THESE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE
L'UNIVERSITE LOUIS PASTEUR DE STRASBOURG

Discipline : Sciences du Vivant
Physiologie et Biologie des Organismes – Populations – Interactions

Présentée par : Pierre Legagneux

Compromis entre alimentation et risque de prédation chez les canards hivernants : une approche multi-échelles

Soutenue publiquement le 19 juillet 2007

MEMBRES DU JURY :

Directeur de thèse :	**Vincent Bretagnolle**, CEBC CNRS UPR 1934 Chizé
Co-directeur de thèse :	**René Groscolas**, DEPE Strasbourg
Rapporteur interne :	**Jean-Louis Gendrault**, ULP Strasbourg
Rapporteurs externes :	**Etienne Danchin**, UMR EDB CNRS/UPS Toulouse
	Robert G. Clark, Canadian Wildlife Service Saskatoon
Examinateur :	**Pierre Migot**, DER ONCFS Paris

En premier lieu, je tiens à remercier **Vincent Bretagnolle**, directeur de cette thèse, de quatre autres fut un temps, du laboratoire de Chizé maintenant et qui malgré tout a su trouver le temps de répondre à mes questions quand cela était nécessaire. Merci d'avoir lancé ce projet canards, de m'avoir fait confiance dès le début de cette entreprise et de m'avoir aiguillé vers d'autres aussi.

Parlons des autres donc qui ont apporté beaucoup à cette thèse,

Pablo Inchausti gracias por la ternura que nos diste,

Matthieu Guillemain des points communs entre nous y'en a pas mal, pourvu que ça dure

Jean-Patrice Robin de la bombe… de cheval que c'était… amicalement, B. Lapointe

Marc Théry « Ce fut bon comme un discours d'Yvon », Cheers my dear fellow.

René Groscolas, co-directeur administratif de cette thèse, merci pour avoir facilité les démarches administratives entre Chizé et Strasbourg tout au long de ces quatre années.

Merci aux membres du jury **Robert G. Clark**, **Etienne Danchin, Pierre Migot** & **Jean-Louis Gendrault** d'avoir accepté cette tâche et pour le temps consacré à juger ce travail.

Merci aux relecteurs d'articles : **Gilles Gauthier, Hannu Pöysä, Philipp Heeb, Timothée R. Cook, Tony Williams, Pascal Villard, David Pinaud, Marie Nevoux, Loic Hardouin, Matthieu Guillemain, Julia Stahl & Olivier Gimenez et aux relecteurs de la thèse : Aurélie Mélot, Cyril Eraud, Fredéric Bailleul, Matthieu Guillemain, Alexandre Villers, Loic Hardouin, Véronique Gosson, Marine Danek-Gontard, François Brischoux & Josette Legagneux**

Jean-Marie Boutin, Vincent Schricke, Mathieu Boos, Isabelle Badenhausser, Hervé Fritz & Charly Bost auront été de bons et sages conseils tout au long de ce travail… merci

Patrick Duncan, mon double …merci pour la liberté de vivre laissée dans ce labo et **Sylvie Houte** pour son soutien et son accueil chaleureux au début et ensuite et enfin et surtout sur tout.

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans le soutien financier du **WWF France**, de l'**Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage**, de l'**Université Louis Pasteur de Strasbourg**, de la **Région Centre**, de la **Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre** et du **FEDER**

Le projet et le travail de terrain n'auraient pas vu le jour sans la pugnacité des gestionnaires des sites et particulièrement **Jacques Trotignon** de la RN de Chérine qui a soutenu à bout de bras ce projet et s'est battu comme un cygne sur une paire de jumelle (ça veut dire beau diable en

Brennoux !), en baie de Seine merci à **Christophe Aulert** Delatébonière à Magny le désert, sans toi j'aurais jamais, non jamais fait tout ça, je crois pas…. et **Philippe Delaporte** pour m'avoir accepté sur ce bout de marais… sinon le coq court toujours !

François Bourguemestre, professeur es-canard, agitateur au service de la science, les canards te doivent tout, surtout ton acuité légendaire… merci aussi à **Jérôme Berton** et aux tontons flingueurs de Sennevault pour leur collaboration sans faille.

J'adresse également mes sincères remerciements à **Charles-Henri de Ponchalon, Emile Goyon & Valérie Giquel** de la FDC36 pour nous avoir aidé et donné les clefs du domaine ainsi qu'à tous les propriétaires d'étangs et les chasseurs de Brenne et de Baie de Seine qui ont participé volontairement à cette étude et l'on fait avancer à grands pas.

On en vient au plus plaisant, si si après coup, je vous jure que c'est le mieux : le terrain. Alors d'abord, il y a ceux qui durent longtemps, qui ont tout fait de A à Z comme **Franck Latraube** ou **Christine Blaize**… il y a beaucoup de vous là dedans. Merci à tous les autres qu'auront mis la main à la patte : **Emanuel Grossin, David Hemmery, Olivier Riquet, Julien Renet, Olivier Dehorter, Fanny Grandemonge**.

Douche froide : les longues heures passées devant la bino à compter, trier, déterminer, renverser, mesurer, rerenverser, tamiser, laver, essuyer, écarter, pilulier auront pu se faire grâce à l'aide de **Martine Duhart**, merci pour les dioptries ! et **Jérôme Fort**, compagnon de cellule (j'étais le geôlier) pendant trois ans, c'était midable comme toujours, bonne chance avec les mergules. Merci aussi à **Sébastien Fournier** et **Céline Arzel** pour leur aide et leur collaboration au niveau des ressources.

Et tout le personnel des réserves qui ont donné de leur temps pour compter, capturer et gérer les coups durs et pour que tout se passe dans la bonne humeur : **Eric Male-Malherbe, Joël Deberge, Tony Williams** (Bag a lux, Back in luck ou block a lock??) **William Leuleu, Pascal Provost, , Sebastien Petit, Nicolas Boileau, Julien Gonin, Frédéric Corre & Jérôme Gautier.**

Aux pilotes de lignes : **Benoit Van Heck**, **François Lassort** & **Gilles Guédon**

La familia buena : **Mimama** toujours là**, JP & MC** (ça marche ?); The Rostagno team (**Daniel, la Gringa, Sofia, Sebas y Mathias**) tiene su historia et enfin **Elise & Benoit** pour que les C.I.J.O.C. revivent… et **Zazou** aussi

Aux amis d'avant, toujours présents : **JS Caro & Louise, Nico, Guigo Karine & Ezekiel, Pinot noir & Alasné, Jean-Louis & Nico**

Alexandre Millon, Loïc Hardouin & Cyril Eraud …bon maintenant on parlera d'un avant et d'un après SERL 2005 (melonement votre)… mais l' important c'est l'arrose … de l'apéro, là j'y pense…

The girls **Véro, Marie, Coraline, Vali, Hélène, Carole & Camille (il), Diane, Mah ricochet, Annie** (c'est bien beau de classer par sexe d'accord, mais **Louis**, **Simon et Alphonsine**, je les case où alors ???**)**

Loran & Julie & Antoine & Théodore *Elezione, trapola per Coglioni*…**Alain & Véro** *Viva Kim Jong-il*

On avait commencé en 2003 par « *Chizéens, tiens la bien* » un hymne profondément intellectuel dédié à la gloire du CEBC avec **Miches à ailes** (bon vent), **Fred Bailleul** & **Timothée Romuald Cook**, merci pour ce DEA mémorable et pour la suite qu'on s'est jamais lâché. Du DEA me restera aussi **Marie Bourjade**, **Olivier Scher, Céline Lebohec**, **Godefroy Devevey & Marion Nicolaus**

Depuis, Chizé évolue et 5 ans à bord de ce labo m'ont permis de côtoyer trop de gens pour ne pas en oublier aussi pardonnez moi cette offense. Le gars **Brischoux**, toujours là, on s'ra jamais vieux même si toi… tu l'es déjà ! **David & Roger** the stud masters**, Marine**, **Alex & Mira, Marie & Rodolphe, Simon & Marion, Gwen, Amélie, Maud & Loran, Pierre Tabel** (à Mouton, béhhh)**, Pascal Vicelard, Seb & Cécile, les Cha, les Noun, les Lormée, Fred Lagarde, Dodo & Yannick, Fred A, Adam & Bori, Robertschauds, Jey, Jérôme, Thomas, Cécile & Audrey & Audrey, Stéphane, Léo, Pierre-Yves, Chouchen, Ghislain, Yohann, Bertrand, Simon, Mathieu** alias Joe la glande, **Evelyse & Martine** : mes douceurs du matin, **Jacquotte, Guy, Colette & Stéphanie** : mes douceurs des couloirs !

Nadine & Noël Guillon, Christophe Kyo, Patrice 2nis, Kévin Frugier & Gérard Forestier auront donné de leur personne et de leur ingéniosité pour aider à la mise en place de différents protocoles.

Merci à **Christophe Coiffet** & **Micheline Denouzilière** pour conforter le lien social du labo à travers des mets gastronomiques jamais égalés

Aux musiciens qui m'ont supporté tout du long: Juan Carlos Caceres, Pata negra, Pedro Soler, Django, Gotan, St Germain, Bireli, Les têtes raides, Carlos Gardel, Mercedes Sosa, Lhasa, Jamait, Zaragraf, Les fils de Teupuh, Joyet, Gérard Morel, Les ogres, les blérots de R.A.V.E.L., les hurlements, Yann Tiersen, Skatalites, orange street, John Buttler Trio, Les Wriggles, Dick Annegarn, M. Booggaerts, Sanseverino, B. Fontaine, Les fabulous motivés, Taraf Borzo, Soledad Bravo, Tony Gatlif, M, Eric Sati, Prokofiev, les VRP, 32 de mayo, Bob, Tiken, Bobby Lapointe, Bourvil, pleins de Georges (Moustaki, Brassens, Brel, Féré, Barbara, Larcenet…), Lenni Cohen, Dylan, Paco Ibañez, Herbie Hanncock, Atahualpa Yupanqui, T.Y.A., LedZep, mais pas los paquistanos désolé **Dudu** j'ai pas pu ! Merci enfin à **Sophie Ricochon** pour avoir participé à ce mensonge qui dure depuis un an entre l'ANPE et la Fac …

Le canard se précipita hors de la mare en caquetant. Mais malgré tous ces efforts, le loup courrait trop vite, le voilà qui approche de plus en plus, il le rattrape s'en saisit et l'avale d'un coup.

Pierre et le loup, Prokofiev 1936

A Mimi et Jojo, toujours…

Avant-propos

Cette thèse s'appuie sur la production d'articles scientifiques, rédigés pour des revues internationales. Par souci de clarté et de lisibilité à la fois pour les scientifiques et les gestionnaires, la présentation est scindée en deux parties : l'une en français, présentant un résumé des principaux résultats de ce travail et l'autre en anglais regroupant l'ensemble des articles écrits tout au long de ces quatre années mais surtout la dernière ! Les articles sont numérotés en chiffres romains et seront appelés dans la première partie.

Cette première partie n'est pas une traduction en français des articles mais plutôt une histoire à part entière agrémentée de quelques résultats, ne figurant pas dans les manuscrits, reliant les différents thèmes abordés. Celle-ci resitue le travail dans un cadre scientifique plus général et aborde les méthodologies employées ainsi que des résultats discutés à la fois du point de vue de l'écologie comportementale et de la biologie de la conservation. Ceci a pour but de présenter les perspectives de ce travail et de formuler des propositions de gestion des espaces naturels et plus particulièrement des zones humides.

Table des matières ou Sommaire

I. Introduction.....1
1. Cadre théorique et conceptuel.....2
1.1 La théorie de l'approvisionnement optimal… 3
1.2 … une approche coûts/bénéfices..... 4
1.3 … dépendante de l'échelle spatiale considérée ? 5
2. Les canards de surface : un modèle pour tester les compromis entre alimentation et risque de prédation à plusieurs échelles spatiales et biologiques 6
2.1 Les systèmes anthropisés..... 6
2.2 Consommation sur une ressource cryptique 8
2.2.1 Adaptations..... 8
2.2.2 Besoin d'information(s) 9
2.2.3 Décision d'exploiter ou de quitter un patch.....10
2.3 Consommation sur une ressource non renouvelée.....10
3 Structure et problématique de la thèse.....12
3.1. Quantification des ressources alimentaires utilisées par les canards.....12
3.2. Compromis à différentes échelles spatiales 13
4 Caractéristiques du modèle d'étude 15
II. Méthodologie 17
1. Des sites contrastés 18
2. La guilde des canards en hiver 21
2.1 Capture et télémétrie.....22
2.2 Régime alimentaire 24
3. Quantification de la banque de graines disponible.....26
3.1. Méthodologie générale 26
3.2 Les différentes unités échantillonnées 27
3.2.1 Les mares 27
3.2.2 Les prairies humides et sub-halophiles.....28
3.2.3 Les étangs de Brenne 28
III. Résultats commentés 29
1 Un régime alimentaire sélectif ? 30
2 Déplétion des ressources.....35
3. Ressources et gestion des milieux 38

4. Densité critique compromis à l'échelle du patch 41
5. Utilisation de l'espace compromis à l'échelle des sites 47
6. Influence de la chasse sur l'émigration et la survie compromis à l'échelle des sites 53
7. compromis à l'échelle du cycle migratoire 62
IV. Discussion Générale & Perspectives 64
1. Discussion générale 65
1.1 Décisions à l'échelle du patch 66
1.2 Décisions à l'échelle du site d'alimentation 66
1.3 Capacité d'accueil à l'échelle du site d'hivernage 67
1.4 Quelle est l'importance de l'hiver à l'échelle du cycle migratoire et du cycle de vie ? 69
2. Perspectives 72
2.1 Perspectives de recherche 72
2.1.1 Prendre en compte la consommation de graines par les canards dans les études botaniques 72
2.1.2 Comprendre les mécanismes liés à la dispersion de naissance 72
2.1.3 Tester l'existence de l'information publique influençant les décisions alimentaires. . 74
2.2 Perspectives pour la gestion 76
2.2.1 Les Ressources 76
2.2.2 La Chasse 77
V. Références 79

VI. Manuscrits numérotés de I à X

VII. Participation à des colloques nationaux et internationaux

I. Introduction

1. Cadre théorique et conceptuel

Une stratégie comportementale est un acte ou une séquence d'actes qu'un animal réalise en réponse à une situation donnée (Harvey 1994). On peut alors distinguer les stratégies où l'**aptitude phénotypique**[1] (*fitness*) est indépendante de la fréquence des autres stratégies de la population considérée et les stratégies où l'aptitude phénotypique est fréquence-dépendante.

Comprendre pourquoi certaines stratégies sont maintenues par sélection naturelle à l'intérieur d'une population et pourquoi d'autres sont éliminées constitue une question phare de l'écologie comportementale, qui incorpore le cortège théorique de l'écologie évolutive (Danchin et al. 2005).

Répondre à ces questions présuppose que la sélection naturelle agit de manière à optimiser ces stratégies, impliquant une maximisation de leur valeur sélective. Si les individus d'une population ont été soumis aux mêmes pressions de sélection durant une période assez longue, seuls les génotypes les mieux adaptés se maintiendront dans cette population, la sélection naturelle agissant comme un filtre favorisant les individus optimaux. Pour qu'un comportement soit considéré comme optimal, les modèles théoriques doivent prendre en compte i) les choix que doit faire l'animal (par exemple le type de proie) ; ii) ce qui doit être maximisé (par exemple le taux de gain d'énergie) et iii) les contraintes (par exemple la taille de la bouche ou la vitesse de recherche) (Krebs & Davies 1997).

La variabilité interindividuelle suppose qu'il existe une gamme de décisions comportementales possibles au sein d'une population en réaction à une situation identique donnée. Ces différences se montrent tellement importantes qu'elles sont aussi prises en compte pour comprendre l'écologie des populations (Lomnicki 1980, 1988 ; Clutton-Brock 1988; Newton 1989; Goss-Custard 1996; Sutherland 1996).

Les ressources alimentaires agissent comme le facteur prépondérant qui limite la taille des populations dans la plupart des systèmes (Lack 1966 ; Martin 1987 ; Sinclair 1989 ; voir revue dans Newton 1998). Afin de trouver leurs ressources, la manière dont les individus vont sélectionner les habitats disponibles et les utiliser sera fonction de leurs besoins internes, morphologiques (taille) ou physiologiques (énergie allouée à la maintenance ou à la reproduction notamment). Les animaux s'alimentant de manière optimale devront gérer au mieux leur balance énergétique et l'utilisation de leurs réserves (Cuthill & Houston, 1997).

[1] Aptitude phénotypique : capacité d'un phénotype à produire des descendants viables au sein d'une même population (Danchin et al. 2005).

1.1 La théorie de l'approvisionnement optimal…

Admettre que la maximisation du comportement d'alimentation est associée à une meilleure aptitude phénotypique (Stephens & Krebs 1986) place l'écologie alimentaire comme une sous-discipline de l'écologie évolutive (Brown 2000).

La théorie de l'approvisionnement optimal (*Optimal Foraging Theory*) prédit que les individus auront tendance à maximiser leur taux net de gains énergétiques en augmentant le rapport bénéfices/coûts. Cette théorie permet d'expliquer ou de prédire le comportement alimentaire d'un individu dans son habitat (Mac Arthur & Pianka 1966 ; Emlen 1966 ; Charnov 1976). Amendée par Stephens & Krebs (1986), elle permet aussi d'émettre des prédictions sur la taille ou le nombre des proies sélectionnées (e.g. Meire & Ervynck 1986 sur l'huîtrier pie *Haematopus ostralegus*), et sur le temps de résidence optimal dans un **patch**[2] (e.g. Kacelnik 1984 sur l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*). Dans le cadre de cette analyse, les coûts classiquement considérés sont la prédation (qui se traduit, outre par une certaine probabilité de mourir, par le coût temporel des comportements de vigilance vis-à-vis du prédateur) et la compétition inter et intra-spécifique. Cette dernière, repose sur deux mécanismes différents : l'interférence et la déplétion des ressources (Goss-Custard 1980; Sutherland 1996 ; voir également les paragraphes suivants p.9-10).

Les individus devant s'alimenter vont alors devoir prendre des décisions. La capacité à prédire les décisions que les individus vont prendre en réponse à des questions telles que « où se nourrir ?», « de quoi ?» et « pendant combien de temps ?» est donc une des composantes fondamentales pour comprendre les traits d'histoires de vie des individus et leurs implications dans le taux d'accroissement des populations (Stearns 1992). Ainsi, l'exploitation des ressources alimentaires par les organismes place l'individu face à un ensemble de choix concernant l'habitat, le type de patch à exploiter (qui varie suivant la distribution des proies), le type de proies et enfin à quel moment les rechercher (Stephens & Krebs 1986). Pour l'exploitation d'une même ressource, les différentes stratégies d'approvisionnement alimentaire sont donc ajustées selon des critères spatio-temporels.

[2] Le mot "**patch**" sera utilisé dans tout ce document au sens de Arditi & Dacorogna (1988) : « un patch est une surface (ou volume) bien délimitée, dans laquelle la ressource est uniformément distribuée, et sans nourriture dans les environs immédiats ». Ce terme peut être traduit par « parcelle » en français (Giraldeau 2005)

1.2 … une approche coûts/bénéfices…

Si les comportements d'acquisition et d'allocation des ressources sont principalement fonction de l'abondance, de la distribution (pouvant se traduire par une accessibilité différente) et des spécificités des ressources, d'autres paramètres vont influencer l'utilisation d'un patch. Brown (1988) propose trois coûts majeurs pouvant contrebalancer les bénéfices apportés par la proie, et ainsi prédire pour quelle densité critique (d_c : Sutherland & Anderson 1993) un individu décide d'abandonner un patch pour un autre, selon la théorie appelée de la « valeur marginale » (Charnov 1976).

Selon cette théorie, un individu exploitera un patch jusqu'à ce que les bénéfices de l'acquisition des ressources (H) soient équivalents aux différents coûts pouvant s'appliquer. Brown (1988) proposa trois types de coûts liés : i) à l'énergie engagée (C) ; ii) au risque de prédation (P) ; et iii) aux possibilités d'échec (MOC : *Missed Opportunity Costs*) lors de la recherche de nourriture. La densité résiduelle de ressources ou ***Giving Up Density* (GUD),** mesurée après exploitation par un ou plusieurs individus, résulte des coûts et bénéfices rencontrés. Cette GUD s'obtient lorsque H = C + P + MOC.

Le temps passé à rechercher et capturer une proie et les possibilités d'échec (MOC) constituent un coût classiquement inclus dans la théorie de la valeur marginale (Charnov 1976 ; voir aussi Parker & Stuart 1976 ; Sutherland 1996 ; Giraldeau & Caraco 2000) qui se mesure à travers le temps écoulé avant tout gain énergétique lors de l'exploitation d'un patch. L'énergie engagée dans la recherche alimentaire (C), quant à elle, va dépendre des besoins (énergétiques) propres aux consommateurs. Alors que C et MOC, coûts reliés à la balance énergétique des individus, vont pouvoir moduler les décisions d'utilisation d'un patch, la plupart des études se sont pourtant focalisées sur le risque de prédation (P). En effet, la **prédation** constitue, à travers la mortalité induite, un coût affectant directement l'aptitude phénotypique des individus (notamment la survie). Une augmentation du risque de prédation peut se traduire par un évitement des patchs risqués (e.g. Oyugi & Brown 2003 ; Brown & Kotler 2004 ; Kotler et al. 2004), ou une augmentation des comportements de vigilance (Bednekoff & Lima 1998). L'évitement du risque de prédation peut alors entraîner des coûts énergétiques (Abrahams & Dill 1989 ; Lima 1998 a,b) affectant la croissance des individus (Killen & Brown 2006). Le risque de prédation (et/ou le dérangement associé) peut induire chez les consommateurs une désertion partielle voire totale d'un site ou d'un patch (Lima & Dill 1990 ; Houston 1993 ; Madsen 1995).

Ainsi, la quantité de ressources à acquérir et à allouer va résulter d'un compromis entre les bénéfices et les coûts associés (Cuthill & Houston 1997). Les prises de décision qui interviennent dans ce type de compromis peuvent être gouvernées par la prise de risque de chaque individu ('*risk-prone vs. risk averse*' ; Stephens & Krebs 1986). Ces choix peuvent être

modulés en fonction de la qualité individuelle. Si un individu a le choix entre deux habitats dont le plus riche en nourriture est aussi le plus exposé à la prédation, un individu avec des réserves énergétiques importantes aura tendance à choisir l'habitat le plus sûr au détriment de son taux d'ingestion, alors que la situation inverse est attendue pour un individu ayant peu de réserves (Giraldeau & Caraco 2000).

1.3 … dépendante de l'échelle spatiale considérée ?

Nous avons vu au début de cette introduction que les comportements à une échelle individuelle pouvaient influencer la densité de la population concernée (Lomnicki 1980). Les décisions individuelles d'acquisition des ressources vont, le plus souvent, être prises à une échelle spatiale restreinte (i.e. au niveau du patch ou de l'habitat). Ces décisions sont pressenties pour avoir des répercussions sur la distribution et la qualité des ressources à une échelle spatiale plus importante affectant les populations.

La caractéristique fondamentale des ressources réside dans l'hétérogénéité de leur distribution ou de leur qualité, à la fois dans l'espace et dans le temps (Li & Reynolds 1995 ; Sparrow 1999 ; Wiens 2000). L'hétérogénéité spatiale de l'abondance des ressources va guider l'effort de recherche alimentaire du consommateur sur les patchs les plus profitables, i.e. les plus riches (Valone & Brown 1989 ; Sutherland & Anderson 1993 ; van Gils et al. 2004). L'hétérogénéité des ressources se retrouve à différentes échelles spatiales. Les individus peuvent ainsi être capables de détecter à une fine échelle la présence de micropatchs à l'intérieur d'un même habitat (Klaassen et al. 2006a), ou bien à une échelle plus grande d'effectuer des prises de décisions au niveau du type d'habitat (Aebischer et al. 1993 ; Anderson et al. 2005 ; Pinaud & Weimerskirch 2007).

Selon le niveau trophique auquel on se place, une ressource pourra être considérée comme un consommateur à un échelon trophique inférieur. La distribution des prédateurs sera donc elle aussi hétérogène (Sparrow 1999) ce qui montre bien l'importance de l'échelle biologique et spatiale considérée.

Depuis le début des années 1980, la prise en compte de l'échelle spatiale et temporelle s'est révélée indispensable pour comprendre les comportements individuels en fonction des contraintes environnementales (e.g. Johnson 1980; Wiens 1989; Levin 1992; Saab 1999) afin de déterminer l'échelle appropriée pour observer ces réactions. Les approches multi-échelles (hiérarchiques) permettent d'observer les réponses comportementales des animaux face à leur environnement selon une échelle spécifique (Lima & Zolner 1996). Cependant, comme l'ont souligné Johnson et al. (2002), peu d'études sont parvenues à stratifier les comportements observés ou l'utilisation des habitats en fonction de l'échelle où ces comportements avaient lieu.

A notre connaissance, ces études multi-échelles se sont focalisées sur les ajustements des individus en fonction de l'hétérogénéité des ressources (e.g. Pinaud & Weimerskirch 2007 ;

Klaasen 2006), mais peu aux compromis entre alimentation et risque de prédation à différentes échelles spatiales (Johnson et al. 2002 ; Frair et al. 2005). Ces deux études ont porté sur les mouvements, à différentes échelles spatiales, de grands herbivores : le Caribou *Rangifer tarandus caribou* (Johnson et al. 2002) et le cerf élaphe *Cervus elaphe* (Frair et al. 2005) en fonction des ressources et d'un prédateur : le loup *Canis lupus*. La prise en compte de ces deux compartiments (ressources et prédation) permet d'expliquer les décisions comportementales en fonction de l'échelle considérée ce qui implique l'existence de compromis échelle-dépendants.

Notre étude s'inscrit dans un tel contexte, c'est pourquoi nous nous sommes intéressés aux stratégies comportementales liées au compromis entre alimentation et risque de prédation à différentes échelles spatiales. Nous devions pour cela disposer d'un système où les ressources d'une part et le risque de prédation d'autre part soient clairement identifiables en fonction de l'espèce étudiée.

2. Les canards de surface : un modèle pour tester les compromis entre alimentation et risque de prédation à plusieurs échelles spatiales et biologiques

Les canards de surface (*Anas sp.*) présentent la particularité d'effectuer d'importants mouvements (notamment de migration et de recherche alimentaire) et d'être soumis à une forte pression de prédation, principalement en hiver, à travers la chasse. Ils sont également étroitement dépendants des activités humaines qui agissent sur la modification, la réduction et la gestion des milieux (Duncan et al. 1999). La question centrale qui sera donc abordée tout au long de ce travail est la suivante :

La gestion du compromis entre acquisition des ressources et risque de prédation dépend-elle de l'échelle spatiale ?

Notre système comporte des spécificités (influence des activités humaines : chasse et gestion : consommation sur une ressource cryptique non renouvelée), que nous allons aborder maintenant.

2.1 Les systèmes anthropisés

Hormis les coûts classiquement listés dans un système naturel (i.e. voir précédemment), ceux induits par l'action plus ou moins forte de l'homme sur la quasi-totalité des écosystèmes sont également à considérer. Si l'ensemble de la planète est touché par le réchauffement

climatique (e.g. Vitousek et al. 1997) qui peut avoir des effets sur la dynamique des populations de certaines espèces (Visser et al. 1998 ; Barbraud & Weimerskirch 2001 ; Jenouvrier et al. 2005), d'autres actions anthropiques vont se manifester plus directement sur les populations ou les habitats qu'elles utilisent. En effet, certaines activités humaines vont être associées par les animaux à un risque de prédation (Frid & Dill 2002). Il pourra se manifester soit directement, à travers la mortalité induite par la chasse ou la pêche (e.g. Burnham & Anderson 1984 ; Coltman et al. 2003 ; Myers & Worm 2003 ; Hutchings 2004), la circulation routière (Forman & Alexander 1998) ou l'empoisonnement (e.g. Swan et al. 2006), soit indirectement, à travers l'introduction d'espèces invasives (Park 2004) ou le dérangement associé aux activités humaines (Madsen & Fox 1995 ; Madsen 1998a,b ; Tamisier et al. 2003 ; Blanc et al. 2006). Les activités anthropiques comme le changement d'usage des sols ou la réduction de certains espaces peuvent conduire, notamment à travers le morcellement de l'habitat ou le changement des pratiques agricoles, à une modification spatiale des zones exploitables par les consommateurs naturels (Ewers & Didham 2006 ; Kokko & Lopez-Sepulcre 2006). Ceci peut aboutir à la diminution de la taille de certaines populations, notamment dans les agrosystèmes intensifs (Fuller et al. 1995 ; Chamberlain et al. 2000 ; Vickery et al. 2001 ; Inchausti & Bretagnolle 2005), ou à l'inverse à l'explosion démographique d'espèces comme c'est le cas pour l'oie des neiges *Chen caerulescens* au Canada par exemple, qui bénéficie de l'augmentation des surfaces cultivées (e.g. Gauthier et al. 2005).

De nombreux travaux ont étudié l'effet du dérangement induit par l'homme et ses activités au niveau individuel (voir les revues dans Madsen & Fox 1995 ; Tamiser et al. 2003 ; Blanc et al. 2006). On distingue généralement deux grandes catégories. Premièrement, les conséquences peuvent être d'ordre physiologique notamment à travers une augmentation du taux de corticostérone, l'hormone du stress. Il a été montré, par exemple, que la pratique de sports d'hiver augmentait le taux de corticostérone chez les grands tétras *Tetrao tetrix* (Arlettaz et al. 2007). La fuite face au dérangement induit également une dépense énergétique importante (Tamisier et al. 2003 ; Duriez 2003) ce qui peut induire une condition corporelle dégradée. Il a ainsi été montré que le dérangement (parapentes dans ce cas) induisait une diminution de la masse corporelle et des réserves lipidiques chez des femelles de chamois *Rupicapra rupicapra* (Schnidrig-Petrig 1998 dans Blanc et al. 2006).

Deuxièmement, les conséquences peuvent se traduire par des réactions comportementales. La réaction la plus souvent mise en évidence est la fuite face au dérangement ce qui provoque une concentration des individus dans les zones refuges (le plus souvent au sein de réserves, en réaction à la chasse, e.g. Cox & Afton 1998). Par exemple, la distance de fuite est positivement corrélée au niveau de dérangement (éco-tourisme, chiens, densité humaine) chez les gazelles *Gazella gazella gazella* (Manor & Saltz 2005). On peut également noter une augmentation du comportement de vigilance, ce qui peut induire des

budgets-temps différents et une diminution du temps passé en alimentation. Ceci a été décrit chez le grizzly *Ursus arctos horribilis* où l'alpinisme entraînait une diminution de 53% du temps consacré à l'alimentation (Don White et al. 1999). Les individus qui s'alimentent sur des zones pauvres vont être plus susceptibles au dérangement et vont quitter leur zone d'alimentation plus précipitamment (Frid & Dill 2002) avec une GUD plus importante (Gill et al. 1996, 2001).

En contrepartie à ces contraintes imposées par les activités humaines sur les animaux, de nombreux espaces sont gérés à des fins de conservation (e.g. les réserve naturelles et les parcs nationaux). Sur ces sites, les gestionnaires vont mettre en œuvre des politiques de gestions adaptées aux exigences écologiques des espèces à sauvegarder. Le défi des gestionnaires de ces sites est d'assurer aux espèces des ressources et une tranquillité suffisantes afin que les animaux puissent réaliser leur cycle de vie. Ceci place les gestionnaires dans le même compromis : comment maximiser les ressources d'un site et limiter à la fois le dérangement et le risque de prédation à l'intérieur d'un espace limité ?

Pour pouvoir aborder cette question, il faut connaître les besoins et les particularités écologiques (alimentaires par exemple) des espèces visées. Nous allons maintenant nous focaliser sur les contraintes alimentaires qui s'appliquent aux canards de surface en zone d'hivernage, période durant laquelle ils se nourrissent de proies cryptiques non renouvelées.

2.2 Consommation sur une ressource cryptique

Dans de nombreuses situations naturelles, la quantité et la qualité des patchs sont inconnues avant toute exploitation. Ceci est particulièrement le cas lorsque les proies sont cryptiques ou cachées (recouvertes). Afin de faire face à cette contrainte supplémentaire, les individus présentent différentes adaptations au niveau individuel ou social.

2.2.1 Adaptations

Pour s'alimenter de proies cryptiques, les prédateurs ont développé différentes adaptations morphologiques et comportementales leur permettant de les détecter et de les ingérer.

Les prédateurs utilisant la vision pour repérer des proies cryptiques doivent percevoir certaines discontinuités (contrastes) dans la couleur ou la texture entre la proie et le substrat, ou bien reconnaître des caractéristiques inhabituelles présentes sur le substrat (Endler 1978,1981 ; Théry & Casas 2002 ; Ruxton et al. 2005 ; Cuthill et al. 2006). D'autres espèces ont développé des adaptations morphologiques. La tête de certains serpents marins par exemple est profilée de

manière à atteindre et extirper des poissons anguilliformes se trouvant à l'intérieur des récifs (Voris & Voris 1983) ou encore la longueur des becs des espèces de limicoles est adaptée au type de proies recherchées (Barbosa & Moreno 1999).

L'adaptation peut aussi revêtir un caractère comportemental (bien que lié à des contraintes morphologiques). Par leurs comportements, certaines espèces vont pouvoir extraire les proies cachées dans le substrat. C'est le cas par exemple des canards de surface qui après avoir prélevé de la vase dans leur bec vont la filtrer à travers leurs lamelles afin d'en extraire les graines et les invertébrés (Géroudet 1959 ; Nudds et al. 1994 ; Guillemain et al. 2002a).

2.2.2 Besoin d'information(s)

Lorsqu'un animal grégaire change d'habitat, il va interagir directement avec son environnement pour acquérir une information « privée » (i.e. propre, autrement dit acquise par lui-même) sur celui-ci, et « publique » (ou « sociale ») à travers le comportement de ses congénères (Dall et al. 2005). Les autres membres du groupe vont alors pouvoir lui procurer ces informations à l'aide de différents procédés (Bradbury & Vehrencamp 1998 ; McGregor 2005) pouvant être catégorisées comme des signaux élaborés ou non intentionnels (Danchin et al. 2004 ; Dall et al. 2005).

Se nourrir de proies cryptiques implique, pour le consommateur, une connaissance quasi-nulle de la distribution de ces ressources avant tout échantillonnage (alimentation). On parle alors de consommateur non omniscient (Cézilly & Benahmou 1996). Le manque d'information peut bien sûr avoir une importance non négligeable sur la maximisation de la quantité de nourriture ingérée. Pour pallier ce manque, les animaux peuvent aussi utiliser l'information apportée par des congénères s'alimentant à proximité (Valone & Brown 1989). On parle alors d'**information publique,** c'est-à-dire d'informations produites par les interactions des autres membres d'un groupe avec leur environnement (Valone 1989).

Le bénéfice apporté par les congénères *via* l'information publique peut être contrebalancé par des processus de compétition, qui dans ce cas seront exprimés à travers des phénomènes d'**interférence**. L'interférence, peut induire une diminution du taux d'ingestion en fonction du comportement d'autres individus (Goss-Custard 1980). Elle peut également induire des phénomènes d'évitement, de kleptoparasitisme ou de dérangement des proies (Triplet et al. 1999). Ces phénomènes peuvent à leur tour être modulés par les relations de dominance entre congénères (Smith et al. 2001).

Dans la plupart des cas, l'information sur la distribution des ressources est acquise par échantillonnage et est appelée « *patch sample information* » (Valone, 1989 ; Fortin 2003).

2.2.3 Décision d'exploiter ou de quitter un patch

Après avoir échantillonné un patch, un individu va devoir prendre des décisions concernant son exploitation. Lorsqu'un individu intensifie son effort de recherche après avoir trouvé un item alimentaire (ou proie), on parle de Recherche Alimentaire en Zone Restreinte, qui peut être visualisée par une modification du trajet de recherche alimentaire, qui devient moins rectiligne (Fauchald et al. 2000 ; Fauchald & Tveraa 2003 ; Pinaud & Weimerskirch 2007). Ce changement d'utilisation de l'espace apparaît particulièrement important pour les animaux qui se nourrissent de proies cryptiques (Benhamou 1992).

Au contraire, lorsque la densité de ressources se trouve en dessous d'une valeur seuil, appelé seuil de non profitabilité, les individus (optimaux) vont devoir quitter ce patch. Sutherland & Anderson (1993) ont été les premiers à incorporer cette densité critique d_c dans des modèles de **capacité d'accueil**[3] afin de prédire le nombre d'animaux-jours qu'une zone pouvait accueillir lorsque la proie n'est pas renouvelée. Ainsi, cette densité critique peut être mesurée à travers la GUD (*Giving Up Density*) lorsque la densité de ressources proposées est faible (i.e. en dessous de la capacité de stockage ou de satiété de l'individu).

2.3 Consommation sur une ressource non renouvelée

Lorsque les proies sont mobiles, le choix des ressources est fonction, en plus de leur abondance, du comportement de chasse adopté (à l'affût ou active) et du caractère détectable de la proie. Par contre, lorsqu'il s'agit de végétaux, la disponibilité dépend essentiellement de leur abondance, donc de leur cycle saisonnier et de la vitesse de **déplétion** des ressources. La déplétion traduit la diminution du stock des ressources disponibles pour le consommateur suite à leur consommation (Goss-Custard 1980 ; Sutherland 1996). Ce critère est directement impliqué dans la théorie de l'approvisionnement optimal, car il engendre un coût affectant les bénéfices escomptés sur le site d'alimentation, et donc le temps de résidence sur ce site (MacArthur & Pianka 1966 ; Cézilly & Benhamou 1996 ; Percival et al. 1996). Son effet sera d'autant plus important pour les individus ayant des régimes alimentaires spécialisés, puisqu'ils ont peu de solutions alternatives en réponse à l'épuisement de leur ressource principale. Les effectifs de prédateurs présents sur un site vont alors engendrer une déplétion des ressources dont la vitesse conditionnera la capacité d'accueil de ce site.

[3] La capacité d'accueil d'un site est atteinte lorsque l'addition d'un individu supplémentaire sur celui-ci provoque la mort ou l'émigration d'un autre individu (Goss-Custard 1985). Cette mesure permet de refléter la sous- ou la sur-exploitation d'un site par les animaux et exprime ainsi la taille maximale que peuvent atteindre les populations en fonction des ressources disponibles.

Sous nos latitudes (climat tempéré du Nord de l'Europe), où la dégradation des conditions climatiques peut accroître les besoins énergétiques des consommateurs, la compétition par déplétion peut devenir un problème majeur pour les individus, et ainsi contraindre la capacité d'accueil des sites. En effet, en hiver, certains animaux vont se regrouper et s'alimenter sur une ressource non renouvelée alors que leurs besoins propres sont importants. C'est le cas des espèces migratrices inféodées à un milieu particulier en hiver. Ceci a été abondamment documenté pour de nombreuses espèces de limicoles qui se nourrissent de bivalves ou de vers polychètes enfouis dans la vase (e.g. Ens & Goss-Custard 1984 ; Selman & Goss-Custard 1988 ; Goss-Custard et al. 1998).

3 Structure et problématique de la thèse

Comme nous venons de le voir, les relations entre ressources, individus et population sont simplifiées en hiver notamment à travers l'absence de reproduction et la prédominance d'une compétition par déplétion des ressources (plus simple à quantifier par mesures répétées que des interactions comportementales). Néanmoins, comprendre le fonctionnement des peuplements, même en hiver, demeure une tâche délicate. En effet, de nombreux paramètres sont à prendre en compte en plus du schéma classique d'organisation à différentes échelles (ressources / individus / populations / communautés / écosystème), et notamment les perturbations occasionnées par les activités humaines.

A travers l'exemple des canards de surface hivernants, cette thèse s'est focalisée sur l'étude des compromis entre acquisition des ressources et risque de prédation en interaction avec l'entretien du milieu par l'homme pouvant moduler l'abondance des ressources en fonction du mode de gestion pratiqué.

L'articulation de cette thèse repose tout d'abord sur l'analyse de la ressource alimentaire puis sur la gestion du compromis entre alimentation et risque de prédation proprement dit. Les résultats concernant ces deux parties sont présentés sous forme de chapitres (de 1 à 7).

3.1. Quantification des ressources alimentaires utilisées par les canards.

Tout d'abord, cette thèse s'est attachée à quantifier la densité de ressource disponible. Lorsque le régime alimentaire est diversifié, la présence de nombreux items alimentaires peut compliquer l'estimation des ressources. Pour cela, nous avons développé des outils méthodologiques (**II Méthodologie**) afin de faciliter cette estimation et de permettre de répondre aux questions spécifiques suivantes:

La déplétion des ressources est-elle suffisamment importante pour induire un changement de stratégie alimentaire ? Si oui, pour quelle densité critique de ressources observe-t-on ce changement ? Ce changement varie-t-il en fonction de la qualité phénotypique des individus ?

Pour aborder ces questions, nous avons comparé les ressources consommées (à travers une analyse du régime alimentaire à partir de contenus digestifs) aux ressources disponibles dans les milieux utilisés par les canards (**chapitre 1**). Notre travail se déroule en hiver où la

compétition s'exprime par déplétion lorsque la ressource n'est pas renouvelée. La mesure de cette déplétion s'est faite en comparant simplement le stock disponible en début et en fin d'hivernage (**chapitre 2**). Nous avons examiné comment les activités humaines et plus particulièrement le type de gestion pratiqué sur le milieu peut influencer la densité de ressources disponibles (**chapitre 3**). L'objectif étant de comprendre :

Comment les activités humaines peuvent affecter, d'une part, la quantité de ressource disponible et, d'autre part, la consommation de cette ressource au cours du temps ?

3.2. Compromis à différentes échelles spatiales

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés aux décisions individuelles relatives aux compromis entre évitement de la compétition (déplétion dans ce cas) et du risque de prédation à différentes échelles. Les variations inter-individuelles devraient également moduler la maximisation de l'acquisition des ressources. La probabilité de s'alimenter sur un patch de bonne qualité pendant une longue durée est plus faible pour les individus de moins bonne qualité alors que certains individus vont pouvoir monopoliser l'accès aux ressources. L'estimation de la qualité phénotypique s'est faite par différentes mesures biométriques effectuées sur des individus capturés ou tués à la chasse.
Dans ce cadre, nous avons voulu adresser la question suivante :

En fonction de leur qualité phénotypique, quelles stratégies individuelles vont être adoptées pour acquérir les ressources et éviter la prédation à différentes échelles spatiales ?

Pour examiner cette question à différentes échelles, nous avons utilisé différents proxy (approches) du risque de prédation.

A l'**échelle du patch**, nous avons retenu une approche expérimentale en laboratoire en simulant le risque de prédation par un éclairage artificiel appliqué sur un patch alimentaire, opération qui est censée augmenter la visibilité face aux prédateurs pour un consommateur nocturne. Les décisions d'abandon du patch ont été mesurées pour des densités de nourriture contrastées (**chapitre 4**).

A l'**échelle des sites d'alimentation** *in natura*, la pression de chasse représente une source de mortalité importante pour les populations de canards hivernant en France (Mondain-Monval & Girard 2000) et peut être associée par les canards à un risque de prédation (Frid &

Dill 2002). La mesure du risque de prédation est plus facilement mesurable et peut se faire *a posteriori* par enquêtes auprès des actionnaires ce qui est impossible chez un prédateur naturel (*« Allo, oui Monsieur Busard ? dites moi, je vous appelle pour une enquête d'opinion CNRS / Sofres .... ?! »*). De plus, la chasse s'arrête au 31 janvier alors que la plupart des canards sont encore sur leurs lieux d'hivernage. Il est alors possible de comparer les décisions (mouvements) ayant lieu avant et après la fermeture de la chasse. En bénéficiant de situations quasi-expérimentales, nous avons testé ces compromis à travers une étude des déplacements à partir d'individus équipés d'émetteurs (**chapitre 5**) ou de canards colverts lâchés pour la chasse (**chapitre 6**).

Enfin, à l'**échelle du cycle migratoire**, nous avons pu examiner le comportement d'alimentation en fonction du risque de prédation. A l'inverse de la chasse qui ne se pratique pas durant les périodes de reproduction, les rapaces sont des prédateurs de canards tout au long de leur cycle de vie. Nous avons ainsi pu comparer le type de comportement alimentaire adopté en fonction de l'importance des rapaces (**chapitre 7**).

4 Caractéristiques du modèle d'étude

Le choix des canards de surface (famille des Anatidae) et plus particulièrement du canard colvert *Anas platyrhynchos*, du canard pilet *A. acuta* et de la sarcelle d'hiver *A. crecca* comme modèle d'étude réside dans le fait qu'ils sont granivores durant l'hiver. Les graines représentent en effet 90 à 95% de leur régime alimentaire (Thomas 1982; Tamisier & Dehorter 1999 ; Blaize et al. 2005). De plus, le stock de graines contenues dans le sédiment (proies cryptiques) ne se renouvelle pas en hiver en raison du cycle annuel des plantes. Ceci nous permet donc de quantifier de façon assez précise la disponibilité des ressources et la déplétion engendrée par la consommation des canards (Bonis et al. 1995 ; Guillemain 2000), et ceci sur la totalité de la période d'étude (d'octobre à mars). Les canards granivores s'alimentent en filtrant la vase et le sédiment. Ainsi, repérant la ressource de manière tactile (Tamisier 1972 ; Martin 1991 ; McNeil et al. 1992 ; Van Eerden & Munsterman, 1997), un certain temps de recherche est nécessaire au début de chaque épisode d'alimentation, ce qui rend d'autant plus important le choix d'un patch de ressources ou la décision de le quitter.

Ensuite, les canards effectuent des parcours quotidiens entre des zones de remise (qu'ils occupent le jour) et de gagnage où ils se nourrissent (la nuit), les deux sites pouvant être éloignés de plusieurs kilomètres à plusieurs dizaines de kilomètres (Tamisier & Tamisier 1981 ; Cox & Afton 1996, 1998; Guillemain et al. 2002b). Les perturbations exercées, le plus souvent d'origine anthropique (activité cynégétique, pisciculture, tourisme, etc.) vont favoriser la concentration des canards le jour sur des zones tranquilles. Même si Cox & Afton (1998) ont montré que la concentration des canards pilet est plus grande sur les remises pendant les périodes de chasse intermittentes, la chasse n'est pas à l'origine du comportement nycthéméral des canards qui s'observe avec ou sans chasse (McNeil et al. 1992 ; Tamisier & Dehorter 1999). Dans le cas présent, il s'agit donc de comprendre comment les canards, traditionnellement présents de jour sur les zones protégés[4], utilisent leur environnement la nuit. Les zones d'alimentation nocturne pouvant être protégées ou non. Des travaux antérieurs ont montré l'existence d'un système de fidélité entre la remise (lieu de repos diurne : réserve) et la zone de gagnage (nocturne : étangs en périphérie, Tamisier & Tamisier 1981).

En étudiant des sites suffisamment contrastés en matière d'habitats, de gestion ou encore d'activité cynégétique, l'objectif est d'identifier et d'évaluer la part de chaque facteur pouvant influencer la sélection des zones d'alimentation par les canards.

[4] Les zones protégées mentionnées dans ce manuscrit concernent les zones bénéficiant de mesures de conservation (Réserve Naturelle) ainsi que toute zone où la chasse aux canards est interdite favorisant ainsi l'accueil des canards principalement de jour.

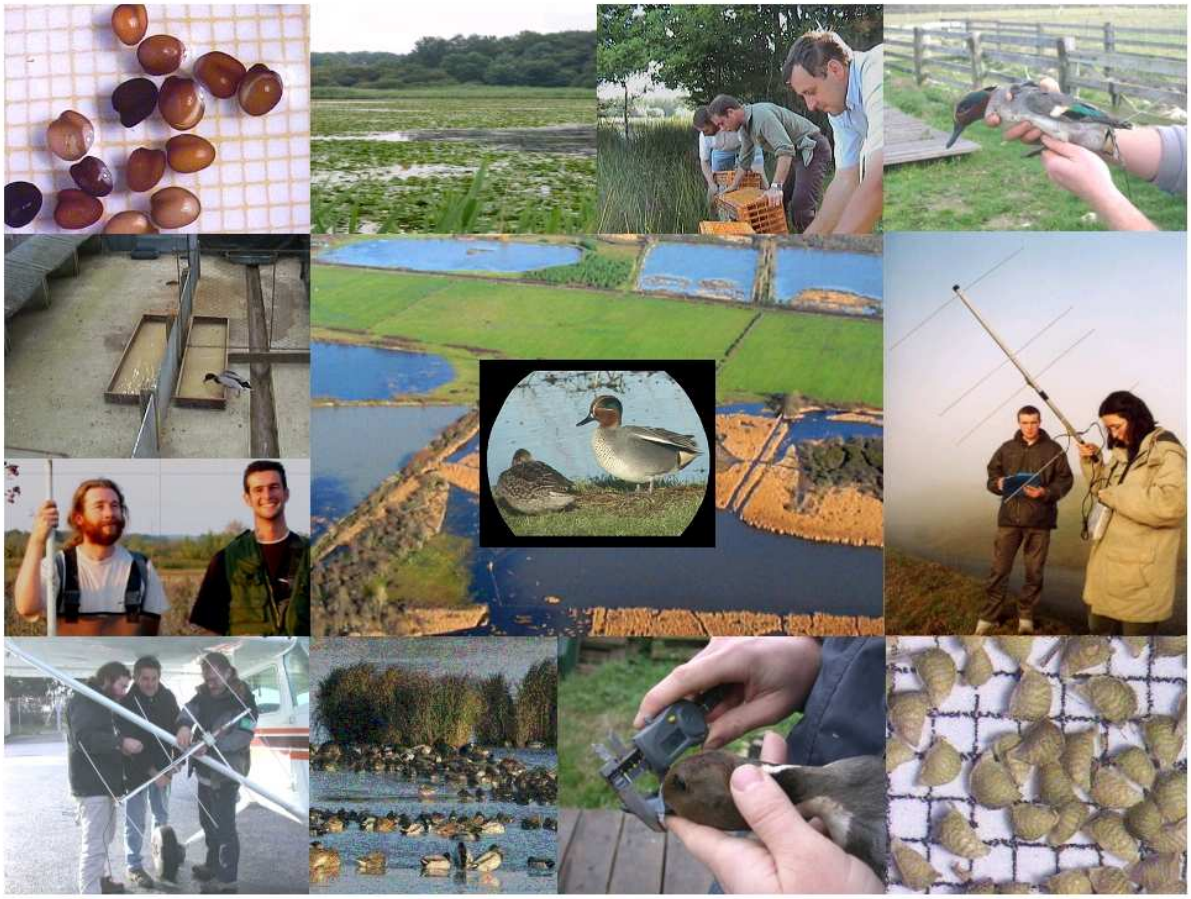
En outre, les canards constituent une guilde[5] ayant un vaste répertoire de comportements d'alimentation facilement observables en nature. Ces comportements représentent un gradient de dangerosité : les canards peuvent s'alimenter avec la tête hors de l'eau ou sous l'eau (comportement alimentaire plus vulnérable), empêchant, dans ce dernier cas, toute vigilance face aux prédateurs (Guillemain et al. 2000a). Ces comportements permettent ainsi de comparer les sites entre eux et de mesurer comment le risque de prédation est ressenti. Ces variations de comportements alimentaires ne peuvent malheureusement s'observer que de jour, alors que la majeure partie de l'alimentation est nocturne.

L'hiver constitue donc une phase critique du cycle de vie des canards de surface, car l'abondance de leur ressource diminue, le risque de mortalité est accru du fait de la prédation naturelle et de la chasse, et aussi parce que l'état nutritionnel et la taille des individus peuvent influencer leur engagement dans la reproduction future (Tamisier et al. 1995 ; Boos et al. 2002 ; Larsson et al. 1998 ; Newton 2006 ; Guillemain et al. in press).

[5] Une guilde est un ensemble d'espèces fonctionnel simple et homogène dont les espèces sont fréquemment (mais pas toujours) apparentées au point de vue taxonomique. (Dajoz 2000)

II. Méthodologie

Note : Dans cette partie seront abordées les méthodes communes aux différents sites d'études. Certains sites auront permis de tester certaines hypothèses plus spécifiques. Les spécificités de ces sites ou les méthodologies employées seront alors détaillées avec les résultats correspondants.



1. Des sites contrastés

Les canards se regroupent en hiver sur des zones humides[6], milieux fragiles souvent sous l'emprise des actions humaines. Si certaines zones humides ont été crées par l'homme, il peut aussi être à l'origine de profondes transformations pouvant avoir notamment des effets sur les populations de canards (Pirot & Fox 1990 ; Duncan et al. 1999). Les trois sites étudiés ici sont l'estuaire de la Seine, les étangs de la Brenne et les marais de Moëze Oléron (Fig. II.1). Ils ont été choisis pour leurs caractéristiques suffisamment contrastées en termes de pressions d'origine anthropique (e.g. gestion, chasse ; cf. Tab. II.1), ainsi que pour leurs facilités logistiques et l'intérêt porté par les gestionnaires à ce sujet. Sur ces sites, des protocoles similaires ont été mis en place afin de pouvoir les comparer. Seule l'existence d'un partenariat étroit entre les gestionnaires des sites protégés d'une part, et les chasseurs d'autre part, grâce aux collaborations menées avec les fédérations départementales des chasseurs et les associations de chasseurs de gibiers d'eau, a rendu possible cette étude « inter-sites ».

Fig.II.1 : Présentation des sites d'études : trois Réserves Naturelles et leur périphérie. Ces trois zones humides françaises que sont la Brenne (en blanc), le marais de Moëze-Oléron (en gris) ou l'estuaire de la Seine (en noir) constituent des sites d'importance nationale pour l'accueil d'oiseaux d'eau en transit ou en hivernage.

[6] Selon l'article premier de la Convention de Ramsar (Iran, 1971), «les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres.»

Tab. II.1 : Comparaison des trois sites d'études.

	Seine	Moëze	Brenne
Coordonnées	49°17' N, 00°16'E	45°55' N, 01°04'W	46°45' N, 01°14'E
Surface	9 000 ha	12 000 ha	80 000 ha
Sites protégés	RN de l'estuaire de la Seine* La grand mare	RN des marais de Moëze-Oléron	RN de Chérine, Etangs Massé, La Touche et Foucault Domaine du Plessis
Surface zones protégées	4 000 ha*	214 ha	550 ha
Milieu	Estuaire	Marais	Etangs
Habitat	Roselière, mégaphorbiaies, vasière, mares de chasse, prairies	Anciens marais salants, prés salés, cultures, vasière	Forêt, bois, étangs, friches, prairies
Population de canards de surface[1]	1 700	13 200	17 500
Espèces dominantes[2]	**sarcelle d'hiver, canard colvert**	canard siffleur, **colvert, sarcelle d'hiver**	**canard colvert**, **sarcelle d'hiver**
Tableau de chasse[3]			
Colvert (*Anas platyrhynchos*):	11 400	34 500	48 400
Sarcelle (*Anas crecca*):	12 800	21 000	700
Période d'accueil	Migration	Hivernage & Migration	Hivernage & Migration
Pâturage	+++	+++	-
Pression de chasse	+++	++	+
Mode de chasse	Chasse de nuit au gabion (ou hutte) et à la passée	Chasse de nuit au gabion (ou hutte) et à la passée	Uniquement chasse à la passée
Agrainage	-	-	+++
Lâcher de colverts	-	-	+++
Période d'étude	2001/2004	2002/2004	2003/2005

*: La réserve de l'estuaire de Seine (3 800 ha) présente la particularité d'être chassée (200 installations de chasse)

[1] Moyenne des comptages réalisés au 15 janvier concernant les canards de surface (Deceunink et al. 2002-2006)

[2] Les espèces présentant plus de 10% de l'effectif total des canards de surface pour chaque site sont notées. En gras, les espèces granivores

[3] Tableau de chasse pour l'ensemble du département (76 ;17 ou 36) en 1997/1998 (Mondain-Monval & Girard 2000)

Le tableau II.1 illustre les grandes différences entre nos sites d'études. L'impact des activités humaines sur chacun d'eux apparaît très contrasté. Le paysage de ces trois sites est en partie structuré par la présence d'activités humaines tels que l'industrialisation (Port du Havre, Pont de Normandie, Industrie pétrochimique dans l'Estuaire de la Seine), la création de salines induisant un micro-relief de creux inondables et de bosses (jas) dans le marais de Moëze ou le creusement d'étangs pour l'élevage du poisson en Brenne. Les sites côtiers (Seine et Moëze) comportent des prairies entretenues par pâturage bovin (et ovin dans une moindre mesure). Ceci est également le cas en Brenne mais la densité de prairies est moindre et les canards utilisent plutôt les étangs (observations personnelles et données télémétriques) qui constituent les sites d'accueil majoritaires. Du fait de leurs mouvements journaliers réguliers, la chasse aux canards, à l'inverse de nombreuses pratiques cynégétiques comme la chasse au petit gibier ou aux grands mammifères où les chasseurs se déplacent afin de trouver leur gibier, s'effectue le plus souvent à poste fixe. En effet, les chasseurs se postent à proximité d'une étendue d'eau et attendent le passage ou la pose d'individus pour tirer. L'activité cynégétique ou pression de chasse diffère également entre les sites étudiés. L'estuaire de la Seine détient la densité d'installations de chasse la plus importante avec plus de 200 installations réparties le long de l'estuaire (3 800 ha). Ces installations (huttes ou gabions) permettent de passer la nuit à l'intérieur et de pouvoir chasser les canards qui s'y posent. Afin d'attirer les canards, les chasseurs disposent des « formes » ou leurres (canards en plastique) sur les mares ainsi que des canards vivants nommés « appelants ». A cette pratique de chasse nocturne s'ajoute un mode de chasse dit « à la passée » qui consiste à prélever les canards au moment où ils quittent leur lieu de remise (site protégé où les canards se regroupent de jour) vers leur lieu de gagnage (site d'alimentation nocturne) ou inversement. Ces deux modes de chasse sont pratiqués sur le marais de Moëze-Oléron mais avec une densité moindre (200 installations sur 12 000 ha). En Brenne, seule la chasse à la passée est autorisée. De nombreux espaces en Brenne étant peu chassés (grandes propriétés privées) et la chasse de nuit étant interdite, ce site constitue par conséquent une zone relativement peu chassée. L'utilisation d' « appelants » bien qu'autorisée est très peu pratiquée. Cependant, les chasseurs en Brenne pratiquent l'agrainage, qui consiste à ajouter des quantités de grains (blé, millet, maïs) en bordure d'étang dans la frange d'eau.(autorisations par arrêtés préfectoraux n°2000-E-2434 du 28 août 2000 et n°2003-E-1961 du 17 juillet 2003) afin d'attirer les canards.

2. La guilde des canards en hiver

La plupart des espèces de canards sont des oiseaux migrateurs qui, pour le Paléarctique, se reproduisent dans les pays du Nord-Est de l'Europe et hivernent majoritairement dans le sud-ouest de l'Europe, ainsi qu'en Afrique occidentale. En hiver, les canards se concentrent de jour le plus souvent sur un petit nombre de sites assurant une tranquillité suffisante (Bell & Owen 1990 ; Madsen 1993 ; Salamolard 1993 ; Meltofte 1996 ; Madsen 1998a). Comme nous l'avons vu en introduction, les canards présentent la particularité d'effectuer à partir de ces remises des mouvements nycthéméraux pour s'alimenter. Des études antérieures ont montré que les canards s'alimentent peu de jour : 12 % du temps en Camargue (Tamisier & Dehorter 1999); 12 % en Baie de Seine (Blaize et al. 2005) et 15 % en Brenne (Latraube et al. 2004) alors que le temps passé à s'alimenter de nuit est de l'ordre de 70 % (Guilllemain et al. 2000b dans les marais de l'ouest de la France et Tamisier & Dehorter 1999 en Camargue). Ce comportement alimentaire nocturne semble être commun à l'ensemble de la guilde des canards de surface (McNeil et al. 1992) qui présentent des besoins écologiques proches.

Cette thèse s'est focalisée sur les espèces de canards présentant un régime alimentaire majoritairement granivore ayant des effectifs hivernants importants sur chacun des sites d'étude afin de pouvoir les comparer. Nous avons donc étudié principalement la sarcelle d'hiver, le canard colvert et le canard pilet (Thomas 1982 ; Tab. II.2).

Tab. II.2 Données morphologiques et effectifs hivernant des trois espèces de canards de surface granivores en hiver.

	Canard colvert *Anas platyrhynchos*	Sarcelle d'hiver *Anas crecca*	Canard Pilet *Anas acuta*
Masse corporelle [1]	♂ : 1170 ♀ : 1042	♂ : 360 ♀ : 340	♂: 851 ♀ : 759
Taille moyenne (cm) [2]	50-65	34-38	51-66
Envergure (cm) [3]	81-95	53-59	79-87
Distance bec-pattes (cm) [4][a]	40.1	23.8	40.7
Effectif hivernant en France [5]	214 000	82 000	17 400

D'après [1]: Madge & Burn 1988 [2]: Cramp & Simons 1977 [3]: Svenson et al. 2000 [4]: Thomas 1982 [5] :Deceuninck 2002-2006

[a] La distance bec-pattes correspond à la profondeur maximale que les canards peuvent atteindre en alimentation.

En plus de ces considérations générales, il est à noter que le canard colvert est l'espèce de canard qui, de toutes les espèces de canards, migre le moins et se reproduit en France (Rüger et al. 1987 ; Monval & Pirot, 1989). Le canard pilet présente une très forte fluctuation d'effectifs

hivernants et peut se nourrir d'invertébrés (alimentation sur les vasières du littoral) en plus des graines.

L'étude de l'alimentation de ces trois espèces de canards de surface s'est faite à deux niveaux : au niveau individuel, nous avons voulu caractériser les mouvements effectués en hiver en équipant les oiseaux d'émetteurs ; au niveau populationnel, la caractérisation du régime alimentaire a pu se faire à partir d'oiseaux tués à la chasse.

