of absolute ethanol. The dilution was mixed in a vortex during one minute,
225 and the flocculent protein was precipitated. Hexane (0.01% BHT; 500 μ L) was then added to
226 the mixture for carotenoids extraction. The hexane phase, containing carotenoids was
227 separated by centrifugation and collected. The extraction was repeated twice. Hexane extracts
228 were combined, evaporated and re-dissolved in a mixture of ethanol (see Karadas et al. 2005;
229 Bertrand et al. 2006; Eraud et al. 2007 for more details). Then, we examined the supernatant
230 in a spectrophotometer and determined the optical density of the carotenoid peak at 450 nm.
231 Carotenoids concentration was determined from a standard curve of lutein (alpha-carotene-
232 3,3'-diol; Sigma), this pigment being the main one found circulating in Montagu's harrier.

233

234 *Statistical analyses*

235

236 All statistical analyses were performed using SAS 9 (SAS 2001). We tested for the effects of
237 year, age, sex and treatment on both nestling plasma carotenoid concentration and coloration.
238 Color scores and carotenoid concentration were log-transformed and models were fitted using
239 a normal error distribution. We analysed two different types of data sets. The first data set
240 included all the measures done on nestlings at different age, and because of repeated measures
241 on individuals, we used General Linear Mixed Models (Mixed procedure, SAS 2001) that
242 included individual nested with the “nest of origin” as random effects for all analyses. The
243 second data set included only one measure per nestling, at the oldest age prior to fledging. In
244 this case, we used General Linear Mixed Models that included only the “nest of origin” as a
245 random effect. For dose-dependent effects, we looked for non linear effects by included the
246 “dose” and “dose²” as a fixed effect (testing for a quadratic relationship). Because effects
247 were linear, we show only the results with the “dose” effect. All data are expressed as
248 arithmetic mean \pm S.E. and all tests are two-tailed.

249

250 **Results**

251

252 *Coloration of nestlings*

253

254 When close to fledging, cere and tarsi color scores were strongly positively related (Mixed
255 model with nest as a random effect: $F_{1,101} = 1234.7$, $P < 0.0001$, $n = 172$; slope \pm S.E. = 0.955
256 ± 0.027). There was no difference between sexes, year or origin (wild vs reared nestlings) in
257 the relationship between cere and tarsi color (all $P > 0.33$), so we summed both color scores
258 to get an overall score coloration, hereafter referred to as “color score” (range 0-11).

259

260 *Effect of vole abundance on the condition and coloration of nestlings*

261
262
263
264
265
266
267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285

In 2006 (pre-peak year), vole abundance averaged 1.00 ± 0.42 capture/100 traps/24h (N=160 trap lines of 51 traps) between June and August. In 2007 (peak vole abundance year), vole abundance averaged 7.51 ± 2.10 capture/100 traps/24h between June and August. When harriers were at the nestling stage, vole abundance was thus more than 7 times higher in 2007 than in 2006.

In control (i.e. non-supplemented) wild nestlings, variation in carotenoid-based coloration was explained by age, year and their interaction (Table 1). Coloration of both sexes increased linearly with age, but the increase with age was greater in 2006 than in 2007. In addition, coloration was higher in 2006 than in 2007, in both sexes (Table 1; Fig. 2a). Conversely to coloration, nestlings were in better condition relative to age in 2007 than in 2006 (Fig. 2b). Variation in nestling condition (i.e. body mass corrected for tarsus and wing lengths) was explained by age, year and their interaction, in addition to sex and its interaction with age (Table 1). This sex x age interaction on condition emphasized different growth strategies in males and females, and, consequently we re-analysed both variation in coloration and condition with only one measure per nestling, at the oldest age prior to fledging. Upon fledging age (last sampling at 20-30 days of age), nestlings had higher color scores in 2006 than in 2007 (Fig. 2a; $F_{1,92} = 73.54, P < 0.0001$), irrespective of sex (sex: $F_{1,92} = 1.17, P = 0.282$; sex \times year interaction: $F_{1,92} = 2.21, P = 0.140$). In contrast, nestlings were in poorer condition (lighter relative to their size) in 2006 than in 2007, irrespective of sex (Fig. 2b; dependent: condition; year: $F_{1,108} = 4.72, P = 0.032$; sex: $F_{1,108} = 1.33, P = 0.250$; sex \times year: $F_{1,108} = 1.33, P = 0.250$).

Effects of carotenoid supplementation on wild nestlings

286 We first tested for an effect of supplementation on circulating carotenoids, comparing
287 supplemented and non-supplemented nestlings, irrespective of the dose supplemented.
288 Carotenoid concentration increased with nestling age, but this increase was steeper in
289 supplemented nestlings (Table 2). However, treatment effects on circulating carotenoids were
290 different for male and female nestlings (Table 2). In female nestlings, carotenoid
291 concentration was higher in supplemented than control nestlings ($F_{1,142} = 4.22$, $P = 0.042$),
292 increased with age ($F_{1,142} = 4.94$; $P = 0.023$), but not significantly different in supplemented
293 and control nestlings (same slope: age \times treatment: $F_{1,142} = 0.60$, $P = 0.439$). In male
294 nestlings, carotenoid concentration was higher in supplemented than control nestlings ($F_{1,72} =$
295 10.61 , $P = 0.002$), but increased with age more in supplemented than in control nestlings (age:
296 $F_{1,72} = 0.01$, $P = 0.909$; age \times treatment: $F_{1,72} = 7.06$, $P = 0.01$). Therefore with regard to
297 circulating carotenoids, male nestlings responded more to the treatment than female nestlings
298 (Fig. 3a, b).

299 Variation in color score was explained by age, treatment and by age \times treatment
300 interaction (Table 2). Supplemented nestlings increased coloration with age more than non-
301 supplemented ones. This effect of supplementation on coloration was similar in male and
302 female nestlings. Therefore, in contrast to circulating carotenoids, nestlings of both sexes
303 responded equally to treatment with regard to coloration (Fig. 3c, d).

304 We further tested whether the effect of supplementation was dose-dependent. For this
305 purpose, we used only supplemented nestlings and only one data for each individual, the last
306 one obtained when nestlings were closest to fledging (age 20-30 days). We had no evidence
307 that final plasma carotenoid level was dose-dependent (dose: $F_{1,11} = 1.45$, $P = 0.254$; sex: $F_{1,11}$
308 $= 1.23$, $P = 0.291$; dose \times sex: $F_{1,11} = 0.14$, $P = 0.718$), in contrast to coloration (dose: $F_{1,13} =$
309 5.73 , $P = 0.032$; sex: $F_{1,13} = 4.11$, $P = 0.064$; dose \times sex: $F_{1,13} = 3.51$, $P = 0.084$), which
310 increased linearly with the total dose supplemented to male or female nestlings.

311

312 *Effects of carotenoid supplementation on captive nestlings*

313

314 Under captive conditions, male and female nestlings fed only with mice were pale and their
315 carotenoid plasma concentration low, although not being null (Fig. 4). Variation in circulating
316 carotenoids was not explained by sex, but increased with age and this increase was more
317 pronounced in supplemented than non-supplemented nestlings (Table 2; Fig. 4a, b). Variation
318 in color score was explained by age and by its interaction with treatment (Table 2).
319 Supplemented nestlings increased coloration with age more than non-supplemented nestlings.
320 In addition, this increase in coloration with age was steeper for supplemented female nestlings
321 than for supplemented male nestlings (Table 2; Fig. 4c, d). However, the effects of age on
322 both carotenoid concentration and coloration was only due to supplemented nestlings, because
323 when considering only non-supplemented captive nestlings, the effect of age on carotenoid
324 concentration and coloration remained no longer significant (age: $F_{1,43} = 0.20$, $P = 0.657$ and
325 $F_{1,43} = 0.22$, $P = 0.638$ for circulating carotenoid and coloration, respectively).

326

327 *Effects of carotenoid supplementation on captive versus wild nestlings*

328

329 Overall, at fledging age, nestlings reared in captivity had less carotenoids and were less
330 colored than nestlings reared in the wild, supplemented or not (Table 3; Fig. 5a, b). In
331 supplemented nestlings reared in the wild, however, we found that the interaction “condition
332 of rearing” \times treatment explained variation in coloration but not variation in plasma
333 carotenoid concentration (Table 3), indicating that wild nestlings responded more to the
334 treatment (in terms of coloration) than supplemented nestlings reared in captivity. In addition,
335 supplemented nestlings reared in captivity, although having been supplemented with
336 carotenoids, were less colored than control nestlings in the wild (rearing condition: $F_{1,59} =$
337 12.27 , $P = 0.001$; Fig. 5). However, this was not the case for circulating carotenoids

338 (“condition of rearing” effect: $F_{1,20} = 0.01$, $P = 0.941$; Fig. 5). Furthermore, nestling condition
339 was affected by rearing condition ($F_{1,123} = 7.15$, $P = 0.008$, $N = 195$): nestlings reared in
340 captivity were in better condition than those reared in the wild.

341

342 **Discussion**

343

344 *Methodological issues*

345

346 Montagu’s harrier mainly circulated two xanthophylls, lutein and zeaxanthin, their
347 concentration being within the range of plasma carotenoid concentration found in birds (see
348 Tella et al. 2004), or other raptors species (e.g. Bortolotti et al. 1996; Negro et al. 2002;
349 Casagrande et al. 2006). We are therefore confident that carotenoids supplemented to
350 nestlings during our experiment were actually used by chicks because our solution contained
351 the two main xanthophylls found in nestling plasma and in similar relative proportions. It also
352 validates the use of lutein as a standard reference for assaying total carotenoids, because lutein
353 was a main plasma carotenoid of nestlings. Little is known about quantities of carotenoids
354 consumed by birds in their natural diets, and average blood carotenoid concentrations in free-
355 living individuals have been determined for relatively few raptor species (Bortolotti et al.
356 1996; Negro et al. 2002; Casagrande et al. 2007), so deciding appropriate doses to use in
357 supplemental feeding studies may be difficult (Blount 2004). However, because circulating
358 plasma carotenoid concentrations in supplemented harriers remained within the physiological
359 range of control birds during our study (see Results), this proved to be a reasonable dose
360 supplementation, indicating that our protocol was unlikely to generate harmful or too high
361 carotenoid levels in these nestlings (McGraw and Ardia 2005).

362

363 *Natural variation in nestling coloration in years of contrasted vole abundance*

364

365 The carotenoid-based coloration of Montagu's harrier nestlings varied with vole abundance,
366 nestlings being more colored in a low vole abundance year (2006) than in a vole peak year
367 (2007). This variation suggested that carotenoid acquisition depends primarily on diet and
368 food abundance (Casagrande et al. 2007). These results are consistent with the findings of
369 Negro et al. (2000) and Hill et al. (2002) that suggested that the expression of carotenoid-
370 based coloration in wild vertebrates is affected by the amount and types of carotenoid
371 pigments acquired through diet. Previous studies investigating variation of carotenoid-based
372 skin coloration in wild raptor species (Bortolotti et al. 2000; Negro et al. 2002; Casagrande et
373 al. 2006) have also demonstrated a significant relationship between skin coloration and diet.
374 This relationship is particularly evident for specialized raptor species that feed on both cyclic
375 and carotenoid-poor prey, such as Montagu's harriers or kestrels (e.g. Casagrande et al. 2006
376 for Eurasian kestrel *Falco tinnunculus*, Bortolotti et al. 2000 for American kestrel *Falco*
377 *sparverius*), because their carotenoid availability depends almost entirely on the abundance of
378 their main prey. As previously proposed by Bortolotti et al. (2000), natural variation in
379 nestling coloration in years of contrasted vole abundance suggests a potential trade-off
380 between diet quality and quantity. While the role of food abundance in limiting reproduction
381 of raptors has been well explored (Newton 1979, Dawson and Bortolotti 2002), the potential
382 for impacts of dietary micro-nutrients remains unknown. Therefore, the negative association
383 between the abundance of voles and carotenoid-based coloration in nestlings may have
384 important implications for the quality of the diet and perhaps the immune status and
385 condition, and ultimately the survival of fledglings. Because the diet of the study population
386 consisted mainly of small mammals, the access to carotenoids was limited (Olson and Owens
387 1998, Bortolotti et al. 2000). Montagu's harrier were in good condition (but less colored) in a
388 vole peak year, when prey were abundant and in poorer condition (but highly colored) when
389 this prey was scarce. This negative association between coloration and condition is in

390 contradiction with other studies that have investigated condition-dependence of carotenoid-
391 based traits in passerine species (Tschirren et al. 2003). However, these species are usually
392 frugivores and/or granivores and have a carotenoid-rich diet. Consequently, the direction of
393 the relationship between coloration and condition in wild species may depend of pigment
394 availability in the food consumed, this relationship usually being positive with carotenoid-rich
395 food and negative with carotenoid-poor food.

396

397 *Effects of carotenoid supplementation on wild and captive nestlings*

398

399 Skin coloration and circulating carotenoid levels increased with age in both control and
400 supplemented wild Montagu's harrier nestlings. A similar result was found in kestrel nestling
401 coloration by Casagrande et al. (2007), who suggested that this can be a consequence of
402 maturation of absorption and deposition processes, or a consequence of longer times of
403 accumulation. In contrast to non-supplemented wild nestling harriers, which may receive
404 additionally carotenoid pigments through parental food, captive (only-mice diet) non-
405 supplemented ones did not show an increase with age in skin coloration, suggesting increase
406 coloration with age due to accumulation in wild nestlings.

407 In the wild, carotenoid-supplemented nestlings developed more colored integuments
408 and circulated higher carotenoid concentrations than non-supplemented ones, whatever the
409 year of the experiment. Even when voles were scarce and nestlings had a more diverse diet
410 (potentially richer in carotenoid pigments), supplementation increased both skin coloration
411 and carotenoid concentration. This result indicated that the carotenoid-based coloration of
412 nestlings in the wild is under limited expression, and, therefore, provided indirect support for
413 the carotenoid-limitation hypothesis (Endler 1983; Hill 1992; Blount et al. 2004).

414 In contrast, captive reared deprived nestlings did not develop colored integuments like
415 wild nestlings. When captive kestrels are maintained on a diet of laboratory mice, they lack

416 almost any trace of coloration (J.J. Negro, unpublished data), such as in our experiment on
417 captive reared nestlings. However, carotenoid concentration of these deprived nestlings,
418 although being low, was not null. This suggests that nestlings may store residual pigments
419 from eggs yolk (Royle et al. 1999; Laaksonen et al. 2008), and use these pigments during
420 growth, either for coloration or more probably for health-related functions. It also suggests
421 that nestlings may be able to extract and use the small amounts of pigments available in the
422 mice-only diet. In addition, skin coloration values recorded in captive nestlings having
423 received high supplementation never reached those of non-supplemented individuals in the
424 field, suggesting that carotenoids would be better absorbed and deposited through low, but
425 regular access, rather than by high, but scarce pigment supplementations.

426

427 *Mechanisms and function of carotenoid-based coloration in nestlings*

428

429 Nestlings responded to carotenoid supplementation by increasing both their coloration and
430 their plasma carotenoid concentration, indicating that skin coloration is a plastic trait.
431 However, we also found inter-individual variation in response to treatment, especially a sex
432 effect, males usually being more colored than females, at least in the natural condition without
433 treatment. Elaborate carotenoid-based traits in adult birds may have evolved as honest signals
434 of individual quality in the context of sexual selection or other social interactions. However,
435 the functions of carotenoid-based coloration in juvenile birds are less well understood
436 (Tschirren et al. 2005). Carotenoid-based traits may act as signals during parent-offspring
437 communication, e.g. providing information about the condition and health of nestlings, which
438 may in turn influence the provisioning of food by parents (Lyon et al. 1994; Götmark and
439 Ahlström 1997; Payne 1997). This remains however to be fully investigated in the present
440 case, but Saino et al. (2000) found that parents preferentially fed nestlings with the brightest
441 carotenoid-based colored gapes on barn swallows (*Hirundo rustica*) nestlings. A similar result

442 was found by Götmark and Ahlström (1997) for similar results in great tit *Parus major*,
443 though Tschirren et al. (2005) found that carotenoids did not influence nestling begging
444 behaviour or parental feeding decisions in the nestlings (they however performed a within-
445 brood treatment, and it is likely that parental feeding decisions were influenced by the overall
446 brood rather than individual carotenoid status). Several studies have also shown that
447 carotenoid-yellow coloration is usually associated with ultraviolet (UV) reflectance (Mougeot
448 and Arroyo 2006; Mougeot et al. 2007; Shawkey and Hill 2005; Bleiweiss 2005; Shawkey et
449 al. 2006), which can influence parent-offspring communication and parental feeding decisions
450 (Bize et al. 2006; Jourdie et al. 2006). In addition, variation in early exposure to carotenoids
451 has long lasting effects on carotenoid accumulation in internal tissues (Hörak et al. 2000;
452 Blount et al. 2003; Fitze et al. 2003). Early access to carotenoid resources may therefore
453 affect offspring viability and performance through different pathways. In altricial species such
454 as Montagu's harrier, newborns' access to carotenoids relies exclusively on parental
455 provisioning. Therefore, besides heritable variation in carotenoid assimilation (Tschirren et al.
456 2003; Laaksonen et al. 2008), foraging skills in interaction with the nutritional environment
457 experienced by adults (Endler 1983; Hill 1992) may be of particular importance in governing
458 the carotenoid status of their progeny.

459

460 **Acknowledgments**

461

462 This study was conducted under a license delivered by the CRBPO (*Muséum National*
463 *d'Histoire Naturelle*) for catching and ringing birds, and is in agreement with French
464 legislation for manipulating and rearing raptor chicks. This work was financially supported by
465 the Research Group 2155 (CNRS - GDR) 'Behavioural ecology' through a collaboration
466 between the Centre d'Etudes Biologique de Chizé (CNRS UPR1934, Chizé - France) and the
467 University of Bourgogne (CNRS UMR5561, Dijon – France). We are grateful to L.

468 Denoufoux and G. Leblanc for their dedicated help during the field work, E. Arnoux and B.
469 Faivre for their help during laboratory analyses in Dijon, S. Dano and C. Trouvé for
470 molecular sexing, and M. and M. Gouat for helping to maintain birds during captivity. Lastly,
471 we thank A.P. Møller for his comments on the manuscript.

472

473 **Literature cited**

474

475 Alonso-Alvarez C., S. Bertrand, G. Devevey, M. Gaillard, J. Prost, B. Faivre, and G. Sorci.
476 2004. An experimental test of the dose-dependent effect of carotenoids and immune
477 activation on sexual signals and antioxidant activity. *Am Nat* 164:651-659.

478 Amar A., B.E. Arroyo, and V. Bretagnolle. 2000. Post-fledging dependence and dispersal in
479 hacked and wild Montagu's harriers *Circus pygargus*. *Ibis* 142:21-28.

480 Arroyo B.E. 1997. Diet of Montagu's harrier *Circus pygargus* in central Spain: analysis of
481 temporal and geographic variation. *Ibis* 139:664-672.

482 Bendich A. and J.A. Olson. 1989. Biological actions of carotenoids. *FASEB J* 3:1927-1932.

483 Bertrand S., B. Faivre, and G. Sorci. 2006. Do carotenoid-based sexual traits signal the
484 availability of non-pigmentary antioxidants?. *J Exp Biol* 209:4414-4419.

485 Biard C., P.F. Surai, and A.P. Møller. 2005. Effects of carotenoid availability during laying
486 on reproduction in the blue tit. *Oecologia* 144:32-44.

487 Bize P., R. Piault, B. Moureau, and P. Heeb. 2006. A UV signal of offspring condition
488 mediates context-dependent parental favouritism. *Proc R Soc Lond B* 273:2063-2068.

489 Blas J., R. Boas, G.R. Bortolotti, T.A. Marchant and F. Hiraldo. 2006. Age-related variation
490 in the adrenocortical response to stress in nestling white storks (*Ciconia ciconia*)
491 supports the developmental hypothesis. *Gen Comp Endocrinol* 148:172-180.

492 Bleiweiss R. 2005. Variation in ultraviolet reflectance by carotenoid-bearing feathers of
493 tanagers (Thraupini: Emberizinae: Passeriformes). *Biol J Linn Soc* 84:243-257.

- 494 Blount J.D. 2004. Carotenoids and life-history evolution in animals. Arch Biochem Biophys
495 430:10-15.
- 496 Blount J.D., D.C. Houston, P.F. Surai, and A.P. Møller. 2004. Egg-laying capacity is limited
497 by carotenoid pigment availability in wild gulls *Larus fuscus*. Proc R Soc Lond B:271
498 (Suppl.):79-81.
- 499 Blount J.D., N.B. Metcalfe, K.E. Arnold, P.F. Surai, G.L. Devevey, and P. Monaghan. 2003.
500 Neonatal nutrition, adult antioxidant defences and sexual attractiveness in the zebra
501 finch. Proc R Soc Lond B 270:1691-1696.
- 502 Blount J.D., P.F. Surai, D.C. Houston, and A.P. Møller. 2002. Patterns of yolk enrichment
503 with dietary carotenoids in gulls: the roles of pigment acquisition and utilization.
504 Funct Ecol 16:445-453.
- 505 Bortolotti G.R., J.J. Negro, J.L. Tella, T.A. Marchant, and D.M. Bird. 1996. Sexual
506 dichromatism in birds independent of diet, parasites and androgens. Proc R Soc Lond
507 B 263:1171-1176.
- 508 Bortolotti G.R., J.L. Tella, M.G. Forero, R.D. Dawson, and J.J. Negro. 2000 Genetics, local
509 environment and health as factors influencing plasma carotenoids in wild American
510 kestrels (*Falco sparverius*). Proc R Soc Lond B 267:1433-1438.
- 511 Brush A.H. 1981. Carotenoids in wild and captive birds. Pp. 539-562 in J.C. Bauernfeind, ed.
512 Carotenoids as colorants and vitamin A precursors. Academic Press, New York.
- 513 ———. 1990. Metabolism of carotenoids in birds. FASEB J 4:2969-2977.
- 514 Casagrande S., D. Csermely, E. Pini, V. Bertacche, and J. Tagliavini. 2006. Skin carotenoid
515 concentration correlates with male hunting skill and territory quality in the kestrel
516 *Falco tinnunculus*. J Avian Biol 37:190-196.
- 517 Casagrande S., D. Costantini, A. Fanfani, J. Tagliavini, and G. Dell’Omo. 2007. Patterns of
518 serum carotenoid accumulation and skin color variation in kestrel nestlings in relation

519 to breeding conditions and different terms of carotenoid supplementation. J Comp
520 Physiol B 177:237-245.

521 Chew B.P. and J.S. Park. 2004. Carotenoid action in the immune response. J Nutr 134:257S-
522 261S.

523 Costantini D. and A.P. Møller. 2008. Carotenoids are minor antioxidants for birds. Funct Ecol
524 22:367-370.

525 Dawson R.D. and G.R. Bortolotti. 2002. Experimental evidence for food limitation and sex-
526 specific strategies of American kestrels (*Falco sparverius*) provisioning offspring.
527 Behav Ecol Sociobiol 52:43-52.

528 Endler J.A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. Evolution 34:76-
529 91.

530 ———. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. Environ Biol
531 Fishes 9:173-190.

532 ———. 1990. On the measurement and classification of color in studies of animal color
533 patterns. Biol J Linn Soc 41:315-352.

534 Eraud C., G. Devevey, M. Gaillard, J. Prost, G. Sorci, and B. Faivre. 2007. Environmental
535 stress affects the expression of a carotenoid-based sexual trait in zebra finches. J Exp
536 Biol 210:3571-3578.

537 Faivre B., A. Gregoire, M. Pr eault, F. Cezilly, and G. Sorci. 2003. Immune activation rapidly
538 mirrored in a secondary sexual trait. Science 300:103.

539 Faivre B., M. Pr eault, M. Th ery, J. Secondi, B. Patris, and F. C ezilly. 2001. Breeding strategy
540 and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*.
541 Anim Behav 61:969-974.

542 Fitze P.S., B. Tschirren, and H. Richner. 2003. Carotenoid-based color expression is
543 determined early in nestling life. Oecologia 137:148-152.

544 Goodwin T.W. 1984. The biochemistry of the carotenoids. Volume II: Animals. London:
545 Chapman and Hall.

546 Götmark F. and M. Ahlström. 1997. Parental preference for red mouth of chicks in a
547 songbird. *Proc R Soc Lond B* 264:959-962.

548 Grether G.F., J. Hudon, and D.F. Millie. 1999. Carotenoid limitation of sexual coloration
549 along an environmental gradient in guppies. *Proc R Soc Lond B* 266:1-6.

550 Helfenstein F., A. Berthouly, M. Tanner, F. Karadas, and H. Richner. 2008. Nestling begging
551 intensity and parental effort in relation to prelaying carotenoid availability. *Behav*
552 *Ecol* 19:108-115.

553 Hill G.E. 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house
554 finches. *Auk* 109:1-12.

555 ———. 1999. Is there an immunological cost to carotenoid-based ornamental coloration? *Am*
556 *Nat* 154:589-595.

557 Hill G.E., C.Y. Inouye and R. Montgomerie. 2002. Dietary carotenoids predict plumage
558 coloration in wild house finches. *Proc R Soc Lond B* 269:1119-1124.

559 Hill G.E. and R. Montgomerie. 1994. Plumage color signals nutritional condition in the house
560 finch. *Proc R Soc Lond B* 258:47-52.

561 Hofman C. and G. Eichele. 1994. Retinoids in development. Pp. 387-442 in Sporn M.B., A.B.
562 Roberts, and D.S. Goodman, eds. *The retinoids* (second edition). Raven press, New-
563 York.

564 Hørak P., H. Vellau, I. Ots, and A.P. Møller. 2000. Growth conditions affect carotenoid-based
565 plumage coloration of great tit nestlings. *Naturewissenschaften* 87:460-464.

566 Ims R.A., J-A. Henden, and S.T. Killengreen. 2008. Collapsing population cycles. *Trends*
567 *Ecol Evol* 23:79-86.

568 Jourdie V., B. Moureau, A.T.D. Bennett, and P. Heeb. 2004. Ultraviolet reflectance by the
569 skin of nestlings. *Nature* 431:262.

570 Karadas F., A.C. Pappas, P.F. Surai, and B.K. Speake. 2005. Embryonic development within
571 carotenoid-enriched eggs influences the post-hatch carotenoid status of the chicken.
572 *Comp Biochem Physiol* 141:244-251.

573 Kilner R.M. 2006. Function and evolution of color in young birds. Pp. 201-232 in G.E. Hill
574 and K.J. McGraw, eds. *Bird coloration Volume II: function and evolution*. Harvard
575 University Press, London.

576 Laaksonen T., J.J. Negro, S. Lyytinen, J. Valkama, I. Ots, and E. Korpimäki. 2008. Effects of
577 experimental brood size manipulation and gender on carotenoid levels of Eurasian
578 kestrels *Falco tinnunculus*. *PLoS ONE* 3:e2374.

579 Lambin X., V. Bretagnolle, and N.G. Yoccoz. 2006. Vole population cycles in northern and
580 southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *J Anim*
581 *Ecol* 75: 40-49.

582 Lessells C.M. and P.T. Boag. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk*
583 104:116-121.

584 Lozano G.A. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70:309-311.

585 Lyon B.E., J.M. Eadie and L.D. Hamilton. 1994. Parental choice selects for ornamental
586 plumage in American coot chicks. *Nature* 371:240-243.

587 McGraw K.J. 2006. Mechanics of carotenoid-based coloration. Pp. 177-242 in G.E. Hill and
588 K.J. McGraw, eds. *Bird Coloration. Volume I: Mechanisms and measurements*.
589 Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. London, England.

590 McGraw K.J., E. Adkins-Regan, and R.S. Parker. 2005. Maternally derived carotenoid
591 pigments affect offspring survival, sex ratio, and sexual attractiveness in a colorful
592 songbird. *Naturwissenschaften* 92:375-380.