2.1 Capture et télémétrie

L'étude de l'utilisation spatiale de l'habitat par les individus d'une population peut se faire à travers la caractérisation de leur **domaine vital**[7]. Cette caractérisation nécessite la collecte de localisations précises durant une courte fenêtre temporelle (Kenward 2001a). Equiper les individus d'émetteurs miniatures permet cette collecte (Kenward 2001b) et les analyses statistiques associées se sont considérablement développées (Powell 2000 ; Kernohan et al. 2001), permettant de caractériser avec précision la taille et la forme du domaine vital.

Les travaux antérieurs sur la sarcelle d'hiver (Tamisier & Tamisier 1981) à partir d'individus équipés d'émetteur VHF ont permis de mettre en évidence une utilisation spatio-temporelle selon un mode remise-gagnage avec des unités fonctionnelles, spatialement délimitées, permettant d'assurer l'ensemble des besoins vitaux durant l'hiver. A notre connaissance, les précédentes études concernant le suivi de canards hivernants par radiotélémétrie (e.g. Tamisier & Tamisier 1981 ; Jorde et al. 1984 ; Cox & Afton 1996,1998 ; Fleskes et al. 2002 ; Guillemain et al. 2002b) n'ont pas fourni de quantification du domaine vital. A travers la pose d'émetteurs sur des individus, l'utilisation de l'espace de nos sites d'étude par les canards a été étudiée ici grâce à la télémétrie (Millspaugh & Marzluff 2001). Une fois capturés (facile à écrire après coup !) à l'aide de nasses ou d'un filet rabattant, les individus sont bagués, mesurés et équipés d'émetteurs VHF BIOTRACK TW4 (9 grammes) fixés sur les rectrices centrales. La masse des émetteurs est inférieure de 3% à celle des individus. Ceci est censé ne pas influencer l'aérodynamisme des individus équipés (Caccamise & Hedin 1985). Le suivi télémétrique s'effectue au sol ou suivant des transects réalisés en avion (Seddon & Maloney 2004). Le survol aérien permet de quadriller l'ensemble de la zone d'étude en 2 heures et de vérifier si les individus ne l'ont pas quittée. Les survols permettent également de localiser un individu dans une zone restreinte (2km²) et d'affiner la localisation par suivi au sol. La plupart des localisations (96%) exploitables sont obtenues au sol. Le tableau II.3 présente l'ensemble des oiseaux équipés par espèce et par site, ainsi que le nombre d'individus réellement exploitables en termes d'analyse.

[7] Le domaine vital d'un animal se définit comme un territoire traversé par un individu durant ses activités habituelles telles que la collecte de nourriture, la reproduction ou les soins apportés aux jeunes (Burt, 1943).

Tab.II.3 : Nombre d'individus équipés sur les différents sites pour les 3 espèces de canards suivis durant 4 hivers en télémétrie. Le nombre moyen (± SE) de localisations obtenues ainsi que le nombre moyen (± SE) de jours de suivis par individus est donné. L'année correspond au début de l'hiver (par exemple l'année 2003/2004 est notée 2003).

Espèce	Site	Année	# de localisation	# de jours de tracking	N
Sarcelle	Brenne	2002	20.1 ± 2.8	30.7 ± 7.0	7
		2003	43.0 ± 9.7	18.0 ± 5.7	6
	Seine	2002	15.0	55.5 ± 10.5	1
		2003	13.5 ± 2.2	33.5 ± 5.9	12
	Moëze	2004	39.8 ± 5.3	40.3 ± 4.8	13
Colvert	Brenne	2001	26.0 ± 5.0	38.5 ± 9.8	8
		2002	26.0 ± 5.0	70.6 ± 11.5	13
		2003	27.1 ± 3.6	61.4 ± 6.0	19
	Seine	2002	15.5 ± 2.1	44.8 ± 4.1	15
		2003	18.6 ± 3.4	46.1 ± 8.0	18
Pilet	Moëze	2004	24.1 ± 3.8	22.2 ± 3.1	9

L'emploi d'un Système d'Information Géographique (S.I.G.) pour les analyses a permis de mettre en évidence la répartition et l'utilisation spatiale des différents milieux par nos canards. Nous avons utilisé la distance entre le lieu de remise (réserves) et le lieu de gagnage (alimentation nocturne) ainsi que la taille et la forme du domaine vital au cours de l'hiver afin d'appréhender l'utilisation spatio-temporelle des sites d'hivernage et les décisions associées (Fig. II.2). La méthode retenue pour calculer le domaine vital est la « *Nearest neighbour clustering analysis* », qui nécessite moins de points que les méthodes non paramétriques classiques basées sur l'estimation de la densité comme les kernels (Hodder et al. 1998 ; Kenward et al. 2001 ; Hemson et al. 2005). La méthode par clusters est particulièrement adaptée aux situations où la répartition des points comporte plusieurs noyaux (Kenward et al. 2001 ; Phillips et al. 2003), ce qui est bien le cas des canards présentant un patron jour/nuit contrasté. Cette méthode permet de connaître la taille du cœur du domaine vital (Core area) qui correspond aux zones où l'activité des individus est concentrée. Le domaine vital total, quant à lui, a été calculé par la méthode du Polygone Convexe Minimum (MCP) et englobe la surface obtenue en reliant les localisations les plus extrêmes.

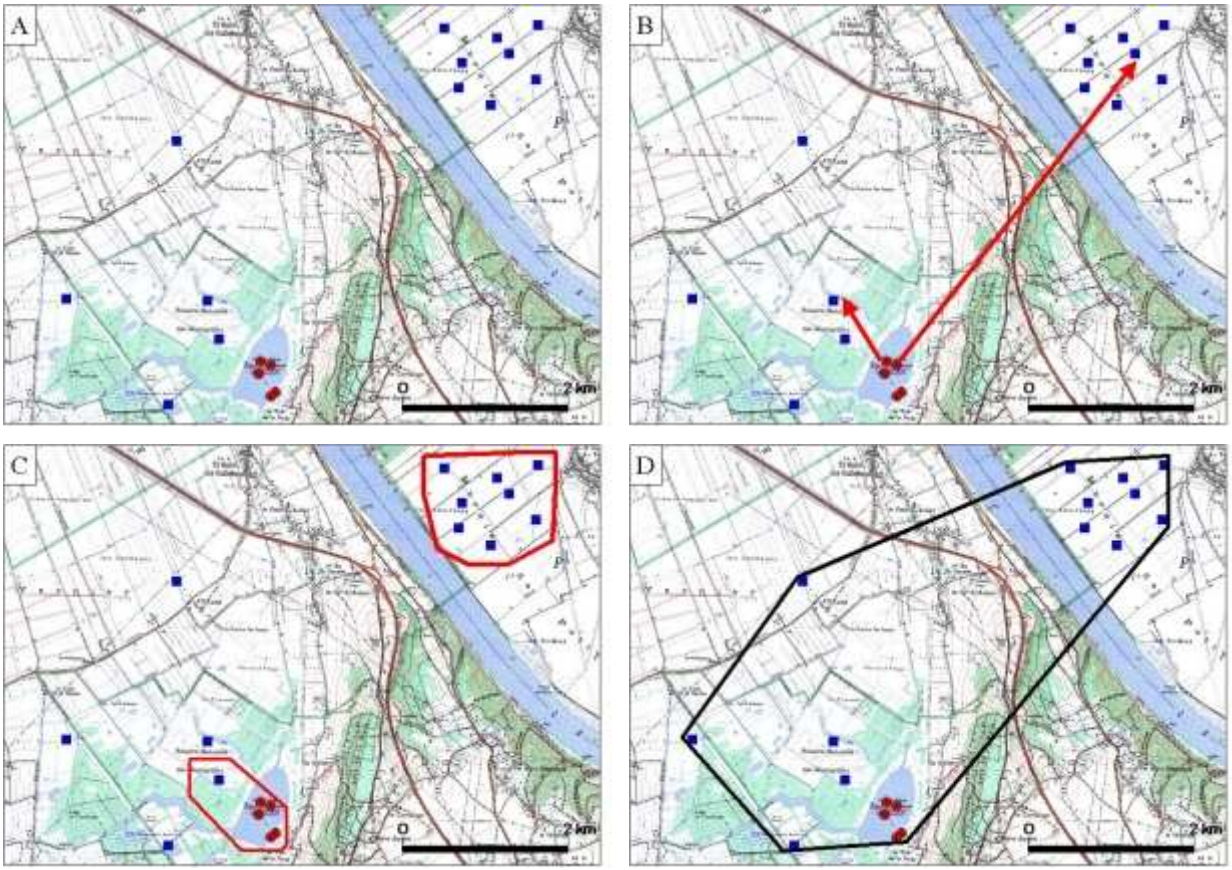


Fig. II.2 Représentation des différentes variables utilisées pour décrire l'utilisation spatiale des sites faite par les canards équipés d'émetteurs. Exemple d'une sarcelle équipée dans l'estuaire de la Seine. A : présentation des points de localisations (en rouge les points diurnes et en bleu les points nocturnes). B : distances remise gagnage. C : Cœur du domaine vital calculé par *Nearest neighbour cluster analysis*. D : Domaine vital total calculé par *Minimum Convex Polygon*.

2.2 Régime alimentaire

La collecte des informations sur le régime alimentaire en milieu naturel n'est pas toujours facile à réaliser. Différentes méthodes existent, qu'elles soient indirectes (lavements d'estomacs : Gales 1987 ; dosage d'isotopes stables : revue dans Kelly 2000) ou directes (récupération des contenus stomacaux sur des animaux morts de façon accidentelle, naturelle, ou d'origine anthropique). La méthode la plus précise pour étudier le régime alimentaire des oiseaux consiste à examiner leur contenu digestif (Rosenberg & Cooper 1990). Les espèces sujettes à une activité cynégétique offrent l'opportunité d'examiner le régime alimentaire sur un grand nombre d'échantillons grâce à la mise en place d'une collaboration active avec les réseaux de chasseurs. Ce genre d'analyses est couramment entrepris sur les canards (Tamisier 1971 ; Thomas 1982 ; Schricke 1983 ; Jorde et al. 1983 ; Comb & Fredrickson 1996 ; Baldassare & Bolen 2006).

La récolte des contenus stomacaux s'est faite, entre 2001 et 2004 sur l'ensemble de la Brenne et de l'estuaire de la Seine, grâce à des campagnes d'information lancées auprès des chasseurs *via* la Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre (FDC36), l'Association des Chasseurs de Gibier d'Eau de l'Indre (ADCGE36) et l'Association des Chasseurs du Domaine Public Maritime de la Seine Maritime et de l'Eure (ACPDM). En ce qui concerne Moëze, nous avons profité de contenus stomacaux déjà existant, récupérés lors de la thèse de Matthieu Guillemain (2000) entre 1995 et 1998. Ces contenus avaient été conservés ce qui nous a permis de déterminer les graines présentes. L'échantillon des contenus stomacaux utilisé pour chacun des sites ainsi que la proportion de graines sont figurés dans le tableau II.4.

Tab.II.4 : Nombre de contenus stomacaux par espèce de canards dans chaque site d'étude. Le pourcentage de graines (basé sur l'abondance numérique) dans le régime alimentaire est également fourni.

	Colvert	Sarcelle	Pilet
Brenne	160 (98.3%)	142 (96.9%)	1 (99.6%)
Seine	22 (97.5 %)	172 (94.2%)	25 (88.4%)
Moeze	52 (99.4 %)	114 (99.7%)	26 (97.6%)

L'extraction du tube digestif a été effectuée en suivant les recommandations de Campredon et al. (1982). Le contenu du jabot et du gésier a été trié sous loupe binoculaire au laboratoire. Du fait de la très forte proportion de graines retrouvées dans les contenus stomacaux (Tableau II.4), elles seules ont été considérées dans la suite de la thèse. Afin de faciliter la détermination des nombreuses espèces rencontrées, nous avons mis en place un outil de détermination à partir de différentes collections de références appartenant à des programmes scientifiques de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) menés sur les canards. Les graines ont été photographiées, indexées et mises en ligne sur Internet http://www.cebc.cnrs.fr/atlasofseeds.html. Ce site vient en complément des ouvrages de références sur le sujet (voir **article I** pour plus de détails).

Afin d'étudier la biomasse (qui renvoie plus à la notion de bénéfice que l'abondance numérique) , les espèces de graines issues des collections de référence, des contenus stomacaux ou du sédiment (voir chapitre suivant) ont été pesées après avoir séjourné pendant 24 heures à l'étuve à 60°C (Thomas 1982). Nos mesures ont été validées grâce à d'autres sources disponibles pour la masse des graines (par exemple Campredon et al. 1982). Ainsi, une base de données sur la masse spécifique de 202 espèces de graines a pu être établie en collaboration avec l'ONCFS (**article II**). Cette base de données permet de déterminer la masse d'un échantillon sans avoir à peser les graines présentes, ce qui constitue un gain de temps précieux lors des analyses du régime alimentaire ou de la quantification des ressources disponibles.

Parallèlement au travail de détermination des graines, la valeur calorique des espèces de graines rencontrées dans cette étude a été déterminée en utilisant une méthode de calorimétrie directe : la bombe calorimétrique. Après lyophilisation, les graines d'une même espèce sont agrégées et pesées (à 0,001 g près). La détermination de la valeur calorique des différents échantillons a été effectuée à l'aide d'une bombe calorimétrique adiabatique PARR® 1241 (Parr Instrument Co., Moline, Illinois, USA). Ce système permet la combustion complète d'un échantillon en garantissant une équivalence entre l'élévation de température mesurée et la quantité d'énergie dégagée par la combustion de l'échantillon. La masse minimale pouvant être utilisée par échantillon est de l'ordre du gramme. Ceci nécessite de disposer d'importantes quantités de graines (cf. **article II** concernant les masses spécifiques). Ainsi la valeur calorique de 25 espèces de graines, provenant majoritairement de récoltes directes sur les plantes pour la mise en place des collections de références, a été mesurée.

3. Quantification de la banque de graines disponible

3.1. Méthodologie générale

Etant donné que les canards fouillent le sédiment avec leur bec pour trouver leur nourriture l'estimation des ressources a été réalisée selon ce principe de recherche alimentaire. Nous avons donc opté pour un échantillonnage à partir de carottages du sédiment. Ils ont été réalisés au moyen d'une tarière sur 5 cm de profondeur (la surface est de 7cm²). Cette profondeur correspond à la taille moyenne d'un bec de canard colvert (Thomas 1982 ; Madge & Burn 1988). Deux campagnes de prélèvements ont eu lieu en 2003-2004 (début octobre et fin mars) afin d'estimer la déplétion par simple différence. Ces deux mesures de la quantité de ressources sont considérées comme une mesure répétée (Tab. II.5).

Tab. II.5 Présentation de l'échantillonnage pour quantifier la ressource effectué en octobre 2003 et mars 2004. Un prélèvement consiste en une boite de pellicule photo. Au total, 862 prélèvements ont été analysés au laboratoire. L'unité échantillonnée correspond à une mare, un étang ou une prairie.

	Nombre de prélèvements	Nombre d'unités échantillonnés
Brenne	207	26
Seine	167	26
Moëze	57	18

Afin de prendre en compte l'accessibilité, la hauteur d'eau pour chaque prélèvement est notée. Nos analyses ont porté sur les prélèvements inférieurs ou égaux à 30 cm, hauteur correspondant à la distance tête-patte moyenne pour nos trois espèces de canards (40 cm pour le colvert et 20 pour la sarcelle).

La position du prélèvement est relevée au G.P.S. (GARMIN 12 USA) lors de chaque carottage, afin de pouvoir renouveler ce prélèvement ultérieurement à la même position (précision ± 4m).

Les prélèvements sont ensuite congelés, stockés, puis analysés au laboratoire. Chacun des prélèvements est donc placé dans un Becher et dilué dans 300 ml d'eau auxquels sont ajoutés 1 ml d'hexametaphosphate de sodium ayant pour effet de fragiliser le complexe argilo-humique et de fluidifier la vase. Le prélèvement est ensuite placé sur un agitateur magnétique durant au moins deux heures afin de laisser agir le phosphate. Il est finalement lavé dans un tamis d'un maillage de 300 µm puis trié sous loupe binoculaire où les graines sont déterminées (voir chapitre sur l'analyse du régime alimentaire et **article I**) pour chaque espèce végétale. La biomasse est estimée à l'aide d'une table de correspondance de la masse spécifique (**article II**).

Différents types de milieux susceptibles d'être exploités par les canards ont été échantillonnés : mares de chasse entretenues ou non; prairies pâturées ou non; étangs de Brenne.

3.2 Les différentes unités échantillonnées

3.2.1 Les mares

Des prélèvements ont été réalisés sur 18 mares entretenues pour la chasse, ainsi que sur 3 mares abandonnées, toutes localisées dans la réserve naturelle de baie de Seine. En baie de Seine, 6 prélèvements ont été réalisés par campagne et par mare, selon 2 radiales définies en fonction de l'emplacement du gabion (fig. II.3). Le long de chacune d'elles deux prélèvements ont été effectués de la berge vers le centre de la mare : le premier au bord de l'eau et le second où la profondeur atteint 30 cm de profondeur. Dans le marais de Moëze, le même schéma d'échantillonnage a été appliqué mais seuls les trois prélèvements au bord de la mare ont été effectués (A,C,E de la Fig. II.3). Ce changement de protocole s'est imposé afin de maximiser le nombre de mares et d'apprécier la quantité de ressources sur l'ensemble du site.

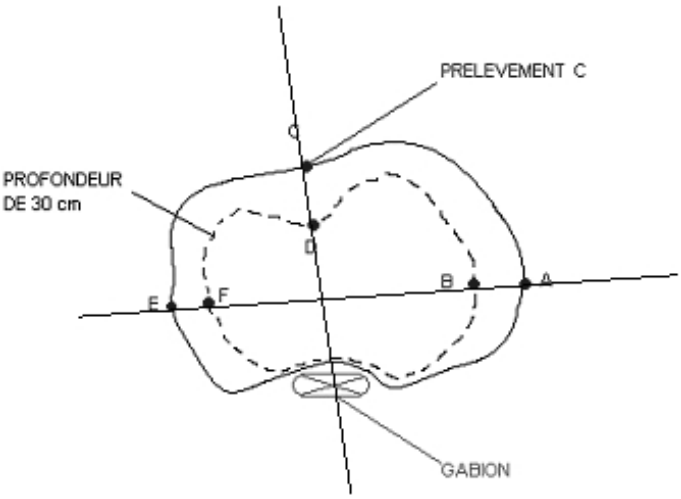


Fig. II.3 : Schéma de l'emplacement des prélèvements sur une mare de chasse.

3.2.2 Les prairies humides et sub-halophiles

Ces milieux peuvent être exploités par les canards lorsqu'ils sont inondés. En baie de Seine, ils ont été échantillonnés selon 4 transects est-ouest d'une longueur totale de 12 km avec un prélèvement tous les 150 mètres. A Moëze, les prairies sont constituées de bosses et de creux (jas) pâturés. Les jas, inondés en hiver, ont été échantillonnés en réalisant 2 prélèvements sur chacun (un à chaque bout, Devos 1976). A chaque prélèvement, la hauteur de végétation, la profondeur en eau et les coordonnées géographiques (G.P.S.) ont été notées. Seuls les prélèvements ayant été inondés au cours de l'hiver (donc exploitables par les canards) ont été analysés.

3.2.3 Les étangs de Brenne

En suivant la même logique que pour les mares, 8 prélèvements par étang ont été réalisés en suivant 2 radiales qui évitent la chaussée de l'étang (digue abrupte où l'accessibilité pour les canards est réduite). Vingt-six étangs ont été échantillonnés de cette façon. De plus, la hauteur d'eau (suivie à l'aide d'une règle graduée) est relevée tous les 15 jours entre octobre et mars sur chacun d'eux. Ces étangs se répartissent sur l'ensemble de la zone d'étude.

III. Résultats commentés

1 Un régime alimentaire sélectif ?

Les canards de surface sont connus pour avoir un régime alimentaire généraliste diversifié en hiver (Thomas 1982 ; Jorde et al. 1983). Toutefois, il peut exister des différences de régime alimentaire moyen au cours de l'hiver (Legagneux 2003). Ces variations peuvent être dues soit à des individus provenant de populations différentes (renouvellement des populations entre le début et la fin de l'hiver), soit à une utilisation d'habitats variant en termes de ressources entre le début et la fin de l'hivernage, soit enfin à la diminution des graines au cours du temps du fait de leur consommation (déplétion), transformant la banque de graines disponible et modifiant ainsi le régime alimentaire des consommateurs.

Afin de tester l'existence de telles variations au cours de l'hiver, nous avons séparé les individus chassés selon deux périodes égales: du 1er septembre au 15 novembre et du 16 novembre au 31 janvier de chaque année. L'ensemble de ce chapitre ne concerne pas le site de Moëze où le régime alimentaire et les prélèvements sont trop éloignés dans le temps (10 ans). Les analyses ont porté sur les colverts et les sarcelles en Baie de Seine et en Brenne, dont les gésiers et jabots ont été séparés du fait des variations du taux de digestion des graines entre ces deux compartiments (e.g. Swanson & Bartonek 1970 ; Tamisier 1971 ; Pirot 1981). En effet, les graines les plus dures (scirpes : *Eleocharis sp.*, *Scirpus sp.*, *Carex sp*. ou la grande naïade, *Naias major*) ont un temps de passage plus long dans le gésier que les graines cultivées ayant une fine cuticule. Par exemple, le temps de digestion du scirpe palustre *Eleocharis palustris* est de 3 jours alors qu'il est seulement de 5 heures pour le blé *Triticum vulgare* (Clark et al. 1986 ; Aubrais-Lanchon 1992). Nous avons testé l'existence de différences entre ces deux périodes en utilisant des analyses de similarité (Anosim) entre communautés (Clarke 1993 ; package « vegan » sous R). Cette méthode compare la composition spécifique de deux groupes. La composante statistique R est basée sur les différences de la moyenne des rangs entre les groupes et à l'intérieur des groupes. R est un indice compris entre –1 et +1, la valeur 0 indiquant des groupements aléatoires.

Ces résultats, basés au niveau du genre (sauf pour la famille des Poaceae dont la détermination au niveau générique est difficile), n'ont jamais montré de différences ($R \approx 0$; $P > 0.19$ dans tous les cas) entre les périodes. Ceci suggère un régime alimentaire constant au cours du temps quelque soit l'espèce de canard, le site ou le compartiment (gésier / jabot) considéré. L'analyse menée par Guillemain et al. (2002a) a montré des résultats similaires pour le canard

colvert mais un changement de régime alimentaire chez la sarcelle d'hiver où des graines de taille plus petite étaient consommées en fin d'hiver.

Afin de comparer les graines privilégiées dans le régime alimentaire par rapport à leur disponibilité dans le milieu, une analyse compositionnelle (Aebischer et al. 1993) a été réalisée. Ce type d'analyse est indiqué pour mesurer la sélection de l'habitat et peut s'appliquer à la sélection alimentaire à partir du moment où un nombre limité de variables est pris en compte (Calenge comm. pers.). Nous nous sommes restreints, pour des questions de faisabilité statistique (nombre de variables trop important par rapport aux échantillons), aux genres représentant plus de 95 % de la biomasse totale issue des prélèvements. Dans cette analyse, l'ensemble des contenus stomacaux a été comparé à l'ensemble des prélèvements de benthos pour chaque site et chaque espèce de canard. Le faible nombre de jabots contenant des items alimentaires nous a contraints à utiliser les items provenant uniquement des gésiers.

Les résultats de l'analyse compositionnelle concernant la sarcelle d'hiver montrent une sélection alimentaire pour les deux sites ($\lambda = 0.05$; $P = 0.01$ en Brenne et $\lambda = 0.14$; $P = 0.01$ en Baie de Seine). Les patrons de sélection sont présentés dans le tableau III.1.1

L'analyse compositionnelle concernant le canard colvert en baie de Seine n'a pu se faire du fait d'un trop faible échantillon. L'analyse sur les colverts de Brenne montre une sélection alimentaire ($\lambda = 0.01$; $P = 0.01$).

Les patrons de sélection sont similaires en Brenne pour le canard colvert et la sarcelle d'hiver ($Rs = 0.73$; $P < 0.001$; Fig. III.1.1).

Tab.III.1.1 : Présentation des patrons de sélection issus des analyses compositionnelles. Le signe = montre qu'il n'existe pas de différence significative entre les genres considérés alors que le signe > indique une sélection significative. Les genres sont classés par ordre de préférence de façon croissante.

Sarcelle d'hiver	Baie de Seine	**Polygonum** > Rumex = Carex = Scirpus = Juncus > Poaceae = Ruppia = Ranunculus = Eleocharis > Zannichellia = Plantago > *Chara* > *Atriplex*
	Brenne	**Potamogeton = Eleocharis = Polygonum** > Poaceae = Juncus = Lycopus = Plantago > Bidens = Chenopodium = Rumex = Carex = Rubus = Lotus > Najas = Alisma = Iris = Trifolium = Ranunculus > *Scirpus* = *Chara*
canard colvert	Brenne	**Potamogeton >** Eleocharis = Najas = Poaceae > Polygonum = Rubus = Bidens = Lycopus = Carex = Plantago = Scirpus > Rumex = Juncus = Lotus = Chenopodium > Iris > Alisma > Trifolium = Ranunculus > *Chara*

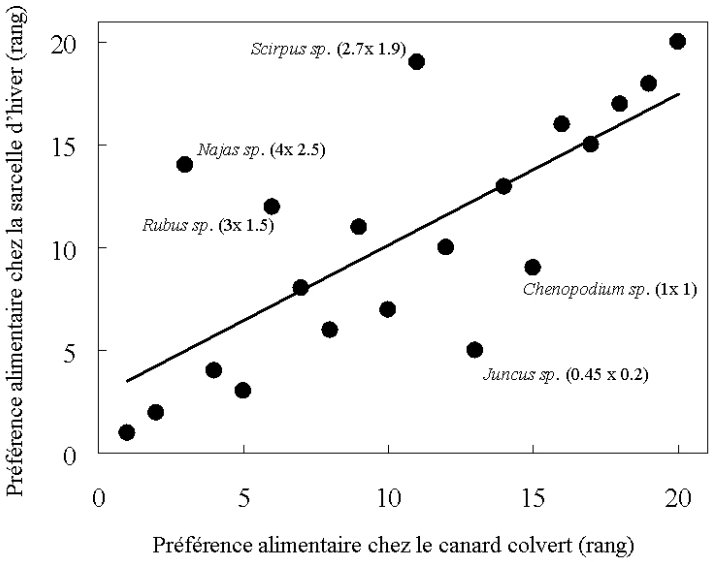


Fig. III.1.1 Relations entre les préférences alimentaires du canard colvert et de la sarcelle d'hiver en Brenne. Les 20 genres de graines pris en compte sont classés par ordre décroissant de préférence (rang). Les genres les plus extrêmes sont présentés avec leur taille moyenne (Longueur x largeur en mm).

Les écarts observés s'expliquent par la taille des graines. Les colverts s'alimentent de graines plus grosses que les sarcelles d'hiver (e.g. Thomas 1982 ; Tamisier & Dehorter 1999 ; Guillemain et al. 2002a) ce qui est bien connu chez ces espèces où l'écartement des lamelles du bec détermine la taille des proies ingérées et permet d'expliquer la coexistence de ces deux espèces (Nudds & Bowlby 1984 ; Nudds et al. 1994 ; Tamisier & Dehorter 1999).

La comparaison inter-sites de ces patrons de sélection pour la sarcelle d'hiver montre tout d'abord des similitudes : les *Polygonum sp.* (Renouées) sont privilégiés sur les deux sites et les *Chara sp.* (oogones d'algues Chlorophyceae) sont rejetés. Ce résultat diffère de ceux de Tamisier & Dehorter (1999) qui avaient trouvé une forte importance des *Chara sp.* dans le régime alimentaire des sarcelles d'hiver sans avoir de connaissance de la ressource disponible. En revanche, d'autres graines vont être plutôt privilégiées sur un site et plutôt rejetées sur l'autre (e.g. *Scirpus sp., Rumex sp., Eleocharis sp., Carex sp., Ranunculus sp., Plantago sp.*).

Nous pouvons formuler de nombreuses hypothèses concernant ces différences de sélection alimentaire entre nos sites d'étude :

1/ Alimentation sur un autre lieu que celui du prélèvement à la chasse : en baie de Seine, les oiseaux tués à la chasse sont majoritairement en halte migratoire (Blaize et al. 2005). L'alimentation peut donc avoir eu lieu sur un autre site que celui échantillonné. La Brenne étant une zone d'hivernage, les oiseaux y stationnent plus longtemps et en plus grand nombre. Nos prélèvements de benthos effectués sur de nombreux étangs répartis sur l'ensemble du site d'étude pourraient donc mieux refléter les lieux d'alimentation des canards analysés que ceux réalisés en Baie de Seine.

2/ Les analyses portent sur les gésiers qui ne reflètent pas l'alimentation immédiate du canard (effet de digestion, d'autant plus que la plupart des jabots que nous avons pu examiner étaient vides, i.e. les oiseaux avaient terminé de s'alimenter depuis un certain temps).
3/ Le mode de chasse, de nuit en Baie de Seine et à la passée (majoritairement le soir) en Brenne, peut conduire à des différences de régime alimentaire lorsque l'on sait que les canards ont une alimentation majoritairement nocturne.

Ces possibles biais concernant la mise en évidence d'une sélection alimentaire sur nos sites ainsi que la forte diversité d'espèces de graines retrouvée dans les contenus stomacaux (45 espèces différentes ont été trouvées chez le canard colvert en baie de Seine et 72 chez la sarcelle d'hiver, alors qu'en Brenne, le nombre d'espèces est respectivement de 103 et 87) nous ont amené à prendre en compte la totalité du peuplement de graines dans la suite de ce travail. Ceci est d'autant plus justifié que l'énergie libérée par les différentes espèces de graines diffère peu (Fig. III.1.2)

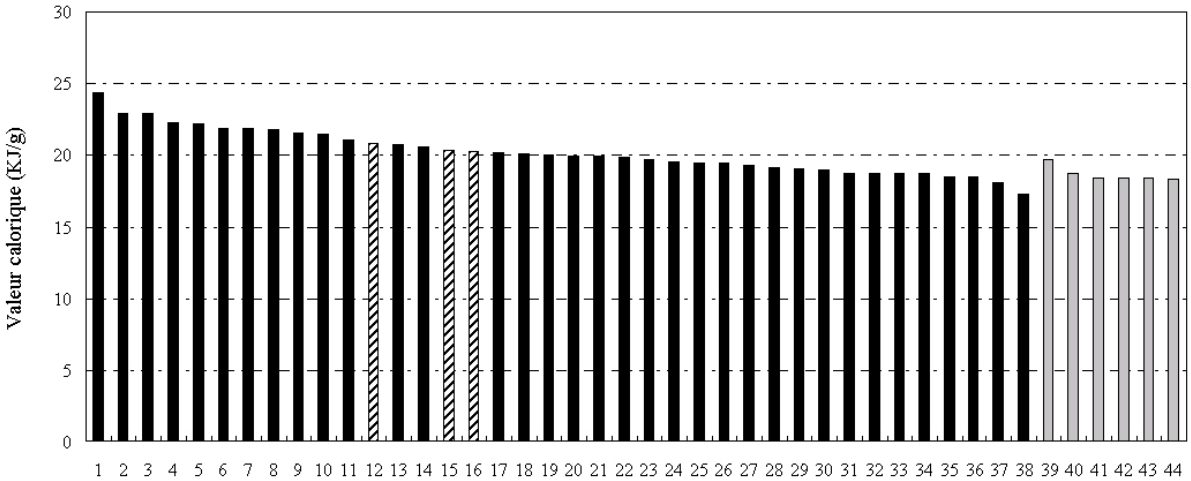


Fig. III.1.2 : Valeur calorique pour 44 espèces (groupes, genre ou famille) de graines mesurées par bombe calorimétrique. Les barres hachurées correspondent à des groupes de graines provenant de nos différents sites d'études et les barres grises aux graines cultivées. Les numéros renvoient aux espèces ou groupes suivants : 1 : *Ranunculus tricophyllus*[a] ; 2 : *R. sardous*[a] ; 3 : *Rubus fructicosus*[a] ; 4 : *Senecio Jacobea*[a] ; 5 : *Cyperus sp.*[b] ; 6 : *Plantago major*[a] ; 7 : *Myriophyllum spicatum*[a] ; 8 : *Panicum sp.*[b] ; 9 :*Sagittaria latifolia*[b]; 10 : *Bidens sp.*[b] ; 11 :*Potamogeton pusillus*[a] ; 12 : Moëze[a] ; 13 : *Potamogeton pectinatus*[a] ; 14 :*Scirpus validus*[b]; 15 : Seine[a] ; 16 : Brenne[a] ; 17 :*Potamogeton nodosus*[a] ; 18 : *Sparganium erectum*[a] ; 19 : *Suaeda maritima*[a] ; 20 : *Carex pseudocyperus*[a] ; 21 : *Scirpus lacustris*[a] ; 22 : *Polygonum lapathifolium*[b] ; 23 : *Sparganium eurycarpum*[b] ; 24 : *Atriplex hortensis*[a] ; 25 : *Rumex palustris*[a] ; 26 : *Scirpus maritimus*[a] ; 27 : *Polygonum pennsylvanicum*[b] ; 28 : *Pontederia cordata*[b]; 29 : *Echinochloa walteri*[b] ; 30 : *Polygonum lapathifolium*[a] ; 31 : *Sparganium erectum*[a] ; 32 : *Rumex conglomeratus*[a] ; 33 : *Leersia oryzoides*[b] ; 34 : *Alisma plantago*[a] ; 35 : *Scirpus maritimus*[a] ; 36 : *Rumex crispus*[a]; 37 : *Poaceae sp.*[a] ; 38 : *Vicia sativa*[a] ; 39 : *Zea mays*[b] ; 40 : *Milium sp.*[c] ; 41 : *Zea mays*[b] ; 42 : *Triticum sp.* ; 43 : *Triticum sp.*[d] ; 44 : *Millium sp.*[a]
[a] : Legagneux & Robin (unpub. data); [b] : Hoffman & Bookhout 1985; [c] : Joyner et al. 1987; [d] Sugden 1973

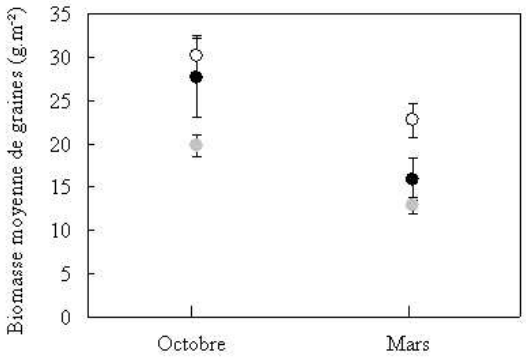
Résumé du chapitre Régime alimentaire

La communauté d'espèces de graines qui compose le régime alimentaire des canards ne diffère pas au cours du temps. Les analyses concernant la sélection alimentaire montrent des patrons de sélection similaires entre le canard colvert et la sarcelle d'hiver en Brenne. Le régime alimentaire apparaît être sélectif pour l'ensemble des sites concernés et pour les deux espèces étudiées. Toutefois, les genres sélectionnés diffèrent entre nos sites d'études et plusieurs biais inhérents à la collecte des données ne peuvent être écartés. De plus les canards présentent un spectre alimentaire large, ce qui nous a amenés à étudier l'ensemble du peuplement de graines dans la suite de nos analyses. Il apparaît également que les valeurs énergétiques des différentes espèces de graines mesurées diffèrent peu entre elles.

2 Déplétion des ressources

Nous venons de voir que les deux espèces de canards présentent (au niveau du genre) des régimes alimentaires similaires (Fig. III.1.1). De plus, nous n'avons pas noté de variations entre nos deux périodes temporelles. La sélection alimentaire que nous avons détectée ne semble donc pas suffisante pour induire un changement de la banque de graines et entraîner de variation du régime alimentaire au cours du temps. Si l'on compare la composition de la banque de graines entre octobre et mars par une analyse de similarité (Anosim ; Clarke 1993), nous n'observons pas de différence pour l'ensemble des sites d'études ($R \approx 0$; $P > 0.3$ dans tous les cas), que l'on se place au niveau taxonomique de l'espèce, du genre ou de la famille. En revanche, la consommation des graines doit aboutir à une déplétion des ressources même si celle-ci ne semble pas suffisante pour induire un changement de régime alimentaire. Par des ANOVA sur mesures répétées (Octobre / Mars) nous avons pu montrer l'existence d'une diminution sur l'ensemble des trois sites (Fig. III.2.1.). Il n'apparaît pas d'interaction ni entre la déplétion et les sites ni entre la déplétion et l'unité échantillonnée (mare, prairie ou étang suivant les sites), ce qui tend à montrer que la déplétion est du même ordre de grandeur sur l'ensemble des zones échantillonnées. De plus nous observons des relations positives entre l'indice de déplétion et la fréquence observée dans les régimes alimentaires (Fig. III.2.1). La relation est positive mais non significative à Moëze. Les contenus stomacaux et les prélèvements de sédiments n'ont pas été récoltés durant les mêmes périodes (2003/2004 pour la ressource et 1995/1998 pour les contenus stomacaux). Ce décalage pourrait donc expliquer cette relation plus faible soit du fait d'un changement de la végétation présente soit par une variation du régime alimentaire.

Cette déplétion est donc vraisemblablement due à l'alimentation des canards puisque les espèces de graines les plus fréquemment rencontrées dans les gésiers de canards sont celles qui diminuent le plus au cours du temps (cf. Fig.III.2.1).



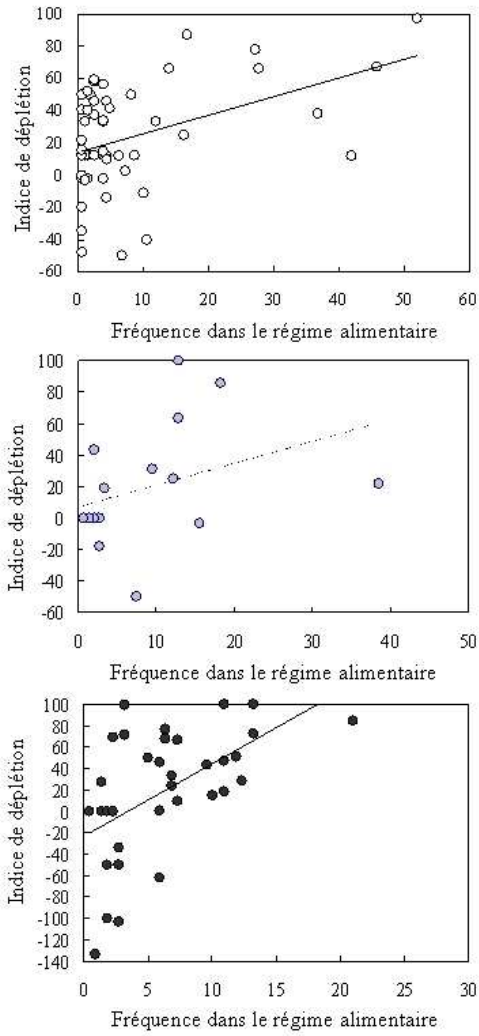


Fig. III.2.1 : Mise en évidence de la déplétion des ressources (graines) sur l'ensemble des trois sites (ci dessus). Sont représentées la biomasse moyenne par prélèvement ± SE pour chaque site. La partie droite montre les relations entre la déplétion (un indice de 100 traduit une disparition totale) pour différentes espèces de graines et leur fréquence relevée dans les gésiers pour chacun des sites d'études. La Brenne est présentée en blanc, Moëze en gris et l'estuaire de la Seine en noir.

Nous avons obtenu des différences de densité de ressources entre nos sites d'études ($F_{2,660}$ = 19.16 P< 0.0001). La comparaison des ressources disponibles entre les sites montre que la Brenne a un niveau de ressources supérieur aux autres sites étudiés (Test post hoc de Bonferoni ; P < 0.01) avec une densité de graines égale à 29.84 g/m² (± 2.37 SE) en début de saison et 22.37 (± 1.90 SE) en fin de saison. Comme pour toute mesure de la ressource, celle-ci est très variable d'un prélèvement à l'autre (Klaassen et al. 2006b), montrant le caractère hétérogène de leur distribution. Le niveau des ressources, tous sites confondus, passe en moyenne de 28.21 (± 2.15 SE) à 19.24 (± 1.35 SE) g/m² ($F_{1,330}$ = 12.98 P< 0.0001).

Deux hypothèses principales peuvent être avancées pour expliquer le niveau résiduel (20 g/m² environ) observé sur les trois sites en fin de saison. Premièrement, il n'existe pas assez de consommateurs pour amener ce niveau plus bas. Répondre à cette première hypothèse nécessite de quantifier la ressource durant d'autres périodes (i.e. entre octobre et mars), lorsque les canards sont encore présents sur le site. Ceci a pu se faire en baie de Seine où une campagne de prélèvements à été réalisée fin janvier 2004 et analysée (Blaize et al. 2005). Ces résultats ne

montrent pas de différences de biomasses entre janvier et mars. Les canards sont encore présents en janvier et la baie de Seine accueille de nombreux canards en halte prénuptiale entre fin janvier et fin mars, ce qui nous amène à examiner notre deuxième hypothèse :

Si l'on se replace dans le contexte de la maximisation de l'approvisionnement, on peut faire l'hypothèse que des coûts trop élevés lors de l'acquisition des ressources ont amené les individus à quitter les patchs présentant de faibles densités pour des patchs plus profitables.

Nous l'avons évoqué en introduction, l'homme en tant qu'ingénieur des écosystèmes peut provoquer de profondes modifications du paysage. Ces modifications ne sont pas sans conséquences sur les ressources. Nous avons voulu examiner si cela était le cas pour la banque de graines.

Résumé du chapitre Déplétion des ressources

Nous avons mis en évidence l'existence d'une **déplétion** de la ressource en graines due à la **consommation des canards** sur l'ensemble de nos sites d'études. La densité des ressources diffère selon le site considéré avec des ressources inférieures sur les deux sites côtiers. Si la densité de ressource diffère selon l'unité échantillonnée, la déplétion ne diffère pas suivant l'unité échantillonnée (mare, étang ou prairie humide). Cependant les densités retrouvées en fin d'hiver sur les deux sites côtiers sont similaires nous permettant d'émettre l'hypothèse que les coûts soient supérieurs aux bénéfices pour une certaine densité de ressource (15 g/m² dans le cas présent).

3. Ressources et gestion des milieux

La densité des ressources présente dans le sédiment *in natura* va dépendre de nombreux facteurs. La persistance de graines dans le sol est une stratégie que les espèces végétales peuvent utiliser afin d'être présentes dans une communauté. Stockées dans le sol, elles constituent une banque qui se forme à partir de la pluie de graines provenant des communautés végétales locales, voisines ou éloignées. Cette banque constitue une réserve qui va intervenir dans le mécanisme de régénération (Fig. III.3.1).

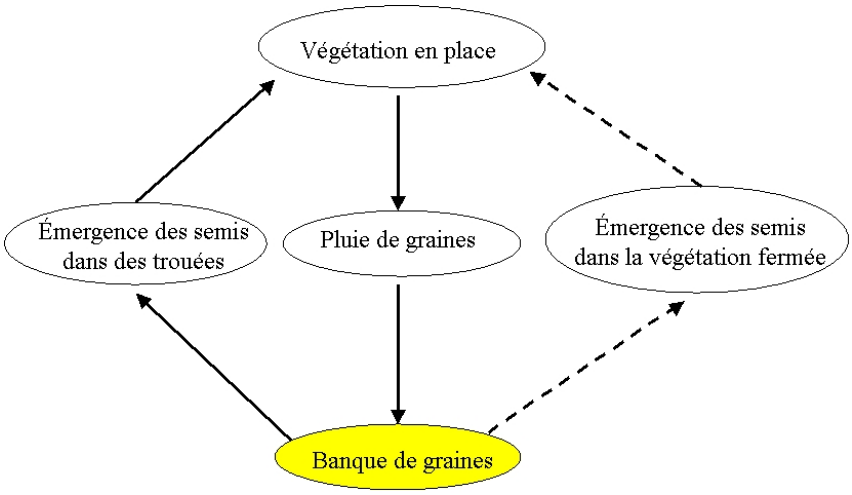


Fig. III.3.1. : Le mécanisme de régénération par la banque de graines. En pointillé sont figurées les relations ayant une occurrence plus faible.

Le mode de gestion des milieux influence la banque de graines (Bekker et al. 1997 ; Smith et al. 2002 ; Wagner et al. 2003 ; Reiné et al. 2004). L'abandon du pâturage sur des prairies humides par exemple provoque une augmentation du stock de graines avec un pic après cinq à six ans suivi d'une diminution (Jensen 1998 ; Falinska 1999 ; Wagner et al. 2003). Au bout de 15 ans, la densité de graines est nettement plus importante sur les zones pâturées que sur les zones abandonnées (voir Touzard et al. 2002 sur des prairies humides).

Nous avons voulu examiner l'effet du pâturage sur le stock de graines disponibles pour les canards. La baie de Seine et le marais de Moëze sont essentiellement gérés par du pâturage bovin, bien que certaines parcelles ne soient pas pâturées. Cette situation nous a permis de comparer le stock de graines sur ces deux types de milieux. L'effet du pâturage est important et ne diffère pas entre les deux sites d'études ($F_{1, 111}$= 0.01 ; P = 0.96). Il apparaît que le stock de graines est trois fois moins élevé en début de saison sur les sites pâturés que sur les sites non

pâturés ($F_{1, 111}$= 3.877, P = 0.05 ; Fig. III.3.2A). Sur ces derniers, il passe de 17.05 ± 2.25 g/m² en octobre à 14.02 ± 1.84 g/m² en mars (Fig. III.3.2A). L'interaction observée entre le temps et le mode de gestion ($F_{1, 111}$= 5.77, P = 0.02) suggère qu'un site non pâturé va attirer un plus grand nombre de consommateurs qu'un site pâturé au cours de l'hiver.

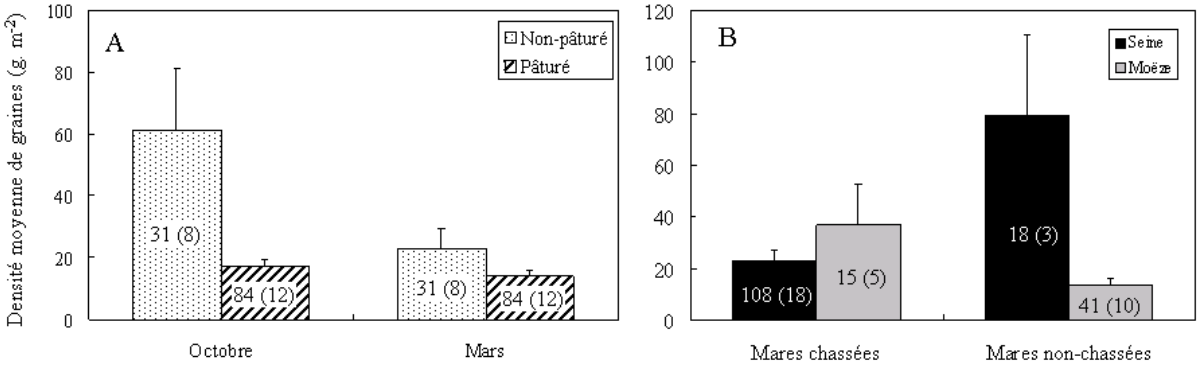


Fig. III.3.2: Densité moyenne de graines (+ S.E.) en fonction du mode de gestion. A : effet du pâturage pour les mois d'octobre et mars, tous sites confondus. B : effet de l'entretien des mares de chasse pour le mois d'octobre sur les deux sites d'études. Le nombre de prélèvements est donné ainsi que le nombre de mares échantillonnées (chiffre entre parenthèse).

Les chasseurs en baie de Seine entretiennent le pourtour des mares (tonte) au printemps et en été afin de limiter la végétation présente (Blaize et al. 2005). Cette pratique semble moins systématique sur le marais de Moëze (obs. pers.). Nous avons voulu tester l'effet de cet entretien en comparant des mares de chasse actives et abandonnées. Ces mares ont pu être échantillonnées sur les deux sites. Les résultats indiquent une interaction entre le site d'étude et le fait que la mare soit active ou non ($F_{1,220}$ = 4.62 ; P = 0.03; Fig. III.3.2B). Les mares de chasse actives sont clôturées dans le marais de Moëze, le plus souvent tondues uniquement avant l'ouverture de la chasse alors que les mares abandonnées sont pâturées. Une situation différente existe en baie de Seine où les mares actives sont tondues toute l'année et les mares abandonnées ne sont pas entretenues. L'ensemble des résultats confirme que l'entretien par tonte (mares chassées en Baie de Seine) ou pâturage (mares non chassées à Moëze) des milieux réduit la quantité de graines disponibles. Nos résultats sont en accord avec les études antérieures sur l'effet du pâturage sur la banque de graines. En baie de Seine, les sites non pâturés sont entretenus de façon plus sporadique (afin d'empêcher une fermeture du milieu) ce qui peut expliquer pourquoi la banque de graines est supérieure correspondant à l'accroissement de la quantité de graines dans le sol observé après abandon du pâturage sur ces parcelles (Jensen 1998 ; Falinska 1999 ; Wagner et al. 2003).

La déplétion sur les sites pâturés est faible. Ces sites devraient par conséquent être peu profitables pour l'alimentation des canards en hiver. En revanche, la présence d'une végétation rase peut permettre l'accueil de populations d'Anatidae herbivores tels que les oies, les canards siffleur ou chipeau (Durant 2001 ; Durant et al. 2003). L'entretien par tonte ou pâturage permet

de garder un milieu ouvert assurant une plus grande visibilité pour les consommateurs leur permettant de détecter plus rapidement les prédateurs et probablement une plus grande tranquillité.

L'homme peut également interagir directement, intentionnellement, sur le stock de nourriture. C'est le cas des chasseurs en Brenne qui agrainent les étangs afin d'attirer les canards sur leurs sites de chasse. Dans le premier chapitre, nous avons comparé le régime alimentaire aux ressources naturelles disponibles. Ceci nous a contraint à retirer la part de l'agrainage dans les contenus stomacaux. Or l'agrainage représente une part importante des items alimentaires retrouvés. En pourcentage de la biomasse retrouvée, l'agrainage représente 65% chez la sarcelle et 45 % chez le canard colvert. Il est à noter que le régime alimentaire provient d'individus tués à la chasse. La gestion (agrainage) et la méthode de prélèvement (chasse) sont réalisées au même endroit ce qui peut amener à surestimer la part de l'agrainage pour l'ensemble de la population. Nous avons testé l'effet de l'agrainage sur la déplétion des ressources en comparant la déplétion en fonction de la quantité de grains qui était ajoutée sur différents étangs. Les résultats n'ont pas montré d'influence de l'agrainage sur la déplétion ($F_{1,205} = 2.18$ $P = 0.14$) même si la tendance d'une plus faible déplétion sur les sites agrainés est observée.

<u>Résumé du chapitre Ressource et gestion des milieux</u>

Le pâturage diminue la densité de graines disponible. Cette densité est proche de la densité critique observée au chapitre précédent. Nos résultats ainsi que ceux retrouvés dans la littérature montrent que **l'abandon du pâturage provoque une augmentation de la densité de graines** présentes dans la banque avec un pic 5 à 6 ans après l'abandon.Le type d'entretien des mares par les chasseurs semble lui aussi déterminer la densité de graines présentes. La **tonte** tout comme le pâturage va limiter la montée en graines des plantes et diminuer le niveau de ressources. Ce type de gestion, en contrepartie, favorise l'accueil d'Anatidae herbivores tels que les oies, les canards siffleur et chipeau. Ces résultats, suivant les espèces ciblées, peuvent servir à améliorer le niveau de ressources disponibles.

L'agrainage pratiqué par les chasseurs en Brenne va prendre une forte importance dans le régime alimentaire des canards de surface mais va avoir un effet limité sur la déplétion des graines naturelles sur les sites considérés.

4. Densité critique compromis à l'échelle du patch

Afin de tester l'existence d'une densité critique pour laquelle les canards abandonnent un patch et également de regarder l'influence de contraintes sur les choix effectués, nous avons mené des expérimentations permettant de mesurer la Giving Up Density (GUD : densité pour laquelle les individus décident d'abandonner un patch : Brown 1988 ; voir également p.4). La GUD mesurée après exploitation d'un patch par un ou plusieurs individus est la résultante des coûts et bénéfices rencontrés sur celui-ci.

Le dispositif expérimental est le suivant : nous avons voulu dans la mesure du possible nous calquer sur les comportements alimentaires observés *in natura*. Pour cela, les expérimentations se sont déroulées de nuit sur des proies cryptiques obligeant ainsi l'individu à échantillonner son environnement pour connaître la qualité du patch. De part sa taille (1.5mm x 3mm), sa texture et sa valeur énergétique (18,3 KJ/g de matière sèche), le *Milium sp.* a été choisi comme graine "standard" que les canards rencontrent habituellement en nature (Nummi 1992 ; Legagneux *non publié*). En effet, la valeur énergétique calculée sur un échantillon de 45 espèces de graines consommées par les canards colvert est de 19.7 KJ ± 2.0 SD, tandis que la taille calculée sur 231 espèces est de 1.5 mm x 2.5 mm (± 1.4 x 2.3 SD). Les canards colverts étant capables de discriminer une hétérogénéité de la ressource à une échelle très fine (2 cm², Klaassen et al. 2006a), les graines sont réparties de la manière la plus homogène possible au sein des patchs utilisés. Deux patchs (de 0.5 m² conçus pour qu'un canard puisse s'alimenter sans avoir à marcher à l'intérieur), présentant des graines (*Milium sp.*) recouvertes d'eau colorée (par ajout de terre de Sienne), sont disposés dans une enceinte expérimentale (Fig.III.4.1A). Les graines sont pesées après passage à l'étuve à 60°C durant 24 heures, avant et après les expérimentations afin d'estimer la GUD. Le choix des densités proposées repose sur des manipulations effectuées au préalable sur des patchs contenant des densités de ressources identiques (voir **article III** pour plus de détails).

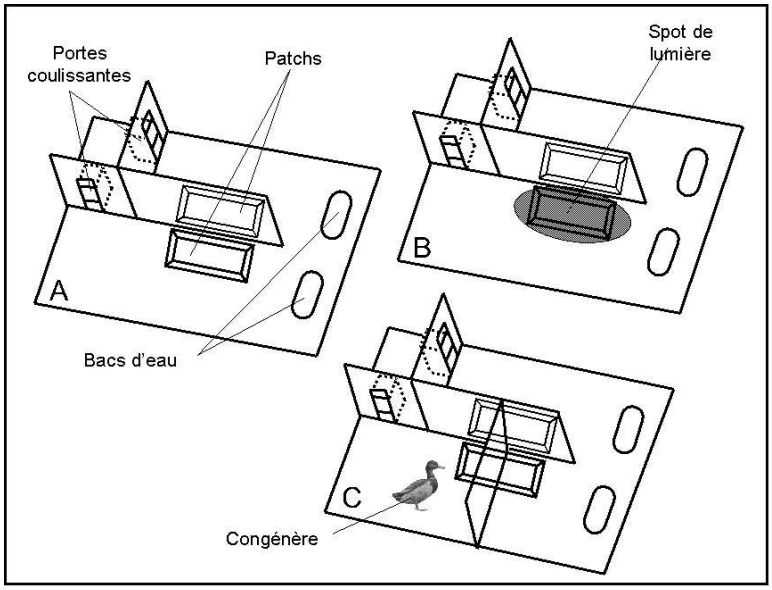


Fig. III.4.1 : Schémas de l'enceinte expérimentale au cours des différentes manipulations : **A** situation témoin où un individu solitaire peut se nourrir sur deux patchs, riche ou pauvre. **B** situation à risque où un des deux patchs est éclairé par un spot de lumière. **C** « situation congénère » où le canard à en face de lui un congénère qu'il peut ou non rejoindre, mais qui lui ne peut pas changer de patch.

Ainsi, les densités de 20g/m² (patch pauvre) et de 100 g/m² (patch riche) ont été utilisées. Un individu est ensuite relâché sur l'un ou l'autre des patchs. Le comportement de l'individu est noté (focal sampling : Altman 1974) grâce à une caméra permettant de l'observer à distance sans le déranger. Lorsqu'un individu quitte le premier patch pour le deuxième puis revient sur le premier, l'expérimentation est arrêtée et la GUD est mesurée par pesée. En fonction du patch rencontré en premier (riche ou pauvre), des valeurs de GUD sont disponibles. Lorsque les individus s'alimentent sur un patch riche d'une densité initiale de 100 g/m², la GUD est de 75 g/m² ce qui correspond à une consommation de 25 g. Lorsque la densité initiale est de 20g/m², la GUD restante est de 13.96 g./m² en moyenne (± 4.24 SD). Ceci correspond à une ingestion de 6 grammes de matière sèche, très inférieure à la capacité de stockage du jabot et du gésier. On peut donc raisonnablement parler de densité critique aux alentours de 14 g/m².

A cette situation témoin se sont rajoutées deux manipulations afin de tester l'effet du risque de prédation et l'effet de la présence d'un congénère sur les décisions d'abandon d'un patch. La première expérimentation consiste à éclairer artificiellement un patch afin de mimer un risque (Fig. III.4.1B). En effet, des études antérieures ont montré que les zones éclairées étaient évitées par les consommateurs nocturnes (e.g. chez les mammifères: Kotler 1984, Carter & Goldizen 2003; les oiseaux: McNeil et al. 1992 ; Mougeot & Bretagnolle 2000 ou les reptiles: Baker & Richardson 2006) car ils deviennent plus visibles et plus vulnérables vis à vis des prédateurs. L'éclairage peut constituer dans certains cas un avantage en terme de détection des proies ce qui n'est pas le cas dans notre dispositif expérimental où les graines sont cachées. La deuxième expérimentation consiste à ajouter un congénère sur l'un des patchs. Seul l'individu testé peut exploiter les deux, le congénère étant contraint sur un patch par la présence d'un grillage (Fig. III.4.1C). Au total, 139 expérimentations basées sur 14 colverts mâles adultes ont

eu lieu entre février et avril 2006. A la fin des expérimentations, les individus sont passés en chambre calorimétrique afin de mesurer leur taux métabolique de base (BMR) qui reflète l'énergie nécessaire à la maintenance de l'organisme lorsqu'il est au repos. Si l'énergie nécessaire à la maintenance de l'organisme est supérieure, les besoins alimentaires devraient être supérieurs augmentant ainsi le temps passé à s'alimenter diminuant leur GUD.

Dans les deux cas (risque ou congénère), nous observons des interactions significatives entre la densité de ressources proposées et le traitement expérimental (Fig. III.2.3). Les décisions d'abandon des patchs sont donc ressource-densité dépendantes.

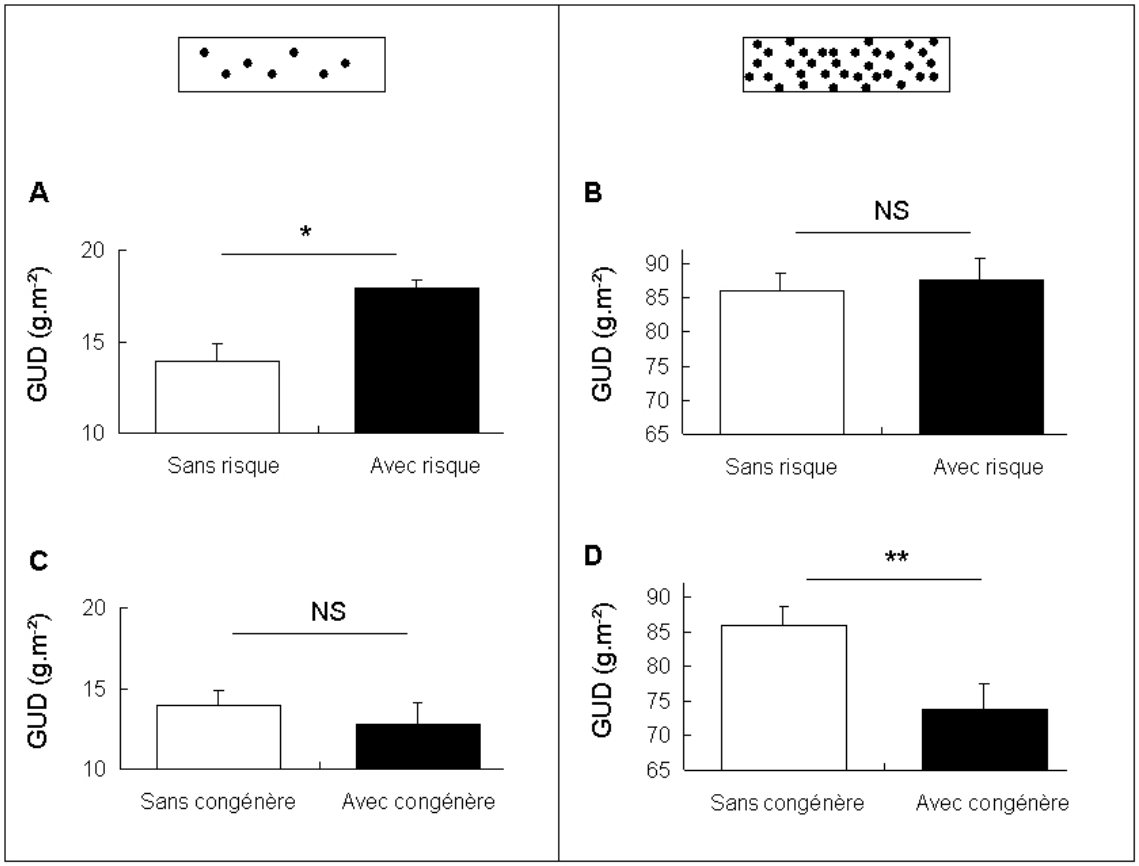


Fig. III.4.2 : GUD moyenne ± SE selon les traitements: témoin *vs.* risque (A et B) ou congénère (C et D) et la densité de graines proposée : 20 g/m² à gauche et 100 g/m² à droite. avec * : $P \leq 0.05$; ** : $P \leq 0.01$ et NS : non-significatif.

Il apparaît que les individus vont déserter plus rapidement (i.e. avec une GUD plus forte) les patchs risqués pour de faibles densités de graines alors que le risque ne semble pas affecter le temps de résidence sur le patch à forte densité (Fig. III.4.2 A et B). A 20 g/m², l'ajout d'un coût supplémentaire induit un départ précipité du patch alors que ce coût n'est pas suffisamment important pour contre-balancer les bénéfices apportés par un patch riche. Nos résultats sont en accord avec de nombreuses études montrant une consommation réduite en présence d'un risque de prédation (e.g. Pöysä 1987a,b ; Lima & Dill 1990 ; Oyugi & Brown 2003 ; Brown & Kotler 2004 ; Kotler et al. 2004 ; Shochat et al. 2004). Le risque, pouvant être différent d'un habitat ou

d'un patch à un autre en milieu naturel, va notamment influencer voire déterminer les coûts liés à l'utilisation de la ressource (Lima & Dill 1990). En revanche, nous obtenons des résultats inverses en ce qui concerne l'expérience où un congénère est placé à proximité de l'individu testé. Cette présence induit un changement de la GUD seulement lorsque l'individu testé s'alimente sur un patch riche (Fig. III.4.2 C et D). En groupe, le succès d'approvisionnement individuel apporte une information quantitative et/ou qualitative sur la disponibilité de la ressource. Cette information peut influencer les choix réalisés par les congénères s'alimentant sur un même patch (Giraldeau & Caraco 2000, Dall et al. 2005).

Nos résultats sur l'effet du congénère montrent qu'une certaine information concernant la qualité du patch voisin a été transmise. Comment cette information est-t-elle perçue par l'individu testé ? Ceci peut être interprété de deux manières non exclusives :

- **Information publique…**

Lorsque le congénère s'alimente sur un patch pauvre, il réagit comme dans une situation témoin et décide donc de rejoindre le patch voisin. Cependant, le dispositif expérimental l'empêche de rejoindre ce patch induisant un stress supplémentaire (augmentation du comportement de vigilance, *obs. pers.*). Ce comportement semble alors perçu par l'individu testé qui prolonge son utilisation du patch favorable et en abaisse donc la GUD. Dans la situation inverse, le congénère est alors face à une ressource avantageuse et semble s'alimenter sans envoyer d'information particulière à l'individu testé qui dans ce cas abandonne le patch pauvre avec une GUD similaire à la situation témoin.

- **…ou évitement de la compétition ?**

Cependant, en parallèle à cette hypothèse soutenant l'utilisation d'une information publique, on ne peut exclure celle d'une compétition pour la ressource. Si la compétition par interférence ne permet pas d'expliquer nos résultats (on s'attendrait dans ce cas à une augmentation de la GUD en présence d'un congénère), la compétition par déplétion peut être envisagée. Dans ce contexte la présence d'un congénère devrait inciter l'individu testé à s'alimenter plus dans le patch, avant que le congénère ne vienne exploiter cette ressource. Si le risque de compétition gouverne les décisions comportementales, on aurait dû retrouver le même résultat pour les 2 densités.

Finalement, nos expérimentations montrent une influence du BMR sur la GUD. Le taux métabolique de base est un facteur potentiellement important dans la modulation des besoins énergétiques et alimentaires d'un animal (Carey 1996 ; Duriez 2003). Nos résultats montrent

une relation négative entre la GUD et le BMR après consommation sur un patch pauvre (Fig. III.4.3 A).

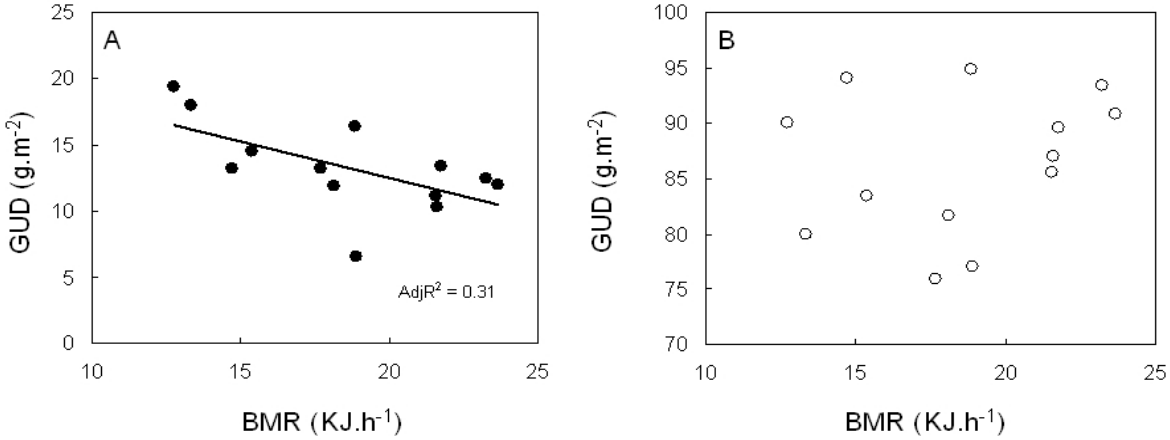


Fig. III.4.3: Relations entre le BMR (KJ/h) et la GUD ($g.m^{-2}$) après consommation sur un patch pauvre (A) et après consommation sur un patch riche (B). Seule la relation négative trouvée à faible densité est significative et représentée ($F_{1,11} = 6.46$, $P = 0.03$).

Cela confirme qu'à une telle densité, des individus au métabolisme élevé auront besoin d'ingérer une quantité de ressources plus importante. Ils accumulent ainsi plus de nourriture avant d'abandonner un patch, et ceci de manière à anticiper une dépense énergétique plus importante associée à la recherche d'un nouveau site alimentaire. Cependant, lorsqu'ils se retrouvent sur des patchs riches, cette relation BMR/GUD disparaît (Fig. III.4.3 B). Il semble alors que ce ne soit plus les besoins métaboliques de base qui régissent les règles de décision, mais la capacité volumique de leur jabot qui devient le facteur limitant l'ingestion des ressources. Ceci correspond à une limitation appelée *digestive bottleneck* (Kenward & Sibly 1977 ; van Gils et al. 2005a,b) obligeant parfois les consommateurs à effectuer des pauses digestives avant d'ingérer une autre proie. Les individus abandonnent alors un patch contenant une importante densité de nourriture non pas en fonction de leur métabolisme, mais lorsqu'ils atteignent un état de satiété.

Résumé du chapitre Déplétion des ressources et densité critique

Les résultats concernant l'utilisation des ressources à l'échelle du patch montrent tout d'abord que la **densité** des ressources conditionne les **réponses comportementales** des individus. Un milieu à forte densité de ressources pourra accueillir des consommateurs indépendamment (du moins dans le cadre de nos expériences) du dérangement (risque) présent sur celui-ci. Le caractère social de l'approvisionnement joue également un rôle en interaction avec la densité des ressources. Toutefois, la transmission et la compréhension de l'information restent à déterminer. En effet, nos expériences ne permettent pas de trancher entre risque de compétition et information publique.

En revanche, à faible densité de ressource, le coût supplémentaire engendré par le risque va diminuer l'acquisition des ressources réalisée par les individus.

Ces résultats montrent, à l'échelle du patch, que les décisions comportementales sont fonction de la densité des ressources, cette densité de ressources agissant en interaction avec les autres consommateurs et le risque de prédation.

5. Utilisation de l'espace compromis à l'échelle des sites

Dans un contexte où la recherche de nourriture et le risque de prédation semblent constituer deux facteurs clefs, la manière dont les canards vont utiliser l'espace permet d'étudier les éventuelles stratégies comportementales adoptées dans ce cadre. Les canards, à travers leurs comportements alimentaires (jour/nuit) et la configuration spatiale des sites utilisés (zones chassées et protégées) constituent, comme nous l'avons vu, un modèle pertinent pour étudier l'effet de la ressource d'une part et du risque de prédation d'autre part sur l'utilisation spatiale. Le suivi d'individus équipés d'émetteurs a donc permis d'analyser les déplacements en retenant la distance parcourue entre remise et gagnage, ainsi que la taille et la forme du domaine vital (incluses comme variables dépendantes dans nos analyses).

Si nos résultats n'indiquent aucun effet du sexe ou de l'âge sur l'utilisation de l'espace, des facteurs environnementaux (météorologiques, avancement dans la saison, comparaison entre sites), ainsi que des différences inter-spécifiques importantes expliquent les variations d'utilisation de l'espace chez les canards hivernants (voir **article IV**).

La distance parcourue semble fonction de la température maximale journalière. Chez les sarcelles et les colverts, seules espèces ayant été suivies durant des périodes froides (inférieures à 0°C en pleine journée), on observe une réduction de la distance parcourue lors de faibles températures diurnes (Fig. III.5.1).

La température ressentie en journée sur la remise par les oiseaux va conditionner la décision de partir plus ou moins loin sur les zones de gagnage. Durant les vagues de froid, les canards réduisent leurs dépenses énergétiques (Brodsky & Weatherhead 1985 ; Longcore & Gibbs 1988 ; Cox & Afton 1996) en limitant leurs déplacements. Les différences interspécifiques observées sur les distances parcourues au cours de l'hiver, semblent traduire des besoins énergétiques différents (Fig. III.4.1). Le canard colvert est une espèce plus sédentaire que les deux autres (Rüger et al. 1987 ; Monval & Pirot 1989 ; Mondain-Monval & Girard 2000). Le fait que les distances entre remises et gagnages diminuent au cours de l'hiver pour cette espèce et augmentent pour les deux autres traduirait une concentration des déplacements autour du futur site de nidification chez le colvert et des besoins énergétiques plus importants chez les autres espèces devant préparer la migration pré-nuptiale. Du fait de la concentration d'individus en hiver sur certains plans d'eau (remises protégées), la déplétion est susceptible d'être plus forte à proximité de cette zone. Dans ce contexte, les zones plus éloignées seraient donc plus riches.

La décision de quitter ou pas la remise au crépuscule va ainsi affecter l'utilisation de l'espace. En effet, les individus peuvent choisir de rester s'alimenter sur leur lieu de remise, réduisant ainsi le risque de prédation et la dépense énergétique induite par le déplacement. Cette décision binaire a été testée par des régressions logistiques. Il apparaît que ce choix diffère en fonction du temps (date), de l'espèce et de leurs interactions mais pas en fonction du site d'étude. Les canards colvert et pilet restent majoritairement de nuit sur les réserves alors que les sarcelles n'ont pas de préférence. La propension à quitter la remise augmente avec le temps chez le canard pilet et la sarcelle d'hiver et inversement chez le canard colvert ce qui correspond aux résultats sur la distance parcourue (**article IV**) et corrobore les résultats des parties précédentes faisant état d'une déplétion des ressources.

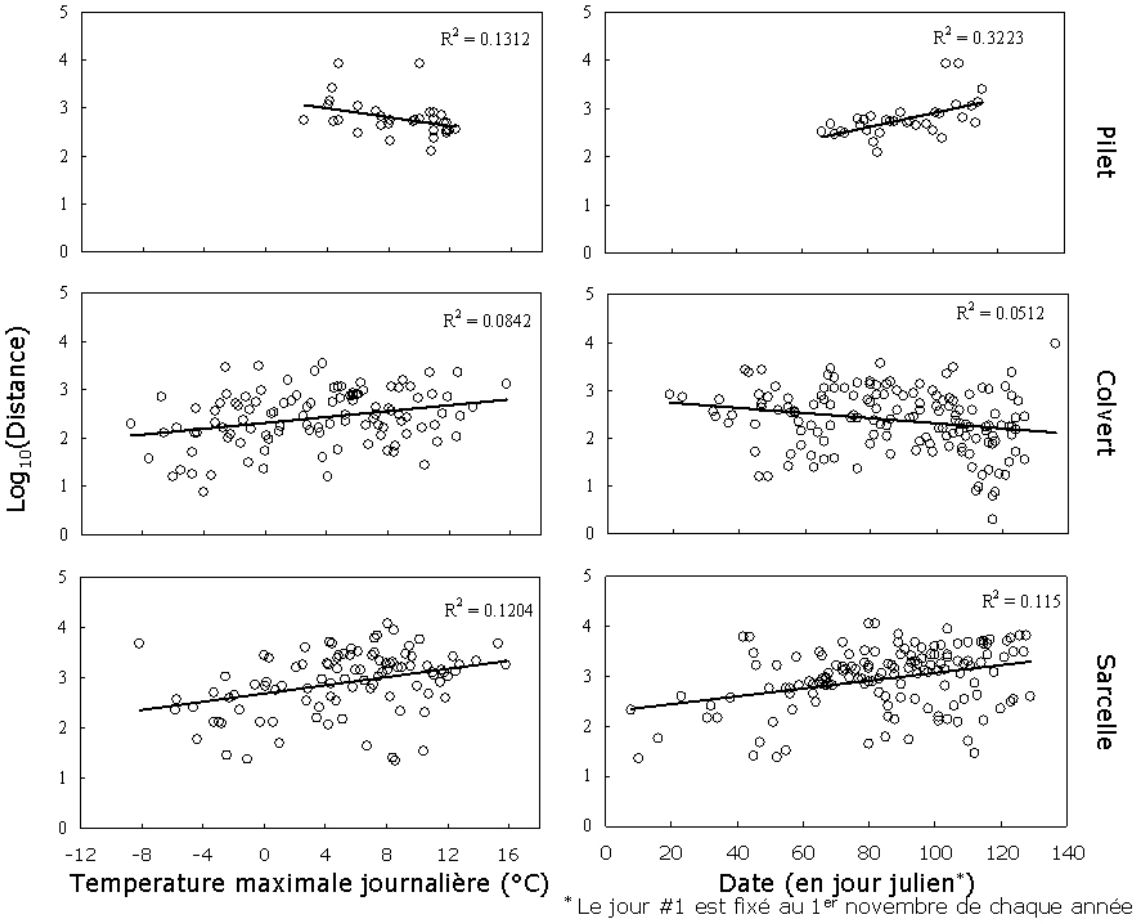


Fig III.5.1: Relations entre les distances parcourues (log-transformées) et la température maximale journalière ou la date pour les trois espèces de canards suivies en télémétrie entre 2001 et 2005. Toutes les régressions linéaires sont significatives

Cette augmentation des distances parcourues au cours du temps, observée chez ces deux espèces peut résulter de deux facteurs non exclusifs. Tout d'abord, la diminution des ressources à proximité et sur la remise (du fait du comportement grégaire diurne des canards) oblige les individus à parcourir de plus grandes distances en fin d'hiver. Ensuite, la fermeture de la chasse

se situe au jour 90, c'est à dire au milieu de notre suivi. Si les individus sont capables de détecter l'arrêt de la chasse, ils peuvent alors exploiter ces sites sur lesquels la contrainte de prédation est levée et ainsi changer de mode d'utilisation de l'espace. Il est intéressant de noter que la distance parcourue est stable chez le canard colvert jusqu'à l'arrêt de la chasse (GLMM : $F_{1,234} = 0.03$; $P = 0.86$) et diminue ensuite (GLMM : $F_{1,243} = 6.85$; $P = 0.009$).

Afin d'examiner le premier effet, nous avons bénéficié d'une situation quasi-expérimentale en Brenne, où nous disposons de deux zones protégées (la Réserve Naturelle de Chérine et le Domaine du Plessis), comparables en taille, mais différant par leur gestion : le domaine du Plessis est fortement agrainé (4 tonnes de blé sont distribuées chaque année entre septembre et mars afin de fidéliser les canards en hiver) alors que Chérine ne l'est pas (**Article V**). Nous avons équipé des canards (sarcelles et colverts) sur ces deux zones au cours des hivers 2002/2003 et 2003/2004 et il apparaît que l'utilisation de l'espace est assez différente. Aucune différence entre les deux espèces de canards n'est notée concernant la taille des domaines vitaux. Si la taille du cœur du domaine vital ne diffère pas en fonction de la zone considérée, le domaine vital total (MCP) est moins important pour les canards du Plessis que pour les canards de Chérine (GLMM avec l'année en facteur aléatoire: $F_{1,33} = 12.65$; $P = 0.001$). Ceci reflète des distances remise/gagnage différentes. Les distances remise/gagnage ne sont pas affectées par la zone (agrainée ou non) chez les canards colvert alors que pour les sarcelles, les distances sont 2,6 fois inférieures sur la zone agrainée (en moyenne de 1 850 mètres sur Chérine et de 712 mètres au Plessis : GLMM : $F_{1,11} = 14.79$; $P = 0.003$; Fig. III.5.2).

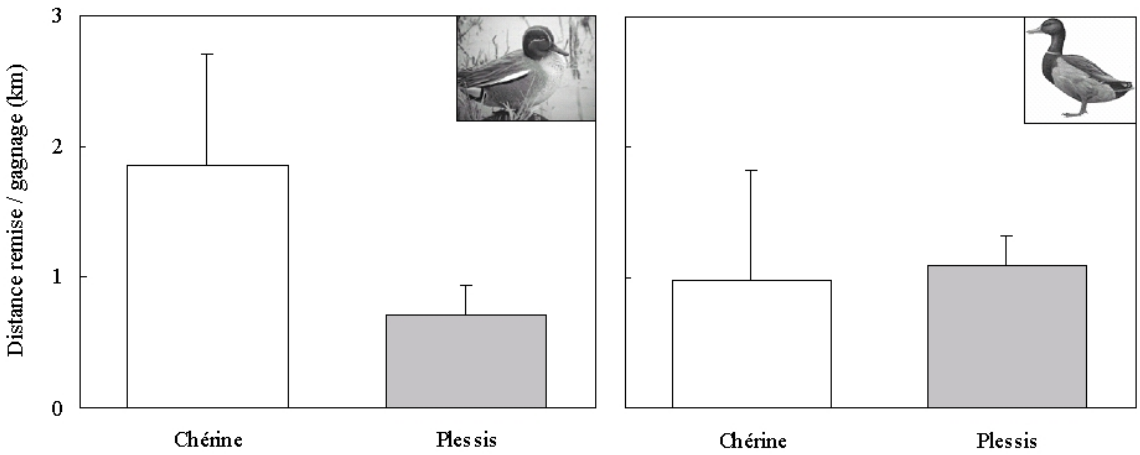


Fig. III.5.2: Distances moyennes parcourues entre remises et gagnages pour des sarcelles d'hiver (graphique de gauche) ou des canards colverts (graphique de droite) équipés sur Chérine ou sur le Plessis (site agrainé) durant les hivers 2002/2003 et 2003/2004 en Brenne.

Ces résultats suggèrent donc que l'utilisation de l'espace et les décisions de quitter un patch ou un site d'alimentation, ici au niveau de l'étang sont fonction de la quantité de

ressources disponibles et ceci est observé de façon très nette chez l'espèce la plus petite, la sarcelle d'hiver. Ces résultats sont également appuyés par les différences majeures de la taille des domaines vitaux (Cœur du domaine vital notamment) entre les trois sites d'études. Les sarcelles de Brenne ont des domaines vitaux inférieurs aux sites côtiers (voir Fig. 4 de l'**article IV**). Le patron inverse est retrouvé en ce qui concerne le niveau des ressources puisque la Brenne présente un niveau de ressources supérieur aux deux autres sites (voir Fig. III.2.1 p. 36). Les individus ajustent donc leurs déplacements en fonction des ressources et ceci à différentes échelles spatiales : inter et intra-sites. Ces résultats s'ajoutent à une longue liste de références montrant une relation inverse entre abondance des ressources et taille du domaine vital (voir Boutin 1990 et Rolando 2002 pour des revues de littérature) bien que cela ait été documenté majoritairement pour des individus en période de reproduction.

Afin d'évaluer l'effet de l'arrêt de la chasse sur l'utilisation de l'espace par les canards en hiver, nous avons détecté les points de rupture (breakpoints) à l'aide du package « segmented » sous R (Muggeo 2003) existant dans la relation entre les distances cumulées et le temps. La présence d'un point de rupture traduit un changement d'utilisation de l'espace. Les distances cumulées prennent en compte uniquement les trajets où l'oiseau est sorti de sa zone de remise. Pour chaque individu, suivi avant et après la fermeture de la chasse, nous avons ainsi pu déterminer si un point de rupture existait, et si oui, pour quelle date afin de voir le temps écoulé (ou restant) entre ce point de rupture et l'arrêt de la chasse. Par exemple, la sarcelle # 162 est restée sur la réserve de Moëze de jour comme de nuit durant 30 jours puis est sortie de nuit pour s'alimenter à l'intérieur du marais 2 jours après la fermeture de la chasse (fig. III.5.3). Pour le colvert # 026, aucun point de rupture n'est détecté.

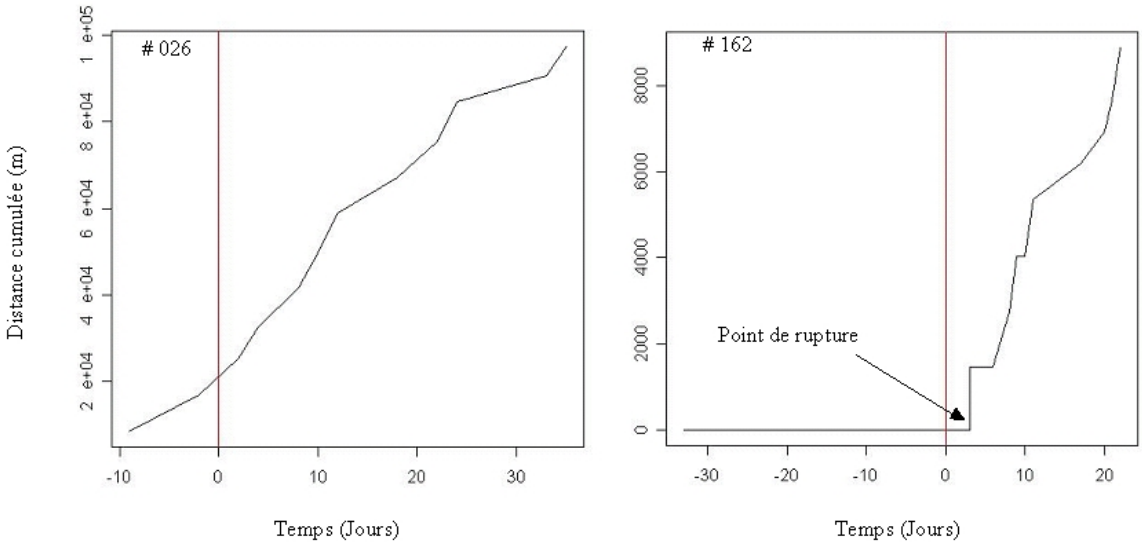


Fig. III.5.3: Distances cumulées en fonction du temps pour une femelle colvert équipée en Brenne (# 026) et un mâle de sarcelle équipé dans les marais de Moëze (#162). Le jour de la fermeture est fixé à 0 (ligne verticale). A partir de la régression linéaire entre le temps et la distance cumulée, l'existence et la position de points de ruptures ont été calculées pour chaque individu (Muggeo 2003).

Nos analyses, restreintes aux sarcelles et colverts, ont été réalisées sur 51 individus ayant été suivis avant et après la fermeture de la chasse. Sur les 15 mâles et les 15 femelles de colverts analysés, 7 mâles et 2 femelles n'ont pas présenté de points de rupture. Concernant les 12 mâles et 9 femelles de sarcelles analysés, 4 mâles et 1 seule femelle n'ont pas présenté de points de rupture.

Chez le canard colvert, des régressions logistiques concernant la décision de changer de stratégie d'utilisation de l'espace montrent des différences de taille corporelle chez les mâles. En effet, les mâles qui changent de stratégie au cours de l'hiver sont légèrement plus petits que les colverts à stratégie fixe : les mesures d'aile pliée sont en moyenne de 272.7 mm ± 4.7 SE et de 282.5 mm ± 3.0 SE respectivement (Chi ² = 3.12 P = 0.078 ; N =15). Concernant les individus présentant des points de rupture et donc des changements d'utilisation de l'espace au cours de l'hiver, nous avons essayé d'expliquer les variations de la date, correspondant au point de rupture. Il n'apparaît pas de différence entre les deux espèces ni entre les sites d'études. Aucune covariable individuelle (sexe, age, condition ou taille corporelle) n'explique ces variations chez les colverts. En revanche, le moment où les sarcelles décident de changer de mode d'utilisation de l'espace (i.e. de quitter la remise) est fonction de leur sexe ($F_{1,14}$ = 4.73 ; P = 0.04) et de leur taille (longueur d'aile) (fig. III.5.4). L'influence de la taille est significative uniquement pour les mâles (Corrélation de Spearman : RS = 0.83, P = 0.015 ; N=8).

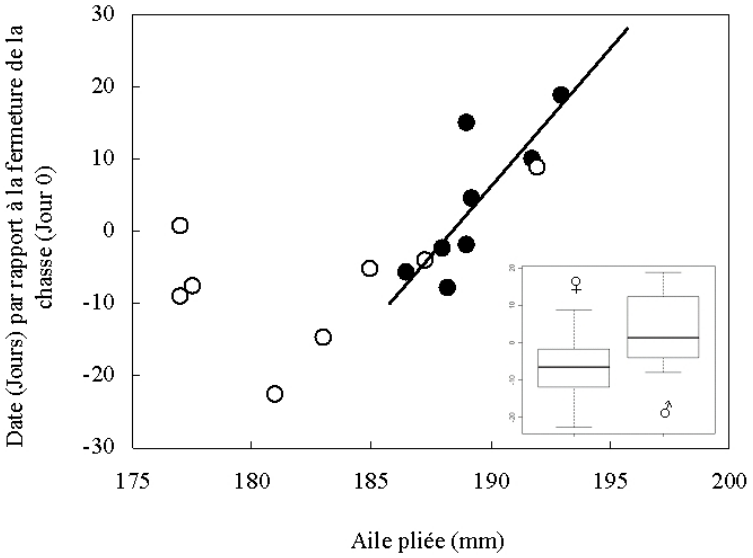


Fig. III.5.4 : Relation entre la taille (longueur de l'aile pliée) et la date du changement d'utilisation de l'espace. Le jour 0 correspond à la fermeture de la chasse. Les femelles sont présentées en blanc et les males en noir. Les distributions illustrant la différence entre les sexes sont proposées sous forme de boites à moustache.

Ces résultats suggèrent l'existence de réponses comportementales qui sont fonction de la qualité phénotypique des individus : les plus petits vont changer de mode d'utilisation de l'espace plus tôt que les plus grands. Ceci est vrai au niveau intra-spécifique chez la sarcelle d'hiver. Ces résultats sont en accord avec des travaux antérieurs sur la vulnérabilité des canards à la chasse en fonction de leur condition corporelle. Il a été montré que les canards en moins bonne condition ont une probabilité supérieure d'être repris à la chasse à la fois chez le canard

colvert (Dufour et al. 1993 ; Heitmeyer et al. 1993) et plus récemment chez la sarcelle d'hiver (Guillemain et al. 2007a). Nos résultats concernent ici la taille et doivent donc être comparés avec précaution. De plus, la taille est un trait héritable (Rhodes et al. 1996) qui est relié à l'aptitude phénotypique des individus pour un grand nombre d'espèces d'oiseaux (e.g. Larsson et al. 1998 ; Kruuk et al. 2001). Nos résultats indiquent que les individus les plus petits vont avoir des stratégies plus risquées que les individus de plus grande taille. Les canards de surface présentent un dimorphisme sexuel important (Omland 1997). Les femelles (plus petites) changent de stratégie 5.5 jours en moyenne avant la fermeture alors que les mâles le font 3.8 jours en moyenne après celle-ci. On peut alors imaginer des besoins énergétiques relatifs plus importants pour les individus plus petits (Schmidt-Nielsen 1998) ou une exclusion compétitive en faveur des individus plus grands (plus dominants ?) qui peuvent rester sur les réserves jusqu'à la fermeture de la chasse et exploiter ensuite la périphérie.

Une étude récente permet de nous éclairer sur les mécanismes pouvant agir sur les décisions de mouvement. Fritz et al. (in prep.) ont équipé des sarcelles d'hiver ainsi que des canards siffleurs (à Saint Denis Dupeyré, une réserve naturelle proche de Moëze) à l'aide d'émetteurs et ont comparé les décisions de quitter la remise avec les taux d'hormones (testostérone et corticostérone) dosés lors des captures. Leurs résultats montrent que les siffleurs ayant des taux de testostérone plus importants (plus dominants : Poisbleau et al. 2005) ont une probabilité plus faible de quitter la réserve alors que les individus présentant un taux de corticostérone plus élevé (demande énergétique supérieure ou individus plus stressés : Cherel et al. 1988) sont ceux qui sortent le plus de la réserve. La chasse quand à elle réduit la probabilité de quitter la réserve sauf pour les individus présentant des taux très élevés de corticostérone.

Résumé du chapitre Utilisation de l'espace

En hiver, l'utilisation de l'espace est régie par de nombreux facteurs aussi bien extrinsèques (température journalière, site d'étude, niveau des ressources, arrêt de la chasse) qu'intrinsèques (espèce, sexe, taille corporelle). Si le niveau des ressources (densité de graines) semble bien influencer la taille du domaine vital, les stratégies individuelles de quitter ou non les réserves de nuit sont aussi fonction de la qualité phénotypique des individus en réponse à la fermeture de la chasse. Toutefois, l'arrêt de la chasse est confondu avec le déroulement du temps ce qui ne peut démontrer l'effet de la chasse mais seulement le suggérer. Les sarcelles de plus petite taille vont adopter des stratégies plus risquées en prenant la décision de s'alimenter en dehors des réserves avant la fermeture de la chasse. Les femelles, elles aussi plus petites du fait du dimorphisme sexuel, vont décider de s'alimenter en dehors des zones protégées. Toutefois, les mécanismes (compétition, relations de dominance…) favorisant les individus plus grands demandent à être éclaircis même si un soubassement hormonal pourrait expliquer les décisions de quitter les réserves.

6. Influence de la chasse sur l'émigration et la survie compromis à l'échelle des sites

Evaluer l'impact de la chasse sur le comportement des individus n'est pas une chose aisée et ne peut être établi avec certitude qu'en modifiant les pratiques de chasse ou les zones chassées (Madsen 1998a,b). Etudier l'influence de la chasse en tenant compte de la variabilité individuelle des oiseaux nécessite de marquer des individus et de les suivre à une échelle spatiale pertinente. Comme nous venons de le voir précédemment, nos résultats suggèrent une influence de la fermeture de la chasse sur le comportement des canards. Alors que l'arrêt de la chasse a lieu durant le suivi des oiseaux, cet effet est cependant confondu avec le déroulement du temps. Cet aspect confondant ne nous permet pas d'affirmer mais plutôt de suggérer un effet de la chasse (p.50-51). Les conséquences de la chasse sur les populations sauvages ont été évaluées au niveau génétique (voir revue dans Harris et al. 2002). La chasse peut conduire à certaines dérives génétiques dans des situations particulières. Ces conséquences concernent notamment la chasse aux trophées où les chasseurs ciblent un phénotype particulier (c'est par exemple le cas pour des éléphants *Loxodonta africanus* Jachmann et al. 1995 ; des mouflons *Ovis canadensis*, Coltman et al. 2003 ou des cerfs *Cervus elaphe*: Martinez et al. 2005).

Ce mode de chasse a pour conséquence à long terme de favoriser au sein de la population les mâles en moins bonne condition (mâles reproducteurs de mauvaise qualité), ce qui induit un biais phénotypique d'origine artificielle. Chez les oiseaux, en revanche, une revue des conséquences génétiques de la chasse (Harris et al. 2002) ne relève que très peu d'évidences d'un effet de cette pratique sur le génotype ou le phénotype d'une population exploitée (Little et al. 1993 ; Dufour et al. 1993 ; Nebdal et al. 1997). Il paraît en effet difficile, dans le cas de la chasse au vol (ou du moins à la passée), qu'une quelconque sélection pour un phénotype particulier puisse avoir lieu (à l'exception d'une sélection basée sur le sexe chez les espèces dimorphiques : Metz & Ankney 1991).

L'étude de Dufour et al. (1993) et celle plus récente de Guillemain et al. (2007a) montrent que les canards (colverts dans le premier cas et sarcelles dans le deuxième) tués à la chasse sont en moins bonne condition physique que les oiseaux capturés sur les sites protégés. Ces résultats s'affranchissent d'un biais potentiel lié aux individus en halte migratoire (Guillemain et al. 2007a), et préfigurent des comportements (mouvements) différents en fonction de la qualité individuelle. Les individus en meilleure condition restent en effet sur les sites protégés la nuit alors que les individus en moins bonne condition décident de sortir de ces sites et sont par conséquent exposés à un risque de prédation plus important. Cependant, le mécanisme

expliquant ces différences de comportement n'est pas clairement défini : s'agit-il de la déplétion des ressources et/ou de l'exclusion compétitive des individus en moins bonne condition, ou le résultat de relations de dominance qui excluraient les plus faibles ? (Poisbleau et al. 2006 ; Guillemain et al. 2002b, 2007a ; Fritz et al. in prep).

De nombreux canards sont lâchés avant l'ouverture de la chasse sur des centaines d'étangs en Brenne. Le lâcher existe dans quasiment tous les départements où la chasse aux canards s'exerce, mais se pratique de façon particulièrement importante dans les zones continentales (Mondain-Monval & Girard 2000). En Brenne, les chiffres quant à l'estimation du nombre d'oiseaux lâchés varient (entre 30 et 50 000 individus, Bourguemestre com. pers.).

En menant une importante campagne de baguage durant trois années consécutives, nous avons tenté de comprendre comment la pression de chasse et la qualité individuelle agissaient sur les mouvements (émigration) et la survie des individus de cette population artificielle soumise à une forte pression de prédation. De nombreuses campagnes d'information (radio, magazine cynégétique « L'Indre et la Chasse », plusieurs exposés en mairie) ainsi qu'une forte mobilisation de François Bourguemestre (technicien de la FDC36), des chasseurs et propriétaires d'étangs a permis un fort retour de bagues (35%), aussi bien sur les étangs de baguage (N = 32) que sur d'autres étangs (N = 95).

La décision de quitter le site où les canards sont lâchés, peut être assimilée à un comportement d'émigration, première étape du processus de dispersion[8] (Greenwood 1980 ; Johnson & Gaines 1990 ; Clobert et al. 2001). Si la dispersion présente des coûts et des bénéfices (Morris 1987 ; Bélichon et al. 1996 ; Gandon & Michalakis 2001) pour les individus d'une population, la connaissance des causes proximales et ultimes de la dispersion est indispensable dans un contexte où les populations sont fragmentées et particulièrement dans le cas ou elles sont soumises à une gestion (Kokko & López-Sepulcre 2006).

Les facteurs pouvant induire une décision de dispersion (émigration) sont nombreux et agissent rarement de manière isolée (Lidicker & Stenseth 1992 ; Gandon & Michalakis 2001), compliquant ainsi leur interprétation (Hanski 2001; Doligez & Clobert 2003 ; Blums et al. 2003). Les facteurs connus pour initier le comportement d'émigration sont

i) l'évitement de la compétition à travers l'existence de fortes interactions sociales (Gerlach 1998 ; Ekman et al. 2002) ;

ii) la déplétion de la ressource (Matthysen 2005 ; Lambin et al. 2001) ;

iii) la faible qualité de l'habitat (Lin & Batzli 2004) ;

iv) l'évitement de la reproduction entre apparentés (Lambin 1994) ;

[8] La dispersion est un processus écologique majeur en dynamique des populations qui concerne la décision de quitter son lieu de naissance ou de reproduction antérieur pour se reproduire dans un nouvel habitat. Ce processus se décompose en trois phases distinctes : l'émigration (décision de partir), la transience (mouvement proprement dit) et la décision d'installation. (Clobert et al. 2001).

v) la forte pression de prédation (Weisser et al. 1999 ; Doligez & Clobert 2003 ; Yoder et al. 2004 ; voir également Woodward & Hildrew 2002 pour un avis contraire) ;
vi) la prévalence des parasites (voir la revue de Boulinier et al. 2001) et
vii) la condition individuelle (Ferrer 1993 ; Nunes & Holekamp 1996 ; O'Rian et al. 1996 ; Dufty & Belthoff 2001 ; van der Jeugd 2001; Ekman et al. 2002 ; Barbraud et al. 2003).

Les colverts d'élevage lâchés (juvéniles : 6 semaines en moyenne) sur des étangs, unités spatialement délimitées, ont permis d'étudier l'effet de la pression de prédation, de la compétition et de la qualité individuelle sur le comportement d'émigration.

Afin de tester ces effets, nous avons établi un modèle multi-états (Lebreton et al. 1992 ; Fig. III.6.1) où la mortalité est considérée sur le lieu de lâcher (Ψ_{AB}) ou à l'extérieur de celui-ci (Ψ_{AC}). Si la première transition tient compte de la probabilité d'être tué, la dernière transition est le produit de s'être déplacé et d'avoir été tué. On ne pourra donc parler de probabilité d'émigration que si la probabilité d'être tué est équivalente sur place (Ψ_{AB}) et ailleurs (Ψ_{AC}).

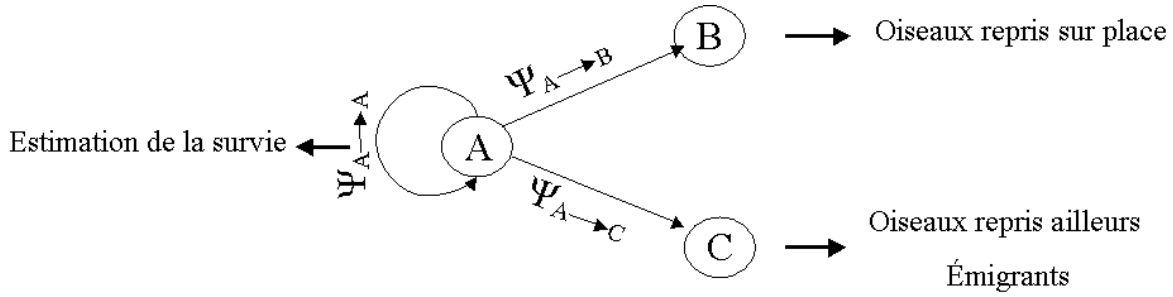


Fig. III.6.1 : Représentation schématique du modèle multi-états utilisé pour analyser les données de reprises de colverts issus d'élevage. Nous avons considéré trois états. L'ensemble des canards peuvent passer d'un état A (vivant) à un état B (tué sur place) ou C (tué ailleurs). La probabilité de transiter de l'état A à l'état C est une probabilité d'émigration alors que la probabilité de rester dans l'état A permet d'estimer la survie.

L'estimation de la pression de chasse a été établie par une enquête auprès des actionnaires de chasse et des propriétaires d'étangs. Le nombre de chasseurs présents par mois a pu être connu pour l'ensemble des étangs où des opérations de baguage ont été réalisées. Cette information a également été recueillie sur 80% des étangs où ont eu lieu les reprises. Il existe d'importantes variations de la pression de chasse entre les étangs. Cependant cette variation est équivalente entre les étangs de lâcher et de reprises (ANOVA: $F_{1,87} = 0.0001$, $P = 0.99$). Ainsi, la transition Ψ_{AC} peut raisonnablement être considérée comme une probabilité d'émigration des individus. (**Article VI**).

Vu l'important taux de retour des bagues, nous avons pu découper nos données suivant un pas de temps mensuel. La plupart des études de reprises se limitent à un pas de temps annuel du fait du faible taux retour de bagues (e.g. Tavecchia et al. 2001). Nous avons tout d'abord formulé un modèle de base sans covariables afin de définir le pas de temps à adopter et tester un éventuel effet de l'année ou du sexe. La sélection d'un modèle sans covariables ne montre pas d'effet année ou sexe et a permis de privilégier le découpage temporel suivant : les transitions en septembre sont différentes des transitions entre octobre et janvier (Fig. III.6.2).

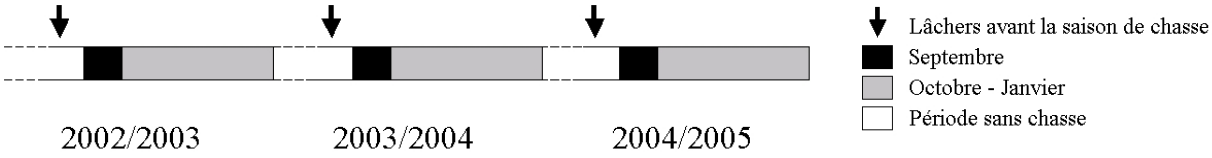


Fig. III.6.2 : Découpage temporel du modèle multi-états le plus parcimonieux. Les transitions mensuelles entre octobre et janvier sont considérées comme équivalentes et différentes de la transition entre juillet et septembre.

Ce découpage est cohérent avec la pression de chasse en Brenne qui est bien supérieure en septembre (Fig. III.6.3) aux autres mois de la saison de chasse (données venant d'une enquête menée annuellement par la FDC36)

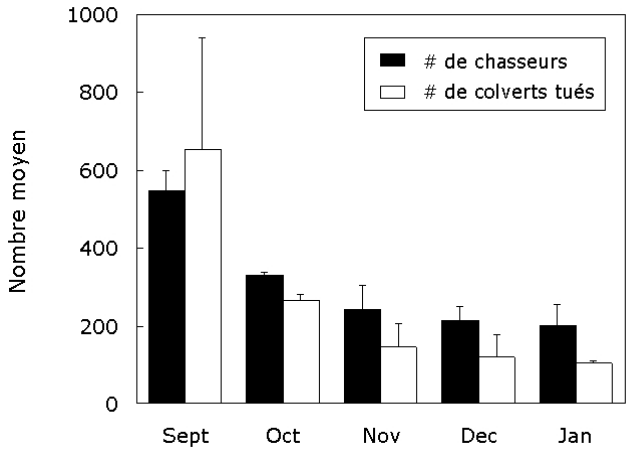


Fig. III.6.3 : Evolution du nombre moyen de chasseurs et du nombre moyen de colverts prélevés par mois en Brenne (+ S.D.). Résultats obtenus pour 126 étangs entre 1993 et 2004. Données FDC36

Nous avons considéré que l'ensemble de l'émigration était circonscrit à la Brenne. En effet, il n'existe pas d'habitats favorables à proximité (plaines céréalières en grande majorité) et seuls 3 individus ont été repris en dehors de notre zone d'étude alors que 5 années se sont écoulées depuis les premiers baguages. De plus, nous avons fait l'hypothèse que la seule source de prédation était la chasse. Cette approximation nous paraît réaliste car la Brenne est étroitement gérée (i.e. les prédateurs terrestres potentiels des canards sont piégés) et les canards sont lâchés pour la chasse.

Nous avons ensuite ajouté des covariables au modèle de base afin de tester l'effet de la pression de chasse, de la taille de la cohorte (nombre de colverts lâchés sur un étang une année donnée), de la taille de l'étang et de la qualité individuelle.

La qualité individuelle a été estimée en prenant les résidus de la masse sur l'âge par rapport à une courbe de croissance théorique (Lokemoen et al. 1990) établie pour les canards colverts. Cet indice peut révéler un indice de condition, de taille ou les deux à la fois. Vingt-huit des 3700 individus bagués ont pu être mesurés durant la saison de chasse consécutive au lâcher. L'indice ainsi calculé au moment du baguage reflète la taille des individus plutôt que leur condition corporelle (voir régressions et indice lipidique dans l'**article VII**). Ceci étant, nos indices de condition, s'ils ne sont pas très précis, présentent un intérêt pour comparer les individus d'une même population. Nous parlerons alors de qualité individuelle plutôt que de condition corporelle ou de taille. En effet, la taille et la condition corporelle sont toutes deux reliées positivement au succès reproducteur (e.g. van Noordwijk et al. 1988 ; Larsson et al. 1998 ; Kruuk et al. ; Blums et al. 2005 ;). Notre indice peut donc être assimilé à une qualité individuelle reflétant l'aptitude phénotypique des individus.

Nos résultats indiquent tout d'abord une relation positive entre la pression de chasse et la probabilité d'émigration après septembre, où celle-ci est directement reliée à la mortalité dans l'étang de lâcher (Ψ_{AB}). La faible relation négative trouvée entre la taille de la cohorte et la probabilité d'émigration en septembre lorsque la densité dans les étangs de lâcher est la plus forte ; suivie de l'absence de relation entre ces variables après septembre suggèrent que l'émigration est due à un évitement du risque de prédation et non à une compétition entre individus. L'augmentation de la probabilité d'émigration lorsque la taille de la cohorte est petite suggère un effet de dilution (Hamilton 1971) qui peut avoir pour conséquence une diminution du risque de mortalité individuel lorsque le nombre de congénères augmente (Giraldeau & Caraco 2000 ; Krause & Ruxton 2002).

Concernant l'effet de la qualité individuelle sur le comportement et les choix comportementaux des individus, nous avons trouvé un effet important de cette variable sur les décisions de quitter l'étang de lâcher. Nous venons de le voir, les colverts, lâchés pour la chasse, se dispersent en tentant d'éviter le risque de prédation. Les individus de moins bonne qualité ont une meilleure capacité à échapper à ce risque de prédation (Fig. III.6.4).

Ce résultat inattendu traduit le fait que les individus de moins bonne qualité sont plus aptes à effectuer des mouvements entre étangs et ainsi à échapper à la prédation en changeant d'habitat. Le mécanisme sous-jacent permettant d'expliquer ces résultats pourrait être hormonal. En effet, il a été montré que les individus en moins bonne condition corporelle synthétisent plus de corticostérone, hormone impliquée dans la mobilité chez les oiseaux (Cherel et al. 1988 ; Belthoff & Dufty 1998).

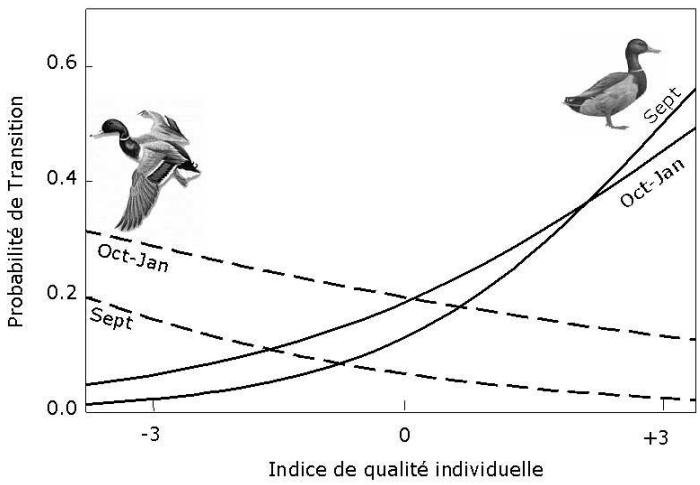


Fig. III.6.4: Valeurs prédites des probabilités mensuelles de rester sur place (lignes continues) ou d'émigrer (lignes pointillées) pour les colverts lâchés comme juvéniles en fonction de la qualité individuelle (masse corrigée au moment du lâché) et du mois (Septembre vs. Octobre-Janvier). Ces courbes sont obtenues pour des données moyennes de pression de chasse, taille de cohorte et d'étang.

Ce comportement d'émigration se transpose en terme de survie : les individus de moins bonne condition corporelle ont un taux de survie supérieur à ceux de meilleure qualité (Fig. III.6.5). Ces derniers, de par leur tendance à rester dans l'étang de lâcher, subissent une mortalité accrue. On peut alors parler de bénéfice lié à la dispersion dans le contexte où le risque de mortalité induit par la chasse est circonscrit aux étangs et non pas dans la matrice d'habitats existant entre les étangs. Donc, contrairement à l'idée classiquement établie du coût lié à la dispersion, le risque de prédation n'est pas plus fort durant la période de transience (Gandon & Michalakis 2001 ; Yoder et al. 2004) mais c'est lui qui est le plus à même de provoquer l'émigration.

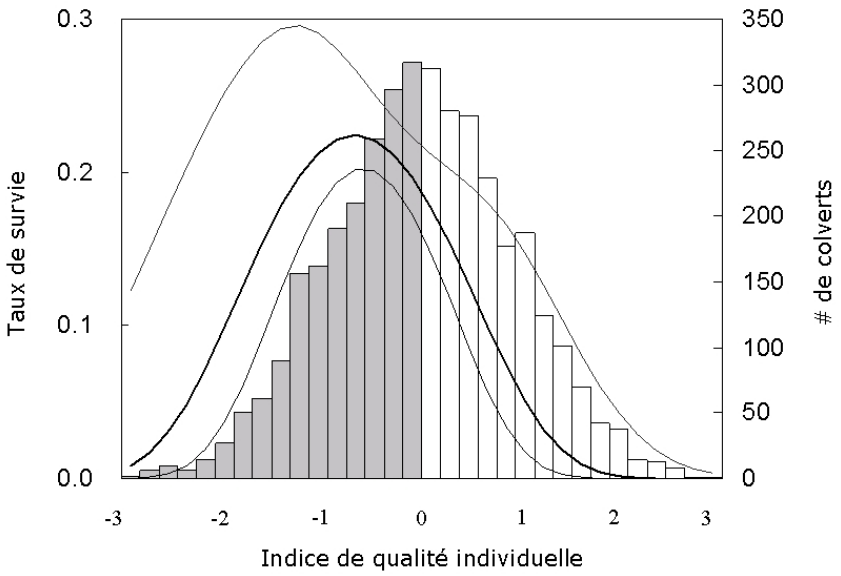


Fig. III.6.5: Valeurs prédites du taux de survie pour une saison de chasse (courbe noire continue et l'intervalle de confiance à 95%) en fonction de la qualité individuelle (masse corrigée au moment du lâcher) pour les colverts lâchés comme juvéniles en Brenne. La distribution du nombre de canards lâchés en fonction de leur qualité individuelle est fournie. Les individus en gris ont un poids corrigé négatif alors que les individus ayant des valeurs positives (i.e. individus de meilleure qualité) sont en blanc.

La mesure de la valeur sélective en fonction d'un caractère phénotypique permet de prédire le mode de sélection naturelle qui va s'appliquer (stabilisante, directionnelle ou disruptive, Brodie et al. 1995) sur ce trait. En faisant une analogie, nous allons utiliser cette terminologie issue de la génétique quantitative pour caractériser l'effet de la chasse dans la distribution d'un trait phénotypique. La survie est une des composantes majeures de la valeur sélective des individus et la taille est un trait phénotypique directement impliqué dans la valeur sélective (e.g. van Noordwijk et al. 1988 ; Larsson et al. 1998).

Est-ce que la chasse peut influencer la distribution d'un trait phénotypique ? Nos résultats suggèrent en effet que la chasse peut biaiser la distribution de la qualité individuelle chez les colverts lâchés avant l'ouverture de la chasse. Notons que les chasseurs, tirant majoritairement les oiseaux en vol à l'aube ou au crépuscule, ne peuvent pas sélectionner de façon intentionnelle les individus selon leur taille. Cet effet de sélection induite par la chasse apparaît être de type directionnelle (voir **Article IX** pour plus de détails) et dirigée vers les individus de moins bonne qualité.

Comme nous l'avons vu, très peu de démonsrations concernant un effet sélectif de la chasse ont été fournies chez les oiseaux, et l'on peut se demander pourquoi.

Les études montrant un effet de la chasse sur le phénotype ont été réalisées sur des populations de mammifères relativement closes (Harris et al. 2002 ; Coltman et al. 2003 ; Martinez et al. 2005 ; Garel 2006), où les chasseurs sélectionnaient de manière répétée un phénotype particulier (chasse aux trophées par exemple). Chez les oiseaux d'eau, les flux et le renouvellement important qui existe au sein d'une population (e.g. Pradel et al. 1997) et l'absence de sélection d'un caractère phénotypique (en dehors du sexe chez les espèces dimorphiques : Metz & Ankney 1991 mais très probablement impossible lors de la chasse à la passée) par les chasseurs permettraient d'expliquer que peu d'études aient montré un effet de la chasse sur les traits phénotypiques dans les populations d'oiseaux. Notre système permet de visualiser un tel effet pour plusieurs raisons. Tout d'abord, la Brenne est une zone humide circonscrite, entourée de plaines agricoles qui limitent la fuite des individus et nous permet de retrouver un grand nombre d'individus. Ensuite, les colverts constituent une population de canards plutôt sédentaire (Rüger et al. 1987 ; Monval & Pirot 1989) et très peu de canards lâchés en Brenne au cours de cette étude ont été repris en dehors du site d'étude (<1%). Enfin, la pression de chasse (augmentée par le caractère omniscient des chasseurs vis-à-vis de la quantité de proies disponibles) est importante et permet de visualiser un effet de celle ci sur le comportement des individus.

En revanche, nos résultats montrent un bénéfice pour les individus de moins bonne qualité, ce qui diffère des études concernant la vulnérabilité des canards à la chasse où les individus de meilleure qualité sont ceux qui échappent à la prédation (Haramis et al. 1986 ; Dufour et al. 1993 ; Guillemain et al. 2007a).

Si l'on considère le lieu de lâcher comme une zone protégée avant l'ouverture de la chasse, alors le scénario illustré par la Fig. III.6.6 permet de concilier l'ensemble de ces études sur les canards.

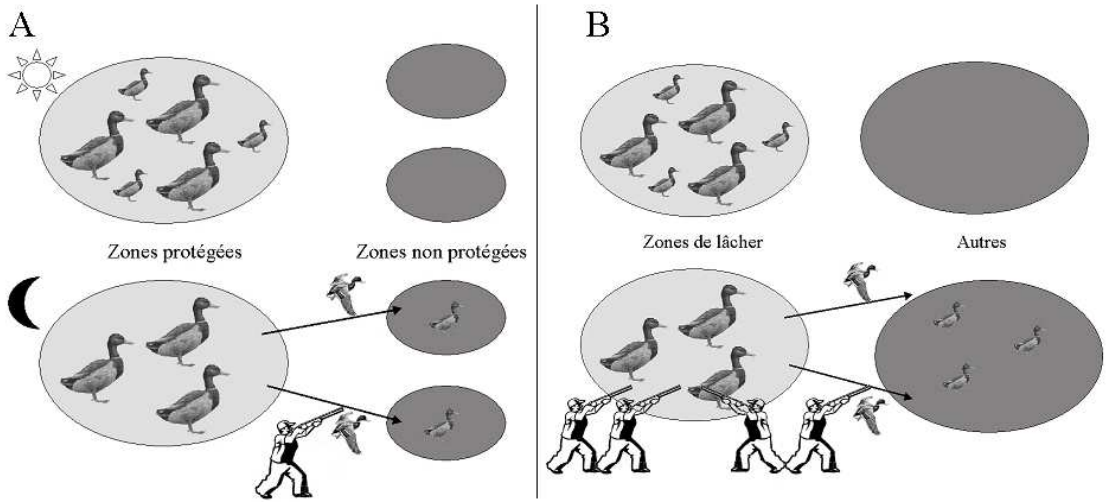


Fig. III.6.6: Représentation schématique de la redistribution des colverts soumis à deux situations contrastées. En A (schéma classique d'utilisation des réserves), les colverts se remisent sur des réserves de jour et vont se nourrir sur des zones non protégées au crépuscule. Les individus de meilleure qualité restent sur les réserves la nuit alors que les individus de moins bonne qualité sortent plus des réserves et sont donc plus prélevés par les chasseurs. En B, les colverts, lâchés avant l'ouverture de la chasse restent sur la zone de lâcher (partie haute). Après l'ouverture de la chasse, les individus de moins bonne qualité échappent à la soudaine pression de chasse (partie basse).

Notre scénario prévoit que quelle que soit la situation à laquelle sont confrontés les individus, que ce soit par rapport à l'accès aux ressources, aux relations sociales (rang de dominance) ou à l'évitement du risque de prédation, la décision comportementale de se déplacer est réalisée de manière prépondérante par les individus en moins bonne qualité. Dans le cas où la décision concerne le fait de quitter une zone protégée pour s'alimenter, les individus en moins bonne condition ont une probabilité plus forte d'être tués. A l'inverse, lorsque cette décision concerne le fait de quitter l'étang de lâcher (en réaction à la pression de chasse), la probabilité d'être tué diminue. Nous obtenons ainsi un schéma général de l'utilisation spatiale faite par les canards en hiver en fonction de leur qualité individuelle.

Résumé du chapitre Influence de la chasse sur l'émigration et la survie

En bénéficiant d'une situation quasi-expérimentale en Brenne avec le contexte des canards colvert lâchés pour la chasse, nous avons pu étudier par une analyse de reprise le comportement d'émigration (première phase de la dispersion) en fonction de la pression de chasse, de la qualité individuelle, du nombre d'individus lâchés et de la taille de l'étang. Nous avons formulé deux hypothèses visant à déterminer les facteurs induisant l'émigration. Les faibles relations trouvées entre le nombre d'individus lâchés et la probabilité d'émigration suggèrent que l'émigration est due à un évitement du risque de prédation et non à une compétition entre individus. De plus il apparaît que les individus ayant une meilleure capacité à échapper à la prédation sont les individus de moins bonne qualité. Ceci se transpose en terme de survie : on a pu mettre en évidence une sélection directionnelle qui favorise les individus de moins bonne qualité.

Ces résultats, apparemment opposés à ce qui a été trouvé sur le biais induit par la chasse chez les canards, suggèrent au contraire l'existence d'un mécanisme général induisant le mouvement chez les canards. Les individus de moins bonne qualité sont ceux qui vont prendre la décision de quitter un étang de lâcher dans un cas ou une zone de remise (en réserve le plus souvent) dans un autre cas.

7. Compromis à l'échelle du cycle migratoire

Les résultats concernant l'utilisation spatiale et l'influence de l'arrêt de la chasse suggèrent que l'activité cynégétique n'est pas sans conséquence sur le comportement des individus et semble être intégrée comme un risque de prédation par les canards hivernants même si cet effet, une fois encore, est confondu avec le temps (date). S'il a été montré que le risque de prédation modifie le comportement des animaux dans de nombreuses études (voir la revue de Vamosi 2005), celles-ci se sont focalisées sur des expérimentations en laboratoire et l'existence d'un compromis entre alimentation et survie *in natura* reste peu documenté. Les canards présentent l'avantage de disposer d'un vaste répertoire de comportements alimentaires, qui s'accompagne pour certains d'une détection possible des prédateurs tout en s'alimentant et pour d'autres d'une incapacité totale de détection (comportements plus risqués : canards en bascule ou la tête sous la surface de l'eau, Pöysä 1989; Guillemain & Fritz 2002; Guillemain et al. 2003).

En collaboration avec l'Office National de la Chasse, dans le cadre des travaux de thèse de Céline Arzel (Arzel 2006), nous avons pu mesurer la profondeur d'alimentation des sarcelles d'hiver en réalisant des suivis comportementaux (Focal sampling Altman 1974) sur des sites d'hivernage, de halte migratoire et de reproduction. Ces suivis ont été effectués le plus souvent sur des réserves ou des zones protégées. Il apparaît que les sarcelles se nourrissent de plus en plus profondément de septembre (début de l'hivernage) à août (fin de la saison de reproduction). L'étude du survol de ces sites par les rapaces a montré que lorsque le risque de prédation augmente, les sarcelles s'alimentent à des profondeurs réduites (Fig. III.7.1, **Article VIII**).

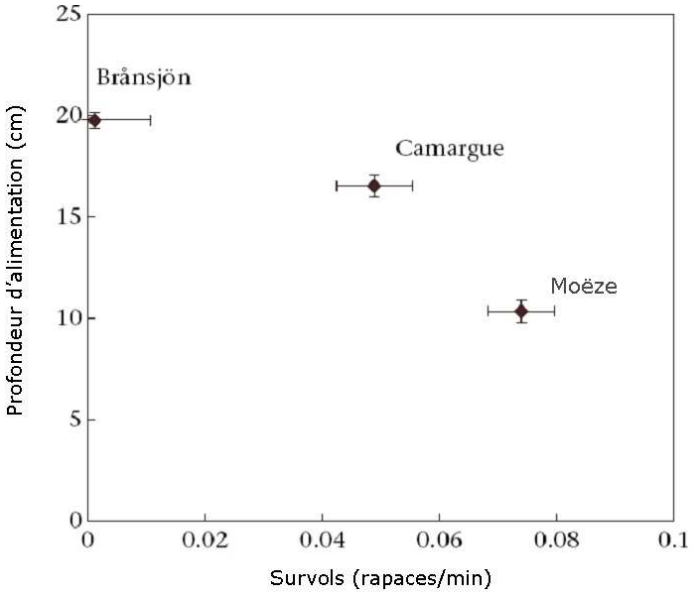


Fig. III.7.1 Relation entre la fréquence moyenne des survols par les prédateurs (Nombre de rapaces/min ± SE) et la profondeur d'alimentation des sarcelles ± SE à Brånsjön (Suède), en Camargue et dans les marais de Moëze-Oléron (Moëze).

Les individus utilisent des comportements alimentaires peu risqués l'hiver (tête hors de l'eau) lorsque la pression de prédation est forte, et l'ensemble de leurs comportements alimentaires l'été lorsque le risque est plus faible.

Ces résultats montrent que le risque de prédation contraint la plasticité du comportement alimentaire de ces oiseaux. Le fait qu'aucune différence du type d'alimentation entre les mâles et les femelles n'ait été détectée au cours du cycle annuel n'indique pas un coût lié au gardiennage du partenaire (*mate guarding*), assuré par le mâle (**Article IX**). Lors des phases d'alimentation, le temps alloué aux comportements de vigilance est de 37.5 %. Ce pourcentage est bien supérieur à ce qui peut être observé chez d'autres espèces de canards (e.g. Guillemain et al. 2003 sur le canard siffleur). Cette proportion de temps alloué aux comportements de vigilance pourrait suffire à remplir le rôle de gardiennage et permettre à cette espèce de rester en couple durant plus de sept mois.

Ceci étant, le fait que les sarcelles, lors du survol des rapaces, ne vont pas ou peu développer de comportements risqués en hiver lorsque le risque de prédation est plus important ne traduit pas forcément de fortes contraintes énergétiques , au regard de l'importance de l'alimentation nocturne (70%). A la nuit tombée, en hiver, au risque de prédation induit par les rapaces se substitue un risque de prédation lié à l'homme et l'activité cynégétique.