593 McGraw K.J. and D.R. Ardia. 2003. Carotenoids, immunocompetence, and the information
594 content of sexual colors: an experimental test. *Am Nat* 162:704-712.

595 ———. 2005. Sex differences in carotenoid status and immune performance in zebra finches.
596 *Evol Ecol Res* 7:251-262.

597 McGraw K.J. and G.E. Hill. 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of
598 carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proc R Soc Lond B* 267:1525-
599 1531.

600 Millon A. and V. Bretagnolle. 2005. Non-linear and population-specific offspring sex ratios
601 in relation to high variation in prey abundance. *Oikos* 108:535-543.

602 Millon A., B.E. Arroyo, and V. Bretagnolle. 2008. Variable but predictable prey availability
603 affects predator breeding success: natural versus experimental evidence. *J Zool*
604 275:349-358.

605 Møller A.P., C. Biard, J.D. Blount, D.C. Houston, P. Ninni, N. Saino, and P.F. Surai. 2000.
606 Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence,
607 or detoxification ability? *Avian Poult Biol Rev* 11:137-159.

608 Mougeot F., J. Martínez-Padilla, L. Pérez-Rodríguez, and G.R. Bortolotti. 2007. carotenoid-
609 based coloration and ultraviolet reflectance of the sexual ornaments of grouse. *Behav*
610 *Ecol Sociobiol* 61:741-751.

611 Mougeot F. and B.E. Arroyo. 2006. Ultraviolet reflectance by the cere of raptors. *Biol Lett*
612 2:173-176.

613 Negro J.J., J.M. Grande, J.L. Tella, J. Garrido, D. Hornero, J.A. Donázar, J.A. Sanchez-
614 Zapata, J.R. Benítez, and M. Barcell. 2002. An unusual source of essential
615 carotenoids. *Nature* 416:807-808.

616 Negro J.J., J.L. Tella, G. Blanco, M.G. Forero, and J. Garrido-Fernandez. 2000. Diet explains
617 interpopulation variation of plasma carotenoids and skin pigmentation in nestling
618 white storks. *Physiol Biochem Zool* 73:97-101.

619 Newton I. 1979. Population ecology of raptors. Vermillion, Canada: Buteo books.

620 Olson V.A. and I.P.F. Owens. 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or
621 required? Trends Ecol Evol 13:510-514.

622 Payne R.B. 1997. Avian brood parasitism. Pp. 338-369 in D.H Clayton and J. Moore eds.
623 Host-parasite evolution: general principles and avian models. Oxford University Press,
624 Oxford.

625 Ramakrishna T. 1999. Vitamins and brain development. Physiol Res 48:175-187.

626 Royle N.J., P.F. Surai, and I.R. Hartley. 2001. Maternally derived androgens and antioxidants
627 in bird eggs: complementary but opposing effects?. Behav Ecol 12:381-385.

628 Royle N.J., P.F. Surai, R.J. McCartney, and B.K. Speake. 1999. Parental investment and egg
629 yolk lipid composition in gulls. Poult Sci 53:1801-1809.

630 Rubolini D., M. Romano, R. Martinelli, and N. Saino. 2006. Effects of elevated yolk
631 testosterone levels on survival, growth and immunity of male and female yellow-
632 legged gull chicks. Behav Ecol Sociobiol 59:344-352.

633 Saino N., R. Ferrari, M. Romano, R. Martinelli, and A.P. Møller. 2003. Experimental
634 manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings. Proc R
635 Soc Lond B 270:2485-2489.

636 Saino N., P. Ninni, S. Calza, R. Martinelli, F. De Bernardi and A.P. Møller. 2000. Better red
637 than dead: carotenoid-based mouth coloration reveals infection in barn swallow
638 nestlings. Proc R Soc Lond B 267:57-61.

639 Salamolard M., A. Butet, A. Leroux, and V. Bretagnolle. 2000. Responses of an avian
640 predator to variations in prey density at a temperature latitude. Ecology 81:2428-2441.

641 Slifka K.A., P.E. Bowen, M. Stacewicz-Sapuntzakis, and S.D. Crissey. 1999. A survey of
642 serum and dietary carotenoids in captive wild animals. J Nutr 129:380-390.

643 Shawkey M.D., S.L. Balenger, G.E. Hill, L.S. Johnson, A.J. Keyser, and L. Siefferman. 2006.
644 Mechanisms of evolutionary change in structural plumage coloration among bluebirds
645 (*Sialia* spp.). J R Soc Interface 3:527-532.

646 Shawkey M.D. and G.E. Hill. 2005. Carotenoids need structural colors to shine. *Bio Lett*
647 1:121-124.

648 Stradi R., G. Celentano, and D. Nava. 1995. Separation and identification of carotenoids in
649 bird's plumage by high-performance liquid chromatography – diode-array detection. *J*
650 *Chromatogr B* 670:131-143.

651 Surai A.P., P.F. Surai, W. Steinberg, W.G. Wakeman, B.K. Speake, and N.H.C. Sparks. 2003.
652 Effect of canthaxanthin content of the maternal diet on the antioxidant system of the
653 developing chicks. *Brit Poult Sci* 44:612-619.

654 Tella J.L., J. Figuerola, J.J. Negro, G. Blanco, R. Rodriguez-Estrella, M.G. Forero, M.C.
655 Blázquez, A.J. Green, and F. Hiraldo. 2004. Ecological, morphological and
656 phylogenetic correlates of interspecific variation in plasma carotenoid concentration in
657 birds. *J Evol Biol* 17:154-164.

658 Tschirren B., P.S. Fitze, and H. Richner. 2003. Proximate mechanisms of variation in the
659 carotenoid-based plumage coloration of nestling great tits (*Parus major L.*). *J Evol*
660 *Biol* 16:91-100.

661 ———. 2005. Carotenoid-based nestling coloration and parental favouritism in the great tit.
662 *Oecologia* 143:477-482.

663 von Schantz T., S. Bensch S., M. Grahn, D. Hasselquist, and H. Wittzel. 1999. Good genes,
664 oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc R Soc Lond B* 266:1-12.

665

666

667 **Table 1.** Effects of age, sex, year, and their interactions on carotenoid-based coloration and
668 condition (body mass corrected for tarsus length and wing length) in unmanipulated wild
669 nestlings (2006 and 2007). Dependent: log-transformed color score. Mixed model included
670 individual nested within nest of origin as random effects. Non significant effects were
671 removed from initial models.

672

Source of variation	Coloration			Condition		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Age	1,148	126.19	< 0.0001	1,162	15.17	0.0001
Sex				1,162	22.80	< 0.0001
Year	1,148	77.68	< 0.0001	1,162	7.90	0.005
Age × Sex				1,162	5.67	0.018
Age × year	1,148	5.12	0.025	1,162	6.72	0.010

673

674

675

676

677

678

679

680

681

682

683

684

685

686 **Table 2.** Effects of age, sex, treatment (carotenoid supplemented or not), and their
687 interactions on plasma carotenoid levels and carotenoid-based coloration in wild (2006) and
688 captive (2006-2007) nestlings. Dependents: log-transformed carotenoid concentration; log-
689 transformed color score. Mixed model included individual nested within nest of origin as
690 random effects. Non significant effects were removed from initial models.

691

Source of variation	Carotenoids			Coloration		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Wild nestlings						
Age	1,214	4.66	0.032	1,275	1085.67	< 0.0001
Sex	1,214	0.00	0.965			
Treatment	1,214	0.43	0.515	1,275	36.70	< 0.0001
Treatment × Sex	1,214	4.29	0.039			
Treatment × Age	1,214	4.44	0.036	1,275	28.00	< 0.0001
Treatment × Age × Sex	1,214	2.55	0.080			
Captive nestlings						
Age	1,111	13.15	0.0004	1,218	121.47	< 0.0001
Sex				1,218	1.25	0.264
Treatment	1,111	7.16	0.009	1,218	2.90	0.090
Age × Sex				1,218	3.57	0.060
Treatment × Age	1,111	8.40	0.004	1,218	39.68	< 0.0001
Treatment × Age × Sex				2,218	3.43	0.034

692

693

694

695

696

697

698

699 **Table 3.** Effects of treatment (carotenoid supplemented or not), rearing condition (wild vs
700 captivity) and their interactions on plasma carotenoid levels and carotenoid-based coloration,
701 upon fledging age, in both wild (2006) and captive (2006-2007) control and supplemented
702 nestlings. Dependent: log-transformed carotenoid concentration; log-transformed color score.
703 Mixed model included individual as random effects, last sampling at 20-30 days of age. Non
704 significant effects were removed from initial models.

705

Source of variation	Carotenoid			Coloration		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Control nestlings						
Rearing condition	1,17	6.30	0.022	1,52	34.82	< 0.0001
Supplemented nestlings						
Treatment	1,61	31.72	< 0.0001	1,96	48.89	< 0.0001
Rearing condition	1,61	5.97	0.017	1,96	41.05	< 0.0001
Treatment × Rearing condition				1,96	12.46	0.001

706

707

708

709

710

711

712

713

714

715

716

717 **Figure legends**

718

719 **Figure 1.** Two-dimensional absorption spectrum showing the carotenoids pattern of plasma of
720 Montagu's harrier. The chromatogram of HPLC results shows that three xanthophylls and one
721 carotene were present in blood: lutein, zeaxanthin, β -cryptoxanthin (i.e xanthophylls) and
722 carotene (i.e. carotene). Isomer is by-product of methodology analysis.

723

724 **Figure 2.** Mean \pm S.E. (a) color score and (b) condition of wild control nestlings at fledging
725 age in years of contrasting vole abundance (low abundance: 2006; high abundance: 2007).
726 Sample sizes are indicated above the histograms. Condition = i.e. residuals from a GLM of
727 body mass on tarsus length and wing length, calculated for each sex separately.

728

729 **Figure 3.** Variation for (a, b) plasma carotenoid concentration ($\mu\text{g/ml}$) and (c, d) color score
730 in relation to age (days) (2006 only) according to treatment (non-supplemented: open points;
731 supplemented: solid points) and sex in wild nestling. Hatched and full lines represent the
732 logistic-fitted regressions and their 95% confidence intervals, respectively, for non-
733 supplemented (dashed lines) and supplemented (solid lines) nestlings.

734

735

736 **Figure 4.** Variation in (a, b) plasma carotenoid concentration ($\mu\text{g/ml}$) and (c, d) color score
737 with age according to treatment (non-supplemented: open points; supplemented: solid points)
738 and sex in captive reared nestlings (2006-2007 data combined). Hatched and full lines
739 represent the logistic-fitted regressions and their 95% confident intervals, respectively, for
740 non-supplemented (dashed lines) and supplemented (solid lines) nestlings. Note that the scale
741 for carotenoid concentration is half the one used for wild nestlings in Fig. 3a,b.

742

743 **Figure 5.** Mean \pm S.E. (a) plasma carotenoid concentration ($\mu\text{g/ml}$) and (b) color score at
744 fledging age according to treatment (supplemented or not) and rearing condition (wild
745 nestlings in 2006: open bars; captive reared nestlings in 2006-2007: solid bars) . Sample sizes
746 (number of nestlings) are shown above the histograms.