Résumé du chapitre Alimentation et risque de prédation

Le risque de prédation peut influencer les comportements à adopter lors de la recherche alimentaire. Les canards de surface présentent l'avantage de disposer d'un vaste répertoire de comportements alimentaires. Lors de la prise alimentaire, les individus peuvent maintenir la tête hors de l'eau, ce qui leur permet de maintenir un certain niveau de vigilance, ou sous l'eau où tout comportement de vigilance est impossible.

En étudiant ces comportements sur l'ensemble du cycle migratoire, il a été possible de comparer la profondeur d'alimentation avec la fréquence des survols réalisés par les rapaces. Il apparaît que les individus utilisent des comportements alimentaires peu risqués l'hiver (tête hors de l'eau), lorsque la pression de prédation est forte, et l'ensemble de leurs comportements alimentaires l'été lorsque le risque est plus faible. Ces résultats ne diffèrent pas entre sexe ce qui était attendu dans le contexte d'un coût associé au gardiennage du partenaire assuré par le mâle.

IV. Discussion Générale & Perspectives

1. Discussion générale

Cette étude visait à comprendre comment les individus en fonction de leur qualité phénotypique peuvent réagir afin d'acquérir leurs ressources dans un environnement fortement anthropisé.

Nous avons pu mettre en évidence l'influence de plusieurs facteurs sur les décisions prises par les individus à différentes échelles spatiales (Fig. IV.1).

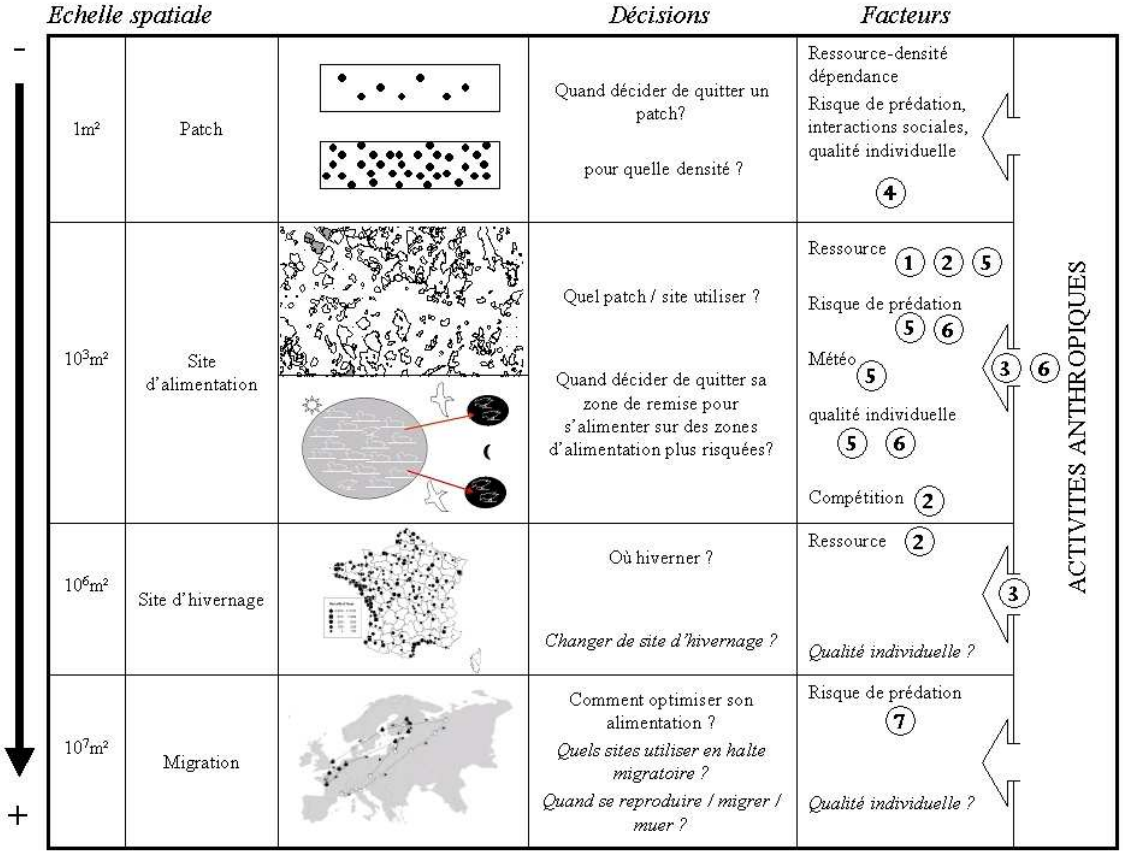


Fig. IV.1: Hiérarchie spatiale dans le monde des canards de surface depuis le patch d'alimentation jusqu'au cycle migratoire. Pour chaque échelle spatiale, les décisions optimales que les canards doivent prendre sont listées. En italique sont présentées les décisions n'ayant pas fait l'objet de ce travail. Les facteurs agissant sur ces décisions sont également présentés. Les chiffres entourés renvoient aux différents chapitres des résultats.

1.1 Décisions à l'échelle du patch

Les canards sont capables de détecter la densité de graines d'un patch et d'ajuster leurs comportements en fonction des coûts et bénéfices relatifs à cette exploitation. Klaassen et al. (2007) ont montré que les canards colverts étaient capables de détecter l'hétérogénéité de la ressource à une échelle spatiale encore plus fine, de l'ordre du cm².

A l'échelle du patch, nous avons pu mettre en évidence l'existence d'une densité critique (environ 15 g/m², à la fois *in natura* et au laboratoire) pour laquelle les individus décident d'abandonner un patch. La densité des ressources apparaît comme un critère important qui va intervenir dans la décision d'exploitation par un consommateur solitaire. A la densité de ressources s'ajoutent des contraintes (ou coûts) liées au risque de prédation d'une part et aux coûts de maintenance, variables entre individus, d'autre part. De plus, il n'apparaît pas de forte sélection alimentaire (excepté une aversion pour les renoncules), ce qui renforce l'idée que les individus vont sélectionner et exploiter un patch en utilisant la densité globale des ressources comme critère de sélection.

Nous avons également pu mettre en évidence plusieurs effets de la gestion sur la ressource et leurs effets sur les décisions d'alimentation.

Tout d'abord, nous avons montré que le pâturage ou la tonte régulière affectent le stock de graines, réduisant ainsi la capacité d'accueil de ces sites pour les canards granivores hivernants. L'agrainage, pratiqué en Brenne apparaît être une ressource privilégiée dans le régime alimentaire à la fois chez la sarcelle d'hiver et le canard colvert. Cet agrainage va modifier les mouvements des canards à l'échelle du site d'alimentation.

1.2 Décisions à l'échelle du site d'alimentation

A l'échelle du site d'alimentation (mare, étang dans notre cas), les prises de décision concernant le choix des sites à utiliser se traduisent par une utilisation spatiale affectée par la quantité de ressources disponibles (Van Eerden 1997) d'une part et le risque de prédation d'autre part (e.g. Lima 1998b ; voir également la revue de Verdolin 2006). Les décisions concernant le site à utiliser vont être le résultat d'un compromis entre s'alimenter et éviter toute prédation (Verdolin 2006). Nos résultats indiquent que ces choix vont être plus marqués chez la sarcelle d'hiver que chez le canard colvert. Chez la sarcelle d'hiver (le plus petit des canards de surface du Paléarctique), espèce migratrice, la qualité individuelle semble jouer un rôle important sur ces choix, notamment sur le fait de quitter les zones protégées pour s'alimenter. Les résultats concernant la télémétrie et ceux sur les colverts issus d'élevage montrent une influence de la qualité phénotypique sur ces décisions (mouvements des individus). Dans le cas des colverts d'élevage, la chasse agit comme le facteur dominant les décisions prises, alors que chez les

sarcelles d'hiver (et les colverts « sauvages » dans une moindre mesure), ce sont la nourriture présente et la chasse qui vont influencer le comportement des individus.

Nous n'avons pas, au cours de ce travail, examiné de façon approfondie l'effet possible de la compétition par interférence. Le fait que nos résultats montrent des relations avec la taille au niveau inter et intra-spécifique nous permet d'envisager des phénomènes d'exclusion compétitive où les individus de plus petite taille (femelles chez la sarcelle d'hiver) seraient désavantagés par rapport aux individus de plus grande taille (mâles chez le canard colvert)

Si nos résultats suggèrent de telles interactions, cette hypothèse mériterait d'être vérifiée en analysant les comportements diurnes et nocturnes d'oiseaux marqués individuellement (Guillemain et al. 2007b) afin de mesurer les interactions sociales existant de jour, d'établir un rang de dominance (Poisbleau et al. 2006) et d'associer ces derniers aux stratégies d'utilisation de l'espace.

1.3 Capacité d'accueil à l'échelle du site d'hivernage

A l'échelle du site d'hivernage, nous avons mis en évidence des différences de quantités de ressources disponibles. Ces différences devraient conditionner le nombre d'individus, or si la quantité de ressources disponibles prédit la distribution des consommateurs, alors cette distribution devrait être libre et idéale à l'équilibre (Fretwell & Lucas 1970 ; Harper 1982).

Le nombre d'oiseaux pouvant être supporté par un site correspond à sa capacité d'accueil et peut être exprimé comme le nombre maximal d'oiseaux*jour ou à un nombre total d'oiseaux (Goss-Custard 1980). Si l'on considère la capacité d'accueil comme un concept énergétique plutôt que démographique (Guthery 1999) il parait plus pertinent de parler du nombre d'oiseaux*jour qu'un site peut accueillir (van Gils et al. 2004).

Cette capacité d'accueil, outil important concernant les décisions de gestion, est déterminée par la quantité de ressources et la vitesse de déplétion. Pour calculer le nombre d'oiseaux*jour, de nombreux paramètres sont à prendre en compte tels que :

i) savoir si un consommateur maximise son apport journalier ou s'il satisfait simplement ses besoins journaliers (Nolet et al. 2006a). Ceci peut s'illustrer par les relations d'interférence où les individus subordonnés ont un apport inférieur aux individus dominants ce qui nécessite de prendre en compte les différences d'efficacité et de dominance entre individus, tous n'ayant pas besoin ou possibilité d'acquérir la même ration journalière (Stahl et al. 2001 ; Goss-Custard et al. 2003 ; Vahl et al. 2005).

ii) connaître la densité critique pour laquelle un individu abandonne un patch

iii) prendre en compte l'hétérogénéité des ressources. Il existe en effet un débat sur l'échelle spatiale devant être considérée: multi-patchs hétérogènes (van Gils et al. 2004) ou patchs

homogènes (Goss-Custard et al. 2003 ; Pleasants 1989). Considérer l'hétérogénéité des patchs peut en effet augmenter la capacité d'accueil d'un site (Klaassen 2006).

iv) prendre en compte l'accessibilité des proies (Nolet et al. 2006b)

Afin de faire des inférences concernant la capacité d'accueil des sites étudiés dans ce travail, j'ai considéré ici une situation simple avec des patchs homogènes et des consommateurs égaux satisfaisant leurs besoins journaliers[9]. J'ai voulu, en revanche, tenir compte à la fois de l'accessibilité des ressources et de la densité critique en prenant l'exemple de la Brenne où, lors des prélèvements de sédiment, la hauteur d'eau et la distance à la berge ont été notées. En prenant 30 cm de profondeur comme limite morphologique pour les canards de surface afin d'atteindre les ressources, on trouve une distance à la berge exploitable de 20 m en moyenne. A l'aide d'un Système d'Information Géographique, la création de zones tampons (*buffer*) permet de connaître la surface exploitable par les canards sur l'ensemble du site. La surface d'étangs exploitable ainsi calculée est de 3 235 ha ce qui correspond à un tiers de la surface des étangs. La consommation moyenne de graines entre début octobre et fin mars (180 jours) en Brenne est de 7.4 g/m² en 2003/2004. A partir de ces informations, il est possible de calculer un nombre de canards ayant théoriquement consommé cette ressource. Ce nombre (calculé pour des colverts) est estimé entre 8 950 et 14 672 (suivant les besoins journaliers considérés). Ces chiffres sont comparables aux effectifs dénombrés chaque hiver par le réseau OEZH (Oiseaux d'Eau Zone Humide) mené conjointement en Brenne par l'ONCFS et la FDC36 sur plus de 300 étangs. En 2003/2004, les oiseaux d'eau présents sur 332 étangs entre novembre et mars ont été dénombrés. La Figure IV.3 et le tableau IV.1. présentent les dénombrements de canards de surface en 2003/2004.

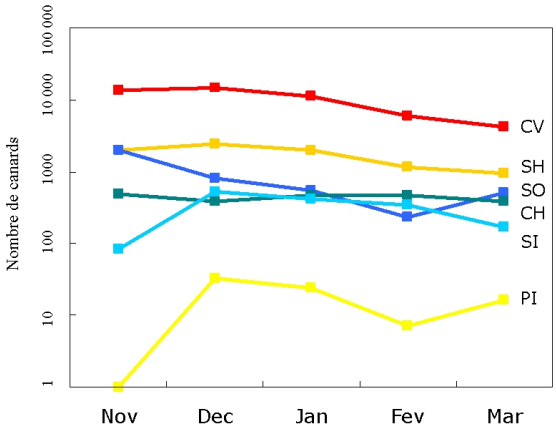


Fig. IV.3: Evolution mensuelle des effectifs de canards de surface dénombrés en 2003 /2004 sur 332 étangs de Brenne. CV: canard colvert, SH: sarcelle d'hiver, SO: canard souchet, CH = canard chipeau, SI : canard siffleur PI : canard Pilet.

Espèce	Effectif moyen
canard colvert	9925 ± 4625
sarcelle d'hiver	1717 ± 631
canard souchet	824 ± 701
canard chipeau	438 ± 50
canard siffleur	306 ± 177
canard pilet	16 ± 13

Tab. IV.1 : Effectifs moyens (± S.D.) des canards de surface dénombrés en Brenne en 2003/2004.

[9] Les besoins journaliers varient selon les études : la quantité de matière sèche nécessaire pour un colvert est de 91.5 g selon Sugden (1971) ou comprise entre 100 et 150 g selon Pirot (1981). Les calculs tiennent compte des deux valeurs extrêmes.

Les sarcelles ayant des besoins trois fois inférieurs aux canards colverts (Tamisier & Dehorter 1999), les dénombrements nous permettent d'établir un effectif en « équivalent colvert » de 10 497, chiffre compris dans la fourchette calculée à partir de la ressource consommée.

Si les calculs restent approximatifs - impossibilité pour les canards de s'alimenter au niveau des digues d'étangs; comptages diurnes *vs.* alimentation nocturne, cette adéquation entre quantité de graines consommées et canards présents renforce l'idée que notre estimation de la déplétion des ressources correspond à ce qui est réellement consommé par les canards. La densité de graines retrouvée en fin de saison en Brenne (22.37 g/m²) est au dessus de la densité observée sur les autres sites en fin d'hiver (15.16 g/m² en baie de Seine et 12.21 g/m² à Moëze) ainsi qu'à la densité critique mesurée expérimentalement (14 g/m²). Ces résultats reflèteraient donc une sous exploitation de la Brenne par les canards alors que la capacité d'accueil des sites côtiers seraient atteinte. En effet, si l'on considère un seuil à 14 g/m², la Brenne aurait pu accueillir au moins le double de canards et sûrement plus du fait de l'agrainage qui n'est pas pris en compte dans nos calculs.

On peut alors se demander si la quantité de ressources constitue réellement un critère de choix du site d'hivernage pour des oiseaux non-omniscients devant échantillonner pour juger des ressources disponibles. Ce manque d'information pourrait empêcher une distribution libre et idéale des oiseaux sur l'ensemble des quartiers d'hivernage.

Chez les canards, il existe deux grandes voies de migration en ce qui concerne les populations du Paléarctique : la voie Ouest qui suit les traits de côte de la Mer du Nord, de la Manche et de l'Atlantique et la voie Est qui suit l'axe Rhin-Rhône (Scott & Rose 1996). Même si ces notions de voies migratoires clairement délimitées sont remises en cause (voir Guillemain et al. 2005 concernant l'abmigration des sarcelles d'hiver), ces deux grands axes ne concernent pas la Brenne qui est située entre les deux. Les individus, pour se repérer, suivent des traits linéaires : trait de côtes, fleuves (Berthold 2001) ou des autoroutes (Lipp et al. 2004). Il est alors possible que peu d'individus migrateurs trouvent la Brenne pour hiverner. La faible espérance de vie chez ces espèces limiterait également le possible recrutement d'individus d'une saison à l'autre.

1.4 Quelle est l'importance de l'hiver à l'échelle du cycle migratoire et du cycle de vie ?

La migration présente un coût pour de nombreuses espèces d'oiseaux qui doivent acquérir suffisamment de réserves avant leurs trajets post ou prénuptiaux. A titre d'exemple, Sillett & Holmes (2002) ont montré que la majeure partie de la mortalité avait lieu durant la migration chez une fauvette américaine *Dendroica caerulescens*. Il a été montré chez cette même espèce que la variation de condition corporelle, expliquant en partie la mortalité durant la migration, est déterminée par les conditions en hiver (Bearhop et al. 2004).

Chez les Anatidae, même si de nombreux facteurs influençant la migration ont pu être identifiés (dérangement, dates de migration, météorologie, alimentation, sélection de l'habitat), l'alimentation lors des haltes migratoires a été en revanche peu examinée (Arzel et al. 2006). Dans sa revue sur l'influence de la condition individuelle au moment de la migration et de son implication au niveau de la reproduction, Newton (2006) montre notamment comment la condition individuelle au moment de la migration pré ou post nuptiale peut être reliée positivement au succès reproducteur. Ceci révèle l'importance de la gestion des réserves énergétiques et de la qualité individuelle avant, pendant et après la migration (Fig. IV.4).

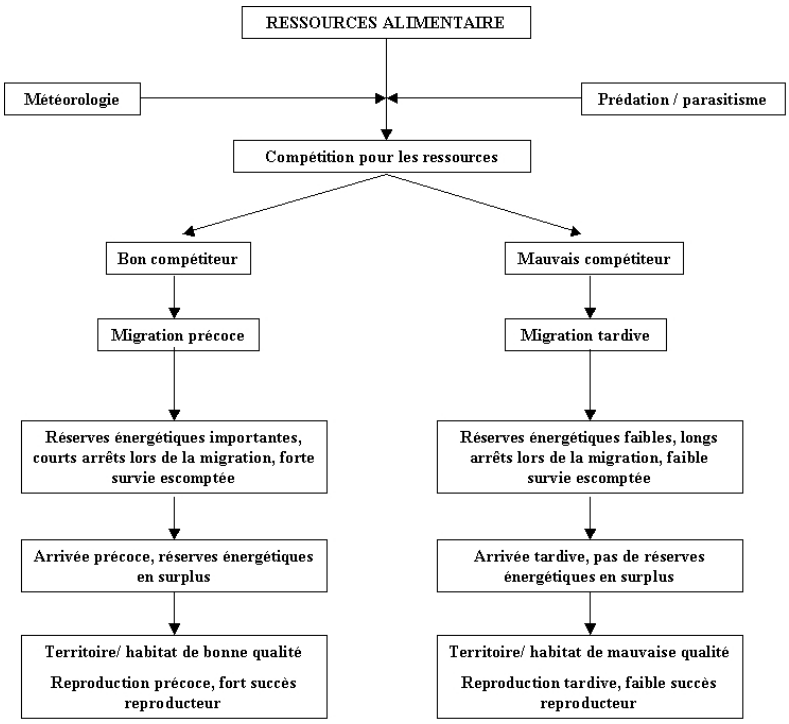


Fig. IV. 4 : Diagramme montrant les relations hypothétiques entre la nourriture disponible, les performances individuelles lors des phases d'alimentation et de migration, l'arrivée sur la zone de reproduction et le succès reproducteur. Les deux colonnes montrent les extrêmes d'un continuum de variabilité individuelle. Traduit de Newton 2006.

Une étude récente sur les sarcelles d'hiver en Camargue (Guillemain et al. *in press*), révèle qu'à une échelle populationnelle, la masse corporelle des individus en hiver va conditionner (positivement) la proportion de juvéniles la saison suivante.

En hiver, dans un système classique de zones en réserve entourées de zones chassables, les individus de meilleure qualité (plus grands ou en meilleure condition) devraient échapper au risque de prédation et ainsi augmenter leur survie. Mais est-ce que cela a une implication sur le succès reproducteur à long terme (*Lifetime Reproductive Success*) ?

En hiver, en plus d'acquérir des ressources suffisantes et de maximiser leur survie en évitant la prédation, les canards doivent également s'apparier (Hepp & Hair 1983) avant de migrer et de se reproduire. Les comportements de parade (Lorentz 1978) ainsi que la qualité du plumage et

la coloration du bec sont les facteurs agissant sur le succès d'appariement (Holmberg et al. 1989 ; Omland 1996a,b). En caractérisant la qualité du plumage (sur le miroir alaire mesuré par spectrométrie) sur des individus capturés de nuit sur des réserves ou chassés en périphérie, il nous a été possible de montrer des différences de coloration (Fig. IV.4, **article X**). Les variables retenues afin de caractériser la réflectance des plumes dans cette analyse sont les contrastes de couleur et de clarté entre la plume iridescente du miroir et les plumes noires qui entourent le signal.

Fig. IV.4: Contrastes de couleurs (barres noires) et de clarté (barres blanches) en fonction du statut des canards colverts: capturés de nuit sur les réserves (N=13) ou tués en périphérie (N=39) durant le mois de décembre 2001en Brenne.

Les individus capturés de nuit sur les réserves ont un contraste de clarté plus fort que les individus tués en périphérie. Ce contraste est équivalent à ce qui est mesuré pour des individus tués en début d'hivernage. En effet, la clarté diminue au cours du temps (**article X**). Ces différences n'apparaissent pas être dues à des modifications de condition corporelle bien que condition et qualité du plumage soient liées (**article X**). Ces résultats suggèrent une capacité pour les individus séjournant de nuit sur les zones protégées à maintenir la qualité de leur plumage. On peut en effet imaginer des différences de budgets temps entre ces deux groupes d'individus. Les individus qui sortent des remises effectuent des trajets supplémentaires. Les plumes alaires pourraient en effet s'user plus (réduisant ainsi leur clarté) du fait d'un nombre de vols plus important. De plus, les individus qui séjournent de jour et de nuit sur les remises, du fait de l'énergie économisée par rapport aux individus qui sortent, pourraient allouer plus de temps à l'entretien du plumage (comportement de toilette) et ainsi réduire les attaques des bactéries qui dégradent le plumage (Shawkey et al. 2007).

Si le fait de rester sur les zones protégées procure un avantage évident en termes de survie, et si leur capacité à s'apparier augmente également, rester le plus possible sur les réserves procurerait un avantage certain en terme de reproduction.

2. Perspectives

2.1 Perspectives de recherche

2.1.1 Prendre en compte la consommation de graines par les canards dans les études botaniques

Récemment, une équipe de recherche espagnole a mis en évidence le rôle important des canards dans la dispersion de graines et propagules (forme de dormance d'invertébrés comme les Daphnies par exemple) permettant d'expliquer la répartition homogène du peuplement végétal dans l'ensemble du Paléarctique (Green et al. 2002 ; Santamaria 2002 ; Figuerola et al. 2005). Si l'on commence à prendre en compte le rôle des canards et de leur migration à large échelle (Arzel et al. 2006, 2007), l'impact potentiel de la consommation des canards dans les zones humides sur la banque de graines et donc sur la régénération est largement ignoré par les botanistes travaillant dans les zones humides (Bonis et al. 1995 ; Touzard et al. 2002).

Si nos résultats ne montrent pas une modification de la composition de la banque de graines au cours de l'hiver, l'importante part de graines consommées chaque hiver par les canards devrait être intégrée dans le fonctionnement des écosystèmes humides temporaires et permanents. Ainsi, il est nécessaire de mesurer l'impact de la consommation et de la déplétion des ressources sur la régénération de la communauté végétale à partir de la banque de graines. Ceci permettrait de savoir notamment si la densité minimale de graines nécessaire à la régénération de la communauté végétale est compatible avec la densité critique de graines trouvée ici pour les canards. Cette approche multidisciplinaire permettrait également de proposer des mesures de conservation afin de maximiser la biodiversité du peuplement végétal et de leurs consommateurs.

2.1.2 Comprendre les mécanismes liés à la dispersion de naissance.

Chez les mammifères, il existe un consensus selon lequel seuls les individus ayant atteint une condition corporelle suffisante peuvent émigrer (e.g. O'Rian et al. 1996 ; Nunes & Holekamp 1996). Chez les oiseaux, les différentes études relatives à la dispersion en fonction des variabilités individuelles présentent des résultats contrastés. En effet, certaines études ont montré que les individus qui dispersent sont, soit, en meilleure condition (Ferrer 1993; van der

Jeugd 2001), soit des individus extrêmes (i.e. en mauvaise ou en bonne condition : Barbraud et al. 2003).

L'étude de Belthoff & Dufty (1998) montre que la sécrétion de corticostéroïdes peut stimuler le comportement de dispersion. Silverin (1997) a également montré que les jeunes de mésanges boréales (*Parus montanus*) dispersent s'ils ont reçu des implants de corticostérone au moment de la formation des groupes hivernaux, c'est-à-dire au moment où se produit la dispersion de naissance.La corticostérone est une hormone de stress qui influe sur les décisions comportementales de mouvements et donc de dispersion. Comme l'ont souligné Belthoff & Dufty (1998), les mouvements dépendent à la fois du taux de corticostérone et de la masse corporelle. Le dérangement est un facteur augmentant le taux de corticostérone, ce qui a été montré sur des populations d'oiseaux sauvages (e.g. Waser et al. 1997; Arletazz et al. 2007). Ainsi, de nombreux facteurs pourraient agir en interaction avec l'élévation du taux de corticostérone circulante.

Les canards effectuent de nombreux déplacements au cours de leur cycle de vie. Nous avons pu mettre en évidence différents facteurs liés à ces déplacements mais les mécanismes restent à éclaircir. Les canards sont sujets à de fortes pressions de prédation et sont sensibles au dérangement en hiver, ce qui doit accroître leur niveau basal en corticostérone. Enfin, ils peuvent être facilement manipulés en laboratoire. Ces caractéristiques font des canards un modèle de choix pour appréhender les mécanismes associés à la dispersion et l'on peut imaginer différentes expérimentations à plusieurs échelles biologiques et spatiales :

Au laboratoire, à une **échelle individuelle**, l'élevage permet de contrôler la condition des individus en modifiant la quantité de nourriture apportée lors de leur croissance afin d'obtenir une population captive présentant de fortes variabilités. Celle-ci permet de vérifier les mouvements en fonction de leur condition et de leur taux de corticostérone. Il serait également possible de mesurer l'effet de la corticostérone, administrée à l'aide d'implants, sur le comportement et les mouvements en laboratoire et de calibrer le taux et la durée de corticostérone à administrer pour observer des changements comportementaux. L'utilisation d'implants permettant une diffusion durant une longue période pourrait s'envisager en utilisant des techniques récentes d'implants par pompes osmotiques délivrant l'hormone de façon continue dans l'organisme (Horton et al. 2007).

Ces expérimentations pourraient être transposées en conditions quasi-expérimentales sur les individus à l'**échelle d'un site**.

A l'aide d'une collaboration avec les éleveurs (de Brenne par exemple), il serait possible d'étudier plusieurs aspects. Tout d'abord, la condition individuelle des colverts d'élevage lâchés pour la chasse pourrait être connue avec plus de précision. Ensuite les colverts lâchés pourraient être équipés de marques nasales (Guillemain et al. 2007b) afin de compiler des données de reprise et des données de contrôle permettant ainsi d'avoir une estimation du taux de survie et

de la dispersion plus fine (Williams et al. 2002). En effet, la reconnaissance individuelle permettrait de mesurer les flux de ces individus entre les différents étangs et ceci en réponse à la pression de chasse s'exerçant sur chacun d'eux.
Sur les populations naturelles, il serait possible de prolonger l'étude menée par Fritz et al. (in prep) qui a montré des décisions comportementales dépendantes à la fois du taux de corticostérone et de la chasse mais cette fois en manipulant le taux de corticostérone à l'aide d'implants. Il serait imaginable de répéter le suivi de canards en hiver par télémétrie sur un lot témoin et un lot implémenté de corticostérone. L'ajout d'implants (*pellets*) de corticostérone sur des Anatidae a déjà eu lieu en nature avec une durée d'action de l'ordre de trois semaines (e.g. Bourgeon & Raclot 2006). En réalisant une manipulation croisée avec un suivi avant et après la fermeture de la chasse, avec ou sans implants, les prises de décisions risquées ou non suivant la période considérée permettraient d'appréhender le stress et sa gestion chez ces espèces.

Enfin, à l'**échelle des sites d'hivernage**, il serait imaginable de comparer plusieurs populations. En capturant des oiseaux sur différentes zones d'hivernage en Europe chassées ou non (Elmberg et al. 2006), les métabolites corticostéroïdes seraient dosés à partir de leurs fèces (méthode non invasive : Millspaugh & Washburn 2004 ; Rettenbacher et al. 2004). La plupart des pays où la chasse aux canards est interdite sont situés au Nord de l'Europe (e.g. Belgique, Pays bas). Isoler des zones non chassées suffisamment grandes au sud de l'Europe (e.g. Le parc Naturel de Doñana en Espagne) permettrait de s'affranchir d'un biais lié à la répartition spatiale des sites.

2.1.3 Tester l'existence de l'information publique influençant les décisions alimentaires.

Notre approche expérimentale s'est limitée à un approvisionnement solitaire. Or les canards s'alimentent de nuit par petits groupes en hiver (McNeil et al. 1992). Nous avons voulu tester l'influence d'un autre consommateur sur la quantité de nourriture ingérée. Nos résultats suggèrent l'existence d'une information publique permettant aux consommateurs d'être informés sur la qualité des patchs. Nos résultats suggèrent que cette information est dépendante du stock de nourriture présente. Cependant, nos conditions expérimentales qui ont permis d'examiner cet aspect informatif restent éloignées des conditions retrouvées en nature. Est-ce qu'une information publique se transmet lors des choix de sites d'alimentation ? Même si cette question n'a jamais été examinée chez les canards, des observations empiriques suggèrent en effet une communication entre des individus omniscients et non omniscients. Nous avons vu au début de cette thèse que les chasseurs utilisent des canards vivants : « les appelants » afin d'attirer sur leur lieu de chasse les canards sauvages en recherche de sites d'alimentation. Cette pratique, largement développée, semble donc tirer bénéfice de la communication acoustique qui

existe chez ces espèces. L'utilisation d'information publique par les canards a récemment fait l'objet d'une étude (Pöysä 2006) en période de reproduction sur le choix des sites de pontes réalisé par les femelles de Garrot à œil d'or *Bucephala clangula* qui effectuent un parasitisme de ponte. Si l'utilisation d'information publique existe également en hiver, elle devrait se faire de manière acoustique. Il serait alors possible de réaliser des expérimentations en laboratoire sur le même modèle que nos expérimentations menées sur la GUD afin de tester l'influence de la communication acoustique sur les stratégies d'acquisition des ressources. En effet, pour qu'un tel échange d'information puisse être maintenu par sélection naturelle, il est attendu qu'il procure un bénéfice mutuel à la fois pour l'émetteur et le receveur (e.g. Bradbury & Vehrencamp 1998). Dans ce cas particulier de cri de recrutement alimentaire, émetteur et receveur partagent un intérêt commun et le signal émis est peu ou pas coûteux à produire (e.g. Maynard-Smith & Harper 2003). Les individus receveurs tirent un bénéfice en termes de ressource disponible. Pour les émetteurs, le bénéfice acquis est plus difficile à saisir, car pourquoi partager sa nourriture ? Il semble que la venue d'autres consommateurs permet un bénéfice en terme de dilution face aux prédateurs (Hamilton 1971 ; Brown et al. 1991). En effet il est beaucoup moins risqué de se nourrir en groupe plutôt que seul. Mais peut-on seulement considérer ce système sur le simple risque de prédation ? Comment par exemple la densité des ressources va t'elle influencer ce comportement ? Quel peut être en particulier l'intérêt d'un tel échange d'informations pour un consommateur non omniscient ? L'exemple fourni par les moineaux domestiques *Passer domesticus* (Elgar 1986) est en ce sens particulièrement intéressant. En effet, lorsqu'un individu trouve de la nourriture, celui-ci émet un cri de recrutement. Lorsque ce cri est émis avec un taux de répétition élevé, d'autres moineaux se joignent à lui bien plus rapidement que si ce cri avait été émis avec un taux de répétition plus faible. Le taux de ce cri va ainsi dépendre de deux facteurs ;

1/ les moineaux appellent plus quand la nourriture est plus simple à partager

2/ Le taux de cri est plus bas dans des groupes plus larges, suggérant que le bénéfice net à appeler diminue avec l'augmentation de la compétition.

Enfin cette étude soulève trois questions additionnelles :

1/ Est-ce que d'autres espèces vont être attirées par ce cri ?

2/ Est-ce que le risque apparent de prédation altère le taux de cri ?

3/ Est-ce que partager la nourriture va augmenter la perception de la nourriture pour l'émetteur, c'est-à-dire lui fournir une information publique bien plus précise ?

Cet exemple ouvre donc de vastes perspectives dans ce domaine de la communication acoustique qui reste, chez les canards, exclusivement limité aux aspects de discrimination parents-progénitures (e.g. Miller & Gottlieb 1976 ; Gottlieb 1980 ; Evans 1993)

2.2 Perspectives pour la gestion

2.2.1 Les Ressources

L'entretien des prairies par pâturage est un outil de gestion très couramment utilisé pour préserver et augmenter la diversité végétale (Gibson et al. 1987 ; van Wieren 1995; Bakker 1998 ; WallisDeVries, 1998), et particulièrement dans les zones humides (Gordon et al. 1990). Il a également été montré qu'un pâturage mixte (équin et bovin) permettait d'augmenter encore la biodiversité végétale du site concerné (Loucougaray et al. 2004 dans le marais Poitevin). L'effet du pâturage sur les Anatidae a surtout été étudié pour les herbivores comme le canard siffleur ou les oies (Durant 2001 ; Loucougaray et al. 2004). Notre approche de la capacité d'accueil (p.67-69) a permis de montrer que le pâturage pouvait également réduire celle-ci pour les canards de surface granivores, en réduisant le stock de graines à un niveau proche de la densité critique.

Un pâturage tournant permettant la montée en graines et la pluie de graines afin de reconstituer la banque devrait permettre d'augmenter significativement la capacité d'accueil de ces sites. Le pâturage permet en outre de maintenir un milieu ouvert garantissant l'accessibilité des ressources. Les modalités de ce pâturage tournant comme la fréquence de rotation ou la pression de pâturage en fonction du type de milieu considéré restent à définir.

De plus, si des massifs de végétation tels que les massifs de scirpes, de joncs, d'herbiers aquatiques et de renouées peuvent être sauvegardés ou favorisés, nous avons vu qu'ils représentent des aliments de choix pour les canards.

Ces mesures concernent particulièrement les prairies humides. Pour les étangs, les modes de gestion classiquement proposés consistant à favoriser des étangs en pente douce et à conserver les massifs de végétation aquatique et hélophyte sont à privilégier pour augmenter la capacité d'accueil de la guilde des canards granivores en hiver. De plus, ce mode de gestion peut préserver des espèces de plantes rares et vulnérables comme la Caldésie à feuille de Parnassie, *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl (Otto-Bruc 2001). Nous avons également montré une préférence alimentaire en Brenne pour les renouées *Polygonum sp.* Ces plantes sont particulièrement abondantes après un à sec estival. Cette pratique consiste à laisser un étang sans eau depuis la pêche hivernale jusqu'à l'automne suivant afin d'éviter le comblement naturel (eutrophisation) suite au développement d'une végétation naturelle qui consomme les matières organiques en les minéralisant

Toutefois, selon les objectifs des gestionnaires et des utilisateurs, le pâturage ou la tonte va profiter à d'autres espèces. En effet, les Anatidae herbivores tels que les oies ou les canards siffleurs vont se nourrir d'herbes rases, le plus souvent sur des polders ou des prés salés (Schricke 1983 ; Durant et al. 2004), et sélectionner des herbes ayant une hauteur bien particulière (e.g. Durant et al. 2003). A titre d'exemple, les siffleurs représentent 2% du

peuplement de canards dénombrés sur l'ensemble de l'hiver en baie de Seine alors qu'ils représentent plus d'un quart du tableau de chasse (Blaize et al. 2005). L'entretien des mares par tonte permet probablement d'attirer les canards siffleurs en plus grand nombre la nuit lors des haltes migratoires.

2.2.2 La Chasse

Si les réserves ont un effet en protégeant les individus ayant une meilleure aptitude phénotypique, comme le suggèrent nos résultats ainsi que ceux de Dufour et al. (1993) et de Guillemain et al. (2007a), alors la chasse pourrait agir de manière compensatoire : on parle de mortalité compensatoire sur une population, lorsque la mortalité induite par la chasse n'affecte pas négativement le taux d'accroissement de la population. Par contre, lorsqu'elle induit une diminution de ce taux, elle s'ajoute à la mortalité naturelle et l'on parle alors de mortalité additive (Newton 1998). Ce concept de mortalité compensatoire/additive a été utilisé pour la gestion des populations de colvert sauvages (Anderson & Burnham 1976 ; Nichols et al. 1984, Williams et al. 2002) et est basé sur l'hypothèse selon laquelle la chasse prélève une fraction de la population qui aurait de toute façon été victime de la mortalité naturelle. La compensation est directe si la mortalité induite par la chasse remplace la mortalité naturelle qui aurait eu lieu durant la même période de l'année (i.e. en hiver).

Nos résultats ne permettent pas de montrer un effet compensatoire de la chasse sur les canards, mais de le suggérer, uniquement dans le contexte où les « meilleurs » individus utilisent de façon privilégiée les zones protégées, résultats souvent soulignés (Haramis et al. 1986 ; Conroy et al. 1989 ; Dufour et al. 1993 ; Heitmeyer et al. 1993 ; Guillemain et al. 2007a). Ayant obtenu des résultats similaires, Heitmayer et al. (1993) ont développé cette idée de mortalité compensatoire et ont suggéré que les facteurs entraînant une diminution de la masse corporelle (ainsi que l'ingestion de plomb) pouvaient être associés au mécanisme de mortalité compensatoire chez le canard colvert. Ces résultats et les prospectives associées ne concernent que les zones d'hivernage. La qualité des individus chassés en haltes migratoires post-nuptiales reste à définir.

Seules des études menées à l'échelle de la population peuvent apporter un éclairage sur l'existence de tels effets (Nichols et al. 1984 ; Nichols 1991 ; Heitmayer et al. 1993 ; Newton 1998 ; Williams et al. 2002). L'incorporation de la qualité des individus dans les études populationnelles est rare et ne peut se faire que sur des jeux de données importants et sur le long terme (e.g. Blums & Clark 2004). En effet, évaluer l'effet de la chasse sur les populations nécessite de bien cerner les paramètres démographiques. Il est indispensable de connaître trois

paramètres clefs : la taille de la population, le taux de mortalité (estimé à partir des tableaux de chasse) et le succès reproducteur. Dans le cas d'individus migrateurs à grande échelle comme les sarcelles d'hiver, l'estimation de ces paramètres nécessite une collaboration étroite entre différentes équipes de recherche et de gestionnaires afin de marquer les individus et de les suivre sur l'ensemble du cycle de migration (Elmberg et al. 2006) comme cela se pratique pour les populations de canards néarctiques (Williams et al. 2002). Ceci permettrait d'estimer et de quantifier l'effet des prélèvements sur la démographie des populations et ainsi de proposer des mesures de gestion, des dates d'ouverture et de fermeture de la chasse adaptées à l'état de la population pour une année donnée.

V. Références

Abrahams, M. V. & Dill, L. M. (1989) A Determination of the Energetic Equivalence of the Risk of Predation. *Ecology*, **70,** 999-1007.

Aebischer, N. J., Robertson, P. A. & Kenward, R. E. (1993) Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, **74,** 1313-1325.

Altmann, J. (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49,** 227-267.

Anderson, D. P., Turner, M. G., Forester, J. D., Zhu, J., Boyce, M. S., Beyer, H. & Stowell, L. (2005) Scale-dependent summer resource selection by reintroduced elk in Wisconsin, USA. *Journal of Wildlife Management*, **69,** 298-310.

Anderson, D. R. & Burnham, K. P. (1976) Population ecology of the Mallard VI. The effect of exploitation on survival. *U.S.Fish & Wildlife Service Res.Publ.*, **128**.

Arditi, R. & Dacorogna, B. (1988) Optimal foraging on arbitrary food distribution and the definition of habitat patches. *American Naturalist*, **131,** 837-846.

Arlettaz, R., Patthey, P., Baltic, M., Leu, T., Schaub, M., Palme, R. & Jenni-Eiermann, S. (2007) Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proceedings of the Royal Society of London*, **274,** 1219-1224.

Arzel, C. (2006) *Ecologie de la sarcelle d'hiver et des autres canards de surface: connexion entre les sites d'hivernage, les haltes migratoires et les zones de reproduction*. *Thèse de doctorat* Université Paul Sabatier Toulouse.

Arzel, C., Elmberg, J. & Guillemain, M. (2006) Ecology of spring-migrating Anatidae: a review. *Journal of Ornithology*, **147,** 167-184.

Arzel, C., Elmberg, J. & Guillemain, M. (2007) A flyway perspective of foraging activity in Eurasian Green-winged Teal, *Anas crecca crecca*. *Canadian Journal of Zoology*, **85,** 81-91.

Aubrais-Lanchon, E. (1992) *Conséquences d'un apport artificiel de nourriture sur le comportement d'un canard de surface: le Canard colvert (Anas platyrhyncos, L.) et d'un canard plongeur: le Fulligule milouin (Aythia ferina, L.) au lac de Grand-Lieu.* Thèse de doctorat Université de Rennes 1.

Baker, B. J. & Richardson, J. M. L. (2006) The effect of artificial light on male breeding-season behaviour in green frogs, *Rana clamitans melanota*. *Canadian Journal of Zoology*, **84,** 1528-1532.

Bakker, J. P. (1998) The impact of grazing on plant communities. *Grazing and Conservation Management* (eds M. F. WallisDeVries, J. P. Bakker & S. E. van Wieren), pp. 138-184. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.

Baldassarre, G. A. & Bolen, E. G. (2006) Waterfowl ecology and management. Krieger Publishing Compagny, Malabar.

Barbosa, A. & Moreno, E. (1999) Evolution of foraging strategies in shorebirds: An ecomorphological approach. *The Auk*, **116,** 712-725.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature*, **411,** 183-186.

Barbraud, C., Johnson, A. R. & Bertault, G. (2003) Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology*, **72,** 257.

Bearhop, S., Hilton, G. M., Votier, S. C. & Waldrom, S. (2004) Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society of London*, **Suppl.** 1-4.

Bednekoff, P. A. & Lima, S. L. (1998) Re-examining safety in numbers: interactions between risk dilution and collective detection depend upon predator targeting behaviour . *Proceeding of the Royal Society of London*, **265,** 2021-2026.

Bekker, R. M., Verweij, G. L., Smith, R. E. N., Reine, R., Bakker, J. P. & Schneider, S. (1997) Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology*, **34,** 1293-1310.

Bell, D. V. & Owen, M. (1990) Shooting disturbance - a review. *Managing waterfowl populations.* (ed G. V. T. Matthews), pp. 159-171. IWRB, Slimbridge, UK.

Belthoff, J. R. & Dufty, A. M. J. (1998) Corticosterone, body condition and locomotor activity: a model for dispersal in screech-owls. *Animal Behaviour*, **55,** 405-415.

Benhamou, S. (1992) Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*, **159,** 67-81.

Bélichon, S., Clobert, J. & Massot, M. (1996) Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals. *Acta Oecologica*, **17,** 503-517.

Berthold, P. (2001) *Bird migration A general sur*vey 2nd Ed. Oxford Ornithological Series, Oxford

Blaize, C., Bretagnolle, V. & Legagneux, P. (2005) Etude de la capacité d'accueil de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine. 58 p. Rapport final, étude réalisée à la demande de la Maison de l'Estuaire.

Blanc, R., Guillemain, M., Mouronval, J. B., Desmonts, D. & Fritz, H. (2006) Effects of non-consumptive leisure disturbance to wildlife. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **61,** 117-133.

Blums, P., Nichols, J. D., Lindberg, M. S., Hines, J. E. & Mednis, A. (2003) Factors affecting breeding dispersal of European ducks on Engure marsh, Latvia. *Journal of Animal Ecology*, **72,** 292-307.

Blums, P. & Clark, R. G. (2004) Correlates of lifetime reproductive success in three species of European ducks. *Oecologia*, **140,** 61-67.

Blums, P., Nichols, J. D., Hines, J. E., Lindberg, M. S. & Mednis, A. (2005) Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia*, **143,** 365-376.

Bonis, A., Lepart, J. & Grillas, P. (1995) Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos*, **74,** 81-92.

Boos, M., Zorn, T., Le Maho, Y., Groscolas, R. & Robin, J.-P. (2002) Sex differences in body composition of wintering mallards (Anas platyrhynchos): possible implications for survival and reproductive performance. *Bird Study*, **49,** 212-218.

Boulinier, T., McCoy, K. D. & Sorci, G. (2001) Dispersal and parasitism. In: Dispersal. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin & A. A. Dhondt), pp. 169-179. Oxford University Press, Oxford.

Bourgeon, S. & Raclot, T. (2006) Corticosterone selectively decreases humoral immunity in female eiders during incubation. *Journal of Experimental Biology,* **209**, 4957-4965.

Boutin, S. (1990) Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems and the future. *Canadian Journal of Zoology*, **68,** 203-220.

Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (1998) Principles of animal communication. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Brodie, E. D., Moore, A. J. & Janzen, F. J. (1995) Visualizing and quantifying natural-selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **10,** 313-318.

Brodsky, L. M. & Weatherhead, P. J. (1985) Variability in behavioural-response of wintering black ducks to increased energy demands. *Canadian Journal of Zoology*, **63,** 1657-1662.

Brown, C. R., Brown, M. B. & Shaffer, M. L. (1991) Food sharing signals among socially foraging cliff swallows. *Animal Behaviour*, **42,** 551-564.

Brown, J. S. (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22,** 37-47.

Brown, J. S. (2000) Foraging ecology of animals in response to heterogeneous environments. *The ecological consequences of environmental heterogeneity* (eds M. J. Hutchings, E. A. John & A. J. A. Stewart), pp. 181-214. Blackwell Science Ltd., Oxford.

Brown, J. S. & Kotler, B. P. (2004) Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, **7,** 999-1014.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (1984) Tests of compensatory vs. additive hypotheses of mortality in Mallards. *Ecology*, **64,** 105-112.

Burt, W. H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24,** 346-352.

Caccamise, D. F. & Hedin, R. S. (1985) An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bulletin*, **97,** 306-318.

Campredon, S., Campredon, P., Pirot, J.-Y. & Tamisier, A. (1982) Manuel d'analyse des contenus stomacaux de canards et de foulques. Paris.

Carey, C. (1996) Avian Energetics and Nutritional Ecology. London.

Carter, K. & Goldizen, A. W. (2003) Habitat choice and vigilance behaviour of brush-tailed rock-wallabies (Petrogale penicillata) within their nocturnal foraging ranges. *Wildlife research*, **30,** 355-364.

Cézilly, F. & Benahamou, S. (1996) Les stratégies optimales d'approvisionnement. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **51,** 43-86.

Chamberlain, D. E., Fuller, R. J., Bunce, R. G. H., Duckworth, J. C. & Shrubb, M. (2000) Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, **37,** 771-788.

Charnov, E. L. (1976) Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology*, **9,** 129-136.

Cherel, Y., Robin, J.-P. & Le Maho, Y. (1988) Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology*, **66,** 159-166.

Clark, R. G., Greenwood, H. & Sugden, L. G. (1986) Estimations préliminaires de la vitesse de passage des grains dans l'appareil digestif des canards colverts. *Service canadien de la faune Cahiers de biologie*, **160,** 1-3.

Clarke, K. R. (1993) Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Austral Journal of Ecology*, **18,** 117-143.

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

Clutton-Brock, T. H. (1988) Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems. University Chicago Press, Chicago.

Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C. & Festa-Bianchet, M. (2003) Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, **426,** 655-658.

Combs, D. L. & Fredrickson, L. H. (1996) Foods used by male mallards wintering in southeastern Missouri. *Journal of Wildlife Management*, **60,** 603-610.

Conroy, M. J., Costanzo, G. R. & Stotts, D. B. (1989) Winter survival of female American black ducks on the Atlantic coast. *Journal of Wildlife Management*, **53,** 99-109.

Cox, R. R. & Afton, A. D. (1996) Evening flights of female northern pintails from a major roost site. *The Condor*, **98 ,** 810-819.

Cox, R. R. & Afton, A. D. (1998) Use of mini-refuges by female northern pintails in southwestern Louisiana. *Wildlife Society Bulletin*, **26,** 130-137.

Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (1977) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford University Press, Oxford, UK.

Cuthill, I. C. & Houston, A. I. (1997) Managing time and Energy. *Behavioural ecology - An evolutionary approach* (eds J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 97-120. Oxford.

Cuthill, I. C., Hiby, E. & Lloyd, E. (2006) The predation costs of symmetrical cryptic coloration. *Proceeding of the Royal Society of London*, **273,** 1267-1271.

Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **20,** 187-193.

Danchin, E., Giraldeau, L. A., Valone, T. J. & Wagner, R. H. (2004) Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, **305,** 487-491.

Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. (2005) *Ecologie comportementale.* Dunod Paris.

Dajoz, R. (2000) *Précis d'écologie* 7th Ed. Dunod, Paris

Deceuninck, B., Maillet, N., Kerautret, L., Dronneau, C. & Mahéo, R. (2001) Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernant en France à la mi janvier 2001. -44p. Rapport LPO / Wetlands.

Deceuninck, B., Maillet, N., Kerautret, L., Dronneau, C. & Mahéo, R. (2002) Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernant en France à la mi janvier 2002. 46 p. Rapport LPO / Wetlands.

Deceuninck, B., Maillet, N., Kerautret, L., Dronneau, C. & Mahéo, R. (2003) Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernant en France à la mi janvier 2003. 44p. Rapport LPO / Wetlands.

Deceuninck, B., Maillet, N., Ward, A., Dronneau, C. & Mahéo, R. (2004) Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernant en France à la mi janvier 2004. -47p. Rapport LPO / Wetlands.

Deceuninck, B., Maillet, N., Ward, A., Dronneau, C. & Mahéo, R. (2006) Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernant en France à la mi janvier 2005. 45p. Rapport LPO / Wetlands.

Devos, R. (1976) Sens dessus dessous. Stock, Paris.

Doligez, B. & Clobert, J. (2003) Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collarded flycatcher. *Ecology*, **84,** 2582-2588.

Don White, J., Kendall, K. C. & Picton, H. D. (1999) Potential energetic effects of mountain climbers on foraging grizzly bears. *Wildlife Society Bulletin*, **27,** 146-151.

Dufour, K. W., Ankney, C. D. & Weatherhead, P. J. (1993) Condition and vulnerability to hunting among mallards staging at Lake St.Clair, Ontario. *Journal of Wildlife Management*, **57,** 209-215.

Dufty, A. & Belthoff, J. (2001) Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Nichols, E. Danchin & A. Dhondt), pp. 169-179. Oxford University Press, Oxford, UK.

Duncan, P., Hewison, A. J. M., Houte, S., Rosoux, R., Tournebize, T., Dubs, F., Burel, F. & Bretagnolle, V. (1999) Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. *Journal of Applied Ecology*, **36,** 11-23.

Durant, D. (2001) *Différences dans l'utilisation des hauteurs d'herbe par les anatidés herbivores et mécanismes sous-jacents*. Thèse de 3ème cycle, Université de La Rochelle.

Durant, D., Fritz, H., Blais, S. & Duncan, P. (2003) The functional response in three species of herbivorous Anatidae: effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology*, **72,** 220-231.

Durant, D., Fritz, H. & Duncan, P. (2004) Feeding patch selection by herbivorous Anatidae: the influence of body size, and of plant quantity and quality. *Journal of avian biology*, **35,** 144-152.

Duriez, O. (2003) *Stratégies individuelles d'hivernage chez la Bécasse des bois (Scolopax rusticola) : compromis énergétiques pour la sélection de l'habitat. Thèse de doctorat* Université Paris VI.

Ekman, J., Eggers, S. & Griesser, M. (2002) Fighting to stay: the role of sibling rivalry for delayed dispersal. *Animal Behaviour*, **64,** 453-459.

Elgar, M. A. (1986) House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the ressources are divisible. *Animal Behaviour*, **34,** 169-174.

Elmberg, J., Nummi, P., Poysa, H., Sjoberg, K., Gunnarsson, G., Clausen, P., Guillemain, M., Rodrigues, D. & Vaananen, V. M. (2006) The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks. *Wildlife Biology*, **12,** 121-127.

Emlen, J. M. (1966) The role of time and energyin food preferences. *American Naturalist*, **100,** 611-617.

Endler, J. A. (1978) A predator's view of animal colour patterns. *Evolutionary Biology*, **11,** 319-364.

Endler, J. A. (1981) An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **16,** 25-31.

Ens, B. J. & Goss-Custard, J. D. (1984) Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe Estuary. *Journal of Animal Ecology*, **53,** 217-231.

Evans, C. S. (1993) Recognition of contentment call spectral characteristics by mallard ducklings - Evidence for a consistent perceptual process. *Animal Behaviour*, **45,** 1071-1082.

Ewers, R. M. & Didham, R. K. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, **81,** 117-142.

Falinska, K. (1999) Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Bialowieza National Park. *Journal of Ecology*, **86,** 293-303.

Fauchald, P., Erikstad, K. E. & Skarsfjord, H. (2000) Scale-dependent predator-prey interactions: The hierarchical spatial distribution of seabirds and prey *Ecology*, **81,** 773-783.

Fauchald, P. & Tveraa, T. (2003) Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology*, **84,** 282-288.

Ferrer, M. (1993) Ontogeny of dispersal distances in young Spanish imperial eagles. *Oecologia*, **32,** 259-263.

Figuerola, J., Green, A. J. & Michot, T. C. (2005) Invertebrates eggs can fly: evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates. *American Naturalist*, **165,** 274-280.

Fleskes, J. P., Jarvis, R. L. & Gilmer, D. S. (2002) Distribution and movements of female northern pintails radiotagged in san joaquin valley, california. *Journal of Wildlife Management*, **66,** 138-152.

Forman, R. T. T. & Alexander, L. E. (1998) Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29,** 207-+.

Fortin, D. (2003) Searching behavior and use of sampling information by free-ranging bison (Bos bison). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54,** 194-203.

Frair, J. L., Merrill, E. H., Visscher, D. R., Fortin, D., Beyer, H. L. & Morales, J. M. (2005) Scales of movement by elk (Cervus elaphus) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*, **20,** 273-287.

Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19,** 16-36.

Frid, A. & Dill, L. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, **6,** 11.

Fritz, H., Said, S. & Weimerskirch, H. (2003) Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proceedings of the Royal Society of London*, **270,** 1143-1148.

Fritz, H., Poisbleau, M., Moreau, C., Denonfoux, L., Guillemain, M. & Chastel, O. Individual characteristics determining the nocturnal use of nature reserves and surrounding marshes by dabbling ducks. *Manuscript in prep.*

Fuller, R. J., Gregory, R. D., Gibbons, D. W., Marchant, J. H., Wilson, J. D., Baillie, S. R. & Carter, N. (1995) Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology*, **9,** 1425-1441.

Gales, R. P. (1987) Validation of the stomach-flushing technique for obtaining stomach contents of Penguins. *Ibis*, **129,** 335-343.

Gandon, S. & Michalakis, Y. (2001) Multiple causes of the evolution of dispersal. *Dispersal* (eds J. Clobert, J. D. Nichols, E. Danchin & A. A. Dhondt), pp. 155-167. Oxford University Press, Oxford.

Garel, M. (2006) *Conséquences de la chasse et des contraintes environnementales sur la démographie des populations d'ongulés. L'exemple de mouflon méditerranéen (Ovis gmelini musimmon x Ovis sp.) en France et de l'élan (Alces alces) en Norvège.* Thèse de doctorat Université Claude Bernard Lyon.

Gauthier, G., Giroux, J. F., Reed, A., Bechet, A. & Belanger, L. (2005) Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*, **11,** 856-868.

Gerlach, G. (1998) Impact of social ties on dispersal, reproduction and dominance in feral house mice *(Mus musculus domesticus)*. *Ethology*, **104,** 487-499.

Géroudet, P. (1959) Les palmipèdes d'Europe. Delachaux et Niestlé SA, Lausanne, Suisse, Paris.

Gibson, C. W. D., Watt, T. A. & Brown, V. K. (1987) The use of sheep grazing to recreate species-rich grassland from abandoned arable land. *Biological conservation*, **42,** 165-183.

Gill, J. A., Sutherland, W. J. & Watkinson, A. R. (1996) A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Applied Ecology*, **33,** 786-792.

Gill, J. A., Norris, K. & Sutherland, W. J. (2001) The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits Limosa limosa. *Journal of Applied Ecology*, **38,** 846-856.

Giraldeau, L.-A. & Caraco, T. (2000) Social Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton.

Giraldeau, L.-A. (2005) Stratégies d'approvisionnement solitaire. *Ecologie comportementale* (eds E. Danchin, L.-A. Giraldeau & F. Cezilly), pp. 129-148. Dunod, Paris.

Gordon, I. J., Duncan, P., Grillas, P. & Lecomte, T. (1990) The use of domestic herbivores in the conservation of the

biological richness of european wetlands. *Bulletin d'Ecologie*, **21,** 49-60.

Goss-Custard, J. D. (1980) Competition for food and interference among waders. *Ardea*, **68,** 31-52.

Goss-Custard, J. D. (1985) Foraging behaviour of wadding birds and the carrying capacity of estuaries. *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour* (eds R. M. Sibly & R. H. Smith), pp. 169-188. Blackwell Scientific, Oxford.

Goss-Custard, J. D. (1996) The Oystercatcher. From Individuals to Populations. Oxford University Press, Oxford.

Goss-Custard, J. D., Ross, J., McGrorty, S., Dit Durell, S. E. A. Le V., Caldow, R. W. G. & West, A. D. (1998) Locally stable wintering numbers in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* where carrying capacity has not been reached. *Ibis*, **140,** 104-112.

Goss-Custard, J. D., Stillman, R. A., Caldow, R. W. G., West, A. D. & Guillemain, M. (2003) Carrying capacity in overwintering birds: when are spatial models needed? *Journal of Applied Ecology*, **40,** 176-187.

Gottlieb, G. (1984) Development of species identification in ducklings. 12. Ineffectiveness of auditory self-stimulation in wood ducklings (*Aix sponsa*). *Journal of Comparative Psychology*, **98,** 137-141.

Gottlieb, G. (1988) Development of species identification in ducklings. 15. individual auditory recognition. *Developmental psychobiology*, **21,** 509-522.

Green, A. J., Figuerola, J. & Sanchez, M. I. (2002) Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. *Acta Oecologica*, **23,** 177-189.

Greenwood, P. J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28,** 1140-1162.

Guillemain, M. (2000) *Le fonctionnement du peuplement de canards des Marais de l'Ouest : compromis entre compétition et vigilance dans les stratégies d'alimentation individuelles*. PhD Ecology University of Paris VI.

Guillemain, M., Fritz, H. & Blais, S. (2000a) Foraging methods can affect patch choice: an experimental study in Mallard (Anas platyrhynchos). *Behavioural Processes*, **50,** 123-129.

Guillemain, M., Houte, S. & Fritz, H. (2000b) Activities and food resources of wintering teal (*Anas crecca*) in a diurnal feeding site: a case study in Western France. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **55,** 171-181.

Guillemain, M. & Fritz, H. (2002) Temporal variation in feeding tactics: exploring the role of competition and predators in wintering dabbling ducks. *Wildlife Biology*, **8,** 81-90.

Guillemain, M., Fritz, H., Guillon, N. & Simon, G. (2002a) Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks: the role of lamellar density and body length in winter. *Oikos*, **98,** 547-551.

Guillemain, M., Fritz, H. & Duncan, P. (2002b) Foraging strategies of granivorous dabbling ducks wintering in protected areas of the French Atlantic coast. *Biodiversity and Conservation*, **11,** 1721-1732.

Guillemain, M., Caldow, R. W. G., Hodder, K. H. & Goss-Custard, J. D. (2003) Increased vigilance of paired males in sexually dimorphic species: distinguishing between alternative explanations in wintering Eurasian wigeon. *Behavioral Ecology*, **14,** 724-729.

Guillemain, M., Sadoul, N. & Simon, G. (2005) European flyway permeability and abmigration in Teal Anas crecca, an analysis based on ringing recoveries. *Ibis*, **147,** 688-696.

Guillemain, M., Fritz, H., Johnson, A. R. & Simon, G. (2007a) What type of lean ducks do hunters kill? Weakest local ones rather

than migrants. *Wildlife Biology*, **13,** 102-107.

Guillemain, M., Poisbleau, M., Denonfoux, L., Lepley, M., Moreau, C., Massez, G., Leray, G., Caizergues, A., Arzel, C., Rodrigues, D. & Fritz, H. (2007b) Multiple tests of the effect of nasal saddles on dabbling ducks: combining field and aviary approaches. *Bird Study*, **54,** 35-45.

Guillemain, M., Elmberg, J., Arzel, C., Johnson, A.R. & Simon, G. *In press* The income-capital breeding dichotomy revisited: late winter body condition is related to breeding success in an income breeder. *Ibis*.

Gustine, D. D., Parker, K. L., Lay, R. J., Gillingham, M. P. & Heard, D. C. (2006) Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. *Journal of Wildlife Management*, **70,** 1601-1614.

Guthery, F. S. (1999) Energy-based carrying capacity for quails. *Journal of Wildlife Management*, **63,** 664-674.