747

748

749

750

751

752

753

754

755

756

757

758

759

760

761

762

763

764

765

766

767

768

769 **Figure 1.**

770

771

772

773

774

775

776

777

778

779

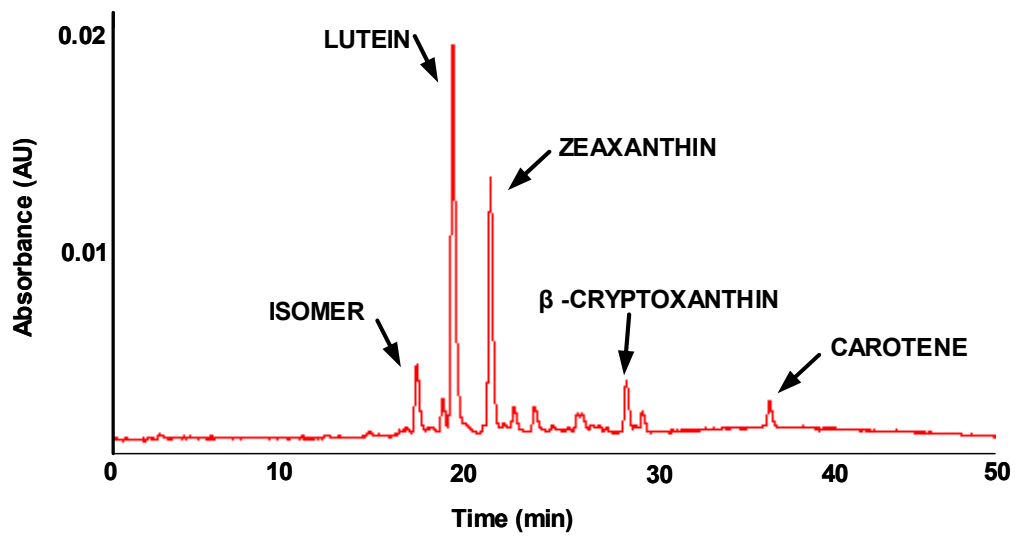
780

781

782

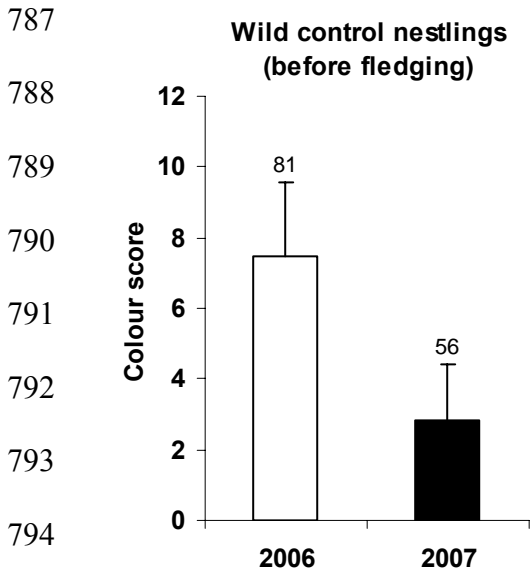
783

784

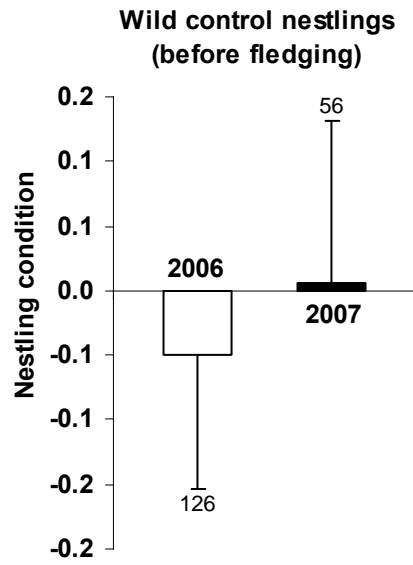


785 **Figure 2.**

786 **a.**

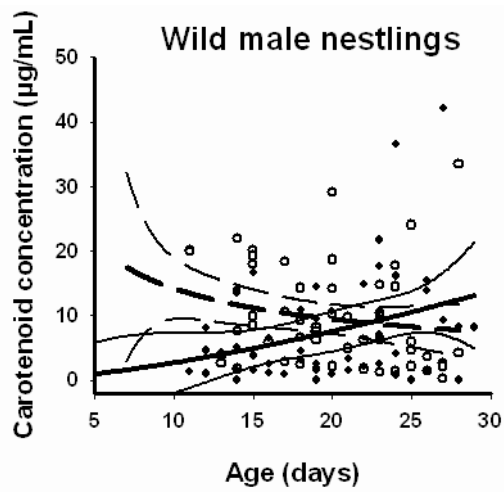
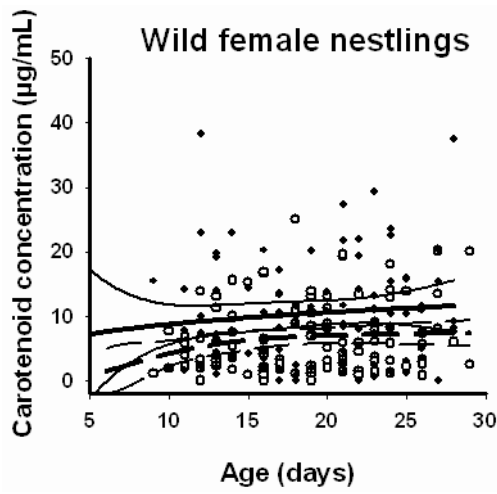


b.



811 **Figure 3.**

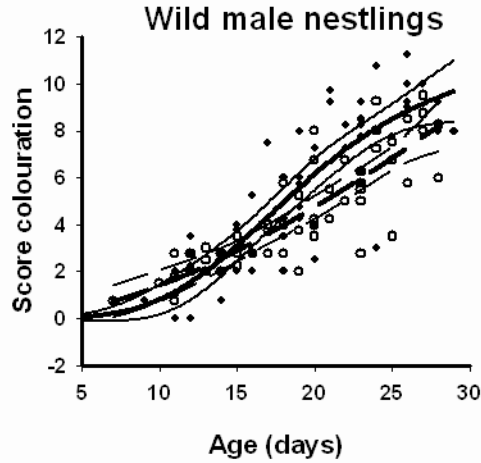
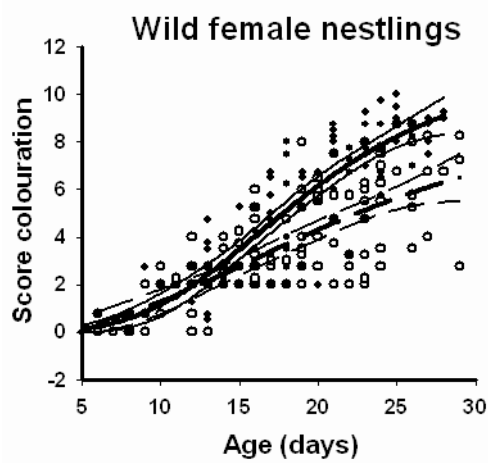
812 **a.** **b.**



813

814

815 **c.** **d.**



816

817

818

819

820

821

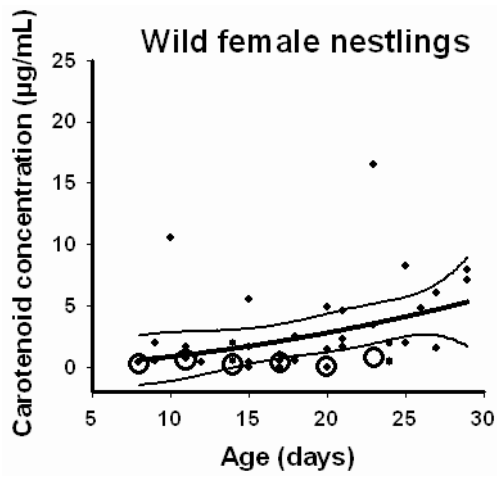
822

823

824

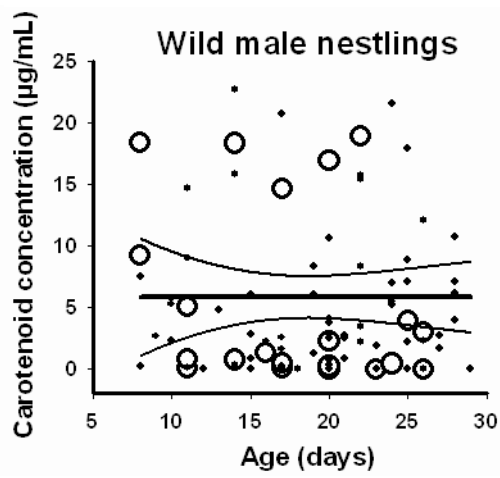
825 **Figure 4.**

826 **a.**

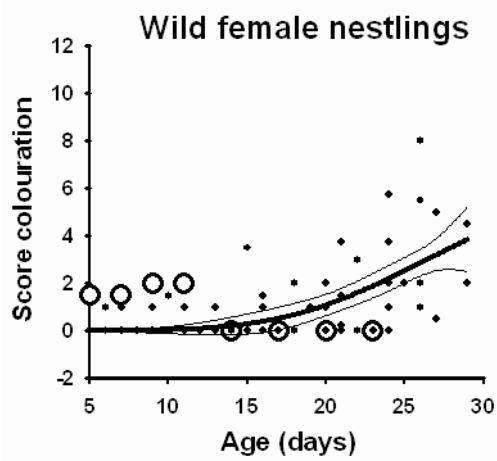


827

b.

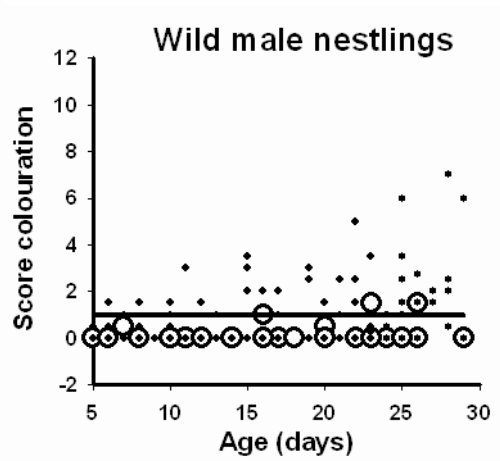


828 **c.**



829

d.



830

831

832

833

834

835

836

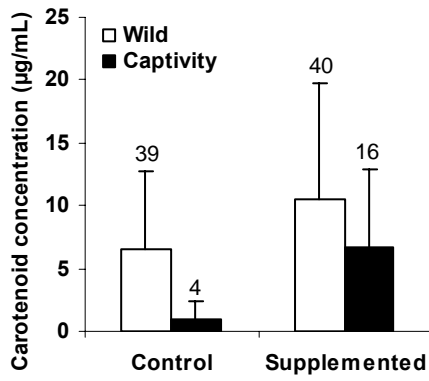
837

838

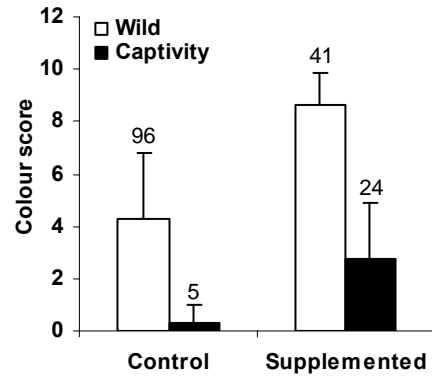
839 **Figure 5**

840 **a.**

841



b.



ANNEXE V

« Field manipulation of carotenoid- and UV-based traits in nestling raptors reveals interactive effects in parent-offspring communication »

Sternalski A & V. Bretagnolle

En préparation...



Field manipulation of carotenoid- and UV-based traits in nestling raptors
reveals interactive effects in parent-offspring communication

AUDREY STERNALSKI* & VINCENT BRETAGNOLLE

CEBC-CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

*Corresponding author.
Email: sternalski@cebc.cnrs.fr

Introduction

Conspicuous colours are displayed in numerous animal species, especially in birds, and serve as visual signals involved in individual communication (Endler 1990, 1992; review in Espmark et al. 2000). Among signals involved in bird colouration, carotenoid-based traits have received particular attention (review in McGraw & Hill 2006). Carotenoids are fat-soluble pigments, not synthesizable by vertebrates and consequently potentially limited in the environment (Goodwin 1984; Olson & Owens 1998). These pigments are involved in the expression of coloured ornaments, but also in important health-related physiological functions (Bendich & Olson 1989; Chew & Park 2004; but see also Costantini & Møller 2008). Individuals may therefore trade available carotenoid pigments to ornaments or to self-maintenance, and the resulting trade-offs may confer honesty on signal (Lozano 1994; von Schantz et al. 1999; McGraw & Ardia 2003; Blas et al. 2006; Mougeot et al. 2007), as shown in the context of sexual selection and signalling theory (e.g. Andersson 1994; Lozano 1994; Mougeot & Arroyo 2006). Another signal has gained considerable interest recently, following the discovery of ultraviolet (UV) vision in birds (Bennett & Cuthill 1994; Eaton & Lanion 2003): plumage and skin UV reflectance has been shown to be used by birds that use their ability to detect UV light in behavioural interactions (e.g. Hunt et al. 1998; Hunt et al. 2001; Jourdie et al. 2004) and especially sexual signalling (Bennett et al. 1997; Andersson et al. 1998; Sheldon et al. 1999; Mougeot & Arroyo 2006). Recent studies have further suggested a direct link between carotenoid-based colouration and UV reflectance, which may appear surprising as carotenoid-based colouration is a pigmentary colouration while ultraviolet reflectance is a structural colouration. It is actually unclear whether UV structural coloration differs from other coloured traits (such as melanin and carotenoid-based pigmentation), and if selective pressures in the evolution of bird plumages or sexual communication differ (Pryke 2007), as colour traits produced by different mechanisms may be expected to serve different functions and involve different cost of production. In addition, the biological importance and function of secondary UV reflectance in relation to the primary pigment-based color, remains unknown (Shawkey et al. 2006; Pryke 2007).

If such elaborate carotenoid-based and UV reflected traits may have evolved in adult birds as honest signals of individual quality in the context of sexual selection, the presence of such traits in non matured individuals is puzzling (Tschirren et al. 2005; Kilner 2006). In particular, there are some species in which nestlings show conspicuous carotenoid-based colouration and UV reflectance (Hunt et al. 2003; Mays et al. 2004; Shawkey & Hill 2005), especially raptor chicks that, even a few days old, already show pigmented skin (Bortolotti et al. 2000; Mougeot & Arroyo 2005; Sternalski et al. submitted; Casagrande et al. 2007). Most hypotheses that account for carotenoid-based and UV reflected colouration in nestlings rely on parent-offspring communication. Saino et al. (2000) and Payne (1997) proposed that nestling ornamentation evolved via parental preference for nestlings that signal their higher quality by carotenoid-based colouration (because of carotenoid immune functions). They found that in barn swallow (*Hirundo rustica*), parents preferentially fed offspring with the brightest gape (Saino et al. 2000; see also Götmark & Ahlström 1997 for great tit *Parus major*). However, Tschirren et al. (2005) found that parent great tits did not feed preferentially nestling with more yellow carotenoid-based plumage (see also Noble et al. 1999), and results for carotenoid signals are therefore controversial. Hunt et al. (2003) showed that nestling gapes also exhibit striking peaks of reflectance in the UV, and Lyon et al. (1994) found that within a brood, parent coots (*Fulica americana*) feed relatively more ornamented chicks than non-ornamented ones (but only the smaller chicks of the brood). Similarly, Jourdie et al. (2004) and Bize et al. (2006) showed that UV reflectance by the skin of both starling (*Sturnus vulgaris*) and alpine swift (*Apus melba*) nestlings modulated parental food provisioning, by increasing parental feeding rate toward nestlings reflecting more UV. However, Hunt et al.

(2003) did not find such evidence. Overall therefore, the parent-offspring signal is at best equivocal, both for carotenoid and UV based nestling colouration.