Hamilton, W. D. (1971) Geometry for selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31,** 295-311.

Hanski, I. (2001) Population dynamic consequences of dispersal. *Dispersal* (eds J. Clobert, J. D. Nichols, E. Danchin & A. A. Dhondt), pp. 155-167. Oxford University Press, Oxford.

Haramis, G. M., Nichols, J. D., Pollock, K. H. & Hines, J. E. (1986) The relation between body mass and survival of wintering canvasbacks. *The Auk*, **103,** 506-514.

Harper, D. G. C. (1982) Competitive foraging in Mallards: 'Ideal free' ducks. *Animal Behaviour*, **30,** 575-584.

Harris, R. B., Wall, W. A. & Allendorf, F. W. (2002) Genetic consequences of hunting: what do we know and what should we do? *Wildlife Society Bulletin*, **30,** 634-643.

Harvey, I. F. (1994) Strategies of behaviour. *Behaviour and evolution* (eds P. J. B. Slater & T. R. Halliday), pp. 106-149. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Heitmeyer, M. E., Fredrickson, L. H. & Humburg, D. D. (1993) Further evidence of biases associated with hunter-killed mallards. *Journal of Wildlife Management*, **57,** 733-740.

Hemson, G., Johnson, P., South, A., Kenward, R. E., Ripley, R. & McDonald, D. (2005) Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology*, **74,** 455-463.

Hepp, G. R. & Hair, J. D. (1983) Reproductive behavior and pairing chronology in winter dabbling ducks. *Wilson Bulletin*, **95,** 675-682.

Hodder, K. H., Kenward, R. E., Walls, S. S. & Clarke, R. T. (1998) Estimating core ranges: a comparison of techniques using the common buzzard. *Journal of Raptor Research*, **32,** 82-89.

Hoffman, R. D. & Bookhout, T. A. (1985) Metabolizable energy of seeds consumed by ducks in lake Erie marshes. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, **50,** 557-565.

Holmberg, K., Edsman, L. & Klint, T. (1989) Female mate preferences and male attributes in mallard ducks *Anas platyrhynchos*. *Animal Behaviour*, **38,** 1-7.

Horton, B. M., Long, J. A. & Holberton, R. L. (2007) Intraperitoneal delivery of exogenous corticosterone via osmotic pump in a passerine bird *General and Comparative Endocrinology* **152**, 8–13

Houston, A. I. (1993) Mobility limits cooperation. *Trends in Ecology & Evolution*, **8,** 194-196.

Hutchings, J. A. (2004) The cod that got away. *Nature*, **428,** 899-900.

Inchausti, P. & Bretagnolle, V. (2005) Predicting short-term extinction risk for the declining Little Bustard (*Tetrax tetrax*) in intensive agricultural habitats. *Biological conservation*, **122,** 375-384.

Jachmann, H., Berry, P. S. & Imae, H. (1995) Tusklessness in African elephants - a future trend. *African Journal of Ecology*, **33,** 230-235.

Jenouvrier, S., Weimerskirch, H., Barbraud, C., Park, Y. H. & Cazelles, B. (2005) Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. *Proceedings of the Royal Society of London*, **272,** 887-895.

Jensen, K. (1998) Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation. *Flora*, **193,** 345-359.

Johnson, C. J., Parker, K. L., Heard, D. C. & Gillingham, M. P. (2002) Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology*, **71,** 225-235.

Johnson, D. H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, **61,** 65-71.

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

Jorde, D. G., Krapu, G. L. & Crawford, R. D. (1983) Feeding ecology of mallards wintering in Nebraska. *Journal of Wildlife Management*, **47,** 1044-1053.

Jorde, D. G., Krapu, G. L., Crawford, R. D. & Hay, M. A. (1984) Effects of weather on habitat selection and behavior of mallards wintering in Nebraska. *The Condor*, **86,** 258-265.

Joyner, D. E., Jacobson, B. N. & Arthur, R. D. (1987) Nutritional characteristics of grains fed to Canada Geese. *Wildfowl*, **38,** 89-93.

Kacelnik, A. (1984) Central place foraging in Starlings (Sturnus-vulgaris) .1. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology*, **53,** 283-299.

Kelly, J. F. (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, **78,** 1-27.

Kenward, R. E. & Sibly, R. M. (1977) A woodpigeon (*Columba palumbus*) feeding preference explained by a digestive bottleneck. *Journal of Applied Ecology*, **14,** 815-826.

Kenward, R. E. (2001a) A manual for wildlife radio tagging. London.

Kenward, R. E. (2001b) Historical and practical perspectives. *Radio tracking and animal populations* (eds J. J. Millspaugh & J. M. Marzluff), pp. 3-12. Academic Press.

Kenward, R. E., Clarke, R. T., Hodder, K. H. & Walls, S. S. (2001) Density and linkage estimators of home range: nearest-neighbor clustering defines multinuclear cores. *Ecology* , **82,** 1905-1920.

Kernohan, B. J., Gitzen, R. A. & Millspaugh, J. J. (2001) Analysis of animal space use and movements. *Radio tracking and animal populaions* (eds J. J. Millspaugh & J. M. Marzluff), pp. 125-166. Academic Press.

Killen, S. S. & Brown, J. A. (2006) Energetic cost of reduced foraging under predation threat in newly hatched ocean pout. *Marine Ecology-Progress Series*, **321,** 255-266.

Klaassen, R. H. G. (2006) *Foraging in a spatially patterned world: migratory swans (Cygnus columbianus) seeking buried pondweed (Potamogeton pectinatus) tubers*. PhD thesis University of Groningen, Netherlands .

Klaassen, R. H. G., Nolet, B. A. & de Fouw, J. (2006a) Intake rate at differently

scaled heterogeneous food distributions explained by the ability of tactile-foraging mallard to concentrate foraging effort within profitable areas. *Oikos*, **112,** 322-331.

Klaassen, R. H. G., Nolet, B. A. & Bankert, D. (2006b) Movement of foraging tundra swans explained by spatial pattern in cryptic food densities. *Ecology*, **87,** 2244-2254.

Klaassen, R. H. G., Nolet, B. A. & Van Leeuwen, C. H. A. (2007) Prior knowledge about spatial pattern affects patch assessment rather than movement between patches in tactile-feeding mallard. *Journal of Animal Ecology*, **76,** 20-29.

Kokko, H. & López-Sepulcre, A. (2006) From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world. *Science*, **313,** 789-791.

Kotler, B. P. (1984) Effects of illumination on the rate of ressource harvesting in a community of Desert Rodents. *American Midland Naturalist*, **111,** 383-389.

Kotler, B. P., Brown, J. S. & Bouskila, A. (2004) Apprehension and time allocation in gerbils: The effects of predatory risk and energetic state. *Ecology*, **85,** 917-922.

Krause, J. & Ruxton, G. D. (2002) Living in groups. Oxford University Press, Oxford.

Krebs, C. J. & Davies, N. B. (1997) The evolution of Behavioural ecology. *Behavioural Ecology - An Evolutionary Approach* (eds C. J. Krebs & N. B. Davies), pp. 3-12. Blackwell Science, Oxford, UK.

Kruuk, L. E. B., Merila, J. & Sheldon, B. C. (2001) Phenotypic selection on a heritable size trait revisited. *American Naturalist*, **158,** 557-571.

Lack, D. (1966) Populations Studies of Birds. Clarendon Press, Oxford.

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

Lambin, X., Aars, J. & Piertney, S. B. (2001) Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt & J. D. Nichols), pp. 110-122. Oxford University Press, Oxford.

Lancaster, J. (1996) Scaling the effects of predation and disturbance in a patchy environment. *Oecologia*, **107,** 321-331.

Larsson, K., Van Der Jeugd, H. P., Van der Veen, I. T. & Forslund, P. (1998) Body size declines despite positive directional selection on heritable size traits in a Barnacle Goose population. *Evolution*, **52,** 1169-1184.

Latraube, F., Legagneux, P. & Bretagnolle, V. (2004) Complémentarité et fonctionnalité des étangs en réserve et de leur périphérie pour la conservation des oiseaux d'eau en Brenne. 90 p. Rapport final, étude réalisée à la demande de la Réserve Naturelle de Chérine.

Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. J. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62,** 67-118.

Legagneux, P. (2003) *Déplétion des ressources et écologie alimentaire des canards en hivernage*. DEA Université Louis Pasteur Strasbourg.

Levin, S. A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73,** 1943-1967.

Li, H. & Reynolds, J. F. (1995) On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, **73,** 280-284.

Lidicker, W. Z. & Stenseth, N. C. (1992) To disperse or not to disperse: who does it and why? *Animal dispersal; small mammals as a model* (eds N. C. Stenseth & W. Z. Lidicker), pp. 21-36. Chapman, London.

Lima, S. L. & Dill, L. M. (1990) Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68,** 619-640.

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

Lima, S. L. (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator- prey interactions: what are the effects of anti-predator decision making? *Bioscience*, **48,** 25-34.

Lima, S. L. (1998) Stress and decision making under the stress of predation: recent developments from behavioural, reproductive and ecological perspectives. *Advances in the study of behavior*, **27,** 215-290.

Lin, Y. K. & Batzli, G. O. (2004) Emigration to new habitats by voles: the cost of dispersal paradox. *Animal Behaviour*, **68,** 367-372.

Lipp, H. P., Vyssotski, A. L., Wolfer, D. P., Renaudineau, S., Savini, M., Troster, G. & Dell'Omo, G. (2004) Pigeon homing along highways and exits. *Current Biology*, **14,** 1239-1249.

Little, R.M., Crowe, T.M. & Grant, W.S. (1993) Does hunting affect the demography and genetic-structure of the Greywing Francolin *Francolinus africanus*. *Biodiversity and Conservation* , **2,** 567-585.

Lokemoen, J. T., Johnson, D. H. & Sharp, D. E. (1990) Weights of wild mallard Anas platyrhynchos, gadwall A. strepera, and blue-winged teal A. discors during the breeding season. *Wildfowl*, **41,** 122-130.

Lomnicki, A. (1980) Regulation of population density due to individual differences and patchy environments. *Oïkos*, **35,** 185-193.

Lomnicki, A. (1988) Population Ecology of Individuals. Princeton University Press, Princeton.

Longcore, J. R. & Gibbs, J. P. (1988) Distribution and numbers of American Black ducks among the Maine coast during the severe winter of 1980-1981. *Waterfowl in winter* (ed M. W. Weller), pp. 377-389. University of Minnesota Press, Mineapolis.

Lorenz, K. (1978) Vergleichende Verhaltensforschung: Grundlagen der Ethologie. Springer Verlag.

Loucougaray, G., Bonis, A. & Bouzillé, B. (2004) Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological conservation*, **116,** 59-71.

MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100,** 603-610.

Madge, S. & Burn, H. (1988) Wildfowl. An identification guide to the ducks, geese and swans of the world. Kent, UK.

Madsen, J. (1993) Managing hunting disturbance for wise use of Danish waterfowl. *Waterfowl and wetland conservation in the 1990s - a global perspective.* (eds M. Moser, R. C. Prentice & J. Van Vessem), pp. 93-96. IWRB, Slimbridge, UK.

Madsen, J. (1995) Impacts of disturbance on migratory waterfowl. *Ibis*, **137,** S67-S74.

Madsen, J. & Fox, A. D. (1995) Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. *Wildlife Biology*, **1,** 193-207.

Madsen, J. (1998) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. I. Baseline assessment of the disturbance effects of recreational activities. *Journal of Applied Ecology*, **35,** 386-397.

Madsen, J. (1998) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. *Journal of Applied Ecology*, **35,** 398-417.

Manor, R. & Saltz, D. (2005) Effects of human disturbance on use of space and flight distance of mountain gazelles.

Journal of Wildlife Management, **69,** 1683-1690.

Martin, G. R. (1991) The sensory bases of nocturnal foraging in birds. *Acta XX Congressus internationalis Ornithologici*, 1130-1135.

Martin, T. E. (1987) Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18,** 453-487.

Martinez, M., Rodriguez-Vigal, C., Jones, O. R., Coulson, T. & San Miguel, A. (2005) Different hunting strategies select for different weights in red deer. *Biology Letters*, **1,** 353-356.

Matthysen, E. (2005) Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, **28,** 403-416.

Maynard-Smith, J. & Harper, D. G. C. (2003) Animal Signals. Oxford University Press, Oxford, UK.

McGregor, P. K. (2005) Communication. *The behavior of animals. Mechanisms, function, and evolution* (eds J. J. Bolhuis & L. A. Giraldeau), pp. 226-250. Oxford, UK.

McNeil, R., Drapeau, P. & Goss-Custard, J. D. (1992) The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biological Reviews*, **67,** 381-419.

Meire, P. M. & Ervynck, A. (1986) Are Oystericatchers (Haematopus-ostralegus) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*). *Animal Behaviour*, **34,** 1427-1435.

Meltofte, H. (1996) A new Danish hunting and wildlife management act: the result of mutual understanding and compromise between hunters and non hunters. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildl.*, **13,** 1009-1021.

Metz, K. J. & Ankney, C. D. (1991) Are brightly coloured male ducks selectively shot by duck hunters ? *Canadian Journal of Zoology*, **69,** 279-282.

Miller, D. B. & Gottlieb, G. (1976) Acoustic features of wood duck (*Aix sponsa*) maternal calls. *Behaviour*, **57,** 260-280.

Miller, D. B. (1980) Maternal vocal control of behavioral inhibition in mallard ducklings (*Anas platyrhynchos*). *Journal of Comparative Psychology*, **94,** 606-623.

Millspaugh, J. & Marzluff, J. M. (2001) *Radio Tracking and Animal Populations*. Academic Press, San Diego, USA.

Millspaugh, J. & Washburn, B. E. (2004) Use of fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: considerations for application and interpretation. *General and Comparative Endocrinology*, **138,** 189-199.

Mondain-Monval, J.-Y. & Girard, O. (2000) Le canard colvert, la sarcelle & autres canards de surface. *Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 1998/1999* (eds P. Landry & P. Migot), pp. 124-132. Faune Sauvage Cahiers Techniques 216p., Paris.

Monval, J. Y. & Pirot, J.-Y. (1989) Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967-86. Slimbridge, UK.

Morris, D. W. (1987) Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. *Evolutionary Ecology*, **1,** 379-388.

Mougeot, F. & Bretagnolle, V. (2000) Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of avian biology*, **31,** 376-386.

Muggeo, V. M. R. (2003) Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in Medicine*, **22,** 3055-3071.

Myers, R. A. & Worm, B. (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, **423,** 280-283.

Nams, V. O. (2005) Using animal movement paths to measure response to spatial scale. *Oecologia*, **143,** 179-188.

Nebdal, M. A., Honeycutt, R. L., Evans, S. G., Whiting Jr, R. M. & Dietz, D. R. (1997) Northern bobwhite restocking in east Texas: a genetic assessment. *Journal of Wildlife Management*, **61,** 854-863.

Newton, I. (1989) Lifetime Reproduction in Birds. Academic Press, London.

Newton, I. (1998) Population limitation in birds.

Newton, I. (2006) Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, **147,** 146-166.

Nichols, J. D., Conroy, M. J., Anderson, D. R. & Burnham, K. P. (1984) Compensatory mortality in waterfowl populations - A review of the evidence and implications for research and management. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, **49,** 535-554.

Nichols, J. D. (1991) Extensive monitoring programs viewed as long-term populations studies - The case of north-american waterfowl. *Ibis*, **133 (Suppl. 1),** 89-98.

Nolet, B. A., Gymesi, A. & Klaassen, R. H. G. (2006a) Prediction of bird-day carrying capacity on a staging site: a test of depletion models. *Journal of Animal Ecology*, **75 ,** 1285-1292.

Nolet, B. A., Fuld, V. N. & van Rijswijk, M. E. C. (2006b) Foraging costs and accessibility as determinants of giving-up densities in a swan-pondweed system. *Oikos*, **112,** 353-362.

Nudds, T. D. & Bowlby, J. N. (1984) Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. *Canadian Journal of Zoology*, **62,** 2002-2008.

Nudds, T. D., Sjöberg, K. & Lundberg, P. (1994) Ecomorphological relationships among Paleartic dabbling ducks on Baltic coastal wetlands and a comparison with the Neartic. *Oikos*, **69,** 295-303.

Nummi, P. (1992) Food-niche relationships of sympatric mallards and green-winged teals. *Canadian Journal of Zoology*, **71,** 49-55.

Nunes, S. & Holekamp, K. E. (1996) Mass and fat influence the timing of natal dispersal in breeding Belding's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **77,** 807-817.

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

Omland, K. E. (1996a) Female mallard mating preferences for multiple male ornaments .II. Experimental variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **39,** 361-366.

Omland, K. E. (1996b) Female mallard mating preferences for multiple male ornaments .I. Natural variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **39,** 353-360.

Omland, K. E. (1997) Examining two standard assumptions of ancestral reconstructions: Repeated loss of dichromatism in dabbling ducks (Anatini). *Evolution*, **51,** 1636-1646.

Otto-Bruc, C. (2001) *Otto-Bruc, C. 2001. Végétation des étangs de la Brenne (Indre) Influence des pratiques piscicoles à l'echelle des communautés végétales et sur une espèce d'intérêt européen: Caldesia parnassifolia (L.) Parl.* PhD Museum National d'Histoire Natrurelle.

Oyugi, J. O. & Brown, J. S. (2003) Giving-up densities and habitat preferences of European Starlings and American Robins. *The Condor*, **105,** 130-135.

Park, K. (2004) Assesment and management of invasive alien species. *Ecology and Society*, **9,** 12.

Parker, G. A. & Stuart, R. A. (1976) Animal behaviour as a strategy optimizer : evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *American Naturalist*, **110,** 1055-1076.

Percival, S. M., Sutherland, W. J. & Evans, P. R. (1998) Intertidal habitat loss and

wildfowl numbers: applications of a spatial depletion model. *Journal of Applied Ecology*, **35,** 57-63.

Phillips, R. A., Cope, D. R., Rees, E. C. & O'Connell, M. J. (2003) Site fidelity and range size of wintering Barnacle geese Branta leucopsis. *Bird Study*, **50,** 161-169.

Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*, **74,** 852-863.

Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology*, **76,** 9-19.

Pirot, J.-Y. (1981) *Partage alimenataire et spatial des zones humides camarguaises par 5 espèces de canards de surface en hivernage et en transit*. Thèse de doctorat Université Pierre et Marie-Curie, Paris.

Pirot, J. Y. & Fox, A. D. (1990) Population levels of waterfowl in the Western Palearctic: an analysis of recent trends. *Managing waterfowl populations* (ed G. V. T. Matthews), pp. 52-62. IWRB, Slimbridge, UK.

Pleasants, J. M. (1989) Optimal foraging by nectarivores - a test of the marginal-value theorem. *American Naturalist*, **134,** 51-71.

Poisbleau, M., Fritz, H., Guillemain, M. & Lacroix, A. (2005a) Testosterone and linear social dominance status in captive male dabbling ducks in winter. *Ethology*, **111,** 493-509.

Poisbleau, M., Jenouvrier, S. & Fritz, H. (2006) Assessing the reliability of dominance score for assigning individual ranks in a hierarchy. *Animal Behaviour*, **72**, 835-842.

Powell, R. P. (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequenses* (eds L. Boitani & T. K. Fuller), pp. 65-110. Columbia University Press.

Pöysä, H. (1987) Feeding-vigilance trade-off in the Teal (Anas crecca): effects of feeding method and predation risk. *Behaviour*, **103,** 108-122.

Pöysä, H. (1987) Costs and benefits of group foraging in the teal (Anas crecca). *Behaviour*, **103,** 123-140.

Pöysä, H. (1989) Foraging patch dynamics in the Teal (Anas crecca): effects of sociability and search method switching. *Behaviour*, **110 ,** 306-318.

Pöysä, H. (2006) Public information and conspecific nest parasitism in goldeneyes: targeting safe nests by parasites. *Behavioral Ecology*, **17,** 459-465.

Pradel, R., Rioux, N., Tamisier, A. & Lebreton, J. D. (1997) Individual turnover among wintering Teal in Camargue: a mark-recapture study. *Journal of Wildlife Management*, **61,** 816-821.

Reiné, R., Chocarro, C. & Fillat, F. (2004) Soil seed bank and management regimes of semi-natural mountain meadow communities. *Agriculture,Ecosystems and Environment*, **104,** 567-575.

Rettenbacher, S., Möstl, E., Hackel, R., Ghareeb, K. & Palme, R. (2004) Measurement of corticosterone metabolites in chicken droppings. *British Poultry Science*, **45,** 704-711.

Rhodes, O. E., Smith, L. M. & Smith, M. H. (1996) Relationships between genetic variation and body size in wintering mallards. *The Auk*, **113,** 339-345.

Rocamora, G. & Yeatman-Berthelot, D. (1999) Oiseaux menacés et à surveiller en France. Listes rouges et recherche de priorités. Populations, Tendances, Menaces, Conservation. Société d'Etudes Ornithologiques de France / Ligue pour la Protection des Oiseaux, Paris.

Rodrigues, D., Figueiredo, M. & Fabiao, A. (2002) Mallard (Anas platyrhynchos) summer diet in central Portugal rice-fields. *Game and Wildlife Science*, **19,** 55-62.

Rolando, A. (2002) On the ecology of home range in birds. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **57,** 53-73.

Rosenberg, K. V. & Cooper, R. J. (1990) Approaches to avian diet analysis. *Studies in Avian Biology*, **13,** 80-90.

Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. & Speed, M. P. (2005) Avoiding attack. The evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry. Oxford University Press, Oxford.

Rüger, A., Prentice, C. & Owen, M. (1987) Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967-1983. IWRB Special Publication, Slimbridge, UK.

Saab, V. (1999) Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: a hierarchical analysis. *Ecological Applications*, **9,** 135-151.

Salamolard, M. (1993) Conséquences de la déclaration en réserve de chasse ou en réserve naturelle (non chassée) sur les stationnements d'oiseaux d'eau hivernants de zones humides initialement non protégées. Ligue pour la Protection des Oiseaux. rapport non publié à la Direction de la Nature et des Paysages du Ministère de l'Environnement, 42p.

Santamaria, L. (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* , **23,** 137-154.

Schmidt-Nielsen, K. (1998) *Physiologie animale. Adaptation et milieux de vie*. Dunod, Paris.

Schnidrig-Petrig, R. (1998) The Icarus problem: scientific facts and tested solutions. *Game Wildlife*, **15,** 889-896.

Schricke, V. (1983) *Distribution spatio-temporelle des populations d'anatidés en transit et en hivernage en baie du mont Saint-Michel, en relation avec les activités humaines*. Thèse de doctorat Université de Rennes I.

Scott, D. A. & Rose, P. M. (1996) Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia. Publ. No 41. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.

Seddon, P. J. & Maloney, R. F. (2004) Tracking wildlife radio-tag signals by light fixed-wing aircraft. Department of Conservation. *Department of Conservation Technical Series*. 30, 1-23

Selman, J. & Goss-Custard, J. D. (1988) Interference between foraging redshank, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, **36,** 1542-1544.

Shawkey, M. D., Pillai, S. R., Hill, G. E., Siefferman, L. M. & Roberts, S. R. (2007) Bacteria as an agent for change in structural plumage color: correlational and experimental evidence. *American Naturalist*, **169,** S112-S121.

Shochat, E., Lerman, S. B., Katti, M. & Lewis, D. B. (2004) Linking optimal foraging behavior to bird community structure in an urban-desert landscape: Field experiments with artificial food patches. *American Naturalist*, **164,** 232-243.

Sillet, T. S. & Holmes, R. T. (2002) Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology*, **71,** 296-308.

Silverin, B. (1997) The stress response and autumn dispersal behaviour in willow tits. *Animal Behaviour*, **38,** 447-456.

Sinclair, A. R. E. (1989) Population regulation of animals. *Ecological concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world* (ed J. M. Cherrett), pp. 197-241. Blackwell Scientific, Oxford.

Smith, R. D., Ruxton, G. D. & Cresswell, W. (2001) Dominance and feeding interference in small groups of blackbirds. *Behavioral Ecology*, **12,** 475-481.

Smith, R. S., Shiel, R. S., Millward, D., Corkhill, P. & Sanderson, R. A. (2002) Soil

seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial. *Journal of Applied Ecology*, **39,** 279-293.

Sparrow, A. D. (1999) A heterogeneity of heterogeneities. *Trends in Ecology & Evolution*, **14,** 422-423.

Stahl, J., Tolsma, P. H., Loonen, M. J. J. E. & Drent, R. H. (2001) Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Animal Behaviour*, **61,** 257-264.

Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories* Oxford University Press, Oxford.

Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, USA.

Stillman, R. A., Goss-Custard, J. D., West, A. D., Le V.dit Durell, S. E. A., McGrorty, S., Caldow, R. W. G., Norris, K. J., Johnstone, I. J., Ens, B. J., Van der Meer, J. & Triplet, P. (2001) Predicting shorebird mortality and population size under different regimes of shellfishery management. *Journal of Applied Ecology*, **38,** 857-868.

Stoner, K. J. L. & Joern, A. (2004) Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. *Ecological Applications*, **14,** 1306-1320.

Sugden, L. G. (1971) Metabolizable energy of small grains for Mallards. *Journal of Wildlife Management*, **35,** 781-785.

Sutherland, W. J. & Anderson, G. W. (1993) Predicting the distribution of individuals and the consequences of habitat loss: the role of prey depletion. *Journal of Theoretical Biology*, **160,** 223-230.

Sutherland, W. J. (1996) From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press, Oxford.

Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D. & Grant, P. J. (2000) Le guide ornitho. Delachaux et Niestlé, Paris.

Swan, G., Naidoo, V., Cuthbert, R., Green, R. E., Pain, D. J., Swarup, D., Prakash, V., Taggart, M., Bekker, L., Das, D., Diekmann, J., Diekmann, M., Killian, E., Meharg, A., Patra, R. C., Saini, M. & Wolter, K. (2006) Removing the threat of diclofenac to critically endangered Asian vultures. *PLOS Biology*, **4,** 395-402.

Swanson, G. A. & Bartonek, J. C. (1970) Bias associated with food analysis in gizzards of blue-winged teal. *Journal of Wildlife Management*, **34,** 739-746.

Tamisier, A. (1971) Régime alimentaire des sarcelles d'hiver Anas crecca L. en Camargue. *Alauda*, **39,** 261-311.

Tamisier, A. (1972) Rythmes nycthéméraux des sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue. *Alauda*, **2,** 107-256.

Tamisier, A. & Tamisier, M.-C. (1981) L'existence d'unités fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la biotélémétrie. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **35,** 563-579.

Tamisier, A., Allouche, L., Aubry, F. & Dehorter, O. (1995) Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. *Wildfowl*, **46,** 76-88.

Tamisier, A. & Dehorter, O. (1999) Camargue, canards et foulques. Centre Ornithologique du Gard, Nîmes, France.

Tamisier, A., Béchet, A., Jarry, G., Lefeuvre, J.-C. & Le Maho, Y. (2003) Effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau. Revue de littérature. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **58,** 435-449.

Tavecchia, G., Pradel, R., Lebreton, J.-D., Johnson, A. R. & Mondain-Monval, J.-Y. (2001) The effect of lead exposure on survival of adult mallards in the Camargue, southern France. *Journal of Applied Ecology*, **38,** 1197-1207.

Théry, M. & Casas, J. (2002) Predator and prey views of spider camouflage. *Nature*, **415,** 133.

Thomas, G. J. (1982) Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. *Journal of Zoology*, **197,** 131-172.

Thompson, A. R., Petty, J. T. & Grossman, G. D. (2001) Multi-scale effects of resource patchiness on foraging behaviour and habitat use by longnose dace, Rhinichthys cataractae. *Freshwater Biology*, **46,** 145-160.

Touzard, B., Amiaud, B., Langlois, E., Lemauviel, S. & Clément, B. (2002) The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in an eutrophic alluvial wetland of Western France. *Flora*, **197,** 175-185.

Triplet, P., Stillman, R. A. & Goss-Custard, J. D. (1999) Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology*, **68,** 254-265.

Vahl, W. K., Van der Meer, J., Weissing, F. J., van Dullemen, D. & Piersma, T. (2005) The mechanisms of interference competition: two experiments on foraging waders. *Behavioral Ecology*, **16,** 845-855.

Valone, T. J. & Brown, J. S. (1989) Measuring patch assessment abilities of desert granivores. *Ecology*, **70,** 1800-1810.

Valone, T. J. (1989) Group foraging, public information, and patch estimation. *Oïkos*, **56,** 357-363.

Vamosi, S. M. (2005) On the role of enemies in divergence and diversification of prey: a review and synthesis. *Canadian Journal of Zoology*, **83,** 894-910.

Van Der Jeugd, H. P. (2001) Large barnacle goose males can overcome the social costs of natal dispersal. *Behavioral Ecology*, **12,** 275-282.

Van Eerden, M. R. & Munsterman, M. J. (1997) Patch use upon touch: filter-feeding European Teal *Anas crecca* have environmentally and socialy determined foraging goals. *Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in dutch freshwater wetlands* (ed M. R. Van Eerden), pp. 165-185.

van Gils, J. A., Edelaar, P., Escudero, G. & Piersma, T. (2004) Carrying capacity models should not use fixed prey density thresholds: a plea for using more tools of behavioural ecology. *Oikos*, **104,** 197-204.

van Gils, J. A., Rooij, S. R. D., Van Belle, J., Van der Meer, J., Dekinga, A., Piersma T. & Drent, R. (2005) Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots Calidris canutus. I. Prey choice. *Journal of Animal Ecology*, **74 ,** 105-119.

van Gils, J. A., Dekinga, A., Spaans, B., Wouter, K. V. & Piersma, T. (2005) Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots Calidris canutus.II.Patch choice and legth of working day. *Journal of Animal Ecology*, **74,** 120-130.

van Noordwijk A.J., van Balen J.H. & Scharloo W. (1988) Heritability of body size in a natural population of the great tit (Parus major) and its relation to age and environmental condition during growth 162. *Genetical Research* 51, 149-162

van Wieren, S. E. (1995) The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, **56,** 11-23.

Verdolin, J. L. (2006) Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60,** 457-464.

Vickery, J. A., Tallowin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Brown, V. K. (2001) The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds a,d their food resources. *Journal of Applied Ecology*, **38,** 647-664.

Visser, M. E., van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M. & Lessells, C. M. (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*).

Proceedings of the Royal Society of London, **265,** 1867-1870.

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenko, J. & Melillo, J. M. (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science*, **277,** 494-499.

Voris, H. K. & Voris, H. H. (1983) Feeding strategies in marinje snakes: an analysis of evolutionary, morphological and ecological relationships. *American Zoologist*, **23,** 411-425.

Wagner, M., Poschlod, P. & Setchfield, R. P. (2003) Soil seed bank in managed and abandoned semi-natural meadows in Sooma National Park, Estonia. *Annales Botanica Fennici*, **40,** 87-100.

WallisDeVries, M. F. (1998) Large herbivores as key factors for nature conservation. *Grazing and Conservation Management* (eds M. F. WallisDeVries, J. P. Bakker & S. E. van Wieren), pp. 1-20. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.

Waser, S. K., Bevis, K., King, G. & Hanson, E. (1997) Non invasive physiological measure of disturbance in the Northern Spotted Owl. *Conservation Biology*, **11,** 1019-1022.

Weisser, W., Braendle, C. & Minoretti, N. (1999) Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proceeding of the Royal Society of London*, **266,** 1175-1181.

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

Wiens, J. A. (2000) Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. *The ecological concequences of environmental heterogeneity* (eds M. J. Hutchings, E. A. John & A. J. A. Stewart), pp. 9-31.

Williams, B. K., Nichols, J. D. & Conroy, M.J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego.

Woodward, G. & Hildrew, A. G. (2002) The impact of a sit-and-wait predator: separating consumption and prey emigration. *Oikos*, **99,** 409-418.

Yoder, J. M., Marschall, E. A. & Swanson, D. A. (2004) The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology*, **15,** 469-476.

VI. Manuscrits

SHORT NOTE

Seeds consumed by waterfowl in winter: a review of diet methodology and a new web-based photographic atlas for seed identification

Pierre Legagneux[1], Martine Duhart[1], Vincent Schricke[2]

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[2] Office National de la Chasse et le Faune Sauvage/CNERA avifaune migratrice 44 000 Nantes, France

Journal of Ornithology *In Press*

Abstract Quantifying diet has long been and still is one of the first steps when studying a species basic ecology. We conducted a literature review of the techniques used to study and analyse diet among waterfowl. Despite that the identification of food items is the most challenging part in the study of granivorous waterfowl's diet, there is a general lack of reference collections to support the taxonomic determination of food resources. We present here a collection of indexed digital pictures of seeds coming from referenced collections of several French research programs on waterfowl's diet. Photographs are ranked by seed size or by taxonomic keys to ease the finding of seeds. This work is freely accessible at the website http://www.cebc.cnrs.fr/atlasofseeds.html and it can aid wildlife researchers studying the diet of granivorous species to determine food items. A complete bibliography including recent papers in archeobotany and useful websites is also provided.

Key words: Anatidae, marshland seed determination, reference collection, atlas, web site, diet.

The collection of food items and the study of field diet are a tedious and time-consuming work, and numerous methods have been used so far to estimate the diet of bird species, including pellet dissection (Elton 1927), flushing and forced regurgitation (Ridoux 1994), or direct observations (see Rosenberg and Cooper 1990 for a review). Recent techniques have also provided indirect methods such as stable isotopes (reviewed in Kelly 2000), or molecular approaches used especially to identify prey in scats (Höss et al. 1992; Sutherland 2000). Identification of food items may often be difficult because of fragmentation induced by ingestion and/or digestion, therefore a reference collection of intact food items provides a most valuable help. Such reference collections permit the determination of original size or weight of ingested foods from identified fragments (Arzel et al. in press). Seeds are an exception among food types, since they are often encountered almost intact in digestive tracts and in soil, and they are thus suitable for a precise quantification of both resources abundance and consumption. The identification and collection of seeds is an essential tool in several disciplines: i) archaeobotanical identification of plants used by humans and the weed flora of ancient crops (see bibliographical review in Nesbitt and Greig 1990; see also Nesbitt et al. 2003); ii) conservation of rare plant species (e.g., Farnsworth et al. 2006); iii) Composition of soil seed banks in restoration ecology (although this is more usually carried out by germinating the seeds and identifying the seedlings: Ter Heerdt et al. 1996; Thomson et al. 1997) or diet (e.g. Gaerskaya 1966; Thomas 1982; Holland et al. 2006).

In this paper we investigated the techniques used to describe the diet of waterfowl in recent ecological studies. We searched on two different bibliographical references database: ISI Web of Science and "Duckdata" (UGWS) using a cross search with keywords: "diet" and "waterfowl". We used 44 relevant papers (out of the 172 papers initially selected), to address the following questions: i) Which was the source of diet information (droppings, dead animals?) ii) How was the determination of food items carried out? iii) Which food item was determined (animals, plants or seeds). We found that only one study (Clark et al.1986) examined the diet with direct observations while dropping and digestive tract analyses represent 20.5 % and 77 % respectively. The choice of digestive tract or dropping methodology depended mainly on the food types eaten (seeds, plants or invertebrates). Faecal samples were largely used to describe herbivorous diet (i.e. geese or wigeon) (Durant 2003; Markkola et al. 2003). In our review, the latter methodology was used in half of the studies of herbivorous diet and required a reference collection of epidermal tissues. Working on dead animals was carried out when the diet was mainly composed of seeds (95 % of the related studies); 73.5 % of these papers did not mention how the taxonomic determination was carried out. Our review revealed that reference collections were therefore poorly used (only in 20% of the studies, see Table 1 for details) to determine seeds species.

Table 1 : Literature overview of 44 studies dealing with waterfowl diet (listed according to the identification process and material type).

		Identification					
Material	Main food items	Reference collection	Literature	Unspecified	No Identification	Ref	**Total**
Direct observation	Cereals			2 %		1	**2 %**
Droppings	Invertebrates	5 %	2 %			2-4	**7 %**
	Seeds	2 %				5	**2 %**
	Vegetation	7 %		5 %		6-10	**11 %**
Shot birds	Invertebrates		2 %	11 %	2 %	11-17	**16 %**
	Vegetation	4 %		2 %	2 %	18-21	**9 %**
	?				9 %	22-25	**9 %**
	Seeds		2 %	7 %	2 %	26-30	**11 %**
	Seeds and invertebrates		9 %	14 %	2 %	31-41	**25 %**
	Seeds and vegetation	2 %		2 %	2 %	42-44	**7 %**
Total		**20 %**	**16 %**	**43 %**	**21 %**		

(1)Clark et al. 1986 (2)Collier 1991 (3)Rodway and Cooke 2002 (4)Rodway 1998 (5)Green and Sanchez 2002 (6)Corti and Schlatter 2002 (7)Figuerola et al. 2002 (8)Fox et al. 1998 (9)Giroux and Bergeron 1996 (10)Prop and Deerenberg 1991 (11)Bendell and McNicol 1995 (12)Bustnes et al. 2000 (13)Figuerola et al. 2004 (14)Nummi and Vaananen 2001 (15)Sánchez et al. 2000 (16)Sekiya et al. 2000 (17)Winfield and Winfield 1994 (18)Markkola et al. 2003 (19)McKnight and Hepp 1998a (20)Alisauskas and Hobson 1993 (21)Summers and Grieve 1982 (22)Mateo et al. 2000 (23)Mazak et al. 1997 (24)Krapu et al. 1995 (25)Ankney and Afton 1988 (26)Petrie 2005 (27)Dabbert and Martin 2000 (28)Nummi 1993 (29)Halse 1984 (30)McLandress and Raveling 1981 (31)Ballard et al. 2004 (32)McKnight and Hepp 1998b (33)Moore et al. 1998 (34)Thompson and Drobney 1997 (35)Petrie 1996 (36)Eberhardt and Riggs 1995 (37)Afton et al. 1991 (38)Ankney and Alisauskas 1991 (39)Sheeley and Smith 1989 (40)Woodin and Swanson 1989 (41)Noyes and Jarvis 1985 (42)Tietje and Teer 1996 (43)Alisauskas and Ankney 1992 (44)Alisauskas et al. 1988

Archaeobotanists traditionally used seed reference collections: see de Vartavan (1990) for a review on the methodological aspects to collect and store seeds. Nesbitt et al. (2003) called for the development of digitally available databases.

We present here a collection of indexed pictures of seeds coming from references collections of six main French marshes and wet meadows involving several collaborative research projects: i) Baie du Mont Saint Michel in Normandy, northern France, ii) Dombes area located North of the city of Lyon, iii) Gravières du Perthois in the North-east of France, iv) Brenne area in inland western France, v) Baie de Seine close to the city of Le Havre and vi) Marais de Rochefort on the French Atlantic coast. In the field, seeds were taken on entire seed-bearing plants. Plant determination followed Lambinon et al. (1993) and was double-checked using specialised seed identification books (Martin 1951; Martin 1954; Martin and Barkley 1961; Berggren 1969; Berggren 1981; Anderberg 1994). The study sites can be considered representative of North West European marshes and wet meadows (except for some Mediterranean species) based on their broad uniformity of aquatic and tidal environment and their high proportion of widely distributed aquatic and tidal plants (see Santamaria 2002 for a review). The photos were taken with a camera (Sony Hyper HAD) fitted over a binocular microscope (Zeiss Stemi 2000 C) with Cyberview 2.5 software (Cervus International). Additional information such as geographic location, magnification, size and taxonomy are available for each seed photography. Seeds are ranked by size (three size classes <1 mm, 1-3 mm and >3 mm were defined).or by family to ease searching through the collection. The data was assembled in a MySQL database, and a total of 208 species is available (more than 900 images) including 123 genera and 52 families. Each species is described with a mean of 3.9 images with different magnifications. Seeds rank from 0.3 x 0.1mm to 10.5 x 7 mm in size (mean = 2.4 x 1.5 mm).

The photographs are available at the website **http://www.cebc.cnrs.fr/atlasofseeds.html**.

151 seed species are coming only from plants while 31 (15 %) are coming from plants and guts, 13 (6 %) from plants and soil, 6 only from gut and 7 only from soil.

Despite being laborious and time-consuming, stomach content analyses remains the most accurate way to study waterfowl diet since other techniques (cited above) only provide a rough/qualitative overview of the diet (Hyslop 1980). Carcass analysis provides the most complete information on diet, and furthermore it allows the taxonomic determination of food items a high taxonomic resolution. Our extensive literature review on techniques used to study waterfowl diet revealed that reference collections were only used in 10 % of the studies, which could call into question their validity. Following Nesbitt et al.'s (2003) recommendations concerning future developments on seed reference collections, we believe that this online atlas will help to fill this gap. Our web-based atlas provides useful assistance in identifying an unknown seed species. Since seeds are mainly coming from plants of North European marshes and wet meadows, online atlas will prove most useful for studies aiming at determining diet of granivorous species (mainly waterfowl) and soil seed banks from those habitats. While the reference atlas does not present an exhaustive list of seeds of the different study areas, it may be used in conjunction with other web sites (Table 2). Since many aquatic/tidal plants are widely distributed in temperate latitudes, other information resources on digitalised seeds collection can be found on Internet websites including the ones from North American (see Table 2 for some useful websites). Our atlas would also allows a novice engaged in stomach content analysis (of ducks for example, see also

Campredon et al. 1982) to find easily the family of a seed, though a more experienced researcher may use it for verification or further identification to the species level. Seeds found in the diet or seed banks have very different external aspects, being typically darker and without exterior parts such as style bases or achene walls. It is noteworthy that 27 % of the seeds contained in the atlas came from either gut or soil samples and from wild plants, thus allowing the taxonomic determination of altered seeds. We hope that on-going studies in French and Western European wetlands will continue to increase the taxonomic and biogeographic coverage of the taxa included in this atlas.

Table 2 : Useful websites on seed identification.

Source	Web URL	Availability
The Digital Seed Atlas of the Netherland	http://www.seedatlas.nl/	Free access
SeedImages.com University of Colorado	http://www.seedimages.com/	limited access
Interactive Encyclopedia of North American Weeds	http://www.thundersnow.com/weedid.htm	CD-Rom limited access
Seed ID Ohio Department of Horticulture and Crop Science	http://www.ag.ohio-state.edu/~seedbio/seed_id/index.html	Free access 233 species
Bioimages.org	http://www.bioimages.org.uk	Free access
HYpermedia for Plant Protection – Weeds	http://www.dijon.inra.fr/malherbo/hyppa/hyppa-a/hyppa_a.htm	Free access
The seed site	http://theseedsite.co.uk/	Free access
Seed for free	http://seed.for.free.fr/	Free access (in French)
Atlas of seeds	http://www.cebc.cnrs.fr/atlasofseeds.html	Free access

Zusammenfassung

Samen als Winternahrung von Wasservögeln: Ein Überblick über die Ernährungs-Methodologie und einen neuen web-basierten Foto-Atlas zur Samenbestimmung.

Die Quantifizierung von Nahrungsbestandteilen war schon lange einer der ersten Schritte bei der Erforschung der ökologischen Grundbedürfnisse einer Art und ist dies bis heute geblieben. Wir haben aus der Literatur Methoden zusammengetragen, die zur Nahrungs-Untersuchung und -Analyse bei Wasservögeln verwendet wurden. Obwohl die Identifikation von Nahrungsbestandteilen der schwierigste Teil bei der Ernährungsuntersuchungen Körner fressender Wasservögel darstellt, fehlen im allgemeinen Referenzsammlungen, die die richtige taxonomische Einordnung der Nahrungsquellen erleichtern. Wir stellen hier eine Sammlung indizierter Digitalaufnahmen von Samen vor, die von referenzierten Sammlungen verschiedener französischer Forschungsprogramme an Wasservogelnahrung kommen. Um die Bestimmung der Samen zu erleichtern sind die Aufnahmen nach Samengröße oder taxonomischen Schlüsseln sortiert. Die Arbeit ist auf der Web-Seite http://www.cebc.cnrs.fr/atlasofseeds.html

frei zugänglich und soll Freilandforschern, die die Nahrung von granivoren Arten untersuchen, helfen, Nahrungsbestandteile zu bestimmen. Außerdem wird eine komplette Bibliographie bereitgestellt, die aktuelle Veröffentlichungen in Archäobotanik und hilfreiche Web-Seiten beinhaltet.

Acknowledgments We are very grateful to the owners of the different seed collections indexed here: L Curtet, J-B Mouronval, M Daudon and F Bourguemestre. We also address special thanks to V Bretagnolle, M Guillemain, P Villard, P. Inchausti and DJ Carslake for their comments on this paper and to J-S Glo for his technical developments. This study was funded by the Centre National de la Recherche Scientifique, the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, the Région Centre and the WWF France. We are very grateful to J Stahl and an anonymous referee for improving an earlier version of the manuscript.

References

Afton AD, Hier RH, Paulus SL (1991) Lesser scaup diets during migration and winter in the Mississippi Flyway. Can. J. Zool. 69: 328-333

Alisauskas RT, Ankney CD (1992) Spring habitat use and diets of midcontinent adult lesser snow geese. J Wildl Manage 56: 43-54

Alisauskas RT, Ankney CD, Klaas EE (1988) Winter diets and nutrition of midcontinental lesser snow geese. J Wildl Manage 52: 403-414

Alisauskas RT, Hobson, KA (1993) Determination of Lesser snow goose diets and winter distribution using stable isotope analysis. J Wildl Manage 57: 49-54

Anderberg A-L (1994) Atlas of seeds. Part 4: Resedaceae-Umbelliferae. Swedish Natural Science Research Council

Ankney CD, Afton, AD (1988) Bioenergetics of breeding northern shovelers: diet, nutrient reserves, clutch size, and incubation. Condor 90: 459-472

Ankney CD, Alisauskas RT (1991) Nutrient-reserve dynamics and diet of breeding female gadwalls. Condor 93: 799-810

Arzel C, Elmberg J, Guillemain M, Legagneux P, Bosca F, Chambouleyron M, Lepley M, Pin C, Arnaud A, Schricke V In press Average mass of seeds encountered by foraging dabbling ducks in Western Europe. Wildl Biol in press

Ballard BM, Thompson JE, Petrie MJ, Chekett M, Hewitt DG (2004) Diet and nutrition of northern pintails wintering along the southern coast of Texas. J Wildl Manage 68: 371-382

Bendell BE, McNicol DK (1995) The diet of insectivorous ducklings and the acidification of small Ontario lakes. Can J Zool 73: 2044-2051

Berggren G (1969) Atlas of seeds. Part 2: Cyperaceae. Swedish Natural Science Research Council

Berggren G (1981) Atlas of seeds. Part 3: Salicaceae - Cruciferaceae. Swedish Natural Science Research Council

Bustnes JO, Asheim M, Bjorn TH, Gabrielsen H, Systad GH (2000) The diet of Steller's eiders wintering in Varangerfjord, northern Norway. Wilson Bulletin 112: 8-13

Campredon S, Campredon P, Pirot J-Y, Tamisier A (1982) Manuel d'analyse des contenus stomacaux de canards et de foulques. - Office National de la Chasse, Paris, 88 pp (In French)

Clark RG, Greenwood H, Sugden LG (1986) Influence of grain characteristics on optimal diet of field-feeding mallards *Anas platyrhynchos*. J Appl Ecol 23: 763-771

Collier KJ (1991) Invertebrate food supplies and diet of blue duck on rivers in two regions of the North Island, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology 15: 131-138

Corti P, Schlatter RP (2002) Feeding ecology of the black-necked swan Cygnus melancoryphus in two wetlands of southern Chile. Studies on neotropical fauna and environment . 37: 9-14

Dabbert CB, Martin TE (2000) Diet of mallards wintering in greentree reservoirs in southeastern Arkansas. J Field Ornithol 71: 423-428

Durant D (2003) The digestion of fibre in herbivorous Anatidae - a review. Wildfowl 54: 7-24

de Vartavan C (1990) Note concerning a way to build a 'seed' reference collection. Circaea 2: 121-124

Eberhardt RT, Riggs M (1995) Effects of sex and reproductive status on the diets of breeding ring-necked ducks (*Aythya*

collaris) in north-central Minnesota. Can J Zool 73: 392-399

Elton CS (1927) Animal ecology. Sidgwick and Jackson, Ltd., London, England.

Figuerola J, Green AJ, Black K, Okamura B (2004) Influence of gut morphology on passive transport of freshwater bryozoans by waterfowl in Doñana (southwestern Spain). Can J Zool 82: 835-840

Figuerola J, Green AJ, Santamaria L (2002) Comparative dispersal effectiveness of wigeongrass seeds by waterfowl wintering in south-west Spain: quantitative and qualitative aspects. J Ecol 90: 989-1001

Fox AD, Kahlert J, Ettrup H (1998) Diet and habitat use of moulting Greylag Geese *Anser anser* on the Danish island of Saltholm. Ibis 140: 676-683

Gaerskaya NS (1966) The Role of Higher Aquatic Plants in the Nutrition of Animals of Fresh-Water Basins, translated by Maitland Muller, D.G. National Lending Library for Science and Technology, Boston Spa, UK.

Farnsworth EJ, Klionsky S, Brumback WE, Havens K (2006) A set of simple decision matrices for prioritizing collection of rare plant species for ex situ conservation. Biol Cons 128: 1-12

Giroux J-F, Bergeron R (1996) Spring diets of sympatric greater snow geese and Canada geese in southern Quebec. Can J Zool 74: 950-953

Green AJ, Sanchez MI (2003) Spatial and temporal variation in the diet of marbled teal Marmaronetta angustirostris in the western Mediterranean. Bird Stud 50: 153-160

Halse SA (1984) Diet, body condition, and gut size of Egyptian geese. J Wildl Manage 48: 569-573

Holland JM, Hutchison MAS, Smith B, Aebischer NJ (2006) A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. Ann Appl Biol 148: 49-71

Höss M, Kohn M, Pääbo S, Knauer F, Schröder W (1992) Excrement analysis by PCR. Nature 359: 199

Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their application. J Fish Biol 17: 411-429

Kelly JF (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. Can J Zool 78: 1-27

Krapu GL, Reinecke KJ, Jorde DG, Simpson SG (1995) Spring-staging ecology of midcontinent greater White-fronted geese. J Wildl Manage 59: 736-746

Lambinon J, De Langhe J-E, Delvosalle L, Duvigneaud J (1993) Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes), éd. 4. Meise, Jardin Bot Nat Belg

Markkola J, Niemelä M, Rytkönen S (2003) Diet selection of lesser whitefronted geese Anser erythropus at a spring staging area. Ecography 26: 705-714

Martin AC (1951) Identifying Pondweed seeds eaten by ducks. J Wildl Manage 15: 253-258

Martin AC (1954) Identifying Polygonum seeds. J Wildl Manage 18: 514-520

Martin AC, Barkley WD (1961) Seed Identification Manual. University of California Press

Mateo R, Guitart R, Green AJ (2000) Determinants of lead shot, rice, and grit ingestion in ducks and coots. J Wildl Manage 64: 939-947

Mazak EJ, MacIsaac HJ, Servos MR, Hesslein R (1997) Influence of feeding habits on organochlorine contaminant accumulation in waterfowl on the Great Lakes. Ecol Appl 7: 1133-1143

McKnight SK, Hepp GR (1998)a. Diet selectivity of gadwalls wintering in Alabama. J Wildl Manage 62: 1533-1543

McKnight SK, Hepp GR (1998)b. Foraging-niche dynamics of Gadwalls and American coots in winter. Auk 115: 670-683

McLandress MR, Raveling DG (1981) Changes in diet and body composition of Canada geese before spring migration. Auk 98: 65-79

Moore JL, Hohman WL, Stark TM, Weisbrich GA (1998) Shot prevalences and diets of diving ducks five years after ban on use of lead shotshells at Catahoula Lake, Louisiana. J Wildl Manage 62: 564-569

Nesbitt M, Greig J (1990) A bibliography for the archaeobotanical identification of seeds from Europe and Near East. - Circaea 7: 11-30.

Nesbitt M, Colledge S, Murray MA (2003) Organisation and management of seed

reference collections. - Environmental Archaeology 8: 77-84

Noyes JH, Jarvis RL (1985) Diet and nutrition of breeding female redhead and canvasback ducks in Nevada. J Wildl Manage 49: 203-211

Nummi P (1993) Food-relationships of sympatric Mallards and Green-winged Teals. Can J Zool 71: 49-55

Nummi P, Vaananen VM (2001) High overlap in diets of sympatric dabbling ducks - an effect of food abundance? - Annales Zoologici Fennici 38: 123-130

Petrie SA (2005) Spring body condition, moult status, diet and behaviour of white-faced whistling ducks (Dendrocygna viduata) in northern South Africa. African Zoology 40: 83-92

Petrie SA (1996) Red-billed teal foods in semiarid South Africa: A north-temperate contrast. J Wildl Manage 60: 874-881

Prop J, Deerenberg C (1991) Spring staging in brent geese Branta bernicla: feeding constraints and the impact of diet on the accumulation of body reserves. Oecologia 87: 19-28

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet islands. Mar Ornithol 22: 1-192

Rodway MS, Cooke F (2002) Use of fecal analysis to determine seasonal changes in the diet of wintering harlequin ducks at a herring spawning site. J Field Ornithol 73: 363-371

Rodway MS (1998) Activity patterns, diet, and feeding efficiency of Harlequin Ducks breeding in northern Labrador. Can J Zool 76: 902-909

Sánchez MI, Green AJ, Dolz C (2000) The diets of the White-headed Duck *Oxyura leucocephala*, Ruddy Duck *O. jamaicensis* and their hybrids from Spain. Bird Stud 47: 275-284

Santamaria L (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. Acta Oecol. 23: 137-154

Sekiya Y, Hiratsuka J, Yamamuro M, Oka N, Abe M (2000) Diet selectivity and shift of wintering common pochards and tufted ducks in a eutrophic coastal lagoon. J Mar Syst 26: 233-238

Sheeley DG, Smith LM (1989) Tests of diet and condition bias in hunter-killed northern pintails. J Wildl Manage 53: 765-769

Summers RW, Grieve A (1982) Diet, feeding behavior and food intake of the upland goose (Chloephaga picta) and ruddy-headed goose (C. rubidiceps) in the Falkland Islands. J Appl Ecol 19: 783-804

Sutherland RM (2000) Molecular analysis of avian diets. PhD Thesis University of Oxford UK

Rosenberg KV, Cooper RJ (1990) Approaches to avian diet analysis. Stud Avian Biol 13: 80-90

Thomas GJ (1982) Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. J. Zool. Lond. 197: 131-172

Thompson JE, Drobney RD (1997) Diet and nutrition of male canvasbacks during postreproductive molts. J Wildl Manage 61: 426-434

Thomson K, Bakker J, Bakker R (1997) The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press.

Ter Heerdt GNJ, Verweij GL, Bekker RM, Bakker JP (1996) An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. Funct Ecol 10: 144-151

Tietje WD, Teer JG (1996) Winter feeding ecology of northern shovelers on freshwater and saline wetlands in south Texas. J Wildl Manage 60: 843-855

Winfield DK, Winfield IJ (1994) Possible competition interactions between overwintering tufted duck (Aythia fuligula (L)) and fish populations of Lough-Neagh, Northern Ireland – Evidence from diet studies. – Hydrobiologia 280: 377-386

Woodin MC, Swanson GA (1989) Foods and dietary strategies of prairie-nesting ruddy ducks and redheads. Condor 91: 280-287

SHORT NOTE

Average mass of seeds encountered by foraging dabbling ducks in Western Europe

Céline Arzel [1,2,3], Matthieu Guillemain [1], Pierre Legagneux [4], Fabrice Bosca [1,2], Mathieu Chambouleyron [5], Michel Lepley [6], Christophe Pin [6], Antoine Arnaud [6], Vincent Schricke [7] & Johan Elmberg [2]

[1]Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice , La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France e-mail: m.guillemain@oncfs.gouv.fr
[2] Department of Mathematics and Natural Sciences, Kristianstad University, 291 88 Kristianstad, Sweden
[3] Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France
[4] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[5] Les Marais du Vigueirat, Mas Thibert, 13200 Arles, France
[6] Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France
[7] *Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, 53 Rue Russeil, F – 44000 Nantes, France.*

Wildlife Biology (2007) In press

Key words: Core sample, dabbling ducks, seed mass, waterfowl, wetland.

Abstract Many dabbling ducks (*Anas spp.*) are largely granivorous, consuming a variety of seeds chiefly from aquatic plants. In order to assess the relative value and the carrying capacity of wetlands for dabbling ducks, species-specific information about seed mass is needed but still largely missing or scattered in the literature. Based on own primary data and a literature review, we here provide a reference table for seed mass of 200 Western European plant taxa frequently encountered by foraging dabbling ducks. Primary data are based on core samples taken where ducks were actually foraging, representing wintering, staging as well as breeding sites within a flyway in Western Europe. When combined with calorimetric data, the present reference table will aid managers and scientists to assess the importance of seed food resources at different sites and during different parts of the annual cycle.

Many species of dabbling ducks (*Anas spp*) are largely granivorous in fall and winter, and partly so in spring and summer (*e.g.* Cramp & Simmons 1977, Glutz von Blotzheim 1990, Del Hoyo et al. 1992). Throughout the flyway of a waterfowl population, the relative value and the carrying capacity of wetlands may thus largely depend on the seed stock available at different sites. Yet, there are no studies providing comprehensive information about the amount of energy available to seed-eating ducks anywhere. The main reason for this is the problem of comparing different types of data. Wetland seed stocks are generally expressed as number per area unit (Grillas et al. 1993, Bonis & Lepart 1994, Thompson et al. 1997), although a few studies do provide information about the actual mass of seeds per area (e.g. Tamisier

1971b, Baldassarre & Bolen 1984, Clark et al. 1986). In duck diet studies, however, abundance of seeds in the digestive tract is expressed as either aggregate % volume, aggregate % dry weight or as frequency of occurrence (e.g., Olney 1963, Olney 1964, Tamisier 1971a, Danell & Sjöberg 1980, Pehrsson 1980, Thomas 1982, Schricke 1983, Miller 1987 . There are also further and related sampling problems; even in large seed samples some species turn out to be fairly sparse, resulting in a sample size too small to calculate a reliable mean mass for the species in question. Effectively, it is far easier and more time efficient to count seeds visually in mud samples under a microscope in the laboratory than to collect them in the field individually with pliers for subsequent weighing. In other words, a serious shortcoming of expressing food abundance as the number of seeds per area unit is that such information can not be directly translated into a measure of energy available to foraging ducks (expressed in kcal or kJ per mass unit dry weight; *e.g.* Paulus 1982, Sudgen 1982, Hoffman & Bookhout 1985, Baldassarre & Bolen 1994, Van Eerden & Munsterman 1997). Knowing species-specific seed mass is thus crucial to bridge the void between present data sets, but such information is largely unavailable for European species or, if existing, scattered in the literature. The aim of the present paper is to fill this gap by providing a reference table of average mass of natural wetland seeds and crops potentially ingested by dabbling ducks in Western Europe. We present primary data as well as a compilation of values found in the literature. We sampled seeds in France and Sweden as integrated parts of research projects about feeding ecology, time use, and microhabitat use of dabbling ducks (Schricke 1983, Guillemain et al. 2002, Legagneux 2002, Arzel et al. 2004). French samples stem from the Camargue, close to Arles on the Mediterranean coast (43°40'N, 4°37'E), from Brenne, close to Mézières en Brenne (46°49'N, 1°12'E), from Baie de Seine close to Le Havre (49°29'N, 0°07'E), from the Baie du Mont Saint Michel (48°38'N, 1°30'W), and from the Marais de Rochefort (45°53'N, 01°05'W). Swedish samples were collected on the island of Öland in the Baltic Sea (56°42'N, 16°42'E), in the vicinity of Kristianstad in the very south (56°01'N, 14°09'E), and in the area around Umeå in the north (63°49'N, 20°16'E). Sampled habitats include temporary wetlands, coastal meadows, coastal lagoons, fluvial meadows, and lakes ranging from eutrophic to oligotrophic. At each site, core samples were taken in the macro- and microhabitats where dabbling ducks were actually foraging. Although we did not strive to include every occurring seed-producing species, we assume that the annually long sampling periods, the wide geographical coverage, and the variety of habitats included together provide a very good representation of important forage seeds available to ducks at wintering, spring staging, and breeding sites within this flyway. Seeds were hand-sorted under a binocular microscope after sieving the cores of plant litter and sediment. Sieve mesh size was 300µm; hence all seeds down to this size were considered as long as they were not empty or otherwise obviously unviable. Indeed, the minimum size of food items that a duck can effectively capture is determined by the spaces between the bill lamellae, ranging from 0.3 mm in Teal (*Anas crecca*) and Northern Shoveler (*Anas clypeata*) to 1 mm in Mallard (*Anas platyrhynchos*), with all other European species falling between these values (Nudds & Bowlby 1984, Thomas 1982, Tolkamp 1993). To identify seeds we used Beijerinck (1947), Berggren (1969, 1981), Anderberg (1994) and a few internet resources:
(http://www.bioimages.org.uk/, http://www.dijon.inra.fr/malherbo/hyppa/hyppa-f/hyppa_f.htm). We also used the nomenclature adopted in these sources.

Seeds were then oven-dried at 60°C until desiccation, i.e. for at least 24 h (Thomas 1982). In cases where seeds of the same species were collected at more than one location (e.g. by MG in Camargue, PL in Brenne, and CA in Sweden), average seed mass was calculated based on the total sample (i.e., samples from different sites were pooled). We here provide data on average seed mass of 200 taxa (168 identified to species, 32 to genus) belonging to 43 families (Table 1). *Chara* oogons were included because they sometimes constitute a large share of the diet of granivorous dabbling ducks (Tamisier 1971b, Campredon et al. 1982). Seed mass differed markedly among species, ranging from 0.0077 mg in *Myriophyllum verticillatum* to 21.90 mg in *Lathyrus hirsutus* (disregarding acorns and heavy seeds from agricultural plants such as maize and barley). All seeds treated here come from duck foraging habitats, some of them also forming the bulk of the diet of dabbling ducks in Western Europe (e.g. Mazzuchi 1971, Tamisier 1971b, Pehrsson 1979). In order to truly understand the importance of seeds as food for dabbling ducks, information about the energy content of representative species is needed too. Such calorimetric data are available for some species (e.g. Hoffman & Bookhout 1985, Joyner et al. 1987, Loesch & Kaminski 1989) and in progress for others (P. Legagneux, unpubl.). Combined with calorimetric data, the present reference table will be a helpful tool to managers and scientists in assessing the relative value of foraging sites and in estimating the carrying capacity of natural wetlands.