While carotenoid traits and UV related traits are both apparently involved in similar functions (i.e., mate choice, indicators of individual quality, condition: Bennett et al. 1997; Mougeot & Arroyo 2005; Faivre et al. 2003; Keyser & Hill 1999), they have seldom been studied simultaneously. Our aims were precisely to analyse the relationships of carotenoid-based and UV reflected colour in nestlings skin colouration, and to manipulate in the field both signals independently in order to ascertain their potential function in parent-offspring communication. Our study models were two closely related raptor species, the Marsh (*Circus aeruginosus*) and the Montagu's harrier (*Circus pygargus*), two altricial medium-size raptors that develop carotenoid-based skin colouration very early in life. They however differ in their diet, Montagu's harrier being specialised on the cyclic common vole (*Microtus arvalis*), while Marsh harrier feeds on voles but also on other preys (authors unpubl. data). Chick yellow skin colouration results from the carotenoids lutein and zeaxanthin that are ingested with the food and deposited unmodified in the developing skin (Sternalski et al. submitted, Mougeot & Arroyo 2005). We previously demonstrated experimentally that carotenoids are a limiting resource in these populations, because both species in our study populations rely on a poor-carotenoid prey (the common vole). Conversely to many studies that have investigated carotenoid-based colouration and condition-dependence, we found however that nestling carotenoid-based colouration was negatively correlated with chick body condition (Sternalski et al. submitted). In order to assess whether the conspicuous yellow and UV reflecting skin (i.e. bare parts) colouration of nestling harriers have a signalling function to parents, and disentangle the relative part of pigmentary and structural colouration, we manipulated the nestling bare parts colouration using both carotenoids supplementation and UV-absorbing chemical (see Jourdie et al. 2004; Bize et al. 2006). Parental feeding behaviour is virtually impossible to study directly in harriers (and raptors in general), because collecting individual data on diet requires an enormous amount of time and raises danger to nest safety (because of prolonged observation at close distance that may attract predators toward these ground nesting raptors). We thus analysed parental food provisioning through nestling growth rate (as a proxy of food quantity brought back to the nest) and nestling colouration (as a proxy of food quality, i.e. carotenoid content). Due to the negative relation between carotenoid-based colouration and nestling body condition (Sternalski et al. submitted), we measured both parameters as they could vary independently. If carotenoid-based colouration functions as a signal toward parents indicating nestling quality, we predicted higher feeding rate in carotenoid-supplemented nestlings. Conversely, if UV reflectance serves as indicator of nestling's quality, we predicted parental feeding favouritism toward nestlings that bear bare parts reflecting in UV.

Material and methods

Study sites and general design

Data were collected in the 2008 breeding season, on two different study sites situated in central western France. For the Montagu's harrier, experiments were conducted in an agricultural landscape site of c. 450 km² (46°15'N-0°30'W), which is mainly cultivated by winter cereal crops (35% of the surface), other winter crops such as rape-seed and peas (15%), spring-sown crops (sunflower and corn, 25%), pasture land and other permanent or semi-permanent crops use for livestock rearing (15%; see Millon & Bretagnolle 2008 for additional information on the study site). For the Marsh harrier, experiments were carried out in the *Marais Poitevin* (c. 211 km², 46°17'N-1°00'), which is a farmland habitat (very similar to the Montagu's harrier study site). In these habitats, the two harrier populations mainly feed on voles *Microtus arvalis* which show cyclic populations (see Millon & Bretagnolle 2005;

Lambin et al. 2006). Nests were searched with a constant effort, during the pre-laying period (most of them were found at the egg stage) and were visited as soon as possible to assess stage of reproduction (for details, see Millon et al. 2008). We then checked nests 3-8 times during the nestling period to assess breeding success and collect reproductive data. Eggs were measured (0.1 mm) and weighed (0.1 gr), which allowed back calculating laying dates, and planning future nest visits. During each visit, nestlings were bled, measured (wing length, tarsus length and body mass) with a ruler for wing (nearest 1 mm) and a calliper for tarsus (nearest 0.1 mm) and treatment was applied to the whole brood according to its experimental assignation. Just before fledging, all chicks were genetically sexed (Fridolfsson & Ellegren 1999), ringed and wing tagged.

Experimental treatments

To assess how parents allocate food in relation to skin colouration of their brood (both non-visible and visible colouration), we used a between-brood design (i.e. all nestlings within a brood were treated similarly) for applying experimental treatments. The first treatment design was randomly assigned to the first nest visited, while other treatments were sequentially assigned to other nests. Treatment included carotenoid supplementation (hereafter Car+) or control (no supplementation), as well as UV-absorbing chemical (hereafter UV-filter) application (UV-) or control (no UV-filter application). We applied the four combinations as a two-way full factorial design: (1) no carotenoid supplementation but UV-filter application (UV-), (2) no carotenoid supplementation and no UV-filter application (full control), (3) carotenoid supplementation and UV-filter application (Car+ & UV-); and (4) carotenoid supplementation and no UV-filter application (Car+). Treatments were started when nestlings were 10 days old, and nests were visited once a week (5 ± 3 days).

Carotenoid supplementations consisted of a liquid carotenoid solution (Oro Glo liquid, 11 mg/mL lutein and zeaxanthin [20:1, w/w]; Kemin France SRL, Nantes). In order to avoid photo-oxidation of pigments, the solution was kept in a refrigerated bag and in opaque recipient until it was given to nestlings. During the whole experiment, all nestlings of the brood received similar quantities of carotenoids (in average 3.3 ± 2.0 mg).

UV bare part reflectance of offspring was manipulated with a UV-absorbing chemical, which absorbs UV-reflectance but leave human-visible reflectance unaltered. UV-filter was applied directly both on cere and tarsi nestling (hereafter bare parts). UV-filter contained 85.5% petroleum jelly, 7% Eusolex® OCR, 2.5% Eusolex® 9020 and 5% Eusolex® T-AVO (Formulation Merck Chime SAS 189.02.12.04). During each visit, nestling bare parts were covered with UV-filter according to their brood treatment. Before the beginning of the experiment, we tested the UV-blocking effect of UV-filter application on UV reflectance of the spectral shape of bare parts, from a captive-reared chick. We measured bare parts coloration of the tested chick both before and just after the application of UV-filter. In addition, in order to test the duration of this effect, we measured bare parts coloration during three subsequent days after the UV-filter application. UV-filter strongly decreased bare parts UV chroma, from average 20.5 ± 5.8 % before application to 3.5 ± 0.3 % just after application (see below for UV chroma definition), and this effect gradually decreased from the first day of application to the last (Anova; UV chroma: $F_4 = 10.80$, $P = 0.011$, $N = 10$; Fig. 1a). UV-treatment significantly reduced UV chroma and the effect of UV- operated at least during three days (i.e. duration of our control test), we are therefore confident that UV- treatment reduced significantly the average of nestling skin UV reflectance within a treated brood.

Colour measurements and colour variables

Reflectance spectra (300-700 nm) were recorded using a hand-held Ocean Optics USB4000 spectrometer with a PX-2 pulsed xenon light source (Ocean Optics Inc., France). Reflectance

is expressed as the proportion of reflectance from a spectralon white standard disk (Type WS-1) and corrected to the dark. Reflectance spectra were collected at nests or in the car closely to the nests, and for each nestling, three measurements were done both on cere and tarsi. We converted the data into digital information and calculated reflectance data relative to using SpectraSuite software. The software gave a value for the black and white references and the sample data at each 2nm interval between 300 and 700 nm, enabling us to calculate the percentage reflectance at each interval point. As we found high repeatability in previous study (Sternalski et al. submitted), we used the mean value for the data analysis.

Figure 1b presents the reflectance pattern of cere of Marsh and Montagu's harriers that showed a bimodal pattern with a peak in the human-visible spectrum (400-700 nm) and a secondary peak in the UV (300-400 nm), a spectral shape very common in carotenoid-based colouration (Bleiweiss 2005; Mougeot & Arroyo 2005; Shawkey & Hill 2006). We further investigated bare parts reflectance variation in harriers. As a general rule, the concentration of a given type of carotenoid pigment that is deposited in feather or integument will determine the chroma of the color display, whereas the mix of pigments, and particularly the proportion of yellow xanthophylls and red keto-carotenoids, will determine hue (Inouye et al. 2001; Saks et al. 2003; Andersson & Prager 2006; Hill 2007). Lacking information on harrier colour psychophysics, and following Mougeot & Arroyo (2005), we objectively summarized cere and tarsi reflectance data by calculating the following colour variables (see Endler 1990): (i) UV chroma (reflectance in the interval 300-400 nm/total brightness (reflectance in the interval 300-700 nm), in percentage); (ii) yellow chroma (reflectance in the interval 500-600 nm/total brightness, in percentage); (iii) λR_{vis50} , as the spectral location of the reflectance band at long visible wavelengths, estimated as the value midway (λR_{vis50}) between that of minimum (λR_{min}) and maximum (λR_{max}) reflectance. In addition, we also used a colour-chart, assessing color of cere and tarsus by direct comparison with a colorimetric chart made available by the Yolk Color Fan Roche (Neuilly-sur-Seine, France). Scores ranged from 0 (very pale yellow) to 15 (orange). The selected colours were characterized by tristimulus values of the CIE-1931-standard colorimetric system (Faivre et al. 2001). We took three consecutive measures per individual. Repeatability was found to be high, and values obtained were reasonably correlated with hue measurement using spectrometer (Sternalski et al. submitted). In addition, this method was much less time consuming than using the spectrophotometer, and therefore many more measurements were available.

Statistical analyses

From the biometric data collected on nestlings during nest visits, we fitted growth curve models (Ricklefs 1983; Zach et al. 1984) using a program written on the statistical package SAS with PROC NLIN (SAS 1999). The use of non-linear least-square regression procedure assumes that residuals are randomly distributed, independently of chick age (Zach et al. 1984). We compared two models (Logistic and Gompertz), and chose the best model with regard to residual distribution, estimated visually by plotting residuals *versus* age. Two growth curve parameters were extracted: the asymptotic value (A) and the growth rate (GR). We estimated (mean±standard error) these two parameters for each sex and treatment.

We used General Linear Mixed Models (Mixed procedure, SAS 2001) that included nestling as well as nest identity (i.e., the nestling nested within the nest) as random effects for all analyses. Colouration parameters fitted normal distributions so we used identity link and normal error models (Proc MIXED) to estimate the effects of different factors or of their interactions on the independent color variables. Non parametric tests (Chi-square, Kruskal-Wallis Test) were also used for frequency data or when sample sizes were too small. Throughout mean values are quoted ±1 s.d., statistical tests are two tailed and *p*-values less than 0.05 considered significant. We used SAS v.9 for all analyses.

RESULTS

Relationships within coloration parameters

In full control nestlings (i.e. nestlings without UV-filter nor carotenoid supplementation), we found that cere and tarsi yellow hue were strongly correlated to each other in Montagu's, but not in Marsh harriers (though in the latter case, only 18 data were available; Table 1). In contrast, cere and tarsi yellow chroma, and (yellow) color-chart were strongly correlated to each other in both species (Table 1). Color-chart values were expected to be correlated with hue values, but less to chroma values (but see Faivre et al. 2001): this was indeed the case (Table 1). For these reasons, we kept the two parameters (cere and tarsi) and the three variables (hue, chroma and color-chart) for subsequent analyses. In addition, we checked the relationship between yellow and UV hue and chroma, and found that in both species and both for tarsi and cere, UV and yellow chroma showed a logistic growth pattern (i.e., increasing first and then stabilising; Fig. 2a). Interestingly, UV chroma significantly decreased with yellow hue in Montagu's harrier (Fig. 2b; Mixed model with chick nested within nest as random factors: cere: $F=42.5$, $df=1,35$, $p<0.0001$; tarsus: $F=50.1$, $df=1,35$, $p<0.0001$), but not in Marsh harrier (cere: $F=0.01$, $p=0.93$; tarsus: $F=4.32$, $df=1,7$, $p=0.08$). Lastly, yellow chroma and yellow hue were unrelated except for Marsh harrier tarsi ($F=5.75$, $df=1,7$, $p=0.05$).

Coloration and age in control nestlings

In full control nestlings, variation in coloration was only explained by age, while sex never significantly affected any of the colouration parameters in Montagu's Harrier (Table 2). Yellow chroma was the least related to age however in Montagu's Harrier, but was the only colour parameter to be significantly related with age in Marsh Harrier (Table 2). Colour-chart values however suggested that in both species, yellow colouration increased significantly with age, similarly in males and females (Table 2). In Montagu's harrier, UV chroma significantly decreased with age, which was not the case in Marsh harrier (Table 2). Therefore, there were striking differences between the nestlings of the two species with regard to the progression of coloration of bare parts with age, irrespectively of sex.

Effects of treatment on nestling coloration

In order to analyse the effects of treatment on nestling coloration, we used a mixed model with the effects of age and sex as offsets, and then the two-way factorial design of carotenoid supplementation and UV-filter application. Given that treatment started at the age of 10 days, and that the first measurement afterwards started at least three days after, we removed all data before 14 days of age in the models.

In the Montagu's harrier we found that there was no sex effect on either cere or tarsi color parameters (Table 3). There was however an effect of UV-filter on cere UV Chroma (UV Chroma was smaller in treated birds), as well as yellow hue (smaller) and chroma (higher) tarsi; in addition, there was an effect in both cere and tarsi colour chart (which decreased significantly with UV-Filtering; Table 3). Nor carotenoid supplementation neither interactive effect between UV-filter and carotenoid supplementation were detected in either parameter in Montagu's Harrier. Marsh Harrier showed much contrasted results: first, a significant sex effect was detected in color chart and UV-chroma (Table 3). Second, UV-filter treatment effect was non existent, or appeared only through a significant interaction between UV-filter and carotenoid supplementation (UV-chroma, Table 3). Third, conversely to Montagu's Harrier, Marsh Harrier nestlings responded to carotenoid supplementation at least for color chart. In summary, we found that Montagu's Harrier responded mainly to UV-filter treatment while Marsh Harrier responded mainly to carotenoid supplementation, and the

former responded mainly on yellow hue and chroma while the latter responded mainly on colour chart scores.

In order to remove the effects of age, we restricted our analysis to the last coloration measurement of each nestling at fledging age (c.25 days in Montagu's Harrier and c.30 days in Marsh Harrier; Fig. 3). Very similar results were found (fig. 3), indicating that the effects of treatment did not depend on age, on were observable on asymptotic values (i.e., at fledging time). Using a Multiple Analysis of Variance (on the three cere colour parameters, the three tarsus colour parameters and the two UV colour parameters) to investigate the effects of species, sex and treatment, we detected (Table 4). Interestingly, we found that cere yellow colour was most affected (species, treatment but also second and third order interactions: Table 4), with the main difference occurring between species (Montagu's being more coloured than marsh) and then treatment interacting with sex and species (see Fig. 3). Tarsus colour was less affected, in particular only species and treatment were significant in the model (Table 4). Finally, UV colouration was slightly affected by species (Marsh harrier did reflect more in the UV than Montagu's), but also reacted less than Montagu's harrier on UV-filter (Table 3 and Fig. 3). The opposite was true for Montagu's harrier, more brightly coloured but reacting less to the Carotenoid supplementation.

Effect of treatment on nestling growth rates

The effect of the four treatments was marginal on growth curves, both for wing length and body mass, and for the two species and the two sexes (Fig.4). There was an apparent effect of treatment on wing growth rate in Marsh Harrier, irrespective of sex, which was actually even more obvious on weight growth rate. In order to further analyse statistically these results, we estimated growth rate (wing and body weight) using logistic model for each nestling separately. This allowed to derive four parameters (wing and body weight asymptotic, and growth rates). As growth strategies differ between sexes in these species, we used a MANOVA for each species and sex, with the four growth parameters as independent variables, and the two treatments (carotenoid and UV) as dependent factors (two way factorial design). Although none of the tests were significant, in two cases they were close significance threshold: these were UV-filter treatment in male Marsh harriers, and an interaction between both treatments in female Montagu's harriers (see Table 5). In Marsh harrier, UV-Filter application decreased growth rate (see Fig. 5). In female Montagu's harrier, the result was more complex: UV-Filter increased wing growth rate but decreased body weight growth rate (Fig. 5).

Acknowledgment

We thank C. Trouvé and S. Dano for their help in biochemical work, and we thank N. Jolly and the Merck Company for helping us during UV-filter blocker testing phase and for their provisioning. We also thank Marc Théry and Doris Gomez for their helpful advices on spectre analyses.

References

- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Andersson S., J. Örnborg and M. Andersson. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 265:445-450.
- Andersson S. and M. Prager. 2006. Quantifying Colors. Pp.41-89, in Hill G.E. and K.J.

- McGraw (eds), *Bird Coloration: Function and Evolution*. Vol. II. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Bendich A. and J.A. Olson. 1989. Biological actions of carotenoids. *FASEB J* 3:1927-1932.
- Bennett A.T.D. and I.C. Cuthill. 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research* 34:1471-1478.
- Bennett A.T.D., I.C. Cuthill, J.C. Patridge and K. Lumau. 1997. Ultraviolet plumage color predicts mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94:8618-8621.
- Bize P., R. Piault, B. Moureau, and P. Heeb. 2006. A UV signal of offspring condition mediates context-dependent parental favouritism. *Proc R Soc Lond B* 273:2063-2068.
- Blas J., R. Boas, G.R. Bortolotti, T.A. Marchant and F. Hiraldo. 2006. Age-related variation in the adrenocortical response to stress in nestling white storks (*Ciconia ciconia*) supports the developmental hypothesis. *Gen Comp Endocrinol* 148:172-180.
- Bleiweiss R. 2005. Variation in ultraviolet reflectance by carotenoid-bearing feathers of tanagers (Thraupini: Emberizinae: Passeriformes). *Biological Journal of the Linnean Society* 84:243-257.
- Bortolotti G.R., J.L. Tella, M.G. Forero, R.D. Dawson and J.J. Negro. 2000. Genetics, local environment and health as factors influencing plasma carotenoids in wild American kestrels (*Falco sparverius*). *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 267:1433-1438.
- Burkhardt D. and E.H. Maier. 1989. The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV. *Naturwissenschaften* 83:492-497
- Casagrande S., D. Costantini, A. Fanfani, J. Tagliavini, and G. Dell'Omo. 2007. Patterns of serum carotenoid accumulation and skin color variation in kestrel nestlings in relation to breeding conditions and different terms of carotenoid supplementation. *J Comp Physiol B* 177:237-245.
- Chew B.P. and J.S. Park. 2004. Carotenoid action in the immune response. *J Nutr* 134:257S-261S.
- Costantini D. and A.P. Møller. 2008. Carotenoids are minor antioxidants for birds. *Funct Ecol* 22:367-370.
- Endler J.A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41:315-352.
- Endler J.A. 1992. Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American Naturalist* 139:S125.
- Espmark Y., T. Amundsen and G. Rosenqvist (eds). 2000. *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Tapir Academic Press, Trondheim, Norway.
- Faivre B., M. Prévault, F. Salvadori, M. Théry, M. Gaillard and F. Cézilly. 2003. Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Animal Behaviour* 65:1125-1131.

- Faivre B., M. Pr  ault, M. Th  ry, J. Secondi, B. Patris and F. C  zilly. 2001. Breeding strategy and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour* 61:969-974.
- Fridolfsson, A.K. & Ellegren, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J. Avian Biol.* 30: 116-121.
- Goodwin T.W. 1984. The biochemistry of the carotenoids. Volume II: Animals. London: Chapman and Hall.
- G  tmark F. and M. Ahlstr  m. 1997. Parental preference for red mouth of chicks in a songbird. *Proc R Soc Lond B* 264:959-962.
- Hill, G.E. 2007. Melanins and carotenoids as feather colorants and signals. Pp 41-73 in Jamieson B.G.M. (ed), *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. Vol. 6B. Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Honkavaara J., M. Koivula, E. Korpimaki, H. Siitari and J. Viitala. 2002. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos* 98:505-511.
- Hunt, S., Bennet, A.T.D., Cuthill, I.C. and Griffiths, R. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proc. Roy. Soc. Lond. series B* 265: 451-455.
- Hunt S., I.C. Cuthill, A.T.D. Bennett, S.C. Church and J.C. Patridge. 2001. Is the ultraviolet waveband a special communication channel in avian mate choice? *The Journal of Experimental Biology* 204:2499-2507.
- Hunt S., R.M. Kilner, N.E. Langmore and A.T.D. Bennett. 2003. Conspicuous, ultraviolet-rich mouth colours in begging chicks. *Proceeding of the Royal Society of London, Serie B*. 270:S25-S28.
- Inouye C.Y., G.E.Hill, R. Stradi and R. Montgomerie. 2001. Carotenoid pigments in male House Finches plumage in relation to age, subspecies, and ornamental coloration. *The Auk* 118:900-915.
- Jourdie V., B. Moureau, A.T.D. Bennett, and P. Heeb. 2004. Ultraviolet reflectance by the skin of nestlings. *Nature* 431:262.
- Keyser A.J. and G.E. Hill. 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 266:771-777.
- Kilner R.M. 2006. Function and evolution of color in young birds. Pp. 201-232, in G.E. Hill and K.J. McGraw (eds), *Bird coloration: function and evolution*. Vol. II. Harvard University Press, London.
- Lambin X., V. Bretagnolle, and N.G. Yoccoz. 2006. Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations fro single pattern? *J Anim Ecol* 75: 40-49.
- Lozano G.A. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70:309-311.
- Lyon B.E., J.M. Eadie and L.D. Hamilton. 1994. Parental choice selects for ornamental

- plumage in American coot chicks. *Nature* 371:240-243.
- Mays J.H.L., K.L. McGraw, G. Ritchison, S. Cooper, V. Rush and R.S. Parker. 2004. Sexual dichromatism in the yellow-breasted chat (*Icteria virens*): spectrophotometric analysis and biochemical basis. *Journal of Avian Biology* 35:125-134.
- McGraw K.J. 2006. Mechanics of carotenoid-based coloration. Pp. 177-242, in G.E. Hill and K.J. McGraw, eds. *Bird Coloration. Volume I: Mechanisms and measurements*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. London, England.
- McGraw K.J. and D.R. Ardia. 2003. Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test. *Am Nat* 162:704-712.
- Millon A., B.E. Arroyo and V. Bretagnolle. 2008. Variable but predictable prey availability affects predator breeding success: natural versus experimental evidence. *Journal of Zoology* 275:349-358.
- Millon A. and V. Bretagnolle. 2005. Non-linear and population-specific offspring sex ratios in relation to high variation in prey abundance. *Oikos* 108: 535-543.
- Millon A. and V. Bretagnolle. 2008. Predator population dynamics under a cyclic prey regime: numerical responses, demographic parameters and growth rates. *Oikos* 117:1500-1510.
- Mougeot F., J. Martínez-Padilla, L. Pérez-Rodríguez, and G.R. Bortolotti. 2007. carotenoid-based coloration and ultraviolet reflectance of the sexual ornaments of grouse. *Behav Ecol Sociobiol* 61:741-751.
- Noble D.G., N.B. Davies, I.R. Hartley and S.B. McRae. 1999. The red gape of the Nestlings Cuckoo (*Cuculus canorus*) is not a supernormal stimulus for three common cuckoo hosts. *Behaviour* 136:759-777.
- Ödeen A. and O. Håstad. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 Opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution* 20:855-861.
- Olson V.A. and I.P.F. Owens. 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends Ecol Evol* 13:510-514.
- Payne R.B. 1997. Avian brood parasitism. Pp. 338-369 in D.H Clayton and J. Moore eds. *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. Oxford University Press, Oxford.
- Pryke S.R. 2007. Sexual Selection of Ultraviolet and Structural Color Signals. Pp. 1-39, in Jamieson B.G.M. (ed), *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. Vol. 6B. Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Ricklefs, R.E. (1983). Avian post-natal development. In *Avian biology*. Vol. 7. (eds D.S. Farner & J.R. King), pp. 1-83. Academic Press, New York.
- Saino N., P. Ninni, S. Calza, R. Martinelli, F. De Bernardi and A.P. Møller. 2000. Better red than dead: carotenoid-based mouth coloration reveals infection in barn swallow

- nestlings. *Proc R Soc Lond B* 267:57-61.
- Saks L, K.J. McGraw and P. Horak. 2003. How feather reflects its carotenoid content. *Functional Ecology* 17:555-561.
- SAS. 1999. SAS / STAT User's guide, version 8.01 SAS Insitute Inc., Cary, NC.
- SAS. 2001. SAS / STAT User's guide, version 8.01 SAS Insitute Inc., Cary, NC.
- Shawkey M.D. and G.E. Hill. 2005. Carotenoids need structural colours to shine. *Biology Letters* 1:121-124.
- Shawkey M.D., G.E. Hill, K.J. McGraw, W.R. Wood and K. Huggins. 2006. An experimental test of the contributions and condition dependence of microstructure and carotenoids in yellow plumage coloration. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 273:2985-2991.
- Sheldon B.C., S. Andersson, S.C. Griffith, J. Örnborg and J. Sendecka. 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* 402:874-877.
- Tschirren B., P.S. Fitze and H. Richner. 2005. Carotenoid-based nestling coloration and parental favouritism in the great tit. *Oecologia* 143:477-482.
- Viitala J., E. Korpimäki, P. Palokangas and M. Koivula. 1995. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet-light. *Nature* 373:425-427.
- von Schantz T., S. Bensch S., M. Grahn, D. Hasselquist, and H. Wittzel. 1999. Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc R Soc Lond B* 266:1-12.
- Zach, R., Liner, Y., Rigby, G.L., & Mayoh, K.R. (1984) Growth curve analysis of birds: the Richards model and procedural problems. *Can. J. Zool.*, 62, 2429-2435.

Table 1. Descriptive statistics (correlations) between the different color parameters that were measured on control nestlings (i.e., not carotenoid supplemented nor UV manipulated) of the two species. Mixed model included individual nested within nest of origin and nest of origin as random effects.

Species	Montagu's harrier				Marsh harrier			
Parameter	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
	Yellow Hue cere							
Yellow Hue tarsi	67	92.4	1,35	<0.0001	18	0.12	1,7	0.74
	Yellow Chroma cere							
Yellow Chroma tarsi	67	23.4	1,35	<0.0001	18	50.6	1,7	0.0002
	Color-chart cere							
Color-chart tarsi	114	308.4	1,82	<0.0001	56	132.5	1,42	<0.0001
Yellow Hue cere	67	27.7	1,35	<0.0001	18	10.2	1,5	0.02
Yellow Chroma cere	67	3.46	1,35	0.07	16	28.6	1,5	0.003
	Color-chart tarsi							
Yellow Hue tarsi	67	27.2	1,35	<0.0001	16	0.11	1,5	0.76
Yellow Chroma tarsi	67	1.44	1,35	0.24	16	17.8	1,5	0.008

Table 2. Effects of age and sex on cere and tarsi coloration parameters in Montagu's and Marsh harrier control nestlings. Mixed model included individual nested within nest of origin as random effects. Sex effect could not be tested in Marsh Harrier due to low sample size. In Montagus' Harrier, sex effect was tested after age effect (sequential Type 1 effect).

Parameter	UV Chroma			Yellow Hue			Yellow Chroma			Colour Chart		
Species	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p
Montagu's Harrier	N=67									N=114		
Cere												
Age	1,35	17.5	0.0002	1,35	47.3	<0.0001	1,35	6.4	0.02	1,82	44.8	<0.0001
Sex	1,35	0.05	0.82	1,35	0.7	0.41	1,35	2.35	0.13	1,82	1.4	0.24
Tarsus												
Age	1,35	18.1	0.0001	1,35	26.2	<0.0001	1,35	1.1	0.30	1,82	78.2	<0.0001
Sex	1,35	0.03	0.87	1,35	1.42	0.24	1,35	1.0	0.32	1,82	0.3	0.58
Marsh Harrier	N=18									N=57		
Cere												
Age	1,7	0.25	0.63	1,7	0.01	0.97	1,35	11.8	0.01	1,42	36.9	<0.0001
Tarsus												
Age	1,7	0.18	0.69	1,7	0.49	0.51	1,35	8.9	0.02	1,43	35.5	<0.0001

Table 3. Effects of age and sex on cere and tarsus coloration parameters in Montagu's and Marsh harriers control nestlings. Mixed models were used including individual nested within nest of origin as random effects. Sex effect could not be tested in Marsh Harrier due to low sample size. In Montagu's Harrier, sex effect was tested after age effect (sequential type 1 effect).