Table 1. Average mass of seeds collected in France and Sweden, together with reference literature values when available. N denotes the number weighed in the present study. All values are in mg dry weight.

Family			**Seed mass**	**Literature**
	Alisma plantago-aquatica	157	0.296	0.2700[a]; 0.2100[b]
	Baldelia ranunculoides	62	0.177	
Apiacea	Cicuta virosa	35	0.691	
	Conium maculatum	3	0.400	
	Oenanthe fistulosa	9	0.511	
	Oenanthe sp.	1	16.200	
Aracea	Calla palustris	16	1.513	
Asteracea	Bidens tripartitus	22	1.491	
	Bidens sp	25	0.576	
	Cirsium arvense			1.170[a]
	C. palustre			2.000[a]
	C. vulgare			2.640[a]
	Cirsium sp.	4	1.125	
	Gnaphalium uliginosum	195	0.011	
	Senecio jacobea			0.050[a]
	Senecio sp			0.400[b]
	Taraxacum officinalis	20	0.545	
	Taraxacum sp.			0.640[a]

Betulacea	Alnus glutinosa	30	0.610	1.300[a]
	Betula alba	100	0.117	
	B. pendula	100	0.117	
	Betula sp			0.120[a]
Brassicacea	Brassica napus	2376	3.623	
	Brassica sp.	50	1.332	
	Rorripa amphibia	16	0.038	
	R. palustris	47	0.659	0.070[a]
	Rorripa sp.	13	0.062	
Callitrichacea	Callitriche palustris	234	0.059	
	C. platycarpa	58	0.031	
	C. truncata			0.065[c]
	C. vulgaris		0.090	
	Callitriche sp.	45	0.082	
Caprifoliaceae	Sambucus nigra	6	2.250	3.400[a]
Caryophyllacea	Cerastium fontanum		0.160	
	Lychnis flos coculi	35	0.070	
	Spergula arvensis	49	0.040	
	Spergularia marina	614	0.054	
	S. maritima			0.087[d]
	S. media	23	0.074	
	S. salina			0.053[d]
Ceratophyllaceae	Ceratophyllum demersum	4	9.050	
	Ceratophyllum sp.	10	9.350	
Characea	Chara (small)			0.030[e]
	Chara (medium size)	626	0.137	0.150[e]
	Chara (Öland, Sweden)	511	0.010	
	Chara (Doñana, Spain)			0.025[c]
Chenopodiacea	Arthrocnemum glaucum			0.200[b]
	Atriplex hastata	605	0.499	0.860[a]; 0.390[b]
	A. hortensis	300	2.156	
	Atriplex sp.	2569	0.574	
	Chenopodium album	67	0.525	1.350[a]
	C. glaucum	630	0.126	
	C. polyspermum			
	C. rubrum	12	0.142	
	Chenopodium sp.	129	0.238	
	Obione portulacoides			0.300[b]
	Salicornia dolichostachya			0.161[d]
	S. fructicosa			2.800[b]
	S. herbacea			0.050[b]
	Sarcocornia sp	250	0.139	
	Suaeda fructicosa			0.330[b]
	S. maritima	1	0.800	0.285[b]; 1.415[d]

Convolvulacea	Convolvulus arvensis	3	2.267	
Cyperacea	Carex acuta	15	0.993	
	C. bohemica	7	0.443	
	C. canescens	43	0.286	
	C. disticha	87	0.403	
	C. divulsa	1	1.200	
	C. echinata			
	C. elata	21	0.767	
	C. extensa	11	1.991	
	C. hirta	9	1.322	
	C. limosa	74	1.391	
	C. otrubae	64	0.586	
	C. pallescens	25	0.852	
	C. panicea	4	0.775	
	C. pseudocyperus	120	0.510	
	C. riparia	47	1.166	
	C. rostrata	600	0.746	
	C. serotina	121	0.042	
	C. vesicaria	13	1.508	
	C. vulpina	1	0.250	
	Carex sp.	17	1.171	
	Cladium mariscus	30	1.327	
	Cyperus sp			0.006[b]
	Eleocharis acicularis	100	0.041	
	E. palustris	1114	0.568	0.9600[a]; 0.5400[b]
	E. uniglumis	494	0.453	
	Scirpus lacustris	905	1.601	1.660[b]; 1.191[d]
	S. litoralis			0.740[b]
	S. maritimus	412	3.293	2.350[b]; 5.600[f]
	S. mucronatus			1.000[b]
	S. tabernaemontani	434	0.298	
	Scirpus sp	14	1.029	
Fabacea	Lathyrus hirsutus	5	21.900	
	Lotus corniculatus	8	1.138	1.670[a]
	L. uliginosus	21	0.552	0.400[a]
	Medicago lupulina	5	1.740	2.010[a]
	Trifolium arvense	27	0.333	
	T. pratense	110	1.419	1.350[a]
	T. repens	1026	0.503	
	Trifolium sp.	153	0.376	
	Vicia cracca	2	6.200	14.290[a]
Fagaceae	Quercus sp.	33	3323.291	
Haloragaceae	Myriophyllum alternifolius			0.492[c]
	Myriophyllum spicatum	167	0.747	
	M. verticillatum	13	0.008	
	Myriophyllum sp			0.970[b]
Hippuridacea	Hippuris vulgaris	51	0.478	
Iridacea	Iris pseudacorus	1	17.300	

Isoetacea	Isoetes setacea			0.098[h]
Juncacea	Juncus bufonius	1000	0.021	0.020[a]
	J. bulbosus		0.022	0.030[a]
	J. compressus	665	0.022	
	J. effusus			0.011[d]
	J. gerardii	15	0.035	
	Juncus sp.	4624	0.025	
Lamiacea	Brunella vulgaris	13	0.215	
	Lycopus europaeus		0.161	
	Mentha aquatica	18	0.094	0.140[a]
Lemnacea	Lemna minor	4	0.200	0.600[a]
Lythraceae	Lythrum salicaria	4	0.063	
	Peplis portula	408	0.016	
Menyanthacea	Menyanthes trifoliata	7	1.771	
Naiadacea	Naias marina	3260	7.790	
Nympheacea	Nymphea alba	57	12.528	
Oenotheracea	Epilobium hirsutum	68	0.062	0.050[a]
	E. palustre	33	0.118	0.040[a]
	E. parviflorum			0.110[a]
	Epilobium sp.	23	0.057	
Plantaginaceae	Plantago lanceolata	102	1.879	
	P. major	185	0.154	0.240[a]
Poacea	Agrostis stolonifera	17	0.277	
	Alopecurus geniculatus	10	0.120	0.380[a]
	Alopecurus sp.	5	0.140	
	Avena barbata			2.630[i]
	Baldingera arundinacea	2	0.330	
	Bromus hordaceaus			0.910[i]
	Bromus sp.	205	2.519	
	Crypsis aculeata	100	0.371	
	Cynosorus cristatus			0.700[a]
	Echinochloa crus-galli	13240	1.446	
	Glyceria fluitans	3	0.500	1.200[a]
	G. maxima			0.740[a]
	Glyceria sp.	303	2.424	
	Hordeum vulgare	91	38.784	
	Leerzia oryzoides	60	0.885	
	Milium sp	229	3.735	
	Oryza sativa			15.000[b]
	Panicum crus-galli			4.000[b]
	Paspalum distichum	1	2.410	0.470[b]
	Poaceae sp.	37	0.063	
	Triticum vulgare	2138	32.916	

	Zea mays	89	250.590	
Polygonacea	Polygonum amphibium	44	2.389	
	P. aviculare	388	1.332	1.450[a]
	P. hydropiper	83	1.474	
	P. lapathifolium	2326	1.103	
	P. minus	40	0.798	
	P. persicaria	721	1.135	2.120[a]
	Rumex acetosa	10	0.670	
	R. conglomeratus	517	0.740	
	R. crispus	5	0.680	1.330[a]
	R. hydrolapathum	14	1.971	
	R. maritimus	170	0.154	0.517[d]
	R. palustris	50	0.718	
Potamogetonacea	Potamogeton berchtoldi			0.650[b]
	P. gramineus	262	2.446	
	P. natans	1052	2.316	
	P. nodosus	18	2.706	
	P. obtusifolius	86	2.594	
	P. pectinatus	66	3.199	3.870[b]; 4.624[g]
	P. pusillus	1440	0.709	6.500[b]
	Potamogeton sp.	5	2.100	
Primulacea	Anagallis arvensis	43	0.147	0.400[a]
	Lysimachia vulgaris	70	0.164	
Ranunculacea	Ranunculus baudotii			0.178[c]
	R. flammula	30	0.550	0.370[a]
	R. peltatus	19	0.247	0.250[a]
	R. repens	6	2.550	2.320[a]
	R. sardous	162	1.112	
	R. sceleratus	142	0.241	
	R. trichophyllus	878	0.301	
	Ranunculus sp.	100	0.171	0.120[b]
Rosacea	Filipendula ulmaria			0.990[a]
	Potentilla anserina	3	0.433	
	P. palustris	253	0.440	
	Potentilla sp.	131	0.049	
	Rubus fructicosus			2.490[a]
	Rubus sp.	1253	2.115	
Rubiacea	Gallium palustre	52	0.4662	0.910[a]
Ruppiacea	Ruppia cirrhosa	47	0.181	
	R. maritima	273	1.556	2.000[b]
Salsolacea	Kochia hirsuta			0.410[b]
Scrophulariacea	Veronica anagallis-aquatica	18	0.033	
Sparganiacea	Sparganium angustifolium	92	8.128	
	S. emersum	9	2.111	

	Sparganium sp.	225	2.309	
Urticacea	Urtica dioica	79	0.118	0.190[a]
Vitacea	Vitis vinifera	26	15.804	
Zanichelliacea	Zanichellia palustris Zanichellia sp.	156	0.279	0.130[e] 0.130[b] ; 0.146[c]

a- Grime et al. 1988
b- Tamisier 1971
c- Grillas et al. 1993
d- Van Eerden & Munsterman 1997
e- Campredon et al. 1982
f- Kantrud 1996
g- Van Wijk 1988 (average value for *P. pectinatus* computed from this author).
h- Rhazi et al. 2004
i- Maranon & Grubb 1993

ACKNOWLEDGEMENTS
We thank the Association des Marais du Vigueirat for help with the Camargue sampling and the Biological station of Tour du Valat for support during the sorting and identification of the seeds from Camargue. We express our gratitude to the Department of Animal Ecology at the Swedish University of Agricultural Sciences in Umeå, to the Isternäset Nature Reserve, and to Ottenby Bird Observatory for their support during the collection and sorting of the Swedish seeds. Pierre Legagneux warmly thanks Martine Duhart and Jérôme Fort for their technical help. Patrick Grillas is acknowledged for his literature search and valuable comments on a previous version of this manuscript. This work was supported by grants V-124-01 and V-98-04 from the Swedish Environmental Protection Agency to Johan Elmberg, and by an ONCFS PhD Grant to Céline Arzel.

REFERENCES

Anderberg, A.-L. 1994: Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species (Sweden, Norway, Denmark, East Fennoscandia, Iceland). - Part 4, Resedaceae- Umbelliferae. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 281 pp.

Arzel, C., Guillemain, M. & Elmberg, J. 2003: Individual strategies of dabbling ducks: a circum-annual perspective. - 3rd North American Duck Symposium, Sacramento, California, Abstracts, 102 pp.

Baldassare, G.A. & Bolen, E.G. 1984: Field-feeding ecology of waterfowl wintering on the Southern High Plains of Texas. - Journal of Wildlife Management 48: 63-71.

Beijerinck, W. 1947: Zaadenatlas der Nederlandsche flora: Ten behoeve de botanie, palaeontologie, bodemcultuur en Warenkennis. - Veenman & Zonen, Wageningen., 316 pp. (In Dutch).

Berggren, G. 1969: Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species with morphological descriptions. - Part 2, Cyperaceae. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 107 pp.

Berggren, G. 1981: Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species with morphological descriptions. - Part 3, Salicaceae-Cruciferae. Swedish

Museum of Natural History, Stockholm, 261 pp.

Bonis, A. & Lepart, J. 1994: Vertical structure of seed banks and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marshes. - Vegetatio 112: 127-139.

Campredon, S., Campredon, P., Pirot, J.-Y. & Tamisier, A. 1982: Manuel d´analyse des contenus stomacaux de canards et de foulques. - ONC. Ed. Paris, 88 pp. (In French).

Clark, R.G., Greenwood, H. & Sudgen, L.G. 1986: Estimation of grain wasted by field feeding ducks in Saskatchewan. - Journal of Wildlife Management 50: 184-189.

Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (Eds) 1977: The birds of the Western Palearctic. – Vol. 1: Ostrich to ducks. Oxford University Press, Oxford, London, New York, 722 pp.

Danell, K. & Sjöberg, K. 1980: Foods of wigeon, teal, mallard, and pintail during the summer in a northern Swedish lake. - Swedish wildlife research [Viltrevy] 11: 141-167.

Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. 1992: Handbook of the Birds of the World. – Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelone, Spain, 696 pp.

Glutz von Blotzheim, U. (ed.) 1990: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. - Band 2 Anseriformes (2nd edition). Aula-verlag, Wiesbaden, 535 pp. (In German)

Grillas, P., Garcia-Murillo, P., Geertz-Hansen, O., Marbá, N., Montes, C., Duarte, C.M., Tan Ham, L. & Grossman, A. 1993: Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. - Oecologia 94: 1-6.

Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988: Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. - London, Unwin Hyman, 742 pp.

Guillemain, M., Leray, G., Caizergues, A. & Schricke, V. 2002: Dynamique de la population de la sarcelle d´hiver (*Anas crecca*). (In French with an English summary: Population dynamics of teal (*Anas crecca*)) - ONCFS rapport scientifique 2002: 55-58.

Hoffman, R.D. & Bookhout, T.A. 1985: Metabolizable energy of seeds consumed by ducks in Lake Erie marshes. - Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference 50: 557-565.

Joyner, D.E., Jacobson, B.N. & Arthur R.D. 1987: Nutritional characteristics of grains fed to Canada Geese. - Wildfowl 38: 89-93.

Kantrud, H.A. 1996: The alkali (*Scirpus maritimus* L.) and saltmarsh (*S. robustus* Pursh) bulrushes: a literature review. - U.S. National Biological Service Information and Technology Report 6.

Legagneux, P. 2002: Utilisation spatio-temporelle de la Brenne par les canards de surface en hivernage. - M.Sc. Thesis, Pierre and Marie Curie University, Paris 6. 30 pp. (In French)

Loesch, C.R., & Kaminski, R.M. 1989: Winter body-weight patterns of female mallards fed agricultural seeds. - Journal of Wildlife Management 53: 1081-1087.

Maranon, T. & Grubb, P. J. 1993: Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. – Functional Ecology 7:591–599.

Mazzucchi, L. 1971: Beitrag zur Nahrungsökologie der Umgebung von Bern überwinternder Krickenten *Anas crecca* L. - Der Ornithologische Beobachter. 68: 161- 178. (In German)

Miller, M.R. 1987: Fall and winter foods of northern pintails in the Sacramento valley, California. - Journal of Wildlife Management 51: 405-414.

Nudds, T.D. & Bowlby, J.N. 1984: Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. - Canadian Journal of Zoology 62: 2002-2008.

Olney, P.J.S. 1963: The food and feeding habits of Teal *Anas crecca crecca* L. - Proceedings of the Zoological Society of London 140: 169-210.

Olney, P.J.S. 1964: The food of mallard *Anas platyrhynchos platyrhynchos* collected from coastal and estuarine areas. - Proceedings of the Zoological Society of London 142: 397-418.

Paulus, S.L. 1982: Feeding ecology of gadwalls in Louisiana in winter. – Journal of Wildlife Management 46: 71-79.

Pehrsson, O. 1979: Skötsel av våtmarker för fröproduktion. - PM 1244. Statens Naturvårdsverk, Stockholm, Sweden, 84 pp. (In Swedish).

Rhazi, M., Grillas, P., Charpentier, A., & Médail, F. 2004: Experimental management of Mediterranean temporary pools for conservation of the rare quillwort *Isoetes setacea*. - Biological Conservation 118: 675-684.

Schricke, V. 1983: Distribution spatio-temporelle des populations d'Anatidés en transit et en hivernage en baie du Mont Saint-Michel, en relation avec les activités humaines. Ph.D. thesis, Université Rennes, 299 pp. (In French).

Sudgen, L.G. 1982: Food ecology of pintails, gadwall, american wigeon and lesser scaup ducklings in Southern Alberta. – In: Waterfowl Ecology and Management: selected readings compiled by Ratti, J.T., Flake, L.D., & Wentz, W.A. (1982). The Wildlife Society, Inc. Bethesda, Maryland, pp. 846-898.

.

Tamisier, A. 1971a : Régime alimentaire des sarcelles d´hiver *Anas crecca* L. en Camargue. (In French with an English summary) - Alauda 39: 261-311.

Tamisier, A. 1971b : Les biomasses de nourriture disponible pour les sarcelles d´hiver *Anas crecca crecca* en Camargue. (In French with an English summary) – Revue d´écologie (Terre & Vie) 25: 344-377.

Thomas, G.J. 1982: Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. - Journal of Zoology (London) 197: 131-172.

Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.M. 1997: The soil seed banks of north west Europe : methodology, density and longevity. - Cambridge University Press, 276 pp.

Tolkamp, C.R. 1993: Filter-feeding efficiencies of dabbling ducks (*Anas spp.*) in relation to microhabitat use and lamellar spacing. - M.Sc. Thesis, University of Guelph, 43 pp

Van Eerden, M. & Munsterman, M.J. 1997: Patch use upon touch: filter-feeding European Teal *Anas crecca* have environmentally and socially determined foraging goals. – In: Van Eerden, M.R. (Ed.); Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. PhD thesis. State University of Groningen, The Netherlands, pp. 165-185.

Van Wijk, R.J. 1988: Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life-cycle under field conditions. – Aquatic Botany 31: 211-258.

Foraging under multiple costs: resource density dependent patch-use in mallard. *

Jérôme Fort [1,2], Pierre Legagneux [1,2], Cyril Eraud [3],
Charles-André Bost [1], Vincent Bretagnolle [1]

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[2] DEPE – CNRS UMR 7178 23 rue Becquerel F -67087 Strasbourg Cedex 2, France
[3] Equipe Ecologie Evolutive, CNRS – UMR 5561, BioGéoSciences Université de Bourgogne, 6 Bd Gabriel, 21 000 Dijon, France

Submitted manuscript

Abstract Multiple costs-benefit ratios are known to drive a forager's resource acquisition. However, most studies dealing with patch departure decisions have investigated only one factor at once. While, individual energy requirement is thought to play an important part in these decisions, it has only been seldom investigated. We conducted a set of experiments on two patches containing contrasting seed densities (either rich or poor) with captive mallard (*Anas platyrhynchos*), a nocturnal non omniscient forager (owing to its hidden resource: seeds in winter). We estimated the relative importance of resource densities, nocturnal illumination (as a surrogate for predation risk), public information (*via* the presence of a congener) and basal metabolic rate (BMR) on patch departure decisions. The tested variables aimed to mimic the benefits and costs encountered in wild foraging ducks in winter. All results were based on behavioral observations and food Giving-Up-Density (GUD: the density of food remaining when the forager leaves a patch). We showed that risk and high BMR negatively affected leaving decisions (i.e. resulted in a higher GUD) only at low resource density, whereas the presence of a congener positively affected these decisions (i.e. resulted in a lower GUD), but only at high resource density. Accordingly, seed density appeared to play a major role in patch leaving decisions. These results emphasize the importance of considering multiple foraging costs and their contrasting effects regarding to resource density.

Keywords *Anas platyrhynchos*, basal metabolic rate, disturbance, giving-up-density, public information, resource density

Optimal foraging theory (MacArthur and Pianka 1966) predicts that a forager will maximize direct benefits to guarantee its long-term optimal rate of energy intake (Krebs et al. 1983; Stephen and Krebs 1986), in particular when resources are heterogeneously distributed (i.e., in patches). Optimal decisions will first concern which patch should be selected, and secondly to what extent it should be exploited until it becomes unprofitable. Charnov

* Jérôme Fort and Pierre Legagneux contributed equally to this article

(1976) hypothesized that an animal should cease foraging in a single patch when its net energy intake rate equals the average intake rate attainable in its entire habitat. While this hypothesis assumes no resource depletion, no predation and no alternative activities that may affect fitness, the net intake rate is largely known to be determined by the density of harvestable resource and foraging costs (Kotler and Brown 1990). Giving-up densities (GUDs, resource densities remaining in a patch when a forager leaves it) should mainly be affected by the rate of finding food items within the patch, and a variety of direct and indirect foraging costs (Brown 1988). The GUD model (Brown 1988) predicts that a forager should leave a patch when the energy benefits (quitting harvest rate, H) are exceeded by the sum of energetic costs (C), predation costs (P), and missed opportunity costs (MOC).

Theoretical studies have shown that when two adjacent patches are exploited by a single forager, the depletion rate should be similar until the gross intake rate falls below a critical prey density, *dc* (Sutherland and Anderson 1993). In the same way, when the patches differ only in one of the costs (metabolic cost, predation risk or availability), individuals should exploit preferentially (even below the *dc*) the most profitable patch (van Gils et al. 2004).

Using GUD, many studies have experimentally investigated the effect of these factors on animal patch-use and their departure decision. For example, it has been shown that animals leave risky habitats with a higher GUD than they do in control ones (e.g. Oyugi and Brown 2003; Brown and Kotler 2004). However, the effects of food density on patch departure decisions are far less obvious even if individuals are able to discriminate resource density and adjust their foraging effort accordingly (Fierer and Kotler 2000). Furthermore, when individuals forage in groups, theory predicts that foragers should trade between information transfer, competition and predation risk (Giraldeau and Caraco 2000; Danchin et al 2004; Dall et al. 2005). Livoreil and Giraldeau (1997) found such a group effect in patch departure decisions in starlings *Sturnus vulgaris*.

Giving-up densities are also thought to be affected by metabolic costs (Brown 1988). Despite its potential important role on patch departure decisions, the basal metabolic rate (BMR) has almost been neglected in patch use experiments. The energy intake of a forager is first allocated to ensure the body maintenance also known as BMR. The mass and the metabolic activity of organs in the alimentary tract, such as gizzard, gut and liver, are high and contribute significantly to the BMR (Daan et al. 1990; Alexander 1999). They can consequently modulate the energy intake and the harvested resource. Since BMR can be highly variable among individuals (Daan et al. 1990), it could be a good predictor of the foraging investment of individuals.

Overall, few studies have investigated in the same experimental design the relative importance of different factors (listed above) in patch departure decisions (Schmidt and Brown 1996; Meyer and Valone 1999; Shochat et al. 2004; Hochman and Kotler 2006). Food density available, predation risk, metabolic costs or public information are classically considered as the most important factors in patch departure decisions (Brown 1989; Templeton and Giraldeau 1996; van Gils et al. 2004) that correspond to Brown's equation's terms even if other factors may also be considered (see Meyer and Valone

1999). We consequently choose to test the role of these four factors in our experimental study.

Mallards (*Anas platyrhynchos*) are nocturnal foragers (which is thought to be an anti-predator strategy; McNeil et al. 1992) during winter exploiting a hidden resource (mainly seeds, see Thomas 1982). Seeds are not renewed during the winter season and therefore seed density decreases strongly throughout the winter (e.g. Bonis et al. 1995). Thus, the density available potentially affects decisions and foraging strategies. A previous experimental study showed that patch choice in mallard could depend on this prey density (Harper 1982). Moreover, the mallard is very sensitive to disturbance and thus indirectly to a situation with potential predation risk (e.g. Madsen and Fox 1995; Mathevet and Tamisier 2002), leading to an increase in vigilance at the expense of foraging efficiency (Pöysä 1987; Lima and Dill 1990; Fritz et al. 2002). Hence, this risky situation could also play an important role in patch departure decisions. Furthermore, this gregarious bird often feeds in small groups. The presence of a congener and possible public information available (Valone 1989) could also modify the research of the more profitable feeding patch and its exploitation.

Hence, mallard appears to be an excellent model species to assess experimentally how (1) resource density, (2) risk, (3) public information (*via* the presence of a congener) and (4) individual basal metabolic rate (BMR) can affect patch departure decisions (measured with the GUDs). The present study, mimicking natural conditions, consequently addresses several predictions: (1) foraging on a poor resource patch (i.e. density lower than those yielding the asymptotic intake rate) would lead to a higher GUD if any additional cost (i.e. risk or high energy requirement) is added. (2) An individual should leave a risky patch with a higher GUD than a non risky patch. (3) Due to the information brought by the congener, an individual should leave a patch with a lower GUD if a congener eats in the vicinity on a poorer patch. Inversely it should leave a patch with a higher GUD if the congener is foraging on a richer patch. (4) We expect a negative relation between GUD and BMR since the energy requirements are positively correlated with BMR (Lindström and Kvist 1995).

Methods

General experimental design

We conducted all experiments in a 4 × 7 × 2 m outdoor enclosure from February to April 2006. The experiments were performed during the night in order to match the natural feeding behavior of the mallard. Fourteen adult male mallards were used in the experiments: all originated from the lab aviary and were 1-2 years old. The ducks were fasted 24 hours before each experimental trial. Between trials, mallard were kept in outdoor aviaries and supplied with food (millet seeds) *ad libitum*. Birds weighed on average 967.6 g ± 22.4 SE (range 782 - 1192). All experiments were video-taped to avoid monitoring disturbance and to allow the behavior of each individual to be monitored constantly (Focal individual sampling; Altmann 1974).

The apparatus consisted of two artificial feeding patches (0.33 × 1.5 × 0.1 m), 3.5 meters apart. The resource was millet seeds (*Milium sp.*). Texture, size (1.5 x 3 mm) and energetic value (18.3 KJ/g of dry matter) corresponded to standard seeds encountered by wintering mallard (Thomas 1982).

Seeds were submerged in 4 centimeters of brownish colored water (with natural sienna) and were consequently invisible to ducks. This depth allowed the ducks to monitor their environment while foraging, a preferred behavior of mallards (Guillemain et al. 2000). Since mallards are able to detect a very fine scale resource heterogeneity (4 cm², Klaassen et al. 2006), the seeds were distributed as homogeneously as possible within the patches. Two water bowls were also available allowing drinking and dabbling behaviors. The aviary was large enough for other activities (i.e. grooming, roosting or walking). Furthermore, a sliding trap-door system was used which allowed us to release the ducks in a stress-free situation onto one of the two experimental patches (Fig. 1A).

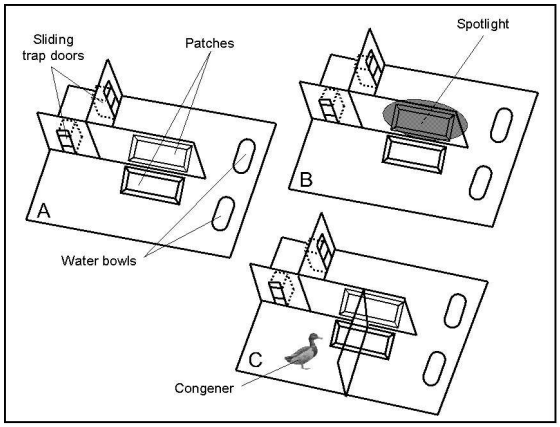


Figure 1: Schematic representations of the experimental apparatus conducted during nights in mallards in late winter 2005-2006. All the experiments were video taped to avoid disturbance of the tested foragers. The apparatus is modified according to the tested factor. **A**: "control" experiment: the released mallard can forage freely on one of the two patches that differ in their density levels. **B**: "risk" experiment: the first feeding patch is lit by a light spot. **C**: "congener" experiment: a mallard (congener) is placed on the second patch and the tested individual is released on the first one. The tested mallard can freely join the congener's patch. The wired separation prevents movements of the congener toward the other patch.

During the four months prior to the experiments, all ducks were progressively habituated to the experimental conditions. After having weighed the tested individual and recorded the ambient temperature, the trial was initiated by releasing a single individual in the enclosure and the video recording began as soon as the individual fed on the first patch encountered (patch 1). The time spent by a mallard with the tip of the bill below the water surface corresponded to the feeding time. The experiment was stopped when the duck left the first patch for the second one (patch 2) or if it ceased foraging for a 20 minutes period. To standardize GUD calculations, seeds were weighed, after drying in a stove (24 hours at 60°C), before and after the trials. To assess the amount of seeds eaten, the seeds remaining were collected by pouring the sediment over a 1mm² mesh size net after each experiment. At least three days separated consecutive tests involving a particular individual. Each duck was used for six trials under a randomized sequence.

Assessing the effects of resource density

Before testing our predictions, both apparatus and protocol were validated. We conducted prior experiments with the same amount of seed in the two patches without any other treatments and measured the amount of seed eaten and the intake rate at different food density levels. Mallards appeared to detect quickly the absence or presence (whatever the density level) of resource (the feeding time was 9.6s ± 2 SE, n=28 and 69.9s ± 10 SE, n=39 respectively) and to feed more in a rich patch than in a poor one (Fig. 2). These experiments helped us to calibrate the seed density that should be provided on the different

trials. We focused on densities that remain below the asymptotic intake rate predicted by the type II functional response (Fritz et al. 2001). It appeared that 20 and 100 g·m^{-2} were sufficiently contrasting densities (Fig. 2), for which intake rate was not limited. In the following experiments, the first patch encountered could either be a rich (100g·m^{-2}) or a poor (20g·m^{-2}) patch (Fig. 1A). The GUDs found in these two situations were used as a control to test the effect of risk and public information.

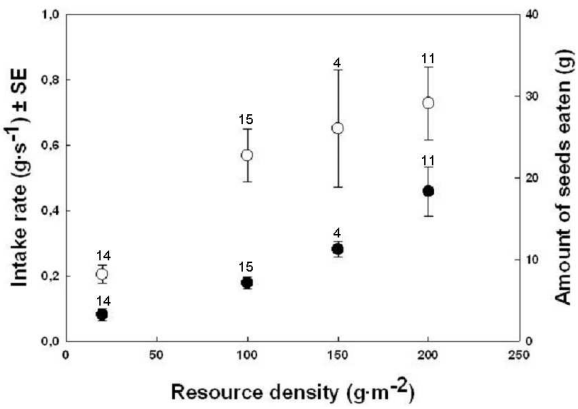


Figure 2: Mean amount of seed eaten (open circles) and mean food intake rate (filled circles) according to different levels of resource densities (20, 100, 150 and 200 g.m^{-2})

Assessing the effects of risk and public information

To test for the possible effects of risk and public information, two successive experiments were conducted by modifying the control situation:

1) During these nocturnal experiments, the first feeding patch (either rich or poor, see Fig. 1B) was artificially lighted using a spotlight (5 Watts) directed on the feeding patch in order not to dazzle the individual. Previous field or experimental studies have shown that lighted areas were avoided by nocturnal foragers because they were more visible and more vulnerable to predators (e.g. mammals: Kotler 1984; Carter and Goldizen 2003; birds: Mougeot and Bretagnolle 2000; McNeil et al. 1992; or reptilians: Baker and Richardson 2006). The lighted area in our experiments would thus be associated by mallards as a risk factor because of its unusual presence that may represent a risk of being detected by predators.

2) A congener, randomly chosen among the 13 remaining ducks to minimize dominance effects between the two individuals (Poisbleau et al. 2005), was released onto the patch 2. The experiment was designed so that only the tested mallard was allowed to freely feed into the two patches, the congener being restricted to feed only on its patch by the use of a wired separation (Fig 1C).

Basal Metabolism Measurements

The Basal Metabolic Rate (BMR) was measured once for each tested individual from 11th to 15th April. This period corresponded to the week following the last set of experiments. BMR was determined from O2 consumption measured in an open circuit respirometer (DePocas and Hart 1957). Atmospheric air was pumped through a calorimetric chamber (17.3 x 27.5 x 32.3 cm3, i.e. 15.4 l) at a flow of 5.94 l·min-1. This chamber was placed inside a climate room allowing a precise control of the ambient temperature (±0.01 °C). After leaving the chamber, the air was dehumidified and oxygen concentration was measured with a paramagnetic analyzer (Model 1100, resolution: ±0.02%, Servomex Ltd, La Plaine Saint-Denis, France) and corrected for changes in atmospheric pressure during the course of the measurement. Each sampling session lasted 7200 s with one point each 20 s, and each duck's oxygen consumption was calculated following equations

from Hill (1972) on the basis of the five minute period of lowest O_2 consumption. If the five minute plateau was not reached within the 7200 s duration, the experiment was stopped and individual's BMR was not taken into account in the analysis (N=2). To calculate BMR from O_2 consumption, we assumed an energetic equivalence of 20.1 $kJ \cdot l^{-1}$ O_2 since the respiratory quotient was averaging 0.7 (Mean = 0.69 ± 0.02 SE) (Carey 1996). To ensure that birds were postabsorptive, they were deprived of food for 24 hours before measurement. The BMR of mallard was measured by day at 22°C within their thermoneutral zone (lower limit: 19.5 °C; Gavrilov and Dolnik 1985) in the dark.

Data analysis

To assess the respective effect of resource density, risk and public information on GUD, we used general linear mixed models (GLMM). Treatment (control vs risk or control vs congener), density (rich vs poor), ambient temperature and body mass were the explanatory covariates. In order to take into account the variability of the individual response, individuals were considered as a random factor in these analyses. The same weight was thus given to each individual (Pinheiro and Bates 2000). We used a normal error distribution (because GUD followed a normal distribution) and log-transformed the data when necessary. The temperature is known to affect foraging effort (Meyer and Valone 1999), and varied from -5 to 17 °C during experiments. We started with the global model (i.e. all explanatory variables and their interactions). The variables used to explain GUD variations were treatment, mass, temperature and individual (random factor). We then compared this global model with submodels, from which we sequentially deleted non-significant terms until we ended up with the minimal model. To assess the effect of BMR on GUD, we used linear regressions. The two variables used were the GUD of each tested individual during the control manipulation, and the BMR of each one measured after the manipulation set.

Results

Risk effect

The influence of body mass was considered in all our global models and was never retained as an explanatory variable. We found a significant interaction between treatment and density (table 1). We thus split the data according to the density to investigate the treatment effect. On a poor patch, the GUD variation was explained by the risk factor (GLMM, $F_{1,9} = 8.66$, $p = 0.02$). Mallard left a poor risky feeding patch sooner than a poor non risky patch (Fig. 3 A). However, when a mallard was released on a rich patch, the risk effect no longer remained significant (GLMM, $F_{1,9} = 0.13$, $p = 0.72$, Fig. 3 B).

Presence of a congener

We found a negative relationship between temperature and GUD (Table 1). There was also a significant interaction between temperature and treatment, as well as a significant interaction between treatment and density (Table 1). Temperature was significantly higher in the treatment experiment than in the control. Splitting data according to density, we found that the GUD was not affected by the treatment (GLMM, $F_{1,9} = 0.66$, $p = 0.44$, Fig. 3 C) when a congener fed (in the vicinity) on a richer patch than the tested individual.

Table 1: ANOVA results of the linear mixed-effects model on the GUD with columns numerator degrees of freedom (Df), denominator degrees of freedom (denDF), F-values, and p-values for Wald tests for the terms in the model. Individual is treated as a random factor. The fixed factors are treatment, density (20 $g.m^{-2}$, 100 $g.m^{-2}$), ambient temperature (Temp in °C). The two experiments (congener and risk) were analyzed separately. These two models results from a step-down selection.

Congener experiment					**Risk experiment**				
Factor	**Df**	**DenDf**	**F-value**	**p-value**	**Factor**	**Df**	**DenDf**	**F-value**	**p-value**
Intercept	1	26	1598.1	<.0001	Intercept	1	25	16381.33	<.0001
Treatment	1	26	2.88	.1016	Treatment	1	25	0.57	.4563
Density	1	26	26.22	<.0001	Density	1	25	1004.29	<.0001
Temp	1	26	18.85	.0002	**Treatment*Density**	**1**	**25**	**5.73**	**.024**
Treatment*Density	**1**	**26**	**6.40**	**.018**					
Treatment*Temp	1	26	17.35	.0003					

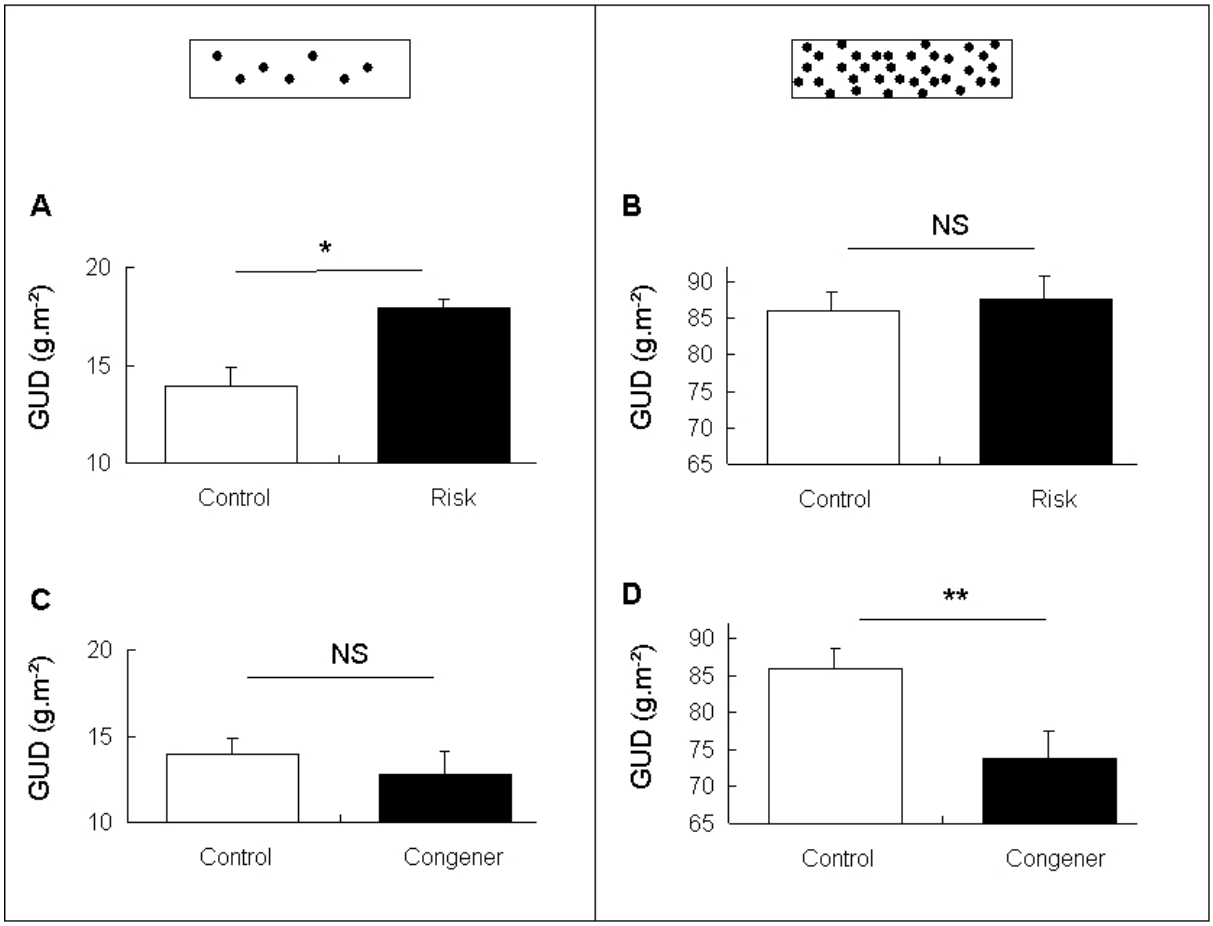


Figure 3: Mean Giving-Up Densities (GUDs) ± SE according to the treatments: control *vs* risk (A and B) or congener (C and D) and the seed density (20 $g.m^{-2}$ on the left panel and 100$g.m^{2}$ on the right panel) with *) $P \leq 0.05$; **) $P \leq 0.01$; NS) non-significant

Conversely, when the tested mallard was feeding on a rich patch and the congener on a poor one, the presence of a congener affected the GUD (GLMM, $F_{1,9} = 16.97$, $p = 0.003$). The amount of seed eaten by the tested individual in this case was strongly enhanced by the presence of the congener.

Basal Metabolic Rate

The average BMR was 18.6 kJ.h-1 ± 1.02 SE, n = 13. The BMR was not related to body mass ($F_{1,11} = 0.07$, $p = 0.79$). In order to assess the importance of the metabolism on patch departure decisions, we compared the GUD obtained only during the control experiments and the BMR. The results differed depending on the resource density. When individuals were released on a poor patch, a significant proportion of inter-individual GUD variability was explained by the BMR ($F_{1,11} = 6.46$, $AdjR^2 = 0.31$, $p = 0.03$, see Fig. 4A).

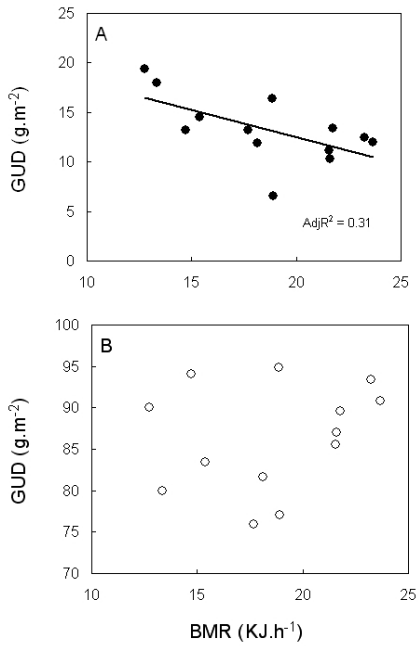


Figure 4: Relationships between BMR (KJ/h) and GUD ($g.m^{-2}$) at low resource density (filled circles, A) and at high resource density (open circles, B). The significant negative relationship at low density is presented, see text for the statistical details.

Conversely, when individuals were released on a rich patch, this negative relationship between GUD and BMR no longer remained significant ($F_{1,11} = 0.67$, $AdjR^2 = 0.03$, $p = 0.43$, Fig. 4B) suggesting that individuals left a rich patch independently of their BMR.

Discussion

Resource density as a main factor for patch departure decision

Only few studies have tested the relative importance of different factors in foraging patch use experiments (Schmidt and Brown 1996; Shochat et al. 2004; Hochman and Kotler 2006). To our knowledge, this is the first experimental study that investigates factors involved in bird patch departure decisions using a standardized experimental design. By relying on giving-up-density as a measure of quitting harvest rate and foraging efficiency (Brown 1988), our study reveals that the resource density available in a feeding patch is the main factor that governs patch selection and departure decisions in mallards. Indeed, mallard decisions are clearly contrasted regarding the levels of resources available. Furthermore, it seems that the different foraging costs and benefits do not affect these decisions in the same way depending on whether resources are abundant or scarce. For instance, when foraging costs (sensu Brown 1988) are enhanced (risk manipulation or relatively high metabolism maintenance), the decision to leave is affected only at low resource density. Similarly, the presence of a congener which can provide information also affects departure decisions but only at high resource density.

Effect of BMR, risk and congener on GUD

BMR

BMR potentially is an important factor determining energy and foraging requirements of an animal (Carey 1996; Alexander 1999). However, we did not find a relationship between body mass and BMR, a surprising result considering its wide establishment in many vertebrates (e.g. Daan et al 1990; Lindström et al. 1999). Despite standardizing BMR measures (i.e., at the same period of the day and after 24 hours of food deprivation), these were obtained at the beginning of the reproductive season that induces physiological (hormonal) changes that may reduce the effect of body mass (McLean and Speakman 2000; Chastel et al. 2003).

However, as predicted, we found a negative relationship between BMR and GUD, though only at low food density. When individuals face low resource densities, they may adjust the amount of resource eaten according to their BMR. The lack of relationship at high food density may result from anatomical constraints. Indeed, Nolet et al. (2006) showed that food consumption was limited by neck morphology in swans. Storage capacity of a mallard esophagus is limited to 25-30g of seeds (Thomas 1982; *authors unpublished data*) in agreement with the 22.7g (± 1.6 SE) of seeds consumed by mallards at high density in this study.

Risk

Predation risk can vary between habitats and consequently may modulate the potential costs associated with resource exploitation (Lima and Dill 1990). Many bird species are known to avoid risky patches or habitats (e.g. Madsen 1998; Shochat et al. 2004). We showed that mallard left risky and non risky patches that contain high resource density with a similar GUD. This result differed from our prediction in such a situation and could be the result of a trade-off between benefits induced by resource density and costs associated with risk. Here, individuals might expect high energy rewards due to the high resource density which can counterbalance the costs of risk and make the feeding patch still profitable explaining this similarity between experiments with or without risk. By contrast, at low resource density, ducks left risky patches with a higher GUD than non risky ones. As predicted, this firstly shows the effect of risk which is likely to be perceived as an additional foraging cost when exploiting a patch. Secondly, the contrasted results obtained with the two densities confirm the effect and the importance of resource density. At low resource density, benefits seem not to be enough to counterbalance the costs associated with the risk making the patch precociously unprofitable and deserted by ducks.

Foraging congener (public information or competition avoidance?)

In groups, the individual foraging success will give quantitative and/or qualitative information on the resource supply available. This information may influence the choices made by congeners in their patch use (Giraldeau and Caraco 2000; Dall et al. 2005). In this study, we tested whether the patch departure decision was modified by the presence of a congener foraging on a contrasted resource density. We showed that individuals left a patch later (with a lower GUD) when the congener fed on a poorer patch than the tested individual. The temperature effect

found for this experiment (the amount of seeds eaten increases with temperature) is conservative. Actually, it is well established for large-bodied species that when temperature falls below a critical value, food intake increases to fuel thermoregulatory processes (Dawson and O'Connor 1996). We suggest that when feeding on a poor patch, the congener decides to leave the patch earlier than on a rich patch. In our experimental design, the congener was unable to sample and forage the next feeding patch. This physical constraint may have induced stress and more movements in order to leave the poor patch (personal observations), though unfortunately, congener behavior was not quantified. These behaviors may be detected by the tested individual and give information on the poor quality of the adjacent patch (Templeton and Giraldeau 1996). This would explain why the tested individual decided to forage more intensively on its rich patch. An alternative hypothesis to explain the decisions to forage more on a rich patch in presence of a congener would be competition avoidance. In this context, an individual may exploit a profitable patch more to ensure its own foraging efficiency and prevent congener intrusion. However, mallard, like many dabbling ducks, usually forage in small flocks at night in winter (e.g. McNeil et al. 1992). This social behavior would therefore occur to maximize individual foraging (trade-off between information provided by foragers and intraspecific competition avoidance: McNeil et al. 1992; Giraldeau and Caraco 2000). However, further experiments are required to assess with accuracy public information transfer, especially by monitoring the behaviors of congeners. Even if we randomly selected congener individuals in our trials to minimize the effect of dominance (Poisbleau et al. 2005), testing this potential influence would be an attractive challenge for future experimental studies.

Finally, the experimental study presented here should consequently be a first attempt at understanding factors involved in patch use in ducks and would benefit to future field experiments that are deeply required for a better understanding of the wetlands carrying capacity for wintering waterbirds (Goss-Custard et al. 2002; Nolet et al. 2006). By investigating conjointly major factors thought to govern animal foraging decisions, we were able to disentangle the relative importance of the different tested parameters. Since resource density appears to play a central role in patch departure decisions, future field experiments would benefit by focusing their purposes on resource-density or investigate another factor in interaction with it.

Acknowledgments

We are grateful to N. and N. Guillon, P. Denis, C. Cailleaud, K. Frugier and G. Forestier for their technical help in setting up the experiments. P. Legagneux is supported by a grant from the University Louis Pasteur (Strasbourg, France). The manuscript also greatly benefited from the critical comments made by L.A. Hardouin, J. Legagneux and H. Poysä on a previous draft. We are also grateful to N. Baker who improved the English.

References

Alexander RM. 1999. Energy for Animal Life. New York: Oxford University Press.

Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour. 49: 227-267.

Baker BJ, Richardson JML. 2006. The effect of artificial light on male breeding-season behaviour in green

frogs, *Rana clamitans melanota*. Can J Zool. 84: 1528-1532.

Bonis A, Lepart J, Grillas P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. Oikos. 74: 81-92.

Brown JS. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. Behav Ecol Sociobiol. 22: 37-47.

Brown JS, Kotler BP. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. Ecol Lett. 7: 999-1014.

Carey C. 1996. Avian Energetics and Nutritional Ecology. New York: Chapman & Hall.

Carter K, Goldizen AW. 2003. Habitat choice and vigilance behaviour of brush-tailed rock-wallabies (Petrogale penicillata) within their nocturnal foraging ranges. Wildlife Research. 30: 355-364.

Charnov EL. 1976. Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem. Theor Pop Biol. 9: 129-136.

Chastel O, Lacroix A, Kersten M. 2003. Pre-breeding energy requirements: thyroid hormone, metabolism and the timing of reproduction in house sparrows Passer domesticus. J Avian Biol. 34: 298-306.

Daan S, Masman D, Groenewold A. (1990) Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. Am J Physiol. 259: 333-340.

Dall SRX, Giraldeau L-A, Olsson O, MacNamara JM, Stephens DW. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. Trends Ecol Evol. 20: 187-193.

Danchin E, Giraldeau L-A, Valone TJ, Wagner RH. 2004 Public information: from nosy neighbours to cultural evolution. Science. 305: 487-491.

Dawson WR, O'Connor TP. 1996. Energetic features of avian thermoregulatory responses. In: Carrey C, editor. Avian Energetics and Nutritional Ecology. New York: Chapman & Hall. p. 85-124.

DePocas F, Hart JS. 1957. Use of the Pauling oxygen analyser for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag, closed-circuit apparatus. J Appl Ecol. 10: 392.

Fierer N, Kotler BP. 2000. Evidence for micropatch partitioning and effects of boundaries on patch use in two species of gerbils. Funct Ecol. 14: 176-182.

Fritz H, Durant D, Guillemain M. 2001. Shape and sources of variations of the functional response of wildfowl: an experiment with mallards, Anas platyrhynchos. Oikos. 93: 488-496.

Fritz H, Guillemain M, Durant D. 2002. The cost of vigilance for intake rate in the mallard (*Anas platyrhynchos*): an approach through foraging experiments. Ethol Ecol Evol. 14: 91–97.

Gavrilov VM, Dolnick VR. 1985. Basal metabolic rate, thermoregulation and existence energy in birds: world data. In: Ilyichev VD, Dolnick VM, editors. *Acta XVIII Congressua Internationalia Ornithologici* (eds.), Academy of Sciences of USSR. p. 422-466.

Giraldeau L-A, Caraco T. 2000. Social Foraging Theory. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Goss-Custard JD, Stillman EA, West AD, Caldow RWG, McGrorty S 2002. Carrying capacity in overwintering migratory birds. Biol. Cons. 105: 27-41.

Guillemain M, Fritz H, Blais S. 2000. Foraging methods can affect patch choice: an experimental study in Mallard (Anas platyrhynchos). Behav Proc. 50: 123-129.

Harper DG. 1982. Competitive foraging in mallards: 'ideal free' ducks. Anim Behav. 30: 575-584.

Hill RW. 1972. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. J App Physiol. 33: 261-263.

Hochman V, Kotler BP. 2006. Effects of food quality, diet preference and water on patch use by Nubian ibex. Oikos. 112: 547-554.

Klaassen RHG, Nolet BA, de Fouw J. 2006. Intake rate at differently scaled heterogeneous food distributions explained by the ability of tactile-foraging mallard to concentrate foraging effort within profitable areas. Oikos. 112: 322-331.

Kotler BP. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. Ecology. 65: 689-701.

Kotler BP, Brown JS. (1990) Harvest rate of two species of gerbilline rodents. J Mammal. 71: 591-596.

Krebs JR, Stephens DW, Sutherland WJ. 1983. Perspectives in optimal foraging theory. In: Clark GA, Bush AH, editors. Perspectives in Ornithology. Cambridge: Cambridge University Press. p. 165-221.

Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Can J Zool. 68: 619-640.

Lindström A, Kvist A. 1995. Maximum energy intake rate is proportional to basal metabolic rate in passerine birds. Proc R Soc Lond B. 261: 337-343.

Lindström A, Klaassen M, Kvist A. 1999. Variation in energy intake and basal metabolic rate of a bird migrating in a wind tunnel. Funct Ecol. 13: 352-359.

Livoreil B, Giraldeau L-A. 1997. Patch departure decisions by spice finches foraging singly or in groups. Anim Behav. 54: 967-977.

MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. Am Nat. 100: 603-610.

Madsen J, Fox AD. 1995. Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. Wildl Biol. 1: 193-207.

Madsen J. 1998. Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. J Appl Ecol. 35: 398-417.

Mathevet R, Tamisier A. 2002. Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). Biodiv Conserv. 11: 509-519.

McLean JA, Speakman JR. 2000. Effects of body mass and reproduction on the basal metabolic rate of brown long-eared bats (Plecotus auritus). Physiol Bioch Zool. 73: 112-121.

McNeil R, Drapeau P, Goss-Custard JD. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. Biol Rev. 67: 381-419.

Meyer MD, Valone TJ. 1999. Foraging under multiple costs: the importance of predation, energetic, and assessment error costs to a desert forager. Oikos. 87: 571-579.

Mougeot F, Bretagnolle V. 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. J Avian Biol. 31: 376-386.

Nolet, BA, Fuld VN, van Rijswijk MEC. 2006. Foraging costs and accessibility as determinants of giving-up densities in a swan-pondweed system. Oikos. 112: 353-362.

Oyugi JO, Brown JS. 2003. Giving-up densities and habitat preferences of European Starlings and American Robins. Condor. 105: 130-135.

Pinheiro JC, Bates DM. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. New York: Springer Verlag.

Poisbleau M, Fritz H, Guillemain M, Lacroix A. 2005. Testosterone and linear social dominance status in captive male dabbling ducks in winter. Ethology. 111: 493-509.

Pöysä H. 1987. Feeding-vigilance trade-off in the Teal (Anas crecca): effects of feeding method and predation risk. Behaviour. 103: 108-122.

Schmidt KA, Brown JS. 1996. Patch assessment in fox squirrels: The role of resource density, patch size, and patch boundaries. Am Nat. 147: 360-380.

Shochat E, Lerman SB, Katti M, Lewis DB. 2004. Linking optimal foraging behavior to bird community structure in an urban-desert landscape: Field experiments with artificial food patches. Am Nat. 164: 232-243.

Stephens DW, Krebs JR. 1986. Foraging theory. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Sutherland WJ, Anderson CW. 1993. Predicting the distribution of individuals and the consequences of habitat loss: the role of prey depletion. J Theor Biol. 160: 223-230.

Thomas GJ. 1982. Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. J Zool. 197: 131-172.

Templeton JJ, Giraldeau L-A. 1996. Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. Behav Ecol Sociobiol. 38: 105-114.

Valone TJ. 1989. Group foraging, public information, and patch estimation. Oikos. 56: 357-363.

van Gils JA, Edelaar P, Escudero E, Piersma T. 2004. Carrying capacity models should not use fixed prey density thresholds: a plea for using more tools of behavioural ecology. Oikos. 104: 197-204.

Variation in home-range size and movements of wintering dabbling ducks

Pierre Legagneux[1,2], Christine Blaize[1], Franck Latraube[1], Jérôme Gautier[3], Vincent Bretagnolle[1]

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[2] DEPE - CNRS UPR 9010 23 rue Becquerel F -67087 Strasbourg Cedex 2, France
[3] Réserve Naturelle des marais de Moëze-Oléron 17780 Saint Froult, France

Submitted manuscript

Abstract Despite a long historical record of radio-tracking analyses, basic home-range information is still lacking for most common waterfowl species, especially during the winter. We investigated how dabbling duck home-ranges and daily foraging movements are influenced by extrinsic (site, temperature, date) and intrinsic factors (species, sex, age). We radio-tagged and monitored 125 individuals of four duck species (mallard *Anas platyrhynchos*, eurasian teal *A. crecca crecca*, northern pintail *A. acuta* and gadwall *A. strepera*) in three French wetlands over four winters. Home-range sizes for a given species varied greatly between our study sites. Moreover, species differed according to home range structure and distance traveled to reach their foraging grounds (teal had a more patchy home range and traveled farther distances than mallards). Foraging distances increased with temperature and time (over the winter season), but this effect differed among species, suggesting that they behave differently in response to food depletion and/or cold weather. The commuting behavior (i.e., the decision to leave the roost at night for foraging) differed among species and season. Teals were more risk-prone because they were more likely to leave the roost at night. In our study, ducks foraged at distances of 1-2 km from roosts, whereas distances of 2-48 km have been recorded in North America. We suggest that food supply, hunting pressure or population density may account for these inter-continental differences.

Key Words Anatidae, dabbling ducks, nearest-neighbour cluster analysis, radio-tracking,

Studies on movement patterns are essential to our understanding of social or spatial organization by individuals within animal populations (e.g., Cantoni 1993; Bodin et al. 2006), inter as well as intra-species relationships and space use overlap (e.g., McLoughlin et al. 2000; Redpath 1995), or habitat selection (Aebischer et al. 1993). Furthermore, understanding the factors that determine the spatial distribution of animals is fundamental not only to theoretical science, but also to applied aspects such as conservation and wildlife management decisions (Gittleman and Harvey 1982; Mace et al. 1983; Mathevet and Tamisier 2002). For instance, wildlife managers need to understand movements and spatial use of target species, especially highly mobile ones (Sinclair 1983; Webb and Shine 1997; Jiguet et al. 2000), to adjust size of protected areas to their ecological needs (Kramer and Chapman 1999; Madsen 1998a, 1998b).

The home-range of an animal is defined as the area explored by an

individual during its normal activities (i.e., food gathering, mating and caring of young, Burt 1943; Powell 2000). Many factors are known to directly affect spatial organization (i.e., home-range size and shape) by animals (reviews in Mace et al. 1983; Rolando 2002), such as age, sex, breeding status, body condition, habitat structure, or weather conditions. However, home-ranges are primarily driven by the underlying distribution of food resources (Brown 1975; Schoener, 1983). To characterize individual home-ranges precise locations collected over a minimum time-window are necessary (review in Kenward 2001a). Since the 1970's, the use of small radio-transmitters fitted to wild animals have been responsible for an impressive number of studies on a great diversity of animals (Kenward 2001b). At the same time, statistical tools have improved (see Powell 2000; Kernohan et al. 2001) to allow detailed and accurate home-range analyses.

Ducks (Anatidae) are robust and heavy birds (Madge and Burn 1988; Kear 2005). They can thus be easily fitted with radio-transmitters to study habitat use (Pietz et al. 1995), and were among the first birds to be fitted with radio-tags (Eliassen 1960 on mallard, *Anas platyrhynchos*). Early waterfowl research focused mainly in understanding spatial occupation by duck on the breeding grounds (e.g., Nudds and Ankney 1982; Håland 1983; Rotella and Ratti 1992), and this remains an active field (Clark and Shutler 1999; Mack et al. 2003; Mack and Clark 2006). In addition, ducks have been radio-tracked in North America during the breeding season to estimate survival rates (e.g., Pietz et al. 2003; Devries et al. 2003). However, ducks, as long-distance migrants (Scott and Rose 1996; Guillemain et al. 2005) are known to use very distinctive habitats and have different ecological requirements in winter compared to the breeding season, with presumably completely different spatial use due to divergent energy (reproduction *vs.* survival) and social requirements. In winter, ducks are known to use separate habitats (roosting sites used during the day and foraging sites at night: McNeil et al. 1992; Tamisier and Dehorter 1999; Cox and Afton 1996) this is termed commuting behavior. However, despite long-term radio-tracking records, basic home-range information (both size and spatial characteristics) is still lacking for the most common waterfowl species, especially during the non-breeding season. Although several studies have provided information on habitat use and movements for Nearctic populations (e.g., Jorde et al. 1984; Frazer et al. 1990; Cox and Afton 1996; Cox et al. 1998; Fleskes et al. 2002) and Palearctic populations (Tamisier and Tamisier 1981; Guillemain et al. 2002), none have estimated home-range size, inter-individual variation or studied the effects of environmental factors on home-range characteristics of wintering ducks species.

Our objectives were three fold: first, by using complementary methods, we describe movement patterns and spatial use (home range shape and size, distance traveled) for dabbling ducks during winter in France. We studied four species (mallard *Anas platyrhynchos*, Eurasian teal *A. crecca crecca* -hereafter teal-, northern pintail *A. acuta* -hereafter pintail- and gadwall *A. strepera*) and three contrasting study sites over four years, to estimate whether home ranges were affected by site, species, and annual differences. Because these species occupy the site habitats during winter, their ecological needs should be similar (Baldassarre and Bolen 2006), and thus we predicted that different species in the same study site should differ less with regard to space use than the same species in different study sites. Secondly, we investigated to what extent sex and age of tracked birds may affect spatial use. We expected juvenile ducks, likely to be inexperienced, to have greater home ranges and/or to travel greater distances. In contrast, we expected no differences between sexes, as dabbling ducks are

already paired in winter. Thirdly, we investigated to what extent environmental factors affect space use and foraging by dabbling ducks; more specifically, we expected ducks to reduce energy expenditure (i.e., distance traveled) when temperature falls, but also in wet weather as resource availability increases with water level. We also predicted that commuting behavior would differ between early and late winter due to food (mainly seed) depletion. We expected dabbling ducks to forage close to roosting sites early in season, and either to change roosting site and/or increase traveling distance as food resources decline around the roosting site.

Methods

Study areas

Data were collected from November to March during four consecutive winters (2001-2002 to 2004-2005), referred as years 01, 02, 03 and 04 respectively. Three different areas were studied (see Fig.1).