Parameter	UV Chroma			Yellow Hue			Yellow Chroma			Colour Chart		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p
Montagu's Harrier												
Cere	N=231						N=333					
Age	1,131	25.9	<0.0001	1,131	139.1	<0.0001	1,131	17.3	<0.0001	1,235	210.4	<0.0001
Sex		2.47	0.12		1.71	0.19		0.23	0.63		0.10	0.75
UV-Treatment		10.3	0.002		3.47	0.06		2.32	0.14		5.12	0.02
Car-Treatment		0.40	0.53		0.65	0.42		0.45	0.50		3.13	0.08
Interaction		1.74	0.19		0.68	0.41		0.17	0.68		0.84	0.36
Tarsus	N=252						N=333					
Age	1,132	74.1	<0.0001	1,132	111.8	<0.0001	1,132	0.04	0.84	1,234	339.7	<0.0001
Sex		0.02	0.90		0.69	0.41		1.12	0.29		1.10	0.30
UV-Treatment		2.93	0.08		5.37	0.02		10.7	0.001		9.29	0.003
Car-Treatment		0.08	0.78		0.86	0.36		0.29	0.59		2.27	0.13
Interaction		0.86	0.36		0.03	0.87		0.12	0.37		0.51	0.48
Marsh Harrier												
Cere	N=92						N=188					
Age	1,52	0.49	0.49	1,49	22.9	<0.0001	1,52	9.67	0.003	1,140	92.9	<0.0001
Sex		7.84	0.007		3.98	0.05		0.06	0.80		7.66	0.006
UV-Treatment		6.37	0.01		0.78	0.38		0.04	0.84		0.64	0.42
Car-Treatment		0.02	0.88		1.09	0.30		0.64	0.43		7.89	0.006
Interaction		5.19	0.03		0.01	0.93		1.68	0.20		0.86	0.35
Tarsus	N=112						N=188					
Age	1,49	0.09	0.77	1,49	11.5	0.001	1,49	8.03	0.007	1,141	100.1	<0.0001
Sex		3.60	0.06		3.06	0.08		0.01	0.99		8.95	0.003
UV-Treatment		2.13	0.15		0.05	0.82		0.07	0.79		0.46	0.50
Car-Treatment		0.01	0.98		3.94	0.05		0.53	0.47		12.2	0.0006
Interaction		10.7	0.002		0.27	0.60		3.06	0.08		0.97	0.33

Table 4. Effects of species, sex and treatment on cere colouration (yellow hue, chroma and colour chart), tarsus coloration (yellow hue, chroma and colour chart) and UV colouration (cere and tarsus chroma) in Montagu's and Marsh harriers fledglings (only the last value was retained for all nestlings). A MANOVA was performed.

	Cere yellow colour			Tarsus yellow Colour			Cere & Tarsus UV		
	Wilk's	F	p	Wilks	F	p	Wilks	F	p
Species	0.46	16.1	<0.0001	0.53	12.1	<0.0001	0.82	5.45	0.007
Sex	0.88	1.83	0.16	0.92	1.15	0.34	0.93	1.88	0.16
Species*Sex	0.88	1.91	0.14	0.93	1.03	0.39	0.99	0.12	0.89
Treatment	0.55	3.15	0.002	0.55	3.07	0.003	0.73	2.83	0.01
Species*Treatment	0.61	2.59	0.01	0.61	2.46	0.01	0.82	1.69	0.13
Sex*Treatment	0.61	2.58	0.01	0.76	1.33	0.23	0.90	0.94	0.47
Species*sex*Treatment	0.63	2.37	0.02	0.91	0.68	0.67	0.92	0.97	0.43

Table 5. Effects of treatment on male and female growth rates in Montagu's and Marsh harriers. A MANOVA was performed on each sex and species, on the four independent growth parameters (wing and body weight growth rates, and wing and body weight asymptotic values).

	males				females			
Montagu's Harrier	N	Wilks	F	P	N	Wilks	F	P
	45				32			
Uv-filter		0.93	0.74	0.57		0.88	0.85	0.51
Carotenoid suppl.		0.83	1.88	0.13		0.94	0.43	0.79
Interaction		0.94	0.57	0.69		0.72	2.38	0.08
Marsh harrier	19				20			
Uv-filter		0.49	3.08	0.06		0.80	0.80	0.55
Carotenoid suppl.		0.85	0.51	0.73		0.67	1.62	0.23
Interaction		0.77	0.88	0.50		0.96	0.72	0.97

Figure legends

Figure 1.

a. Reflectance (%) spectra by the cere of a nestling harrier before (dashed line), and after (solid lines) UV-filter application during three consecutive days. The grey area represents the ultraviolet.

b. Reflectance (%) pattern of a nestling harrier in the spectrum range 300-700 nm. The grey area represents the ultraviolet.

Figure 2.

a. Logistic growth pattern between tarsi UV and yellow chroma (%) of a Montagu's Harrier control nestling. Symbols are proportional to sample size.

b. Relationship (significant) between tarsi yellow hue (nm) and tarsi UV chroma (%) of a Montagu's Harrier control nestling. Symbols are proportional to sample size.

Figure 3. Cere color parameters (yellow hue and chroma, and yellow color-chart) in nestlings at fledging age for both species, in relation to treatments. Male: solid bars; female: open bars. Sample size are indicated above histograms.

Figure 4.

Effect of treatments on growth curve modelling by treatment cohort for wing length, and for the two species and the two sexes.

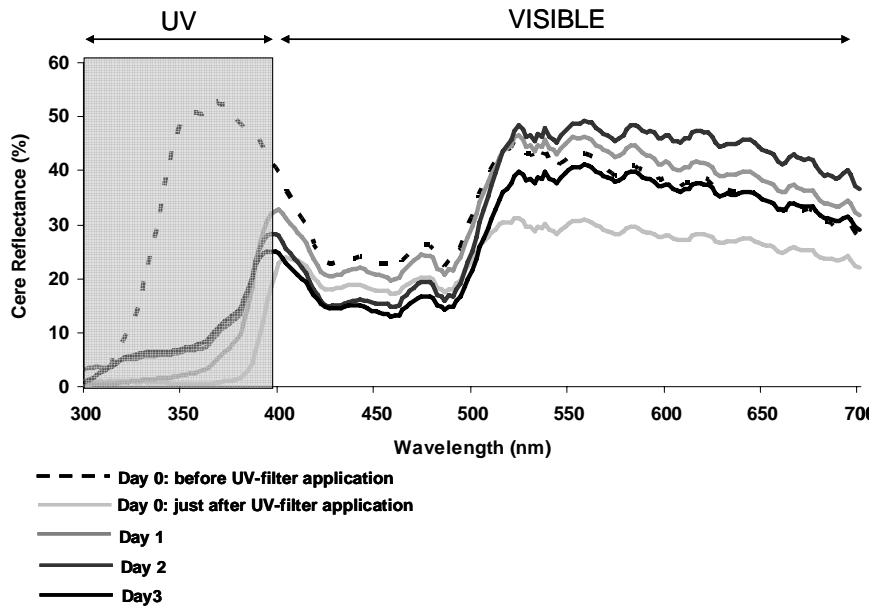
Figure 5.

Effect of treatments on individual growth parameters, estimated with logistic model for both wing length and body mass, and for the two species and the two sexes.

- a. Montagu's Harrier
- b. Marsh Harrier

Figure 1.

a.



b.

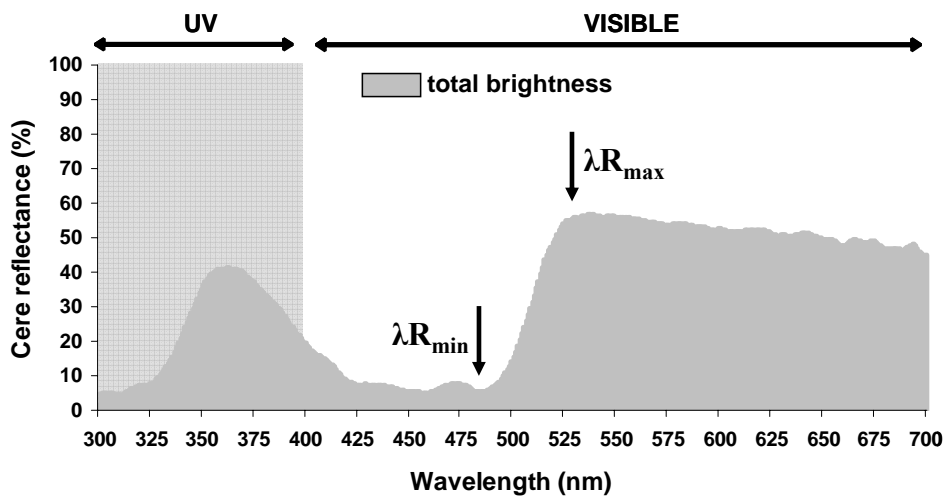
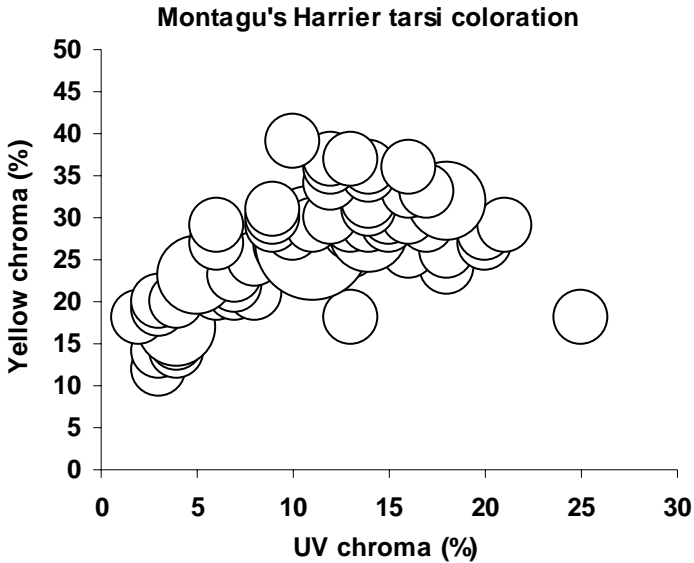


Figure 2.

a.



b.

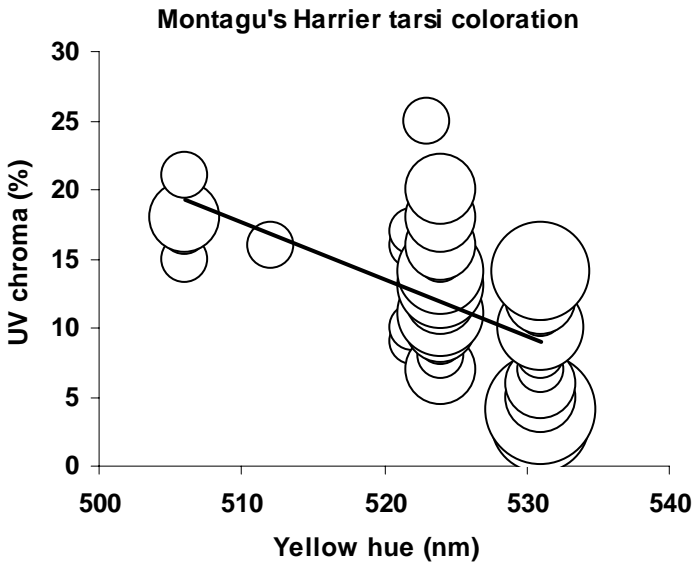


Figure 3.

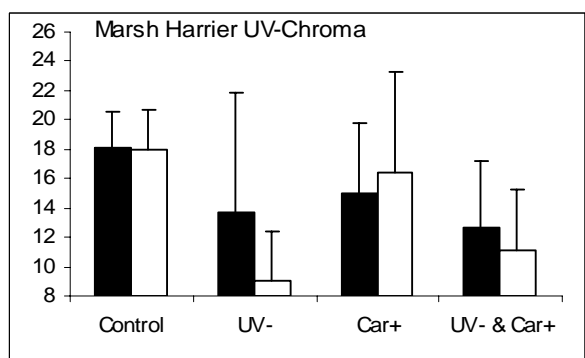
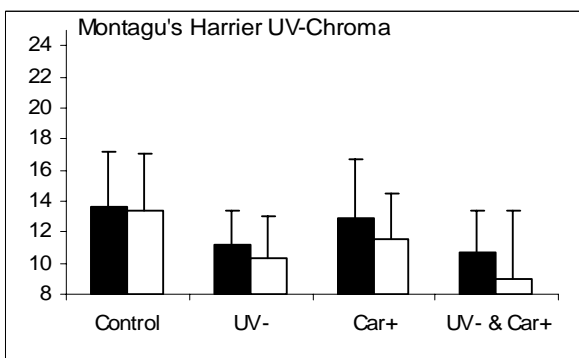
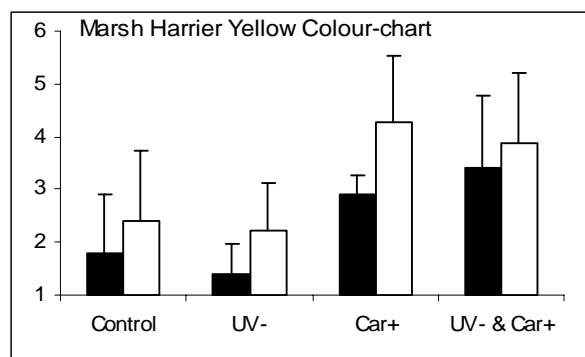
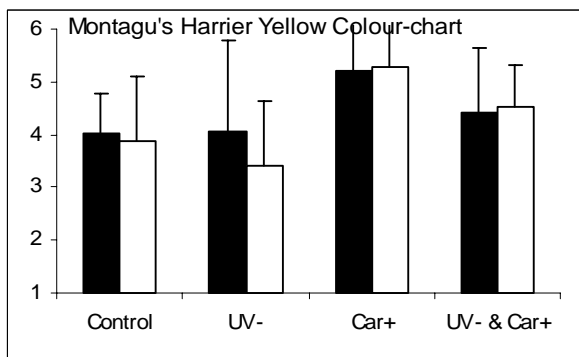
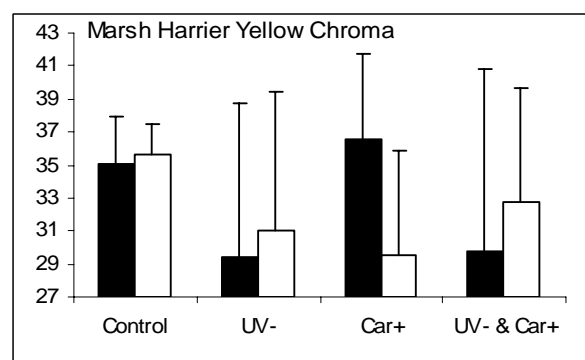
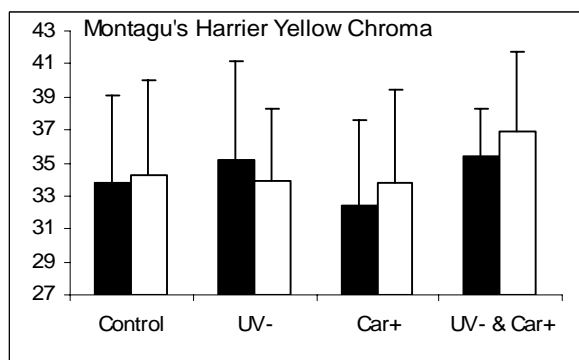
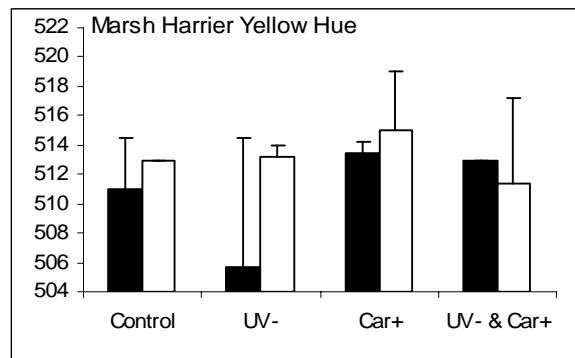
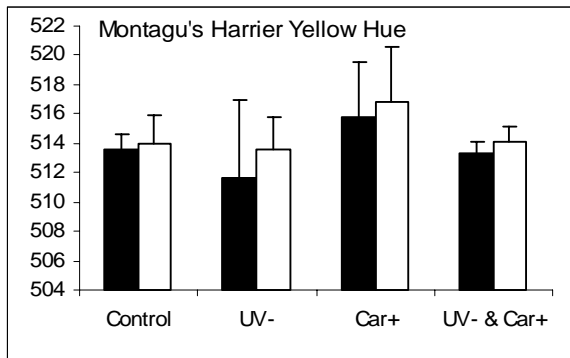


Figure 4.

a.

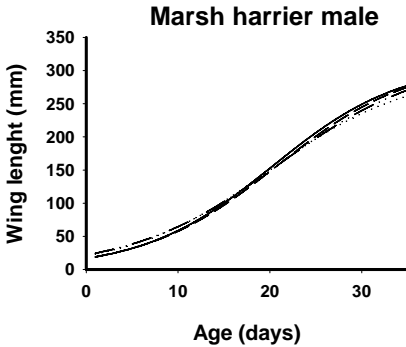
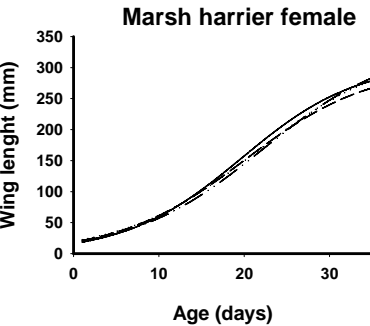
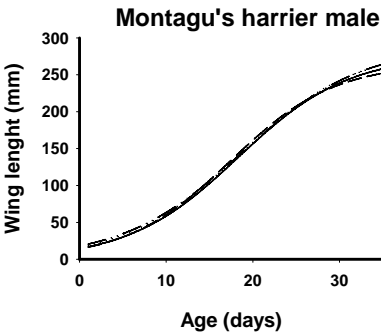
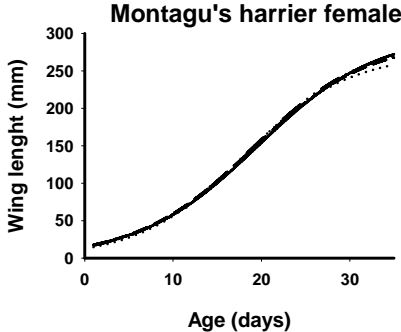
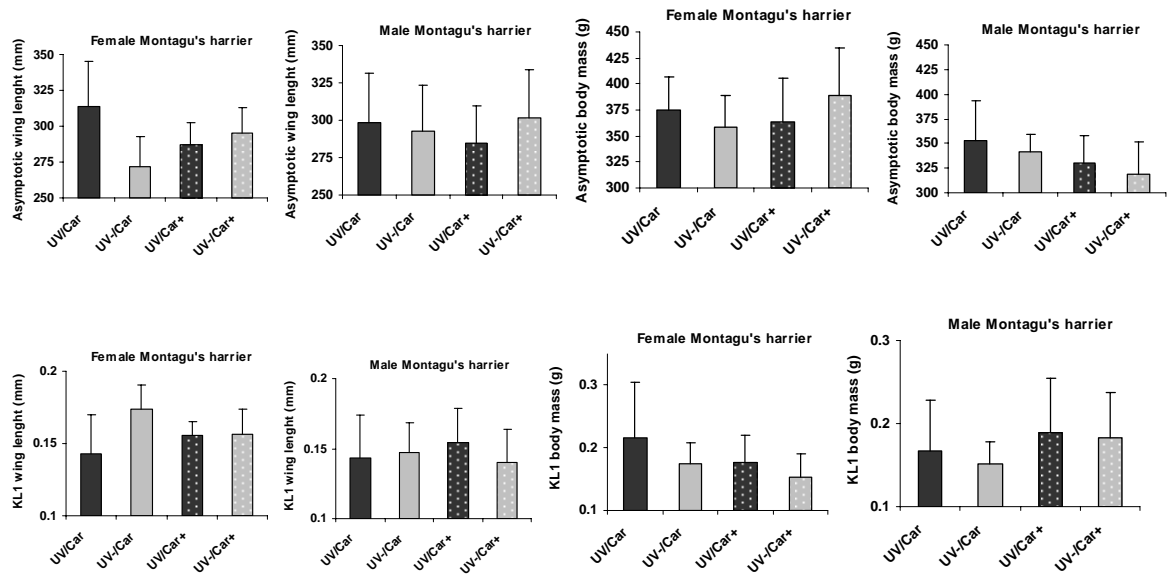
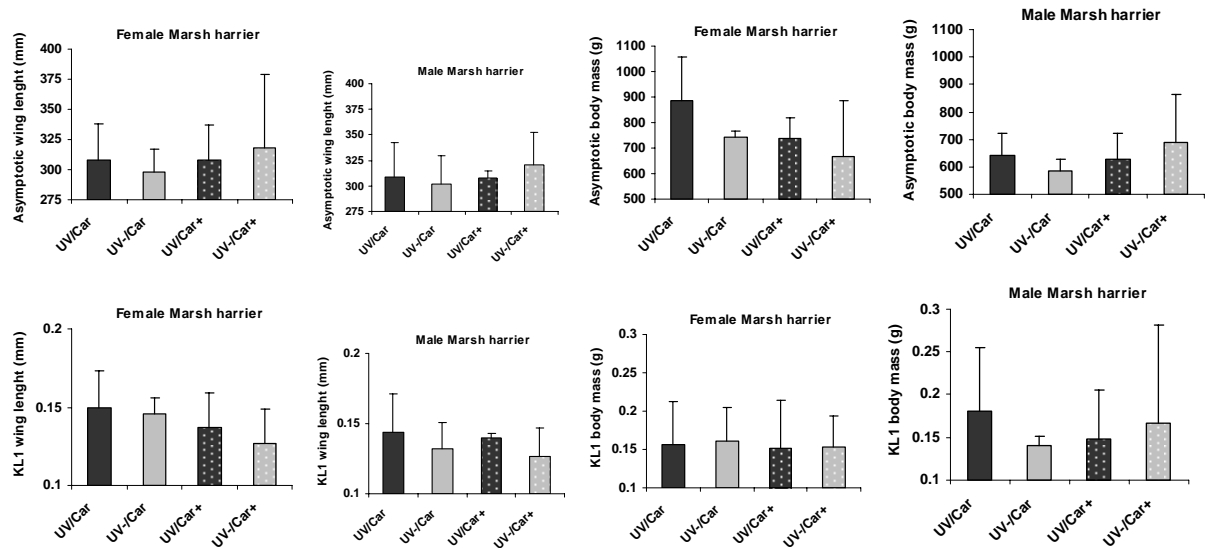


Figure 5.

a.



b.



Colored signal's functions in raptors

Within the framework of this thesis, I was interested in raptors' colored traits. More precisely, I tried to understand the potential functions associated with two types of coloured traits widely encountered in raptors, carotenoids-based (and which reflect in the ultraviolet), and melanin-based traits. I chose to study two close-related species of harriers, the Marsh (*Circus aeruginosus*) and the Montagu's Harrier (*Circus pygargus*), and I employed both empirical and experimental methods. Firstly, I assessed the origin and the maintenance of the plumage polymorphism existing within a population of Marsh Harrier. I described as precisely as possible the colour variations within this polymorphism, and then, I explored potential adaptive advantages according to different morphs expressed, and especially in males. I focused my research on the foraging efficiency, social dominancy and access to mate. Briefly, the plumage polymorphism existing within this population seems to be due to a very high density that would have generated the apparition of two alternative behavioural strategies within the gender male. The first one concerned males expressing a 'grey' morph, which was the most widespread in low density populations and which was related to solitary and territorial behaviour. The second one was related to the apparition of a 'dark' morph, female-like, for which males would be much more social, and would profit from the imitation of female's plumage, through conflict's reduction with 'grey' males. In addition, I also studied the potential functions of this polymorphism during a particular type of social relations existing in harriers, the group defence or "mobbing". I detected individual 'roles' within a typical sequence of mobbing, roles that are partially defined by individual morphs. Secondly, I analyzed the mechanisms of carotenoid-based traits' development, and I tested a potential function associated to the expression of those traits in harriers' chicks. More especially, I showed that harriers' nestlings express carotenoid-based traits early in life, but that they are limited for the access of carotenoids, primarily through the abundance of their principal prey-species, the common Vole. In addition, it appears that carotenoid-based traits of harriers' nestlings would be implied in the parent-offspring communication, and in particular, that the modification of their colour, either within ultraviolet or in yellow color. I involved consequences in term of parent feeding behaviour. The potential function associated with carotenoid-based traits of harrier nestlings, such as for example, within brood-communication framework, still remains to be accurately investigated.

Keywords: raptors, *Circus*, communication, coloured traits, functions, carotenoid, melanin, polymorphism, ultraviolet.

Fonctions des signaux colorés chez les rapaces

Dans le cadre de cette thèse, je me suis intéressée aux traits colorés chez les rapaces. Plus particulièrement, j'ai tenté de comprendre les fonctions potentielles associées à deux types de traits colorés chez les rapaces, les traits à base de caroténoïdes (et qui reflètent dans les ultraviolets), et les traits à base de mélanine, à travers l'étude du polymorphisme de plumage. Pour ce faire, j'ai choisi d'étudier deux espèces proches de busards, le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* et le Busard cendré *Circus pygargus* et j'ai employé des méthodes à la fois empirique et expérimentale. Dans un premier temps, j'ai tenté de comprendre l'origine et le maintien du polymorphisme de plumage existant au sein d'une population de Busard des roseaux, en tentant d'une part de décrire précisément les variations de coloration au sein de ce polymorphisme, et en m'intéressant d'autre part à l'existence d'éventuels avantages adaptatifs selon les différents morphes exprimés chez les individus, et en particulier les mâles, en terme d'accès aux ressources alimentaires, de dominance sociale et d'accès aux partenaires de reproduction. Très brièvement, le polymorphisme de plumage existant au sein de cette population semble être du à une très forte densité, qui aurait engendrée l'apparition de deux stratégies comportementales alternatives au sein du sexe mâle, la première étant la plus répandue dans les populations à faible densité et concernant des mâles exprimant un morphe 'gris', à tendance solitaire et territoriale, et la seconde concernant l'apparition d'un morphe 'sombre', de type femelle, pour lequel les mâles seraient beaucoup plus sociaux, et bénéficierait de l'imitation du plumage des femelles à travers la réduction des conflits avec les mâles 'gris'. Par ailleurs, j'ai également étudié les fonctions potentielles de ce polymorphisme au cours d'un type particulier de relations sociales existant chez les busards, la défense de groupe ou « mobbing ». Il apparaît des 'rôles' au sein d'une séquence de défense de groupe classique définis entre autre par les morphes exprimés par les individus. Dans un deuxième temps, j'ai analysé les mécanismes de développement, et j'ai testé une fonction potentielle associée à l'expression des traits à base de caroténoïdes chez les poussins de busards. Plus particulièrement, j'ai démontré que les jeunes busards expriment des traits à base de caroténoïdes dès leur plus jeune âge, mais qu'ils sont limités, en condition naturelle, pour l'accès aux caroténoïdes, et ce, essentiellement à travers l'abondance de leur espèce-proie principale, le campagnol. Par ailleurs, il semble apparaître que les traits colorés des jeunes busards seraient impliqués dans la communication parents-enfants, et plus particulièrement, que la modification de leur coloration, au niveau des ultraviolets ou du 'jaune' (i.e. caroténoïdes), entraîne des conséquences en terme de nourrissage, de la part de leurs parents. Il reste cependant encore à analyser plus en détail la fonction associée aux traits colorés chez les jeunes busards, comme par exemple au niveau de la communication entre jeunes d'une même nichée.

Mots clef: rapaces, Circus, communication, traits colorés, fonctions, caroténoïdes, mélanine, polymorphisme, ultraviolets.