The "Réserve Naturelle de l'Estuaire de la Seine" (4000 Ha, 49°17' N, 00°16'E), hereafter named "Seine", was strongly influenced by human activities, including the presence of a large industrial harbor (Le Havre), factories, and a motorway. The Seine landscape was comprised of a large and continuous reedbed (1461 Ha), marsh areas (3140 Ha), mudflats (597 Ha) and about 200 ponds used for hunting (total 86 Ha). Two capture sites were used: the "Réserve Naturelle" itself and another nature reserve, "La Grand'mare", to the east (Fig. 1).

The second study site, the Brenne (central France, 46°45' N, 01°14'E; hereafter named "Brenne") covers 80,000 Ha made up of woods, wet meadows and more than 2,000 lakes (8,000 Ha) constituting a mosaic of habitats much of which is managed for fishfarming and wildfowling. Three protected lakes were used to capture ducks: the "Réserve Naturelle de Chérine", Plessis and Massé.

In Brenne, hunters artificially increase resource availability on lakes

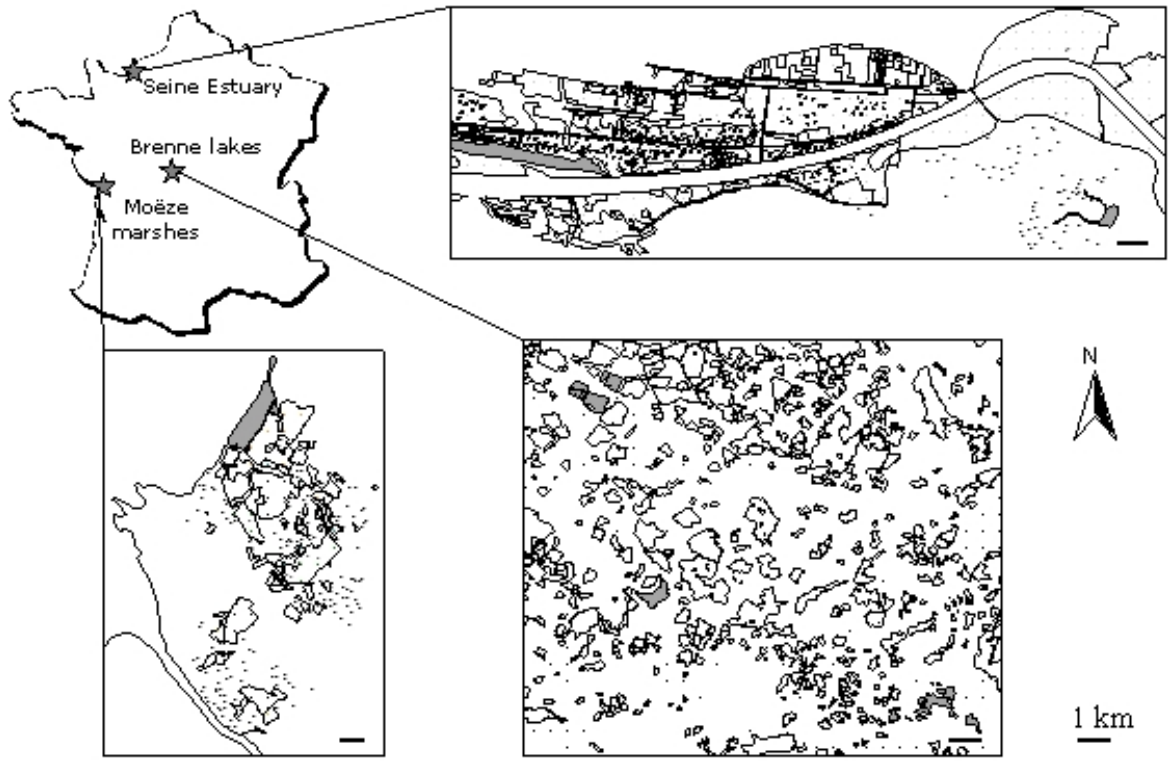


Figure 1. Map of the three study sites (Seine estuary, Brenne lakes and Moëze marshes) used in France to trap (capture sites, i.e., protected areas, are shown in grey) and radio-track dabbling ducks during four consecutive winters (2001-2005).

Table 1: Summary of the statistics (mean and SE) on the tracking dataset according to species, study site, and year. Roost site fidelity is the percentage of individuals that used only one roost during the whole winter. The sample size (n) differs relative to the type of variable (distances *vs* home-range, see methods for details). The core area (Ha) is calculated with nearest cluster neighbour analysis (Kenward et al. 2003). Mean distances between roosting and foraging sites are also provided.

								Home-ranges							*Distances*		
Species	**Site**	**Year**	n of fixes	SE	Days tracked	SE	Roost fidelity	C_{part}	SE	Core area (Ha)	SE	MCP (Ha)	SE	n (HR)	Dist (m)	SE	n (Dist)
Teal	Brenne	02	20.1	2.8	30.7	7.0	100 %	0.4	0.20	22.8	8.7	555.1	867.2	4	762	63	7
		03	43.0	9.7	18.0	5.7	66.7 %	0.1	0.02	31.1	2.5	212.2	30.7	5	8447	3028	6
	Seine	02	15.0		55.5		100 %								3840	289	1
		03	13.5	3.2	33.5	5.9	100 %	0.1	0.04	162.7	25.8	1631.6	646.2	5	2281	139	12
	Moëze	04	39.8	5.3	40.3	4.8	46.2 %	0.2	0.11	82.4	11.1	895.4	609.8	12	1008	193	13
Mallard	Brenne	01	26.0	5.0	38.5	9.8	62.5 %	0.5	0.17	10.8	2.1	184.7	147.7	7	495	127	8
		02	26.0	5.0	70.6	11.5	61.5 %	0.4	0.14	19.0	3.5	496.2	861.3	8	1216	135	13
		03	27.1	3.6	61.4	6.0	47.4 %	0.3	0.10	40.4	10.0	1257.3	1915.1	15	1287	245	19
	Seine	02	15.5	2.1	44.8	4.1	100 %	0.7	0.12	41.7	6.	221.0	242.8	7	682	52	15
		03	18.6	3.4	46.1	8.0	94.4 %	0.4	0.13	84.1	15.7	326.6	162.7	8	1139	278	18
Gadwall	Brenne	01	19.0	0	34	0	50 %	1.0	0.00	14.0	0.2	85.1	1.5	2	2218	346	2
		02	35.0	1.0	111	0	0 %	0.1	0.01	25.3	12.1	967.6	16.1	2	1150	188	2
Pintail	Moëze	04	24.1	3.8	22.2	3.1	77.8 %	0.3	0.13	66.7	8.9	556.1	663.5	7	1263	281	9

(through adding grain to attract ducks: up to 1 200 kg of wheat per lake has been recorded over one winter, Legagneux unpubl. data).

The third study site was Moëze marshes (12 000 Ha; hereafter named "Moëze") in western France (45°55' N, 01°04'W); bounded by two estuaries, this region is comprised of wet meadows (9900 Ha) use mainly for grazing and crops (1400 Ha). A single capture site was used: the "Réserve Naturelle des Marais" de Moëze-Oléron (214 Ha). The first two sites were studied during winters 01, 02 and 03, Moëze only during the final winter (04). Meteorological data were available at http://www.ncdc.noaa.gov for the cities of Le Havre, Châteauroux and La Rochelle (all less than 30 km from their respective study sites). For each study day, minimum and maximum temperatures, as well as total precipitation, were available.

Capture, marking and radio-tagging

Ducks were caught using either a funnel trap or clap net (Bub 1991), both at night and during the day. A total of 125 dabbling ducks was caught over the four years from November to February (Table 1). Birds were ringed, sexed, and aged (as adults or juveniles) using wing feathers and moult data (Rousselot and Trollet 1991; Baker 1993). Each bird was fitted with a 9g VHF radio-transmitter (TW3, Biotrack®, UK; 2-4 % of birds' body mass). Radio-tags were tail-mounted and glued. This attachment technique does not appear to disturb animals (Pietz et al. 1995) as transmitters are situated on an extension (tail) of the animal's body; not on the back, which is known to increase loading costs (Pietz pers. comm.) and time spent on comfort movements (Garrettson et al. 2000). Due to both statistical (number of transmitters fitted, see below) and logistical constraints, our study is based on an unbalanced sample size (i.e., species and sites), e.g.,

only four gadwall were tracked in Brenne and all 9 tracked pintail were from Moëze. Therefore, species and site comparisons do not necessarily involve all sites and species. Only mallard and teal could be compared among all study sites.

Radio-tracking

Each bird was located two or three times per week both during day and night in winter 01. The number of radio-locations was increased in following winters to up to four or five times per week (Table 1). Radio-tracking surveys were conducted from mid-November to mid-March. Terrestrial radio-tracking was done using hand-held Yagi antennas with three elements and a Yaesu FT-817 receiver. Birds were located by triangulation (White and Garrott 1990), from at least two bearings taken within 10 minutes of each other. As Brenne has more than 2000 lakes, location accuracy was limited to the lake (lakes larger than 5 Ha being divided into sectors). All locations were plotted onto a GIS (ArcView 3.2, Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, U.S.A.).

Aerial surveys were conducted at night to relocate birds that were temporarily lost using ground-based telemetry, to determine if those birds had deserted the study area. Following predetermined transects covering the whole study area (see Seddon and Maloney 2004), thirty aerial surveys were performed in the three study sites with two directional antennas fixed below the aircraft and directed towards the ground. All tag frequencies were scanned throughout each survey (which usually lasted about one hour) and GPS waypoints (GARMIN 12) were taken in association with signals received. The flight and all locations were reproduced onto the GIS. The accuracy of this method was tested with transmitters left on the ground with a known position. Error between estimated and exact locations was 781 meters ± 175 S.E., n=8. Among the 2920 locations collected during this study, 95.6 % were obtained by terrestrial survey.

Analysis of radio-telemetry data

Because of their commuting behavior, dabbling duck locations during radio-tracking follow a bimodal (day, night) pattern. In addition, many areas within home ranges are not used, i.e., between roosting and foraging sites. This is a typical situation of multinuclear cores, for which the use of nearest neighbour clustering analysis is recommended (Kenward et al. 2001). Moreover, this method requires a smaller sample size than density estimation methods, such as kernel methods (Hodder et al. 1998; Kenward et al. 2001).

To estimate individual home-range characteristics, we further used the following spatial approaches and methods:
(i) Minimum Convex Polygon, **MCP**, i.e., the smallest polygon which can be drawn around a set of locations, providing an indication of the maximum extent of the total area (100% of fixes were used);
(ii) The **Core area** delineates polygons where activity is concentrated (based on apparent discontinuities in utilization plots). To detect the core area (i.e., the percent of location included in the clusters calculation), rather than choosing a particular core size for all the individuals, we followed Barg et al. (2005) and calculated for each individual the home-range size at each 5% increment of locations (from 20% to 90%). We then extracted the difference in area between the successive 5%, and deduced the core area as the area bounded by the greatest difference of the two consecutive isopleths.
(iii) **Partial area** (C_{part}) of core area cluster polygons, is the area of the separate clusters divided by the area of a single polygon that would include all clusters (Hodder et al. 1998; Walls et al. 1999). This gives an index of patchiness, ranging from 1 (for a single nucleus) to 0 (patchy or fragmented range: see Kenward et al. 2003).

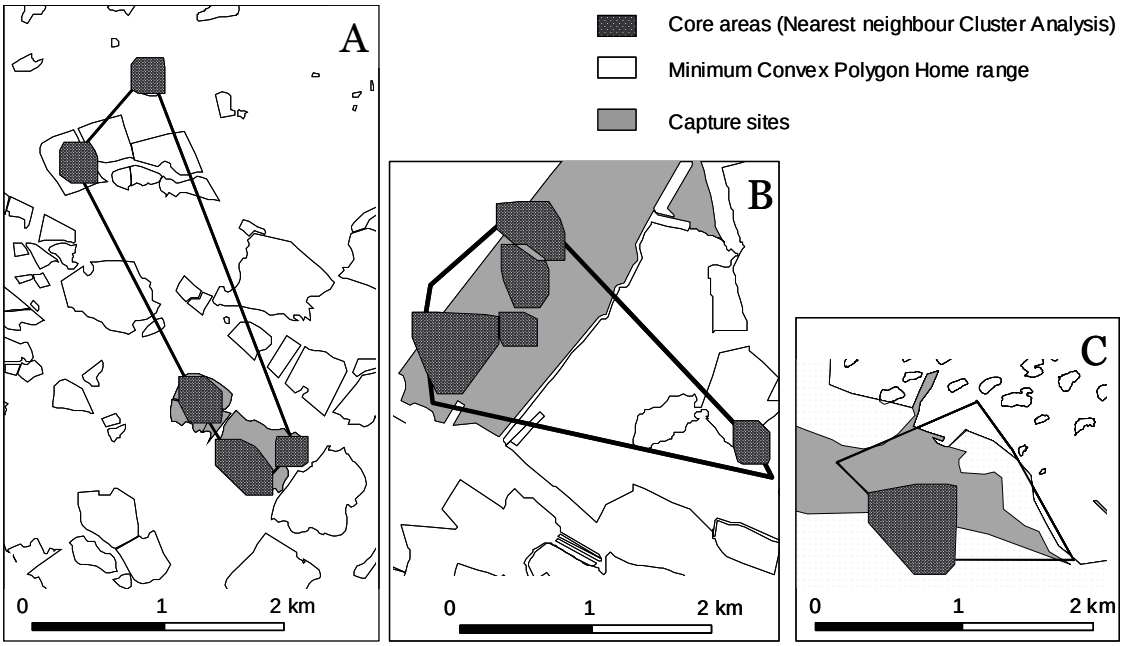


Figure 2: Selected examples of winter home-ranges (Core areas and MCP) calculated for a male teal in Brenne in 2002-2003 (A), a female pintail in Moëze in 2004-2005 (B) and a female mallard in the Seine in 2002-2003 (C).

iv) The **distance traveled** is the distance between night (foraging habitat) and day (roost) locations. In cases where locations were not available for consecutive days and nights, we used the closest (in time) night and day locations. Ducks rarely make additional flights at night (Tamisier and Tamisier 1981; Cox and Afton 1996; pers. obs.), thus the distances calculated represent half of the daily minimum distance traveled.

Commuting decisions were analyzed by investigating if the foraging location (night) was outside or inside the roosting area. For each tracked individual, the ratio of nights spent outside the roost provided an index of whether ducks commuted or not. To investigate whether commuting decision varied between study sites and species, we performed a logistic mixed-effect model (with year and individuals as random factors and study site, species and date as fixed factors) on the nights spent inside or outside the roost.

Statistical analysis

To determine the minimum number of locations needed per individual, we calculated the home-ranges (Core area and MCP) for all individuals, and tested for the effect of the number of locations on the estimated size of home-ranges. Starting by using all individuals (number of fixes per bird > 4), we built a linear model of the core area or MCP as a function of the number of fixes. We incremented the minimum number of fixes per individual one by one, and plotted p-value of the linear model against the number of fixes, until the relationship was no longer significant (P value>0.05). Home-ranges were analyzed using Ranges6 (Kenward et al. 2003). Means are reported ± SE. Both home-range sizes and traveled distances were $\log_{10}$ transformed for statistical analyses (see Walls and Kenward 1995). Normality of the variables was assessed with Kolmogorov-Smirnov tests. We tested

for the effect of age (adults *vs* juveniles), sex, year and study site on home-range size by using General Linear Mixed Models (GLMM). Year was considered as a random factor in these analyses because we could not control for this effect. In addition, given that a variable number of distances was available per individual (9.7 ± 2.8 distances (mean ± SE), n = 125), we also considered individuals as a random effect when analyzing traveled distances, which resulted in giving the same weight to each individual and avoid pseudo-replication among individuals (Pinheiro and Bates 2000). Analyses were started with the global models (i.e., all explanatory variables and their interactions), then we compared successive sub-models, from which we sequentially deleted non-significant terms until we ended up with the minimal model. For testing hypotheses on the fixed effects, we used an estimation method set to the maximum likelihood rather than the restricted maximum likelihood to ensure that the test compared likelihood based on the same data (Venables and Ripley 2002). We used the freeware R 2.1.0 for all statistical analyses. All the statistical tests were considered significant within the level of $\alpha = 0.05$.

Results

Methodological issues

A total of 125 different dabbling ducks (73 mallards, 39 teals, 9 pintails and 4 gadwall) was used in this analysis (n = 1217 distances: Table 1). The effect of the number of locations on the core area ceased when greater than 15 locations were obtained per individual ($F_{1,82} = 2.58$, $P = 0.11$). Therefore, 43 individuals with fewer locations were excluded from the home-range analyses (Table 1). Home-range size estimated by using MCP remained totally unaffected by the number of fixes ($F_{1,110} = 0.056$, P = 0.81 for all individuals).

All locations collected for each individual were biologically independent from each other, because ducks could easily explore their entire home ranges (i.e., move between roosting and foraging sites) in less than 60 min, our shortest time-lag between two consecutive locations. The 82 birds in the home-range analyses were tracked during almost 2 months on average (58 days ± 3 SE), mainly during January and February with a mean of 31.7 locations ± 1.5 SE per individual (see Table 1). The mean % of locations retained per bird to calculate the core area was 72.2 % ± 1.6 SE.

Space use and movement patterns: comparison between species and study sites

Neither Core area nor MCP were affected by species, age, or sex (GLMMs, all P > 0.5). However, space use was quite variable depending on individuals: some used a single foraging location and a single roosting site (the capture site), while others used several foraging sites and/or several roosts (see Fig. 2). This was also variable according to sites; in the Seine, 46 of 47 (97.87 %) ducks used a single roost during the winter, while in Brenne and Moëze, these figures were respectively 59.6 % (N = 57) and 59.1 % (N = 22). Pintails tracked in Moëze showed high site fidelity to the Nature reserve (77.8 %, see Table 1), which was used both by day and night by all except three individuals that eventually foraged on hunting ponds 8 km from the site after the hunting season had closed. As expected, we found a positive relationship between MCP and mean foraging distances for all species ($F_{1,25} = 108.5$, P <0.0001, $r^2 = 0.82$ for teals ; $F_{1,45} = 19.8$, P <0.0001, $r^2 = 0.31$ for mallard; and $r_s = 0.82$, n =7, P =0.03 for pintail). Teal core areas were marginally larger than mallard core areas (t-value = -1.75, P = 0.08). In contrast, teal traveled larger distances to reach their foraging areas than did pintail or mallard (Table 2, Fig. 3).

Table 2 : ANOVA results of the linear mixed-effects model on the distance travelled (Log transformed) with columns numerator degrees of freedom (numDF), denominator degrees of freedom (denDF), F-values, and p-values for Wald tests for the terms in the model. Year and individual are treated as random factors.

Factor	numDF	denDF	F-value	p-value
MaxT	1	1078	6.96	0.008
Date (in Julian days)	1	1078	0.55	0.457
Species	3	120	16.55	<.0001
Study site	2	120	6.66	0.002
MaxT*Date	1	1078	11.04	0.001
Date*Species	3	1078	8.39	<.0001
MaxT*Species	3	1078	3.29	0.020
MaxT*Date*Species	3	1078	3.28	0.020

Compared to mallard, teal showed a more fragmented use of space (lower Cpart value, Wilcoxon rank sum test on arcsine-transformed data, W = 1392.5, P = 0.019). As teal showed a higher roost site fidelity through the winter (83.1% *vs* 73.4% for mallards), the patchiness was thus related to a greater number of foraging sites.

MCP was not affected by any of the tested factors (time in days), temperature, species, age, sex, or study site, all P-values > 0.2), but Core areas varied according to study site ($F_{2,72}$ = 21.94, P < 0.0001, Fig. 4). Analyses were repeated on teal and mallard separately (providing higher sample sizes).

In teal, Core areas, MCP and daily distances varied according to study site ($F_{2,21}$ = 23.56, P < 0.0001 ; $F_{2,21}$ = 10.17, P < 0.001 and $F_{2,36}$ = 13.79, P < 0.0001 respectively). For instance, core areas were twice as large in Seine as in Moëze, and 6 times greater in Brenne. Similarly, MCP and foraging distances were twice as large in Seine compared to Moëze and four times greater in Brenne (Fig. 4). In mallard, only the core area differed between study sites ($F_{1,41}$ = 16.87, P < 0.0001), as it was not significant for MCP ($F_{1,41}$ = 0.24, P = 0.63) nor traveled distance ($F_{1,71}$ = 1.44, P = 0.23; Fig. 3).

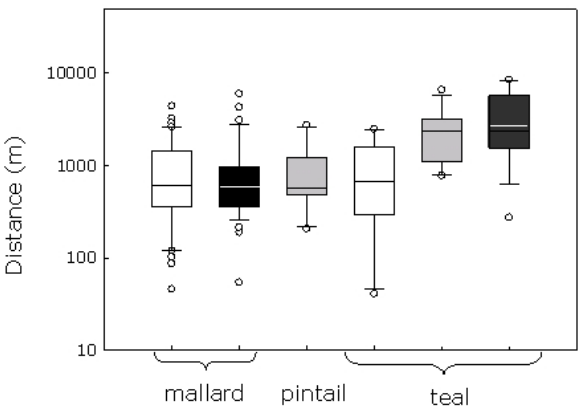


Figure 3: Boxplots of the distances traveled in meters (median ± SE and outliers) for mallards, pintails and teals wintering in Seine (in black), Moëze (in Grey) and Brenne (in white).

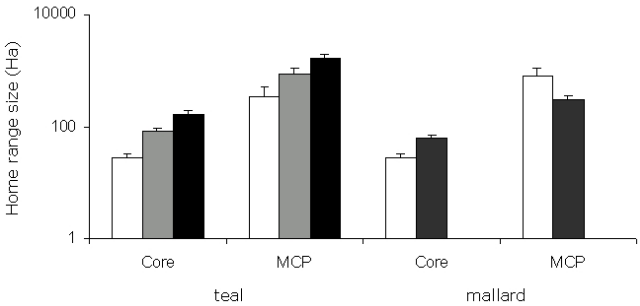


Figure 4: Mean home-range sizes in Ha (+ S.E.) for teal and mallard in Brenne (white columns), Moëze (grey columns) and Seine (black columns). Core represent the core area calculated with nearest neighbour cluster analysis and MCP is the maximum convex polygon.

The decision to spend the night outside the roost was affected by date ($F_{1,1067}$ = 9.21, P = 0.0025), species ($F_{2,119}$ = 10.57, P = 0.0001) and their interaction ($F_{2,1067}$ = 26,55, P < 0.0001) but not by study site ($F_{2,117}$ = 1.74, P = 0.18). Mallard choose to stay more at roosts at night than to move to distinct nocturnal foraging habitats (t_{45} = -6.84, P < 0.0001): 74.8% of the decisions taken by mallards were to stay. The same pattern was found for pintail (t_7 = -5.93, P = 0.001). Conversely, in teal, the two decisions were balanced (t_{25} = 0.039, P = 0.97), i.e., teal were equally likely to stay or to leave their roost site at night.

Effects of the environment on duck movements

As we found that the behavioral decision to leave the roost or not was affected by date (see above), we tested the effects of additional environmental factors (e.g., temperature or precipitation) on the distance traveled. The best-fitting model showed that the traveled distance varied according to study site (fixed factor) and significant interactions between maximum daily temperature, species and date (Table 2). More precisely, the distance traveled was affected by maximum, but not by minimum daily temperature (GLMM, $F_{1,1089}$ = 0.96, P = 0.33) nor daily precipitation (GLMM, $F_{1,737}$ = 0.02, P = 0.88). Interaction terms suggested that species reacted differently to temperature according to date (Fig. 5). Teal increased foraging distance with date and daily maximum temperature, but mallard did so only for increasing temperature while pintail did so only in relation to date

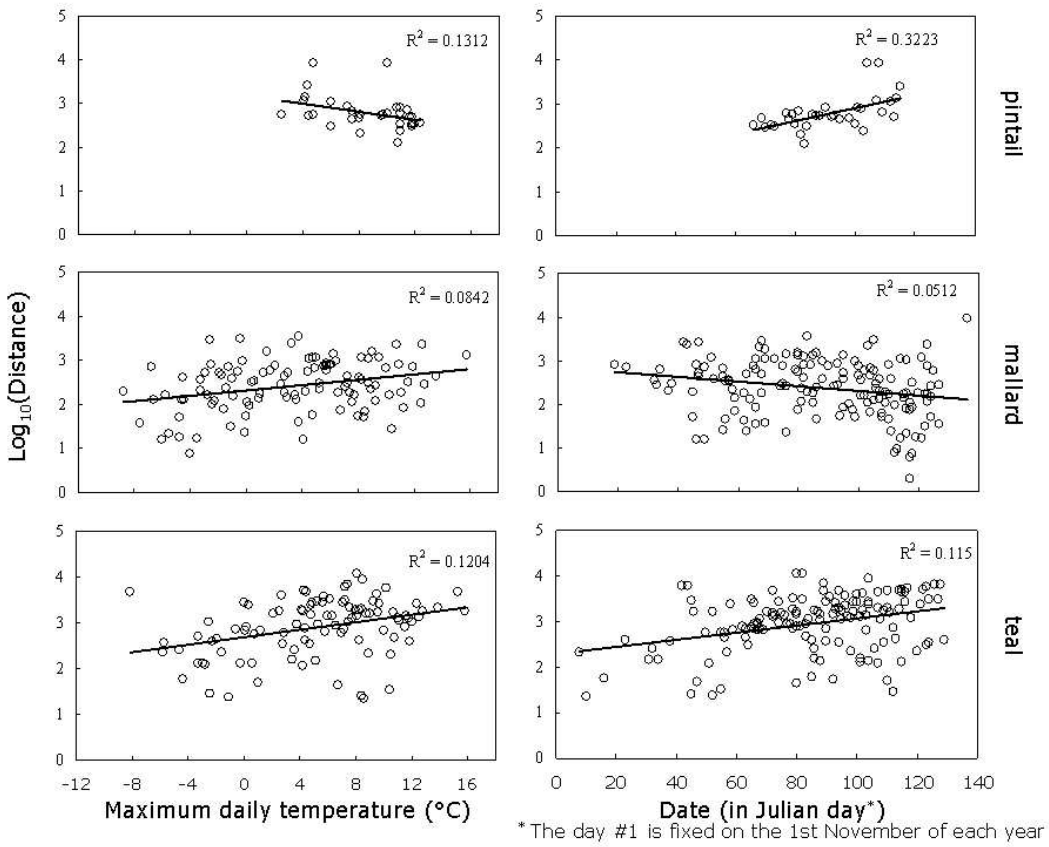


Figure 5: Scatterplots and trendlines illustrating the correlations between log transformed distance traveled (in meters) and maximum daily temperature (°C) or date (in Julian days) for three wintering dabbling duck species radio-tracked in France from 2001 to 2005. All the linear regressions are significant (all P < 0.02), R^2 is provided for each relation. These relationships illustrate the triple interaction between temperature, species and time (Table 2).

Discussion

Sex, Age and Species effect on space use

We detected no sex or age effect on home-range size for any of the species studied. The lack of difference between sexes was expected, because at the time of our study (late winter), most individuals were already paired (Baldassare and Bolen 2006). The lack of an age effect is however surprising, because we had expected to find larger home-ranges in juveniles that presumably have to explore and familiarize themselves with a new site. It is however possible that, because our birds were caught in mid winter (i.e., at least one month after their arrival), they may have already learned about potential foraging grounds. Since dabbling ducks are gregarious in winter and traveled in small flocks (McNeil et al. 1992), this behavior may also explain the non age effect and may reveal a non age stratified population in winter. Because all our study species belong to the same guild, and have a similar feeding regime (granivorous to a large extent in winter except for gadwall, see Thomas 1982), we expected little difference between species. However, distance traveled and home range size and shape did differ among species. For instance, teal traveled farther and had more patchy home-ranges than mallard or pintail, in accordance with the latter two species using their roost sites for foraging more often than teal. The teal is a much smaller species (350g in average) than mallard or pintail (c. 1106 g and 805 g respectively: Madge and Burn 1988). Indeed, considering their smaller size, teals have relatively larger daily requirements than mallards and may therefore need to travel greater distances to feed on abundant and high quality resources. Moreover, because dabbling ducks mainly feed on seeds during winter (e.g., Thomas 1982; Tamisier and Dehorter 1999) and typically forage in small flocks at night (Tamisier and Tamisier 1981; McNeil et al. 1992), food depletion may be a more likely mechanism of competition than interference at the end of the winter as the resource is not renewed (Bonis et al. 1995). It is also possible that smaller species were excluded by larger ones due to dominance hierarchies (e.g., Harper 1982; Poisbleau et al. 2005), leading smaller species to leave nature reserves and travel farther to find their food resources (Guillemain et al. 2002). Whatever the mechanism involved in the decision to leave the roost, teal appear to be a more risk-prone species since they leave their roosting (and usually, protected) site more often than other dabbling duck species.

Temperature, study site and season effects

Severe weather conditions (i.e., low temperatures and/or high winds) affect the behavior of wintering duck of Nearctic populations in the reduction of high-energy activities (Brodsky and Weatherhead 1985; Longcore and Gibbs 1988; Cox and Afton 1996). Indeed, we found that maximum daily temperature, rather than precipitation or minimum daily temperature, influenced distance traveled (for example, teal and mallard increased their foraging distances in relation with maximum temperature). In addition, we found that time (day), through interaction with temperature, also affected daily distance traveled. During cold spells (i.e., negative temperatures at day and night), ducks reduced their energy expenditure by staying at their roost during both day and night (Gautier-Clerc et al. 1998), enhancing gregarious behavior (see Ridgill and Fox 1990; Longcore and Gibbs 1988) and reducing deterioration in body condition during harsh environmental conditions (Owen and Cook 1977; Baldassare et al. 1986; Boos et al. 2002). The negative relation observed for pintail is more puzzling because pintail were tracked during days with positive temperatures. It is however possible that seasonal factors were involved (enhancement of movement due to pre-migratory behavior).

Table 3 : Mean flight distances reported for wintering dabbling ducks between day-roosts and nocturnal foraging habitats.

Location	Species	Distance (km)	N	Density (Ducks/Ha)	Area	Authority
Nearctic	***A. platyrhynchos***	2.2-20	17	0.7[a]	Nebraska	Jorde et al. 1983
Nearctic	*A. acuta*	17.4-48.8	108	6.5[b]	Louisana	Cox and Afton 1996
Palearctic	*A. platyrhynchos*	1.0	67	2.2[c]	Brenne and Seine	This study
Palearctic	*A. acuta*	1.5	9	1.0[c]	Moëze	This study
Palearctic	*A. penelope*	2.8	9	1.1[d]	Saint Denis Du Payré	Fritz et al. in prep.
Palearctic	*A. crecca*	2.1	27			
Palearctic	*A. crecca*	1.7	21	2.0[b]	Camargue	Tamisier and Tamisier 1981
Palearctic	*A. crecca*	2.2	36	1.8[c]	Brenne, Moëze and Seine	This study
Palearctic	*A. streptera*	1.7	4	2.5[c]	Brenne	This study

[a] Density calculated from Jorde et al. 1983.
[b] Densities reported from Tamisier and Dehorter 1999
[c] Density calculated from Legagneux et al. (unpub. data)
[d] Density calculated from Duncan et al. 1999 and Meunier & Joyeux (Comm.pers.)

More interestingly, we found that study site was the main factor accounting for home-range variation. This was particularly true for teal where home range sizes and travel distances were different for each site. We found that teals wintering in Brenne had smaller home-ranges and traveled less than those of the two other study sites, and this appears to be the case at other French sites (Table 3) that have been studied. Brenne may be a particular case as hunters artificially increase resource availability on lakes. Smaller home-ranges and movements by teal in Brenne may therefore result from an adjustment of their behavior in relation to higher food availability. We also found that in the Seine, teal used the same roost throughout the winter, while in the other study sites individuals were able to use different roosting sites. This was clearly related to roosting site availability, restricted in the Seine to only two places. In mallard, only the core area differed between Brenne and the Seine. Although separated by 500 km and despite these two study sites having largely different habitats (continental lakes *vs.* estuary), home ranges (MCP) were of the same magnitude. Moreover, mallard is known to be more sedentary than teal in France, the latter being a typical migrating bird (Guillemain et al. 2005). In addition, reared mallard are released each year before the hunting season (Mondain-Monval and Girard 2000) and this could enhance sedentary behavior. Distance traveled increased in both pintail and teal as the season advanced. This result is in accordance with our findings on the behavioral decision showed by these species, being more likely to leave their roost at night later in the season. This could be related either to environmental or physiological changes that occur during the winter. First, resource availability may be involved because the amount of available food decreases through the winter due to seed depletion (e.g., Guillemain et al. 2000) forcing individuals to travel more, or to leave the roost to find suitable feeding habitat. Alternatively, hunting may also be a cause as duck select safe sites (Cox and Afton 1997; Tamisier and Dehorter 1999). In the

present study, hunting ceased on the 31st January each year (day 91 in Fig. 5), which corresponds to the median of our survey, and may thus explain why teal and pintail traveled greater distances at the end of the winter. Conversely, mallard did not show these behavioral changes, and may therefore suffer less from food depletion and/or hunting pressure.

Comparison between Nearctic and Palearctic duck movements

Because of the different methods that have been used to estimate home-ranges and the limited number of studies on space use by duck in winter, we restricted our comparisons to night flight distances. We found that the distances traveled between roost and foraging sites in our study were similar to those of earlier studies of Palearctic ducks (mean distance traveled between 1 and 4 km), but smaller than the distances traveled by North American ducks (between 2.2 and 48.8 km: Table 3). We suggest this may be explained by differences in duck densities between European and North-American sites, leading presumably to different levels of competition (Table 3). The highest foraging distances were found for pintail (Cox and Afton 1996), that also showed the highest density (6.5 ducks/Ha while the average is 1.8 for Palearctic sites). Alternatively, ducks tracked in North America roosted in large wetlands, e.g., > 6000 Ha for Lacassine pool (Cox and Afton 1996), or rivers where feeding sites are more distant from the roost than at our French sites, where Nature Reserves (i.e., the roosting sites) are small (200 ha in average in this study) and included as part of a broader wetland network. For a given size area and duck density, the more patchy environment as in our study provides more fringe habitat (boundaries) and thus, may increase resource availability.

Acknowledgments

We should sincerely like to thank all those who contributed to this study in the field: O. Riquet, A. Mélot, E. Grossin, F. Grandemonge and the pilots from the Aéroclub de Deauville and the Aéroclub du Poitou (especially B. Van-Hecke). L. Tison and C. Arzel helped us to capture ducks at the Grand'Mare. We are grateful to the staff of the three nature reserves (Chérine, Marais de Moëze-Oléron (LPO), Estuaire de la Seine) and, especially J. Trotignon, T. Williams, P. Delaporte, F. Corre, J. Gonin, P. Provost and C. Aulert, for their continuous support. The Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre (C-H. DePonchalon, F. Bourguemestre and E. Goyon) provided us with the opportunity to work on their managed site. This study received financial support from WWF France, the Région Centre, the CNRS and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). P. Legagneux received a grant from the University Louis Pasteur of Strasbourg, France. The manuscript benefited greatly from the critical comments of M. Guillemain, T. Cook, D. Pinaud. Tony Williams revised the English.

References

Aebischer, N.J., Robertson, P.A., and Kenward, R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. Ecology 74:1313-1325.

Baker,K. 1993. Identification Guide to European Non-passerines. British Trust for Ornithology.

Baldassare, G.A.R., Whyte, R.J. and Bolen, E.G. 1986. Body weight and carcass composition of nonbreeding Green-winged Teal on Southern High Plains of Texas. Journal of Wildlife Management 50:420-426.

Baldassare, G.A.R. and Bolen, E.G. 2006. Waterfowl ecology and management Second edition. Krieger publishing company, Malabar.

Barg, J.J., Jones, J., and Robertson, R.J. 2005. Describing breeding territories of migratory passerines: suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. Journal of Animal Ecology 74:139-149.

Bodin, C., Benhamou, S., and Poulle, M.-L. 2006. What do European badgers (*Meles meles*) know about the spatial organisation of neighbouring groups? Behavioral Process 72:84-90.

Bonis, A., Lepart, J. and Grillas, P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. Oikos 74:81-92.

Boos, M., Zorn, T., Le Maho, Y., Groscolas, R., and Robin, J.-P. 2002. Sex differences in body composition of wintering mallards (Anas platyrhynchos): possible implications for survival and reproductive performance. Bird Study 49:212-218.

Brodsky, L.M. and Weatherhead, P.J. 1985. Variability in behavioural response of wintering Black Ducks to increasd energy demands. Canadian Journal of Zoology 63:1657-1662.

Brown, J.L. 1975. The evolution of behaviour. New York.

Bub, H. 1991. Bird trapping and bird banding. A handbook for trapping methods all over the word. Cornell University Press, New York.

Burt, W.H. 1943. Territoriality and home-range concepts as applied to mammals. Journal of Mammalogy 24:346-352.

Cantoni, D. 1993. Social and spatial organisation of free-ranging shrews, *Sorex coronatus* and *Neomys fodiens* (Insectivora, Mammalia). Animal Behaviour 45:975-995.

Clark, R.G. and Shutler, D. 1999. Avian habitat selection: pattern from process in nest-site use by ducks? Ecology 80:272-287.

Cox, R.R. and Afton, A.D. 1996. Evening flights of female northern pintails from a major roost site. Condor 98:810-819.

Cox, R.R. and Afton, A.D. 1997. Use of habitats by female northern pintails wintering in south western Louisiana. Journal of Wildlife Management 61:435-443.

Cox, R.R., Afton, A.D., and Pace, R.M. 1998. Survival of female northern pintails wintering in southwestern Louisiana. Journal of Wildlife Management 62:1512-1521.

Devries, J.H., Citta, J.J., Lindberg, M.S., Howerter, D.W., and Anderson, M.G. 2003. Breeding-season survival of mallard females in the Prairie Pothole Region of Canada. Journal of Wildlife Management 67:551-563.

Duncan, P., Hewison, A.J.M., Houte, S., Rosoux, R., Tournebize, T., Dubs, F., Burel, F., and Bretagnolle, V. 1999. Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. Journal of Applied Ecology 36:11-23.

Eliassen, E. 1960. A method for measuring the heart rate and strocke/pulse pressures of birds in normal flight. Årbock Universitet Bergen, Mathematisk Naturvitenskapelig 124:184-193.

Fleskes, J.P., Jarvis, R.L., and Gilmer, D.S. 2002. Distribution and movements of female northern pintails radiotagged in San Joaquin valley, California. Journal of Wildlife Management 66:138-152.

Frazer, C., Longcore, J.R., and MacAulay, D.G. 1990. Home-range and movements of postfeldging American black ducks in eastern Maine. Canadian Journal of Zoology 68:1288-1291.

Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A., and Cezilly, F. 1998. Sleep-vigilance trade-off in green-winged teals (*Anas crecca crecca*). Canadian Journal of Zoology 76:2214-2218.

Garrettson, P.R., Rohwer, F.C. and Moser, E.B. 2000. Effects of backpack and implanted radiotransmitters on captive blue-winged teal. Journal of Wildlife Management 64:216-222.

Gittleman, J.L. and Harvey, P.H. 1982. Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. Behavioral Ecology and Sociobiology 10:57-63.

Guillemain, M., Houte, S. and Fritz, H. 2000. Activities and food ressources of wintering teal (*Anas crecca*) in a diurnal feeding site: A case study in Western France. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 55:171-181.

Guillemain, M., Fritz, H. and Duncan, P. 2002. Foraging strategies of granivorous dabbling ducks wintering in protected areas of the French Atlantic coast. Biodiversity and Conservation 11:1721-1732.

Guillemain, M., Sadoul, G., and Simon, G. 2005. European flyway permeability and abmigration in teal Anas crecca, an analysis based on ringing recoveries. Ibis 147:688-696.

Harper, D.G.C. 1982. Competitive foraging in mallards: 'Ideal free' ducks. Animal Behaviour 30:575-584.

Håland, A. 1983. Home-range use and spacing in mallard *Anas platyrhynchos* broods. Ornis Scandinavica 14:24-35.

Hodder, K.H., Kenward, R.E., Walls, S.S., and Clarke, R.T. 1998. Estimating core ranges: a comparison of techniques using the common buzzard. Journal of Raptor Research 32:82-89.

Jiguet, F., Arroyo, B., and Bretagnolle, V. 2000. Lek mating systems: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. Behavioral Process 51:63-82.

Jorde, D.G., Krapu, G.L., and Crawford, R.D. 1983. Feeding ecology of mallards wintering in Nebraska. Journal of Wildlife Management 47:1044-1053.

Jorde, D.G., Krapu, G.L., Crawford, R.D., and Hay, M.A. 1984. Effects of weather on habitat selection and behavior of mallards wintering in Nebraska. Condor 86:258-265.

Kear, J. 2005. Introduction. In: Kear J (ed) Ducks, Geese and Swans: 5-13. Oxford University press, Oxford.

Kenward, R.E. 2001a. A manual for wildlife radio tagging. Academic Press, London.

Kenward, R.E. 2001b. Historical and practical perspectives. Pages 3-12 *in* Radio tracking and animal populations. (J.J. Millspaugh and J.M. Marzluff, Eds.). Academic Press, San Diego

Kenward, R.E., Clarke, R.T., Hodder, K.H., and Walls, S.S. 2001. Density and linkage estimators of home-range: nearest-neighbor clustering defines multinuclear cores. Ecology 82:1905-1920.

Kenward, R. E, South, A. B., and Walls, S. S. 2003. Ranges6 v1.2 : For the analysis of tracking and location data. Online manual. Anatrack Ltd. Wareham, United Kingdom.

Kernohan,B.J., Gitzen,R.A., and Millspaugh,J.J. 2001. Analysis of animal space use and movements. Pages 125-166 *in* Radio tracking and animal populations. (J.J. Millspaugh and J.M. Marzluff, Eds.). Academic Press, San Diego

Kramer, D.L. and Chapman, M.R. 1999. Implications of fish home-range size and relocation for marine reserve function. Environmental Biology of Fishes 55:65-79

Lindstedt, S.L., Miller, B.J., and Burskirk, S.W. 1986. Home-range, time, and body size in mammals. Ecology 67:413-418.

Longcore, J.R. and Gibbs, J.P. 1988. Distribution and numbers of American Black ducks among the Maine coast during the severe winter of 1980-1981. Pages 377-389 *in* Waterfowl in winter (M.W. Weller, Ed.). University of Minnesota Press, Mineapolis.

Mace, G.M. and Harvey, P.H. 1983. Energetic constraints on home-range size. American Naturalist 121:120-132.

Mace, G.M., Harvey, P.H., and Clutton-Brock, T. 1983. Vertebrate home-range size and energetic requirements. Pages 32-53 i*n* The ecology of animal movement (I.R. Swingland and P.J. Greenwood Eds.). Oxford, Clarendon.

Mack, G.G., Clark, R.G., and Howerter, D.W. 2003. Size and habitat composition of female mallard home-ranges in the prairie-parkland region of Canada. Canadian Journal of Zoology 81:1454-1461.

Mack, G.G. and Clark, R.G. 2006. Home-range characteristics, age, body size,

and breeding performance of female mallards (*Anas platyrhynchos*). Auk 123:467-474.

Madge, S. and Burn, H. 1988. Wildfowl. An identification guide to the ducks, geese and swans of the world. Kent, United Kingdom.

Madsen, J. 1998a. Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. I. Baseline assessment of the disturbance effects of recreational activities. Journal of Applied Ecology 35:386-397.

Madsen, J. 1998b. Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. Journal of Applied Ecology 35:398-417.

Mathevet, R. and Tamisier, A. 2002. Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). Biodiversity and Conservation 11:509-519.

McLoughlin, P.D., Ferguson, S.H., and Messier, F. 2000. Intraspecific variation in home-range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. Evolutionary Ecology 14:39-60.

McNeil, R., Drapeau, P., and Goss-Custard, J.D. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. Biological Reviews 67:381-419.

Mondain-Monval, J-Y. and Girard, O. 2000. Le canard colvert, la sarcelle & autres canards de surface. Pages 124-132 *in* Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 1998/1999. (Landry, P. & Migot, P. Eds.). Faune Sauvage Cahiers Techniques, Paris.

Nudds, T.D., and Ankney, C.D. 1982. Ecological correlates of territory and home range size in North American dabbling ducks. Wildfowl 33:58–62.

Owen, M. and Cook, W.A. 1977. Variations in body weight, wing length and condition of Mallard Anas platyrhynchos and their relationship to environmental changes. Journal of Zoology 183:377-395.

Pietz, P.J., Brandt, D.A., Krapu, G.L., and Buhl, D.A. 1995. Modified transmitter attachment method for adult ducks. Journal of Field Ornithology 66:408-417.

Pietz, P.J., Krapu, G.L., Brandt, D.A., and Cox, R.R. 2003. Factors affecting gadwall brood and duckling survival in Prairie Pothole landscapes. Journal of Wildlife Management 67:564-575.

Pinheiro,J.C. and Bates,D.M. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer-Verlag, New York.

Poisbleau, M., Fritz, H., Guillemain, M., and Lacroix, A. 2005. Testosterone and linear social dominance status in captive male dabbling ducks in winter. Ethology 111:493-509.

Powell, R.P. 2000. Animal home-ranges and territories and home-range estimators. Pages 65-110 *in* Research techniques in animal ecology: controversies and consequenses (L. Boitani and T.K. Fuller Eds.). Columbia University Press.

Redpath, S.M. 1995. Habitat fragmentation and the individual: tawny owls *Strix aluco* in woodland patches. Ecology 64:652-661.

Ridgill, S. C. and Fox, A. D. 1900. Cold Weather Movements of Waterfowl in Western Europe. IWRB Special Publication 13. Slimbridge, United Kingdom.

Rolando, A. 2002. On the ecology of home-range in birds. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 57:53-73.

Rousselot, J.C. and Trollet, R. 1991. Critères de détermination du sexe et de l'âge des canards. Office National de la Chasse, Paris.

Rotella, J.J. and Ratti, J.T. 1992. Mallard brood movements and wetland selection in southwestern Manitoba. Journal of Wildlife Management 56:508-515.

Schoener, T.W. 1968. Sizes and feeding territories among birds. Ecology 49:123-141.

Schoener, T.W. 1981. An empirical based estimate of home-range. Theoretical Population Biology 20:281-325.

Schoener, T.W. 1983. Simple-models of optimal feeding-territory size - A reconciliation. American Naturalist 121:608-629.

Scott, D.A. and Rose, P.M. 1996. Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia. Publ. No 41. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.

Seddon, P. J. and Maloney, R. F. 2004. Tracking wildlife radio-tag signals by light fixed-wing aircraft. 30, 1-23. Wellington, Department of Conservation. *Department of Conservation Technical Series*.

Sinclair, A.R.E. 1983. The function of distance movements in vertebrates. Pages 240-258 *in* The ecology of animal movement (I.R. Swingland and P.J. Greenwood Eds.). Oxford University Press, Oxford.

Swihart, R.K. and Slade, N.A. 1985. Testing for independence of observations in animal movements. Ecology 66:1176-1184.

Tamisier, A. 1976. Diurnal activities of Green-winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. Wildfowl 27:19-32.

Tamisier, A. and Tamisier, M.-C. 1981. L'existence d' unités Fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la biotélémétrie. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 35:563-579.

Tamisier, A., Allouche, L., Aubry, F., and Dehorter, O. 1995. Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. Wildfowl 46:76-88.

Tamisier, A. and Dehorter, O. 1999. Camargue, canards et foulques. Centre Ornithologique du Gard, Nîmes, France.

Thomas, G.J. 1982. Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. Journal of Zoology 197:131-172.

Venables, W. N. and Ripley, B. D. 2002. Modern Applied Statistics with S. Second Edition. Springer-Verlag, New York.

Walls, S.S. and Kenward, R.E. 1995. Movements of radio tagged buzzards Buteo buteo in their first year. Ibis 137:177-182.

Walls, S.S., Mañosa, S., Fuller, R.M., Hodder, K.H., and Kenward, R.E. 1999. Is early dispersal enterprise or exile? Evidence from radio-tagged Buzzards. Journal of Avian Biology 30:407-415.

Webb, J.K. and Shine, R. 1997. A field study of spatial ecology and movements of a threatened snake species, Hoplocephalus bungaroides. Biological Conservation 82:203-217.

White, G.C. and Garrott, R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, San Diego, CA.

Les ressources alimentaires

Mesurer la fonctionnalité des milieux

Les canards hivernants dans la Réserve naturelle de Chérine sont dépendants des espaces périphériques à la Réserve. Quelle est la nature précise de cette dépendance ? Comment optimiser la fonctionnalité de la Réserve sur la base de cette dépendance ? Ces deux questions constituent le cœur d'une étude confiée au CNRS de Chizé pour une durée de trois ans. Inscrit dans le cadre de la biologie de la conservation, ce programme scientifique porte plus particulièrement sur la description de l'utilisation spatio-temporelle des habitats, protégés ou non, par différentes espèces d'oiseaux.

© MT Cazal

Située au cœur de la Brenne, la Réserve naturelle de Chérine compte à peine 145 hectares. Cette taille modeste explique pourquoi les espèces d'oiseaux qu'elle vise à conserver dépendent en partie du fonctionnement hydraulique, mais aussi écologique, des espaces périphériques à la Réserve. La question est alors de savoir quelles conditions il faut réunir pour que les espaces protégés remplissent véritablement leur rôle conservatoire. Et, entre autres (c'est ce que nous verrons ici), quel est l'impact des ressources alimentaires dans la fonctionnalité des milieux.

Pour y répondre, nous nous sommes intéressés à la population de canards hivernant en Brenne. Nous voulions comprendre comment, présents de jour sur les sites protégés, ces canards utilisent leur environnement, notamment de nuit. En effet, très étudiés en France pendant la période hivernale, ces oiseaux ont la particularité de changer d'habitat entre le jour et la nuit (période durant laquelle ils se nourrissent). Cependant, comprendre la répartition de ces canards nécessite la prise en compte des différents facteurs pouvant réguler leurs populations. Deux, parmi eux, sont particulièrement pertinents : les perturbations (le plus souvent d'origine anthropique) et les ressources alimentaires.

L'étude prend en compte ces facteurs, cependant, ici, nous nous focaliserons sur l'effet des ressources alimentaires quant à l'utilisation de l'espace par les canards. Nous avons comparé deux sites protégés en Brenne : d'une part la Réserve naturelle de Chérine (145 ha), d'autre part le Domaine du Plessis (200 ha), géré par la Fédération départementale des chasseurs de l'Indre. Ces deux sites, sur lesquels les canards ne sont pas chassés, diffèrent principalement par leur mode de gestion puisque la fédération pratique un agrainage important (en blé principalement : environ cinq tonnes par hiver) en vue de fidéliser une population de canards en hiver. Cette situation nous permet de tester directement l'effet de la nourriture additive sur le comportement des canards hivernants, à travers un « dispositif expérimental » dans lequel la Réserve de Chérine joue le rôle de témoin par rapport au Domaine du Plessis où le niveau des ressources est modifié.

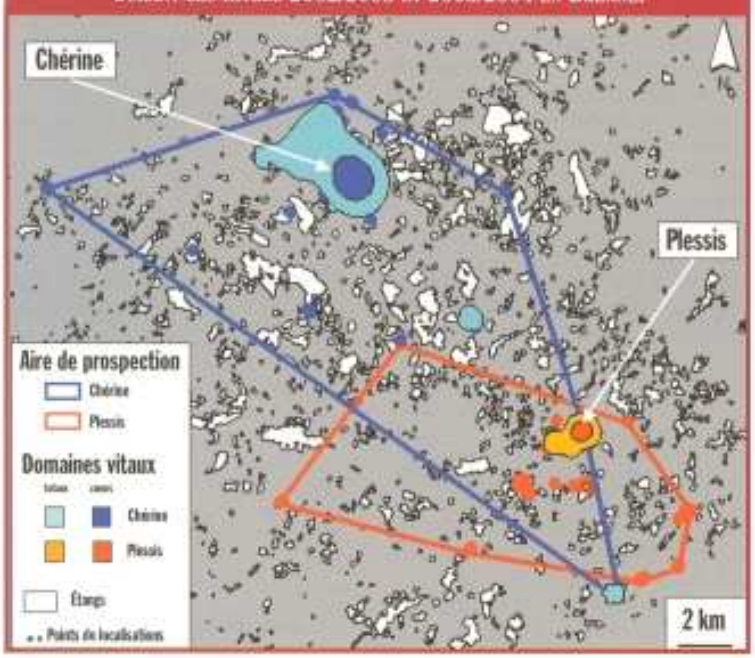
Méthodologie

L'ensemble de l'étude s'est déroulé en Brenne durant deux hivers consécutifs (2002-2003 et 2003-2004). La Brenne est une région du Centre de la France d'environ 100 000 ha, caractérisée par la présence de 2 237 étangs couvrant 8 288 ha d'eau. Ces étangs, à vocation piscicole, sont tous d'origine artificielle, édifiés pour les premiers d'entre eux dès le 11e siècle. En hiver, les canards ont un mode d'occupation particulier de l'espace. En effet, de jour ils se regroupent en grand nombre sur des sites tranquilles : les remises. Remises qu'ils quittent au crépuscule pour s'alimenter la nuit en petit nombre sur des sites en périphérie.

L'utilisation de l'espace par les canards sur les deux sites a été étudiée par suivi télémétrique. Nous nous sommes focalisés sur les espèces de canards de surface les plus abondantes en hiver : canard colvert et sarcelle d'hiver. Nous avons ainsi équipé 31 canards colverts (11 au Plessis et 20 sur Chérine) et 13 sarcelles d'hiver (8 au Plessis et 5 sur Chérine) à l'aide d'émetteurs VHF. Les oiseaux sont localisés par prospection terrestre et aérienne. Les localisations (de jour et de nuit) permettent de calculer le domaine vital des différents individus équipés (cf. figure 1).

FIGURE 1

DOMAINES VITAUX DES CANARDS COLVERTS ET DES SARCELLES D'HIVER DURANT LES HIVERS 2002/2003 ET 2003/2004 EN BRENNE.



canards

© Jacques Trotignon

CANARDS SUR GEL.

>>> Centre d'Études Biologiques de Chizé
Pierre Legagneux
Mél : legagneux@cebc.cnrs.fr

>>> Réserve Naturelle de Chérine
Maison de la Nature
36 290 Saint-Michel-en-Brenne

Afin de pouvoir comparer les ressources disponibles (naturelles et artificielles) sur les deux sites, celles-ci ont été mesurées par échantillonnages sur les étangs.

La quantification des ressources naturelles (graines présentes dans le sédiment) a été réalisée à l'aide de carottages dans la vase des étangs. Ces prélèvements sont ensuite tamisés, triés sous loupe binoculaire et les différentes espèces de graines rencontrées sont déterminées. Les graines représentent 95 % de l'alimentation des canards en hiver et ne sont pas renouvelées (pas de germination possible). Les prélèvements sont réalisés au début et à la fin de l'hiver afin d'estimer la diminution des ressources sur les étangs des deux sites.

Les canards s'adaptent

Les résultats obtenus indiquent une utilisation contrastée de l'espace sur nos deux sites d'étude : la carte 1 montre des aires maximales de prospection deux fois plus importantes pour les individus de Chérine (15647 ha contre 7692 ha au Plessis). Les domaines vitaux sont eux aussi plus importants (4 à 5 fois plus) chez les colverts et les sarcelles de Chérine que sur le Plessis.

En ce qui concerne le niveau des ressources, la figure 2 montre d'une part que la Réserve naturelle de Chérine dispose d'un stock de graines naturelles plus important (probablement dû à l'assec estival pratiqué en 2001) et, d'autre part, que les ressources de Chérine diminuent de 50 % alors que celles du Plessis restent constantes au cours de l'hiver (- 7 %). Ces deux résultats illustrent bien l'importance des ressources dans l'exploitation de l'espace par les individus équipés d'émetteurs.

Notre étude suggère que les canards s'adaptent rapidement aux niveaux des ressources présentes sur leurs sites d'hivernage. Les domaines vitaux que nous avons calculés ont des surfaces plus faibles pour les canards équipés sur le Domaine du Plessis que pour les canards de Chérine. Les canards sont des oiseaux migrateurs qui vont devoir prospecter leur environnement afin d'évaluer le niveau des ressources existant. Si les ressources disponibles sur le site de remise, ou à proximité, sont suffisantes pour nourrir l'ensemble des individus présents, les canards vont ajuster leurs comportements en réduisant leurs déplacements (cas du Plessis). En revanche si les ressources se révèlent insuffisantes, les coûts liés à une exploration plus importante en périphérie pourraient potentiellement s'avérer dangereux pour leur survie (prospection sur des sites chassés par exemple).

Discussion

L'évaluation des ressources naturelles présentes sur les deux sites nous renseigne sur deux points importants :

- on note tout d'abord que l'absence de diminution des ressources naturelles sur le Plessis traduit le fait que les oiseaux se nourrissent principalement de blé ajouté sur les étangs. Ceci suggère une préférence alimentaire pour les graines cultivées offrant un meilleur rendement énergétique et une meilleure digestibilité. L'agrainage étant pratiqué sur des points fixes, le coût (la dépense énergétique et le risque) lié à la recherche alimentaire est quasiment nul. Cette hypothèse est d'ailleurs confortée par l'étude du régime alimentaire des canards tués à la chasse : l'agrainage pratiqué sur les différents étangs de la Brenne correspond pour moitié à la biomasse sèche retrouvée dans les contenus stomacaux ;
- mais par ailleurs, on peut s'interroger sur un éventuel effet « pervers » des Réserves. Sur la Réserve de Chérine, la diminution importante des graines montre qu'en fin de saison, les canards ne trouvent plus de ressources suffisantes. Dès l'arrêt de la chasse, fin janvier 2004, plus aucun canard équipé n'est repéré sur Chérine alors que sur le Domaine du Plessis, les oiseaux continuent de fréquenter le site toujours agrainé.

De jour, les canards se concentrent sur des remises qui leur garantissent la sécurité. Mais cette concentration induit une diminution des ressources alimentaires qui les oblige à trouver leur nourriture en périphérie de la Réserve et notamment sur les sites chassés.

En conclusion, cette étude souligne l'étroite connexion qui existe entre les différents étangs, ceux en Réserve comme ceux qui les jouxtent, en fonction de leurs caractéristiques trophiques mais aussi de leur niveau de protection. Les canards ajustent leurs comportements rapidement afin de trouver des sites présentant une meilleure profitabilité immédiate. Du point de vue du gestionnaire, ces résultats sont importants et doivent être pris en compte : pour les canards, une gestion optimisée doit relever non seulement de la tranquillité des individus sur les sites de remise, mais aussi de la disponibilité alimentaire et des distances qui séparent les sites de remise et les sites d'alimentation lorsque les ressources sont épuisées sur les sites protégés. ■

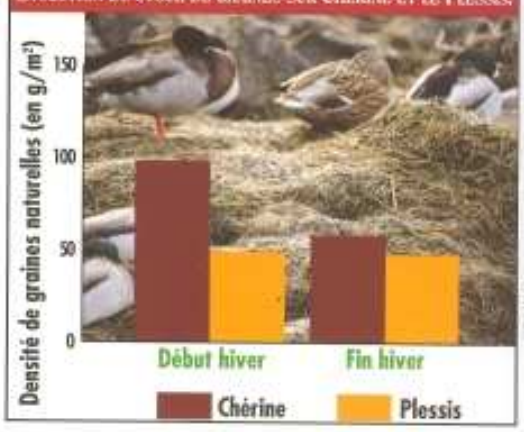
Pierre Legagneux - Franck Latraube - Vincent Bretagnolle
Centre d'Études biologiques de Chizé

Jacques Trotignon
Réserve naturelle de Chérine

Cette étude a été réalisée en partenariat avec la Fédération des chasseurs de l'Indre, la Réserve naturelle de Chérine ; WWF France et la Région Centre ont financé ce programme.

FIGURE 2

ÉVOLUTION DU STOCK DE GRAINES SUR CHÉRINE ET LE PLESSIS.



Assessing the proximate drivers of emigration: a case-study with captive-raised mallard

Pierre Legagneux[1,2], Pablo Inchausti[1], François Bourguemestre[3], Franck Latraube[4], Vincent Bretagnolle[1]

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[2] DEPE - CNRS UPR 9010 23 rue Becquerel F -67087 Strasbourg Cedex 2, France
[3]Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre 46 Bd du Moulin Neuf F-36001 Châteauroux Cedex, France
[4] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage 53 Rue Russeil F-44 000 Nantes, France

Submitted manuscript

Abstract Factors influencing emigration were studied on juvenile mallard (*Anas platyrhynchos*) released for hunting and recovered in Brenne lakes, Central-West France, from 2002 to 2005. Since Brenne is composed of a mosaic of lakes, emigrating individuals were defined as birds leaving the lake of release, thus eliminating arbitrary decisions about minimum distance moved when defining emigrating individuals. We tested whether emigration was driven either by intraspecific competition or resulted from hunting avoidance. We incorporated covariates (sex, age, year, body condition, hunting pressure, cohort size at a release event and the size of the released lake) in a multistate recovery modelling approach. The high recovery rate (35% from more than 3 700 banded mallard in Brenne) allowed testing a set of predictions formulated from competing hypotheses based on the avoidance of intraspecific competition or hunting pressure. The whole set of covariates was kept to explain the juvenile mallard emigration rate. This emigration rate increased over time. The first month of the hunting season represented 68.2% of the recoveries and mostly corresponded to mallard killed on site. Neither sex nor year had effect on the emigration probability. We found that the emigration rate was negatively related to the cohort size and positively related to the lake size. Emigration probability from the released lake was 2.2 times higher for individuals in poor compared to those in good body condition (age-corrected body mass). The latter covariate explained the highest proportion of deviance (31.9 %) amongst all covariates included in the analyses. Results support the hypothesis that hunting pressure affects emigration patterns (hunting pressure was positively related to emigration rate and on site mortality). They also suggest that body condition acquired during the early growth play a role in emigrating decision.

Keywords *Anas platyrhynchos*, body condition, dispersal, hunting pressure, multistate recovery models

Dispersal is a keystone process in both population dynamics and evolutionary ecology (Johnson & Gaines 1990; Clobert *et al.* 2001). Determining the costs and benefits of dispersal is essential to understand both its evolutionary causes (Morris 1987; Bélichon, Clobert & Massot 1996; Gandon & Michalakis 2001) and its consequences for spatial population dynamics (Ims & Yoccoz 1997; Hanski 2001). Both in the context of evolutionary and applied ecology there is a strong need to better understand the proximate and ultimate causes of dispersal in fragmented

populations of threatened as well as managed species (Kokko & López-Sepulcre 2006).

Dispersal behaviour has been separated into three consecutive phases (emigration, transience and settlement) whose duration and extent varies enormously within and between species and that are often subject to different selection pressure (Greenwood 1980; Ims & Yoccoz 1997). Emigration, the behavioural decision of departing from the natal habitat, may be triggered by different ecological processes that rarely operate in isolation of one another (Lidicker & Stenseth 1992; Gandon & Michalakis 2001). Among the processes known to promote emigration are competition avoidance (be it due to strong social interactions: Ekman, Eggers & Griesser 2002; Gerlach 1998, or resource depletion: Matthysen 2005; Lambin, Aars & Piertney 2001), small size or low quality of the natal habitat (Lin & Batzli 2004), inbreeding avoidance (Lambin 1994), high predation pressure (Weisser, Braendle & Minoretti 1999; Doligez & Clobert 2003; Yoder, Marschall & Swanson 2004; but see Woodward & Hildrew 2002), high prevalence of parasites (reviews in Boulinier, McCoy & Sorci 2001; Van Baalen & Hochberg 2001), poor (Ekman et al. 2002; Barbraud, Jonhson & Bertault 2003) or good body condition (Ferrer 1993; Nunes & Holekamp 1996; O'Rian, Jarvis & Faulkes 1996; van der Jeugd 2001; Barbraud et al. 2003).

Despite the importance of providing robust quantitative demographic and movement estimates of populations inhabiting fragmented landscapes, few studies have empirically and simultaneously assessed the importance of several ecological drivers of emigration (Hanski 2001; Doligez & Clobert 2003; Blums *et al.* 2003). This lack of knowledge is particularly acute for vertebrates and it is mainly due to the logistic difficulties of setting up relevant experimental manipulations (i.e. altering predation pressure, resource abundance or the intensity of competition) and of marking and following individuals (as a means of estimating their survival and/or reproductive success) over relevant spatial scales (Doncaster *et al.* 1997; Doligez & Clobert 2003) and under natural conditions. Moreover, classifying an individual movement as dispersal requires to some extent defining either discrete habitat patches or a minimum displacement distance in the field, which, at a large spatial scales, often involves arbitrary decisions. Alternatively, ecologists have carried out experimental manipulations in laboratory or field enclosures but these are mainly suitable for small-bodied species (e.g. Lin & Batzli 2004; Le Galliard, Ferrière & Colbert 2005; Andreassen & Gundersen 2006), and generality of their findings remains to be validated under natural conditions.

Here we assess the importance of hunting pressure (that include both "predation" risk and disturbance), intraspecific competition, body condition and habitat size, on the emigrating behaviour of wintering mallard (*Anas platyrhynchos*). We take advantage of a quasi-experimental situation by using hunting recoveries of captive-raised mallard that were released as ducklings (see details below). Since mortality through harvesting is equivalent to mortality through predation in its effect on prey populations, wildfowlers can be viewed as predators for ducks in our system. The information available is where and when an individual was retrieved by hunters, the main "predator" of wintering ducks in our study site. Because ducks are released before the start of hunting season on many different lakes, they may emigrate from the released habitat before and/or during the hunting season.

HYPOTHESIS AND PREDICTIONS

Hypothesis 1

If emigrating behaviour is induced by avoidance of intra-specific competition,

then emigration rates should increase with higher local abundance and/or smaller lake. In our study site, owners and hunters add large quantities of wheat grain throughout the hunting season to keep ducks on the released lake. This management practice may enhance behavioural interference (Sutherland 1983). We therefore expect to find contrasted emigration rates according to the social status of individuals: those having better body condition would support strong competition for resources and thus have a lower emigration rate than those in poor body condition (Ens & Goss-Custard 1984; Sutherland 1996).

Hypothesis 2

If emigrating behaviour is a response to strong hunting pressure, emigration rate should increase with hunting pressure and decrease in lakes having large release cohorts and/or being of large size. If individuals in poor body condition initiate compensatory foraging and/or risk-prone behaviours (i.e. state-dependent risk taking; McNamara & Houston 1987, 1990; Lima 1998), there should be a negative relation between body condition and emigration rate.

MATERIALS AND METHODS

Study area and species

The study was conducted between 2002 and 2005 in Brenne (central France, 46°46' N, 01°10'E; Fig. 1), a 80,000 Ha area entirely dedicated to fish farming and wildfowling that is covered by forests, wet meadows and more than 2000 lakes constituting a patchy network (Trotignon & Williams 1987). Mallard comprise at least one-half of the 10,000-20,000 individuals of the eight duck species that winter there (counts were done in January, FB unpublished data), and it is the main game species where about 48,000 individuals are harvested yearly in Brenne (total bag for France in 1998-1999 was 1.5 million; Mondain-Monval & Girard 2000) during the hunting season lasting from 1st September to 31st January. Sustaining high annual harvesting rates of mallard in Brenne is possible because of the release of 30,000-50,000 captive-raised mallard each summer before the hunting season.

Banding, recoveries and ecological covariates

We banded 3733 captive-raised mallard in 32 release lakes between 2002 and 2004 with metal rings from the Museum National d'Histoire Naturelle (Paris). Hence, we were able to keep track of recoveries of dead individuals away from Brenne through the French national ringing scheme. Within the Brenne area, we established a network with hunters associated to the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre and the Association des Chasseurs de Gibiers d'Eau de l'Indre that allowed us having a particularly high recovery rate (35%; see below) of banded birds over a large area (80,000 Ha) and to know the precise date of death of 1314 recovered by hunters on 125 lakes in Brenne. The number of recovered individuals was collated at monthly intervals (Table 1) and, unlike other recovery analyses where releases events and cumulate recoveries defined a yearly time step (e.g. Brownie *et al.* 1985), we used the month as the time step in our recovery analyses. We assumed that the recovery rate was similar in all lakes in Brenne over the study period. Thus, by knowing the release and death dates we coded individual histories with a monthly resolution for each hunting season. All analyses will be at the level of the entire study site rather than at the level of single lakes due to of important variation amongst lakes in the cumulated number of ducklings released (Table 1) and the small number of exchanges between any pair of lakes would prevent model fitting (Fig. 1).

Table 1: Number of released and recovered mallard in Brenne between 2002 and 2004 by sex and year, and summary statistics (mean, SD and range) of the covariates used to explain the variation in the state transition probabilities.

	Releases		Recoveries						Not recovered
			2002		**2003**		**2004**		
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
2002	891	763	237	271	18	13	10	2	1103
2003	867	813			318	299	20	17	1026
2004	185	214					59	50	290

	Cohort size at each release event	**Body condition** corrected weight (g)	**Hunting pressure** # hunters per lake per month	**Lake area** Ha
Mean ± SE	86.8 ± 14.6	732.9 ± 2.8	27.6 ± 6.4	11.5 ± 2.0
Range	2 - 528	490 - 1209	2 - 120	1.65 - 45.69

We gathered data for five covariates related to the two hypotheses listed above that are likely to explain the observed variation in transition probabilities that can be classified into individual-level (sex, body condition at the moment of release) and cohort-level (hunting pressure, size of the release cohort and area of the release lake) covariates.

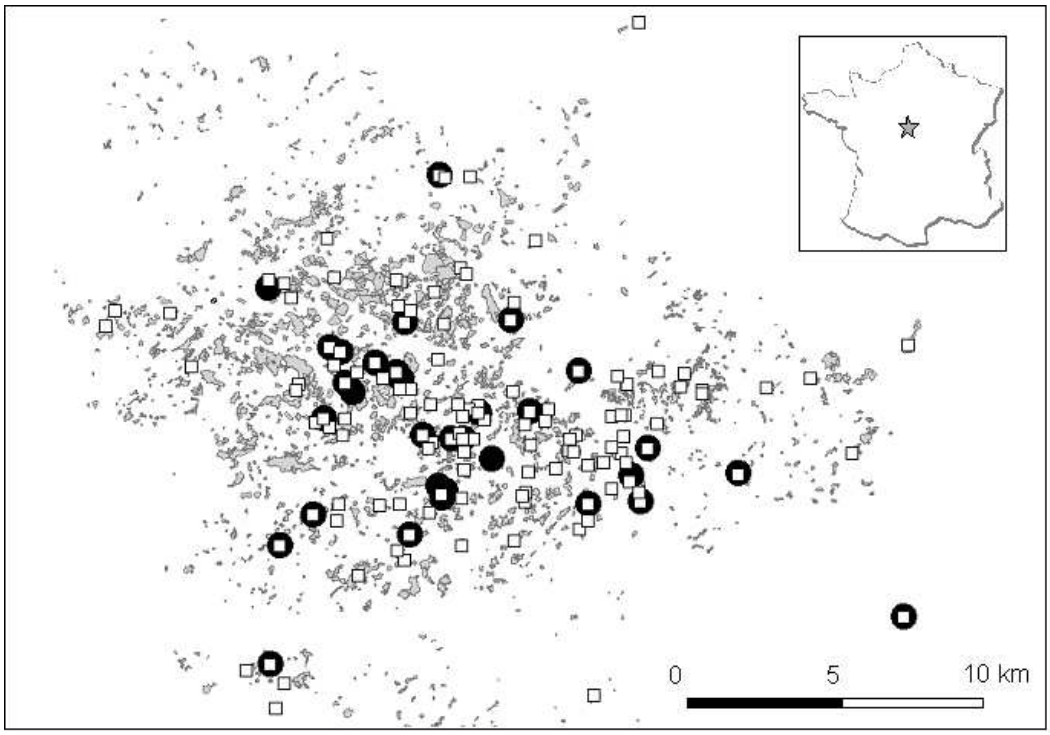


Figure 1: The lakes in Brenne (in grey) (46°46' N, 01°10'E), central France, showing the release and recovery sites of captive-raised mallard in 2002-2004 as black circles and white squares, respectively.

For each hunting season, the cohort size was defined as the number of mallard released in each lake over the summer.

i) Body condition:

Because captive-raised juveniles were non-flying birds that had not reached their definitive size at the time of release, we did not use the residuals of body mass corrected for structural size as the index of body condition as it has been previously used for adult mallard (e.g. Hepp *et al.* 1986; Haramis *et al.* 1986; Dufour, Ankney & Weatherhead 1993). Instead, we characterised individual body condition by the residuals of the body weight corrected by age (in days) obtained after separately fitting the sex-specific logistic regressions obtained by Lokemoen, Johnson & Sharp (1990) for mallard. Positive values indicate high quality individuals that were heavier than average for their age at the moment of release.

ii) Hunting pressure estimation:

Since hunters pay access fees to single lakes for the entire hunting season in Brenne, we assumed that the cumulate number of hunters present at each lake was a good estimate of the relative hunting pressure among lakes. This information, obtained from questionnaires specifically sent to lake owners wherein ducks were both marked and recovered (10% of the 4,000-4,500 hunters per year in Brenne) at the end of the hunting season by the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre, was available for all of the 32 release lakes and for 57 of the 95 recovery lakes where bag recoveries occurred between Sept 2002-Jan 2004 outside the release lakes. No recoveries were returned for two release lakes.

iii) Cohort and lake size:

The banding and recovery dataset was joined to the digitalized map (Geographic Information System ArcView 3.2, Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, U.S.A.) of the lakes of Brenne. We extracted the cohort size and the area (Ha) for each lake.

Statistical models

Because to our knowledge no existing general framework allows analysing multi-site recovery data, we formulated a multistate capture–recapture model (Hestbeck, Nichols & Malecki 1991; Williams Nichols & Conroy 2002) to simultaneously estimate apparent survival (φ), state transition (ψ), and recovery probabilities (p) of banded and released individuals over space and time. The goal of this analysis was to investigate the relative importance of different covariates related to our two hypotheses on mallard emigrating behaviour. We defined three mutually exclusive states in our model: alive (A), killed at either the release lake (B) or at a different lake (C). Therefore, the transitions $\psi_{A\rightarrow B}$ and $\psi_{A\rightarrow C}$ denote the monthly mortality rates at either the release site or elsewhere in Brenne and $\psi_{A\rightarrow A}$ is by definition the survival probability at the release site. As customary in recovery analyses, individuals can only be seen during the release and once they are recovered. Based on these state definitions, we fixed the values of those transitions that were either impossible ($\psi_{B\rightarrow A} = \psi_{B\rightarrow C} = \psi_{C\rightarrow B} = \psi_{C\rightarrow A}=0$; $p_A=0$; $\varphi_B=\varphi_C=0$) or true by definition ($\varphi_A=1$) and focused on estimating the remaining parameters. Our multi-state model made the customary assumption (Hestbeck *et al.* 1991; Williams *et al.* 2002) that the allowable state transitions took place at the end of each monthly interval such that departing individuals spent almost all of each time interval at the release lake and were killed on arrival at the lake of destination. Thus, while each monthly transition $\psi_{A\rightarrow C}$ actually involves three consecutive events (surviving at the release lake, quitting this site and being killed on arrival at the lake of destination), hereafter we will call and interpret $\psi_{A\rightarrow C}$ as an emigration

probability, and $\psi_{A \rightarrow B}$ as probability of remaining on the release site based on the customary assumption of multi-state models that state transitions occur towards the end of each monthly time interval.

The statistical analyses of recoveries proceeded in two stages. First, we searched for a parsimonious description of recoveries and state transitions (hereafter, the basic model) over time, and later incorporated the covariates and their interactions to explain and model the estimated transition rates at the individual level. In seeking the basic model, we built a set of *a priori* biologically relevant models including combinations of age (juveniles and adults; the latter defined as individuals older than one year that survive after the first year of release), sex and time (either constant or including monthly variation both within and between hunting seasons) for each of these two parameters. We used the AICc criterion (corrected for sample size; Burnham & Anderson 1998) to select the model providing the most parsimonious description of the data and used the criterion ΔAICc <2 (the difference between the AICc of a model and that of the model with the lowest AICc; Lebreton *et al.* 1992; Burham & Anderson 1998) to distinguish among candidate models. All models with and without covariates were analysed using program MARK version 4.3 (White & Burnham 1999) using the logit and the multinomial logit link functions for the recovery probabilities and the state transition probabilities, respectively (Cooch & White 2005). Before selecting the basic model, because existing tests for multistate models (i.e. Pradel, Wintrebert & Jimenez 2003; Choquet *et al.* 2005) cannot be applied to data having absorbing states, we estimated by bootstrap the index of over-dispersion (or extra multinomial variation; Lebreton *et al.* 1992) of the most complex among the set of predefined models and used it to correct the values of AICc when selecting the basic model (QAICc).

Once the basic model was established, we built an exhaustive set of covariate models combining the single effects of individual standardised covariates and their interactions for both juvenile state transitions. The fitted models explored the extent to which each state transition probability could be explained by the individual covariates and/or their interactions by including them in the following linear logistic function: logit ψ = log (ψ/1- ψ)= $\alpha + \beta_i * covar_i + \beta_{i+1} * covar_i + \ldots + \beta_i * (covar_{i*} \ covar_{i+1})$, where ψ is a state transition probability, α is the intercept, β_i and γ_i are the slope for either an individual covariate i or an interaction between two covariates (denoted as $covar_i * covar_{i+1}$) and i is the number of covariates in the model. We used the analysis of deviance to obtain an R^2-like measure of the best model including covariates (Skalski, Hoffmann & Smith 1993):

V = [deviance (constant model) – deviance (covariate model)] / [deviance(constant model) – deviance(time-dependent model)]

and to estimate the percentage of deviance explained by each covariate. The sign, magnitude and statistical significance of the each slope were used to test each individual covariate and their interactions on each state transition (i.e. $\psi_{A \rightarrow B}$ and $\psi_{A \rightarrow C}$).

RESULTS

We found that 35.2 % of the 3733 individuals released between 2002 and 2004 were recovered in Brenne, and that 24.1 % of those killed were recovered in a location other than the release lake (Fig.1, Table 1) and only 0.4 % of the banded birds were recovered outside Brenne. Overall, 93.9 % of recoveries corresponded to the releases on the same year. The high recovery rate over the study period together with the very low number of recoveries outside the study area where wetland habitats are largely absent, suggest that this study provides a reasonably

accurate picture of the spatial movements of mallard in our study site and at the regional level. Emigrating individuals travelled on average 6.02 km (SE=0.54, N=316) from the release lake.

Selection of the basic model:

The basic model (Table 2) divided years into three periods (September, Oct-Jan and the rest of the year), considered an age-stratification between juvenile (year of release) and adults (subsequent years), and had recovery probabilities differing among years. Models containing other sex- and age-specific stratification of the recovery and state transition probabilities had lower empirical support than the basic model as indicated by the QAICc criterion (Table 2). Structuring the hunting season into two periods (Sept and Oct-Jan) is in accordance with the changes in hunting pressure since September is the month with the strongest hunting pressure in Brenne (when 68.2% of all recoveries occurred; unpublished data). The parameter estimates for the basic model are shown in Fig. 2. The probability of emigrating increased with time since it was greater in Oct-Jan than in September for the juveniles and also since the adult $\psi_{A\rightarrow C}$ was greater than the juvenile $\psi_{A\rightarrow C}$ while the reverse pattern occurred for the probability of remaining in the release site ($\psi_{A\rightarrow B}$) (Fig. 2A, 2B). There was no significant variation in either $\psi_{A\rightarrow B}$ or $\psi_{A\rightarrow C}$ among years since the basic model did not include yearly changes in these rates (Table 2).

Adding covariates to the basic model

The most parsimonious model having covariates (hereafter "the covariate model") included body condition, area of the release lake, hunting pressure, cohort size, and the interaction between the last two covariates for juvenile transitions, and no covariates for adult transitions (Table 3; Fig. 2).

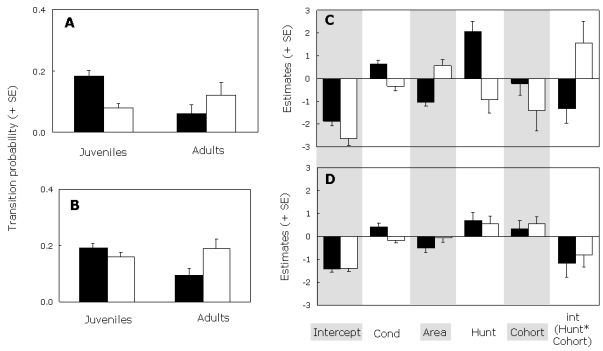


Figure 2: Parameter values for the most parsimonious models showed in bold in tables 2 and 3. In white are shown the emigration probabilities while in black are shown the probabilities of remaining at the release site. The transition probability for the "basic model" (see text for details) without covariates for the months of September (A) and Oct-January (B). Intercept and slopes (and their SE) for the "covariate model" for the months of September (C) and Oct-January (D) for juveniles mallard released in Brenne. These parameter estimates were used to generate the predicted curves shown in Figures 3 and 4. All covariates were standardized prior to the analyses.

While the first three models of Table 3 are statistically undistinguishable (ΔQAICc < 2), we selected the best model to test our predictions because the slopes for the interaction (hunting pressure*body condition) were not statistically significant (data not shown) for any of the transitions, whereas the interaction (hunting pressure*cohort size) was statistically significant for one-half of the transitions. We think that the best (i.e. lowest QAICc) model of Table 3 offered the best compromise between interpretability of the results and parsimony among the best candidate models. This covariate model explained 27.7% of the deviance of the basic model (i.e. without covariates), and in decreasing order of importance, body condition, hunting pressure, area of the release lake, cohort size, and the interaction between hunting pressure and cohort size explained 31.9, 22.9, 16.8 and 16.3 and 12.3% of deviance of the covariate model.

Table 2: Set of multi-state models used to select the "basic model" that will be used to include ecological covariates for captive-raised and released mallard in Brenne between 2002 and 2004. Ψ and p are probabilities of state transition and of recovery probability per month. For each model are shown the QAICc (Akaike Information Criterion corrected for sample size divided by the over-dispersion index), ΔQAICc (difference between each model's QAICc and the model with the minimum QAICc), the number of parameters and QDeviance (deviance divided by the over-dispersion index estimated by bootstrap using the most complex model (indicated by †) and was equal to 2.13; see main text for details). The most parsimonious model selected is shown in bold. The set of models include combinations of age (juveniles and adults), sex (either males/females or all individuals), state (indicating that $\psi_{A\rightarrow B} \neq \psi_{A\rightarrow C}$; otherwise equal) and the temporal structure of the state transitions (either constant or with monthly variation over the hunting season). For all models, all state transitions of 2002 and 2003 occurring outside the hunting season were grouped as single transition and denoted as "betw. hunting seasons". For example, "Sept-Oct & others; betw. hunting seasons" denotes a model whose state transitions were estimated for three separate periods: (September and October), (November, December and January) and (January until next September). The sign "*" denotes that two or more factors were considered in interaction in the fitted structure of the state transition and recovery probabilities.

Model	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	# of parameters	QDeviance
P(year) Psi (Age*state) Sept & others; betw. hunting seasons	2365.43	0.00	0.830	13	155.01
P(year) Psi(sex*state) Sept-Oct Nov & others; betw. hunting seasons	2370.11	4.67	0.080	21	143.57
P(year) Psi(sex*state) Sept-Oct Nov & others; betw. hunting seasons	2371.77	6.34	0.035	23	141.20
P(year) Psi(sex*state) Sept-Oct & others; betw. hunting seasons	2372.89	7.46	0.020	23	142.32
P(year*sex) Psi(sex*state*year* age) Sept & others; betw. hunting seasons	2373.42	7.98	0.015	29	124.65
P(sex*year) Psi(sex*state*year* age) Sept-Oct-Nov & others; betw. hunting seasons	2375.64	10.20	0.005	22	147.09
P(sex*year) Psi(sex*state*year); betw. hunting seasons	2376.61	11.17	0.003	22	148.05
P(sex*year) Psi(sex*state*year*age) Sept-Oct & others; betw. hunting seasons	2376.72	11.29	0.003	22	148.17
P(sex*year) Psi(sex*state*age) Sept-Oct & others; betw. hunting seasons	2379.35	13.91	0.001	25	142.71
P(sex*year) Psi(sex*state*year* age) Sept-Oct-Nov & others; betw. hunting seasons	2383.00	17.57	0.000	25	146.37
P(sex*year) Psi(sex*month*state*year) **(†)**	2391.76	26.33	0.000	63	44.79
P(year) Psi(sex*state*year*age) Sept-Oct Nov & others; betw. hunting seasons	2391.83	26.40	0.000	30	132.92
P(sex*year) Psi(sex*state*year) Sept-Oct & others; betw. hunting seasons	2392.88	27.44	0.000	34	140.05
P(year) Psi(sex*state*year*age) Sept-Oct-Nov & others; betw. hunting seasons	2411.05	45.62	0.000	37	139.94
P(sex*year) Psi(sex*state*year*age) Sept-Oct Nov & others; betw. hunting seasons	2417.45	52.01	0.000	48	117.77
P(sex*year) Psi(sex*state*year*age) Sept-Oct & others; betw. hunting seasons	2427.80	62.36	0.000	50	126.07
P (state; constant over time) Psi (state; constant over time)	2448.86	83.42	0.000	3	258.50
P (sex*state; constant over time) Psi (sex*state; constant over time)	2453.10	87.67	0.000	7	254.73
P (sex; constant over time) Psi (sex; constant over time)	2531.61	166.18	0.000	4	339.25

Table 3: Set of multi-state models including ecological covariates: Body condition (Cond), Hunting pressure (Hunt), Cohort size (Cohort), Lake area (Area) and their possible interactions (int) included to explain transitions (i.e. $\psi_{A\rightarrow B}$ and $\psi_{A\rightarrow C}$) of captive-raised and released mallard in Brenne between 2002 and 2004. Since none covariates were retained to explain the adult state transition, the covariables that best explain the juvenile state transitions are presented. The structure of all models in these tables corresponds to the "basic model" shown in bold in Table 2.
Explanations about the ensemble of covariates models considered are given in the main text. The meaning table of headings is explained in the legend of Table 2 and in the main text. The most parsimonious models selected for predictions are shown in bold below.
Only a subset of all covariate models considered (those having a QAICc weight > 0.001) is shown below to illustrate the process of model selection.

Juveniles: set of covariates included in each model Adults: no covariates	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weight	Number of parameters	Qdeviance
Cond + Hunt + Cohort + Area + int (Hunt*Cohort)	2347.631	0.000	0.244	33	2331.43
Cond + Hunt + Cohort + Area + int (Cond*Hunt) + int (Hunt*Cohort)	2348.110	0.479	0.192	37	2329.93
Cond + Hunt + Cohort + Area	2349.071	1.440	0.119	29	2334.84
Cond + Hunt + Area	2352.580	4.949	0.021	25	2340.32
Cond + Hunt + Area+ int (Cond*Hunt)	2353.147	5.516	0.015	29	2338.92
Cond + Cohort + Area	2354.173	6.542	0.009	25	2341.92
Cond + Area	2354.975	7.343	0.006	21	2344.69
Hunt + Cohort + Area +int (Hunt*Cohort)	2355.099	7.468	0.006	25	2342.84
Cond + Hunt + Cohort + int (Hunt*Cohort)	2355.709	8.078	0.004	29	2341.48
Cond + Hunt + Cohort + int (Cond*Hunt) + int (Hunt*Cohort)	2356.761	9.130	0.003	33	2340.56
Hunt + Area	2356.842	9.210	0.002	21	2346.56
Coind + Hunt + Cohort + int (Cond*Hunt)	2358.312	10.681	0.001	29	2344.08
Cond + Hunt + Cohort	2359.165	11.534	0.001	25	2346.91
Cond + Hunt + int (Cond*Hunt)	2359.533	11.901	0.001	25	2347.28
Basic model (of Table 2)	2365.502	17.871	0.000	13	2359.14

Hunting pressure and cohort size

The hunting pressure did not significantly differ between the released (N =32) and recovery lakes (N=57) (ANOVA on log transformed data: $F_{1,87} = 0.0001$, P = 0.99; average = 27. 4 ± 6.4SE *vs.* 23.0 ± 3.0 SE respectively). However, at the individual level, we compared the hunting pressure for 232 emigrating individuals for whom we had data on hunting pressure both at the release and recovery lakes. Emigrating mallard were coming significantly more from release lakes having a high hunting pressure (Wilcoxon paired test: W = 41804, P = 0.008). All transitions probabilities ($\psi_{A\rightarrow B}$ and $\psi_{A\rightarrow C}$) were positively related to hunting pressure, with the exception of the emigrating transition for the juveniles in September.

The effect of hunting pressure and cohort size on transition probabilities must be jointly considered because of the statistically significant interaction between these two covariates (Fig. 2, Table 3). The magnitudes and the signs of the interaction between hunting pressure and cohort size with the state transitions changed over time, an effect that was more pronounced in September than in the rest of the hunting season (Fig. 3). In general, emigration rate was higher whenever there was a positive interaction between hunting pressure and cohort size (compare Fig. 3A,C and 3B,D). The probability of remaining and being killed at the release site ($\psi_{A\rightarrow B}$) was mostly determined by hunting pressure in all months of the hunting season and regardless the sign of the interaction between the covariates (Fig. 3, dark surfaces). The emigration rate ($\psi_{A\rightarrow C}$) in September was higher for small cohorts and low hunting pressures (Fig. 3A,B), whereas during the remaining months of the hunting season (Oct-Jan) this transition was largely determined by hunting pressure, being higher as hunting pressure increased (Fig. 3 C,D).

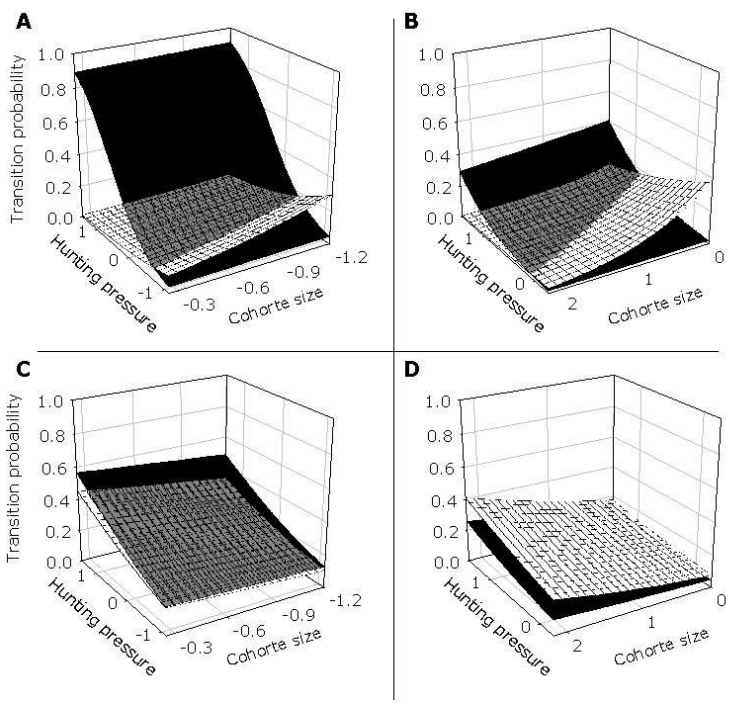


Figure 3: Predicted values of the monthly probabilities of remaining at the release site (black) and of emigration (white) of captive-raised mallard in Brenne between 2002 and 2004 as a function of hunting pressure and cohort size. The curves were generated using the most parsimonious model (showed in bold in table 3 and whose parameter values are those shown in Fig. 2) for the average values of the body condition and lake size. The graphs differed according to the value of the interaction between the cohort size and the hunting pressure (low value in A and C, high value in B and D). Plots at the top row are those for September (A and B) and those at the bottom row correspond to Oct-Jan (C and D). All covariables were standardized prior to the analyses

Body condition and lake size

Individuals with poor body condition were significantly more likely to emigrate from the release lake and conversely those with a high body condition more likely to remain (Fig. 4). We found that the smaller the area of the release lake, the higher the in-site mortality rate and the reverse for the emigration transition in September (Fig. 2C).

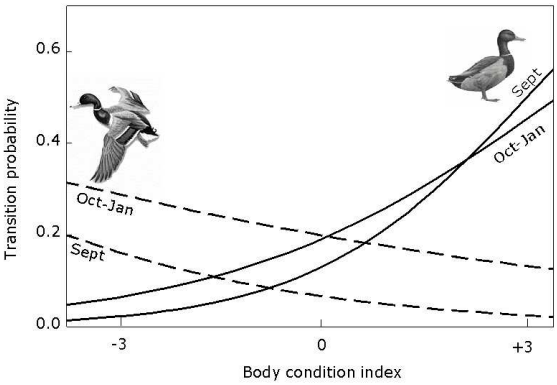


Figure 4: Predicted values of the monthly probabilities of remaining at the release site (continuous lines) and of emigration (dashed lines) of juveniles captive-raised mallard according to body condition index (standardized corrected weight) and months (September *vs*. October-January). The curves were generated using the most parsimonious model (showed in bold in table 3 and whose parameter values are those shown in Fig. 2) for the average values of lake, hunting pressure, cohort size and their interaction. All covariates were standardized prior to the analyses.

DISCUSSION

This study investigated the large-scale temporal patterns of emigration in captive-raised mallard released in the wild for hunting. The generality of our findings at Brenne level requires that the hunting pressure and the recovery rate be similar amongst all lakes in Brenne. Based on our finding that the lakes of release and of recovery did not significantly differ in their hunting pressure, we are confident that the hunting pressure was largely homogeneous in Brenne. This can either indicate that the release events at the lake level were not accompanied by a greater hunting pressure and/or that all lakes had similar regimes of managing hunting pressure through the regulation of hunters' access to each lake.

Despite that stocking large numbers of captive-raised ducks is a common practice to sustain high harvesting rates in France (where about 1.4 million captive-raised individuals are released each year; Mondain-Monval & Girard 2000), Europe (Havlín 1991) and North America (Sellers 1973, Yerkes & Bluhm 1998), very little is known about the habitat use, demography and spatial dynamics of this locally important fraction of mallard populations in the wild. We obtained a high recovery rate (average between years = 35.9 %, SE=1.3%) that was higher than what is typically reported in mark-release-recovery studies (e.g. 10% in Caithness, Williams & Nichols 1991; 1% in Doherty *et al.* 2002; 7% in Lake, Walker & Lindberg 2006) but similar to Havlín (1991)'s estimate of 32.9% with captive-raised mallard.

By analysing a large recovery dataset with a multistate recovery model, we examined the proximate ecological factors that may explain the observed patterns of emigration. We aimed to test two specific hypotheses involving the role of intraspecific competition, hunting pressure and the modulating effect of body condition on mallard' emigrating behaviour. Our main results are : (1) the effect of hunting pressure on the emigrating behaviour depends on the size of the release cohort and their interaction predictably varied during the hunting season (but not among years) and (2) body condition could modulate the influence of hunting pressure and cohort size (and their interaction) since it had an inverse effect on $\psi_{A\rightarrow B}$ and on $\psi_{A\rightarrow C}$ whereby individuals having a better body condition were more likely to be recovered on site, those having a poor body condition were more likely to emigrate.

Effect of competition

The intraspecific competition hypothesis predicted that emigration rate would be higher in lakes having large release cohorts. In addition, due to the large number of mallard killed in September (68.2%), the covariate cohort size should better reflect the local abundance in September than later in the hunting season. The finding of a positive relationship between emigration rate and lake size, and a negative relationship between the cohort size and the emigration rate and in September (that is most pronounced whenever there was a positive interaction between hunting pressure and cohort size; see above) therefore reasonably rejects the role of intraspecific competition.

Effect of hunting pressure

The hunting pressure hypothesis predicted that emigration rate should be higher at lakes having high hunting pressure. We found that emigrating birds were more likely to come from lakes having a higher hunting pressure. The statistically significant interaction between hunting pressure and cohort size was mainly due to a bimodal distribution of the values for the interaction between these cohort-level covariates, which were either strongly negative or positive with no intermediate values around the average. The bimodal distribution of the values of the interaction between hunting pressure and cohort size correspond to lakes having different strategies of management of resource stocking and hunting pressure that determined contrasting behavioural responses of the locally released mallard. The positive values of the interaction corresponded to individuals belonging to two lakes in two consecutive years that had large release events (average 293.2 individuals per lake ± SE = 61.2), high hunting pressure (average 104 hunters per lake per month ± SE = 16) and a large size (23.1 Ha ± SE = 9.3). They accounted for 25% of all releases and 39.9% of all recoveries in Brenne between 2002 and 2004. The negative values of the interaction between hunting pressure and cohort size corresponded to individuals from the remaining 30 small lakes (9.9 Ha ± SE = 1.7) that had small release cohorts (average 59.7 individuals per lake ± SE = 6.8), moderate hunting pressure (average 23 hunters per lake per month ± SE = 5).
At the start of the hunting season, individuals released in small cohorts in lakes subject to moderate hunting pressure were far more likely to be killed on their release site than to emigrate because the relatively small size of these lakes would allow hunters to locate and kill them before they were able to respond to this locally high mortality risk. This is also consistent with our findings that mallard tended to leave lakes where hunting pressure was high. Nevertheless, the surviving individuals were more likely to emigrate when the release cohorts were small, thus illustrating the dilution effect of hunting for larger cohorts (following Hamilton 1971). In contrast, the probabilities of being killed on site and of emigrating were more similar for those birds released with larger cohorts in large lakes exposed to high hunting pressure. In these lakes the probability of emigrating was also more important for smaller cohorts, a result that highlights the importance of the dilution effect for gregarious species such as mallard (Giraldeau & Caraco 2000). The strong and spatially homogenous hunting pressure at the start of the hunting season in Brenne would suggest both a proportional decrease in local mallard abundance and a global trend to spatial homogenisation of their abundance during the Oct-Jan period. The joint effect of a relative homogenisation of local abundances and the continuing hunting pressure at lower levels in Oct-Jan would explain why hunting pressure was the main determinant of emigrating behaviour and of the in-site mortality during the later part

of the hunting season, regardless of the management strategies of individual lakes. Besides its direct mortality effect, hunting is also a source of disturbance for many waterfowl species (review in Madsen & Fox 1995) and it is known to promote escape behaviours (Béchet, Giroux & Gauthier 2004). One could have expected the effect of disturbance on emigration rate to be greater in small lakes at any hunting pressure, but we found lake area to be positively related to emigration rate. This result suggests that for the actual hunting pressure in Brenne, the detection rate of mallard was relatively high in small lakes so that the strong direct mortality effect of hunting probably concealed its impact as disturbance.

Effect of body condition

Being a reflection of the amount of energy stored by an individual (Alexander 1999), body condition is both the result of the interactions between individuals and their environment and a constraint on their reaction to changes in resource abundance and predators. Therefore, interpreting the effects of body condition on emigration (or on any other demographic rate) requires understanding how body condition could modulate the behavioural and demographic responses to changes in the biotic environment. Several studies have shown that activity levels increase in undernourished birds (e.g. Astheimer, Buttemer & Wingfield 1992; Piersma & Poot 1993), a physiological state that stimulates glucocorticoid secretion (Cherel, Robin & Le Maho 1988) and that increases the tendency to leave the natal habitat (Belthoff & Dufty 1998; Ferrer 1993). In Anatidae, poor body condition has been correlated with lower survival in breeding (Seddinger, Flint & Lindberg 1995; Larsson *et al.* 1998; Blums *et al.* 2005) and wintering areas (Hepp *et al.* 1986; Haramis *et al.* 1986; Robb 2002), partly because, in winter, these individuals were more vulnerable to hunting (Hepp *et al.* 1986; Dufour *et al.* 1993) as they were more likely to move to riskier places to forage (Guillemain, Fritz & Duncan 2002; Guillemain et al. in press). Our finding that emigration rate decreased with better body condition may appear in conflict with these later wintering duck studies. However, Brenne is a largely predation-free habitat between the releases and the opening of the hunting season. Thus, juvenile mallard having good body condition and roosting in these predation-free habitats were probably surprised by the sudden start of hunting and suffered high mortality at the release lakes. While hunting pressure and consequently local mallard abundance varied during the hunting season, differences in body condition measured prior to the release were likely to be preserved during the hunting season. The latter may explain the more pervasive and consistent effect of body condition during the hunting season compared to the shifts in the observed effects of hunting pressure and cohort size on transition probabilities. Thus, we think that body condition most likely functioned as a constraint modulating the effect of cohort size and hunting pressure on emigrating behaviour.

CONCLUSION

Previous studies with waterfowl have shown that individuals shot around protected areas were in lower body condition than individuals remaining in refuges (Dufour et al. 1993; Guillemain et al. in press.). Our results agree with these previous studies once all lakes (including the released area) may be considered as protected habitats before the start of the hunting season. While movements are generally thought to be motivated by feeding requirements, in our case, emigration appear would seem to be mostly the result of hunting activity. However, in any of these situations, the individuals that are most likely to redistribute themselves over space are generally those having a low body

condition. Accordingly, studying the dispersal dynamics of the Siberian Jays (*Perisoreus infaustus* L.), Ekman *et al.* (2002) found that the dispersing individuals were lighter and subordinate individuals. In birds, regardless of the mechanism involved in promoting emigration, phenotypic traits such as body condition or body size appear to be as a central feature that modulates dispersal (and thus emigrating) behaviour. The dispersal phenotype could either be poor (Ferrer 1993; Belthoff & Dufty 1998 ; Ekman et al. 2002; this study); high (Verhuslst et al. 1997; van der Jeugd 2001) or both (quadratic effect: Barbraud et al. 2003; Blums et al. 2003) quality individuals. Given that individual quality seems to shape the emigrating response, understanding the mechanistic links between body condition, behavioural dominance and food availability remains a challenge for further experimental studies. In the light of how land-use changes induced by human activities can influence dispersal behaviour (Kokko & López-Sepulcre 2006), this study gives, to our knowledge, the first empirical evidence that hunting pressure may trigger emigration in birds. This study also highlights that hunters should be fully considered as predators when assessing their impact on the spatial and temporal dynamics of prey populations.

Acknowledgments

We sincerely thank O. Riquet, A. Mélot, J. Renet, J. Berton for their help with the field work and O. Dehorter (CRBPO) for providing the rings and for his support during the entire project. We are grateful to the staff members of the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre (FDC36), the Association des Chasseurs de Gibiers d'Eau de l'Indre and the Réserve Naturelle de Chérine (especially J. Trotignon) for their continuous support. This study received a financial support from the WWF France, Région Centre, CNRS and the FDC36; P. Legagneux is supported by a grant from the University Louis Pasteur (Strasbourg, France). C. Eraud and C. Barbraud contributed through valuable discussions, and G. Gauthier, C. Eraud and A. Millon provided insightful comments on an earlier draft of the manuscript.

References

Alexander, R.M. (1999) *Energy for Animal Life*. Oxford University Press, Oxford.

Andreassen, H.P. & Gunderssen, G. (2006) Male turnover reduces population growth: an enclosure experiment on voles. *Ecology*, 87, 88-94.

Astheimer, L.B., Buttemer, W.A. & Wingfield, J.C. (1992) Interactions of corticosterone with feeding activity and metabolism in passerine birds. *Ornis Scandinavica*, 23, 355– 365.

Barbraud, C., Johnson, A. & Bertault, G. (2003) Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology*, 72, 246–257.

Bélichon, S., Clobert, J. & Massot, M. (1996) Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals. *Acta Oecologica*, 17, 503-517.

Béchet, A., Giroux, J.-F. & Gauthier, G. (2004) The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *Journal of Applied Ecology*, 41, 689-700.

Belthoff, J. & Dufty, A. (1998) Corticosterone, body condition and locomotor activity: a model for dispersal in screech-owls. *Animal Behaviour*, 55, 405–415.

Blums, P., Nichols, J.D., Hines, J.E., Lindberg, M.S. & Mednis, A. (2003) Estimating natal dispersal movement rates of female European ducks with multistate modelling. *Journal of Animal Ecology*, 72, 1027-1042.

Blums, P., Nichols, J.D., Hines, J., Lindberg, M., & Mednis, A. (2005) Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia*, 143, 365-376.

Boulinier, T., McCoy, K. & Sorci, G. (2001) Dispersal and parasitism. In: Dispersal (J. Clobert, J.D. Nichols, E.

Danchin & A. Dhondt, eds), pp. 169–179. Oxford University Press, Oxford, UK.

Burnham, K. & Anderson, D. (1998) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information–Theoretic Approach*, Springer, New York.

Caithness, T., Williams, M. & Nichols, J.D. (1991) Survival and band recovery rates of sympatric grey ducks and mallards in New Zealand. *Journal of Wildlife Management*, 55, 111-118.

Cherel, Y., Robin, J-P. & Le Maho, Y. (1988) Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 159–166.

Choquet R, Reboulet A., Lebreton J., Gimenez O., & Pradel R. (2005) *U-care 2.2 user's manual*. CEFE Montpellier, France. Available at http://ftp.cefe.cnrs.fr/biom.

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

Cooch E. & White G. (2005) (eds.) *Program MARK: a gentle introduction*. 5th Edition Available at http://www.phidot.org.

Doligez, B. & Clobert, J. (2003) Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collarded flycatcher. *Ecology*, 84, 2582-2588.

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

Doherty, P. F., Nichols, J. D., Tautin, J., et al. (2002) Sources of variation in breeding-ground fidelity of mallards (*Anas platyrhynchos*). *Behavioural Ecology*, 13, 543-550.

Dufour, K., Ankney C., & Weatherhead P. (1993) Condition and vulnerability to hunting among mallards staging at Lake St.Clair, Ontario. *Journal of Wildlife Management*, 57, 209–215.

Ekman, J., Eggers, S. & Griesser, M. (2002) Fighting to stay: the role of sibling rivalry for delayed dispersal. *Animal Behaviour*, 64, 453-459.

Ens, B. & Goss-Custard, J. (1984) Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe estuary. *Journal of Animal Ecology*, 53, 217-231.

Ferrer, M. (1993) Ontogeny of dispersal distances in young Spanish imperial eagles. *Oecologia*, 32, 259–263.

Gandon, S. & Michalakis, Y. (2001) Multiple causes of the evolution of dispersal. *Dispersal* (eds J. Clobert, J. D. Nichols, E. Danchin & A. A. Dhondt), pp. 155-167. Oxford University Press, Oxford.

Gerlach, G. (1998) Impact of social ties on dispersal, reproduction and dominance in feral house mice *(Mus musculus domesticus)*. *Ethology*, 104, 487–499.

Giraldeau, L.-A. & Caraco, T. (2000) Social Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton.

Greenwood, P. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28, 1140-1162.

Guillemain, M., Fritz, H. & Duncan, P. (2002) Foraging strategies of granivorous dabbling ducks wintering in protected areas of the French Atlantic coast. *Biodiversity and Conservation*, 11, 1721-1732.

Guillemain, M., Fritz, H., Johnson, A. R. & Simon, G. *In press* What type of lean ducks do hunters kill? Weakest local ones rather than migrants. *Wildlife Biology*.

Hamilton, W.D. (1971) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31 , 295-311.

Hanski, I. (2001) Population dynamic consequences of dispersal. *Dispersal* (eds J. Clobert, J. D. Nichols, E. Danchin & A. A. Dhondt), pp. 155-167. Oxford University Press, Oxford.

Haramis G., Nichols J.D., Pollock K., & Hines J. (1986) The relationship between body mass and survival of wintering canvasbacks. *Auk*, 103, 506–514.

Havlín, J. (1991) Ringing results in hand-reared *Anas platyrhynchos*. Folia Zoologica, 40, 153-165.

Hepp G., Blohm R., Reynolds R., Hines J., & Nichols J.D. (1986) Physiological condition of autumn-banded mallards and its relationship to hunting vulnerability. *Journal of Wildlife Management*, 50,177–183.

Hestbeck, J., Nichols J.D., & Malecki R (1991) Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada geese. *Ecology*,72,523-533.

Ims, R.& Yoccoz, N. (1997) Studying transfer processes in metapopulations: emigration, migration and colonization. In: Hanski, I. & Gilpin, M. E. (eds), Metapopulation ecology: ecology, genetics and evolution. Academic Press, pp. 247-/265.

Johnson, M. & Gaines, M. (1990) Evolution of dispersal: Theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review.of Ecololgy and Systematics*, 21, 449-480.

Kokko, H. & López-Sepulcre, A. (2006) From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world. *Science,* 313, 789-791.

Larsson, K., Van Der Jeugd, H. P., Van der Veen, I. T. & Forslund, P. (1998) Body size declines despite positive directional selection on heritable size traits in a Barnacle Goose population. *Evolution*, 52, 1169-1184.

Lake, B., Walker, J. & Lindberg, M. (2006) Survival of ducks banded in the boreal forest of Alaska. *Journal of Wildlife Management*, 70, 443-449.

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

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

Le Gaillard, J.-F., Ferrière, R. & Clobert, J. (2005) Effect of patch occupancy on immigration in the common lizard. *Journal of Animal Ecology*, 74, 241-249.

Lebreton, J., Burnham, K., Clobert, J. & Anderson, D. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.

Lidicker, W. & Stenseth, N. (1992) To disperse or not to disperse: who does it and why? *In* Animal dispersal; small mammals as a model. Edited by N. Stenseth & W. Lidicker. Chapman and Hall, London. pp. 21–36.

Lima, S. (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator– prey interactions: what are the effects of anti-predator decision making? *Bioscience*, 48, 25–34.

Lin, Y. K. & Batzli, G. O. (2004) Emigration to new habitats by voles: the cost of dispersal paradox. *Animal Behaviour*, 68, 367-372.

Lokemoen, J. T., Johnson, D. H. & Sharp, D. E. (1990) Weights of wild mallard *Anas platyrhynchos*, gadwall *A. strepera*, and blue-winged teal *A. discors* during the breeding season. *Wildfowl*, 41, 122-130.

Madsen, J. & Fox, A. D. (1995) Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. *Wildlife Biology*, 1, 193-207.

Matthysen, E. (2005) Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, 28, 403-416.

McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1987) Starvation and predation as factors limiting population size. *Ecology*, 68, 1515–1519.

McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1990) The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta Biotheoretica*, 38, 37–61.

Mondain-Monval, J-Y. & Girard, O. (2000) Le canard colvert, la sarcelle & autres canards de surface. In : Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 1998/1999 (Landry, P. & Migot, P. eds.). Faune Sauvage Cahiers Techniques. 216p. Paris.

Morris, D. (1987) Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 1, 379-388.

Nunes, S. & Holekamp, K.E. (1996) Mass and fat influence the timing of natal dispersal in breeding Belding's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 77, 807–817.

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

Piersma, T. & Poot, M. (1993) Where waders may parallel penguins: spontaneous increase in locomotor activity triggered by fat depletion in a voluntary fasting knot. *Ardea*, 81, 1– 8.

Pradel R., Wintrebert, C. & Jimenez, O. (2003) A proposal of goodness of fit test to the Aronson-Schwartz multisite capture-recapture model. *Biometrics*, 59,43-53.

Robb, J. R. (2002) Band recovery and recapture rates of American black ducks and mallards. *Journal of Wildlife Management*, 66, 153-161.

Sedinger, J. S., Flint, P. L. & Lindberg, M. S. (1995) Environmental influence on life-history traits: growth, survival, and fecundity in black brant (*Branta bernicla*). *Ecology*, 76, 2404-2414.

Sellers, R. (1973) Mallard releases in understocked prairie pothole habitat. *Journal of Wildlife Management*, 37, 10-22.

Skalski, J., Hoffmann, A. & Smith, S. (1993) Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. *Marked Individuals in the Study of Bird Populations* (eds J. Lebreton & P.North), pp. 9–28. Birkhäuser-Verlag, Basel, Switzerland.

Sutherland, W.J. (1983) Aggregation and the 'ideal free' distribution. *Journal of Animal Ecology*, 52, 821–828.

Sutherland, W. J. (1996) From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press, Oxford.

Trotignon, J. & Williams, T. (1987) Valeur Ornithologique des étangs à roselières de la Brenne (Indre). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, S4, 27-33.

Van Baalen, M. & Hochberg, M. (2001). Dispersal in antagonistic interactions. In: Dispersal (J. Clobert, J.D. Nichols, E. Danchin & A. Dhondt, eds), pp. 169–179. Oxford University Press, Oxford, UK.

van der Jeugd, H.P. (2001) Large barnacle goose males can overcome the social costs of natal dispersal. *Behavioral Ecology* 12, 275-282.

Verhuslst, S., Perrins, C.M. & Riddington, R. (1997) Natal dispersal of great tits in a patchy environment. *Ecology* 78, 864-872.

Weisser, W., Braendle, C. & Minoretti, N. (1999) Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proceeding of the Royal Society of London B*, 266, 1175-1181.

White G. & Burnham K. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, S120-S139.

Williams, K. Nichols, J.D. & Conroy, M. (2002) *Analysis and management of animal populations*, Academic Press, New York.

Woodward, G. & Hildrew, A.G. (2002) The impact of a sit-and-wait predator: separating consumption and prey emigration. *Oikos*, 99, 409–418.

Yerkes, T. & Bluhm, C. (1998) Return rates and reproductive output of captive-raised female mallards. *Journal of Wildlife Management*, 62, 192-198.

Yoder, J. M., Marschall, E. A. & Swanson, D. A. (2004) The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology*, 15, 469-476

Human hunting can bias the distribution of a phenotypic trait in birds

Legagneux P.[1,2] , Inchausti, P.[1] & Bretagnolle, V. [1]

[1] *CEBC – CNRS, UPR 1934 Villiers-en-Bois F -79360* Beauvoir-sur-Niort*, France*
[2] *DEPE - CNRS UPR 9010 23 rue Becquerel F -67087 Strasbourg Cedex 2, France*

Manuscript in prep.

Abstract Human harvesting can have important implications for sustainable wildlife management, especially through its effects on the distribution of phenotypic traits of hunted animals. Here we show that wildfowling can affect the distribution of body size of mallard (*Anas platyrhynchos*) released for hunting. We used multi-state recovery analyses, based on 3643 ringed individuals to assess survival rate during the winter hunting season in relation to hunting pressure and body size. Despite that wildfowling at twilight cannot selectively harvest individuals according to their phenotype, we found a directional selection effect against those released mallard in poorer quality. Another hunting practice (presumably toward non-captive ducks shot at twilight) is known to lead to the reverse pattern, with individuals having poor body condition being more likely to be harvested. Our results are explained by duck behaviour, since individuals having poor body condition are more likely to move, i.e. they encounter more hunters at twilight, and leave their release sites more often. The impact of hunting on these individuals therefore depends on the hunting practice that leads to unintentional selection.

Keywords: *Anas platyrhynchos*, body condition index, hunting pressure, predation risk, recovery model, stabilizing phenotypic selection, survival

The distribution of phenotypic characters (i.e. morphology, energetic, behaviour) of wild animal populations results from the interaction between the expression of an organism's genetic makeup and environmental pressures that determine the abundance and distribution of key resources (i.e. energy or breeding sites) and natural enemies (predators, diseases, parasites). The impact of human activities, involving the destruction and transformation of natural habitats as well as harvesting, can have both a direct effect (through mortality; Burnham & Anderson 1984) and an indirect effect (through changes in resource availability) on the abundance of quarry species (Rundle et al. 2003; Vamosi 2003) and the distribution of their phenotypic traits (Langerhans et al. 2004; Hendry et al. 2006). Estimating the intensity and direction of selection (either natural or artificial) pressures on phenotypic traits of wild animal populations remains problematic for evolutionary biologists (Kingsolver et al. 2001). Capture-mark-recapture analysis is a sophisticated statistical tool that can consider the influence of a phenotypic trait as a covariate of survival (Lebreton et al. 1992) that could allow estimate the magnitude of selective gradients on quantitative traits in wild animal populations (Kingsolver & Smith 1995; Gimenez et al. 2006). The type of selection (i.e. directional, disruptive or stabilizing; see Brodie et al. 1995) can properly be investigated with those methods.

Evidence showing the effect of harvesting on the distribution of phenotypic traits has been gathered for wild populations of

fishes (e.g. Olsen et al. 2004; de Roos et al. *in press*) and mammals (e.g. Festa-Bianchet 2003; Coltman et al. 2003). In some extreme cases, changes in the phenotypic distribution induced by harvesting practices have led to pronounced population declines (e.g. Atkinson & Cameron 1993). While some predators may specialise on particular phenotypes (Palleroni et al. 2005), to date, there is little evidence either that harvesting may affect the phenotypic distribution of avian species (Little et al. 1993; Harris et al. 2002 for a review). Waterfowl is one of the best studied and one of the most harvested bird taxa (Nichols et al. 1995) that has been hunted for more than 6,000 years (Alison 1978). Annual bags of waterfowl can be very large, e.g. estimated at 13-16.9 millions of waterfowl in the United States (Baldassare & Bolen 2006) and about 2.2 millions in France (Mondain-Monval & Girard 2000). Mallard represent 37% and 70% of the annual waterfowl bag in these two countries, respectively. It is worth noting that the higher proportion in France is largely due to massive releases of captive-bred ducks before the hunting season starts (Mondain-Monval & Girard 2000).

While the management of mammal hunting can often target individuals of a particular phenotype (trophy hunting, sex- or age-biased captures; Martinez et al. 2005), waterfowl hunting generally does not offer this possibility, at least within each sex (Metz & Ankey 1991). The latter is because waterfowl harvest mostly takes place at twilight when visual selection of phenotypes is almost unfeasible. Recently, several papers have investigated the role of phenotype traits such as body condition on survival, dispersal and lifetime reproductive success of common European duck species (Blums & Clark 2004; Blums et al. 2003, 2005; Guillemain et al. *in press*). Here, we analyse the survival of hunted juvenile (i.e. first-year) mallard *Anas platyrhynchos* in relation to a phenotypic trait: body size and/or body condition. By analysing a large recovery dataset of captive-bred mallard, we examine whether hunting pressure can induce an artificial selection pressure that can alter the phenotypic distribution of mallards in central-west France.

METHODS

Survival analysis on captive-bred mallard

This study was conducted in Brenne (central France, 46°46’ N, 01°10’E), a 80,000 ha area covered by more than 2,000 lakes mostly managed for fish farming and wildfowling, with the exception of four small protected areas (200 ha in average). We ringed 3643 captive-bred mallard released for hunting purposes in 32 lakes between 2002 and 2004. We characterised a weight-based index (hereafter Weight Index) as the residuals of body weight corrected by age (i.e. positive values indicate high quality individuals that were heavier than average for their age at the moment of release). Residuals were calculated after separately fitting the sex-specific logistic regressions between age and weight at the moment of release (Lokemoen et al. 1990). Hunting pressure was quantified by the cumulative number of hunter/days at each release lake during each hunting season (September-January). This information was obtained from questionnaires sent to the owners of all 32 duck release lakes. A close collaboration with hunters allowed a relatively high recovery rate (35%) of released mallard. The recovery rate in previous studies varied from 1 to 37 % (see **Article VI** for more details). Our high recovery rate plus the very low number of recoveries in areas surrounding Brenne (<1%), where wetlands are largely absent, suggest that the collated data provide an accurate description of the patterns of survival and the phenotypic distribution of mallard in our study site.

We modelled the recovery data for 1943 males and 1790 females released before the hunting season between 2002 and 2004 using a two-state model (A=alive and released, B=recovered as dead). The transition between states ($\psi_{A\rightarrow B}$) corresponded to the monthly mortality rate during the hunting season and p_B to the monthly probability of recovering a dead individual in Brenne. For completeness, the model also included the monthly survival rate, φ, in each state that was set to either zero or one (see Williams *et al.* 2002 for a discussion on multi-state models). Based on these definitions, we fixed the values of those transitions that were either impossible ($\psi_{B\rightarrow A}=p_A=\varphi_B=0$) or true by definition ($\varphi_A=1$) and focused on explaining the survival rate (obtained as the complement of the mortality rate) in terms of individual-level covariates. We built an exhaustive set of models where $\psi_{A\rightarrow B}$ was expressed as a linear logistic function including an intercept and the slope for each covariate (or interaction). Modelling the survival rate without covariates elicited a model with two distinguished time period (i.e. September *vs.* October-January) with no sex effect (models selection not shown, see **Article VI**). Indeed, the first month had the strongest hunting pressure in Brenne, and accounted for 69.2% of all recoveries observed (all years pooled). Accordingly, we estimated the influence of the two covariates (weight-based index of body condition and hunting pressure) for each of these two time periods. In order to discriminate between modes of phenotypic selection (directional, stabilising or disruptive; Bordie et al. 1995) involved in harvesting, we also considered models having either linear or quadratic terms of the **Weight Index**. Before proceeding to model selection, we estimated by bootstrap the index of over-dispersion (or extra multinomial variation; Lebreton *et al.* 1992) of the basic model without any covariates and used it to correct the values of AICc of all candidate models (QAICc). We used the AICc criterion (corrected for sample size; Burnham & Anderson 1998) to select the most parsimonious model amongst the candidate set and used the criterion ΔAICc<2 (Lebreton *et al.* 1992; Burham & Anderson 1998) to distinguish among them. All individual-level covariates were standardised prior to the analyses. We assessed the explanatory importance of each covariate contingent on the set of fitted models based on their summed Akaike weights (Burnham & Anderson 1998). All models were analysed using program MARK version 4.3 (White & Burnham 1999). Results of the most parsimonious model are expressed in terms of the intercept and partial slopes denoting the effect of each covariate on monthly survival rate during winter.

Relevance of the weight Index

The age-corrected body weight estimated at the release time (**Weight Index**) was the only available body index for individuals that had not yet attained their adult size at their release time. As such, age-corrected body weight could either reflect body size, body condition or a mixture of both. Aiming to separate the effects of body size and weight on body condition for juvenile mallard, we calculated an index of body size using principal component analysis on the variance-covariance matrix of five morphometric variables (total tarsus, flattened wing length, tail length and bill length, height and width). The first principal component (**PC1**) accounted for 42% of the overall variation among the five morphometric variables, and loadings for these variables were comprised between 0.22 and 0.49. We used each bird's PC1 score as an index of its body size. To develop an index of body condition, we regressed body mass on PC1, and used the residuals from this regression (**Resid**). The latter two indices were calculated for 28 (13 females and 15 males) captive-raised mallards after their recovery by hunters as juveniles.

Since body lipids contribute the most to energetic reserves, the proportion of body lipid mass to body mass (adiposity %, see Cherel and Groscolas 1999, Boos et al. 2000) reflects the energetic aspect of body condition. Total body lipids of mallards are best estimated from abdominal fat and body mass (Boos et al. 2000). Following this methodology, estimated lipid mass of 45 and 33 male and female dead juvenile mallards shot by hunters in Brenne during the same period were available (Boss et al. unpublished data). We then checked the reliability of our different indices of body condition or body size (PC1 and Resid) by regressing these indices against the proportion of body lipid mass.

RESULTS

Reliability of the weight Index

The **Weight Index** was significantly and positively related with **PC1** (Fig. 1: $F_{1,11}$ = 12.53, P = 0.004; Adj. R^2 = 0.49 for females and $F_{1,13}$=6.27; P=0.026; Adj. R^2=0.27 for males See Fig. 1). The amount of lipids was better explained by body mass ($F_{1,31}$ = 36.22, P<0.0001; Adj. R^2 = 0.52 for females and $F_{1,43}$ = 219.3; P<0.0001; Adj. R^2 = 0.83 for males) than by either **Resid** ($F_{1,31}$ = 13.84, P<0.001; Adj. R^2 = 0.28 for females and $F_{1,43}$ = 52.34; P<0.0001; Adj. R^2 = 0.54 for males) or **PC1** ($F_{1,31}$ = 7.85, P = 0.008; Adj. R^2 = 0.18 for females and $F_{1,43}$ = 13.12; P < 0.001; Adj. R^2 = 0.22 for males, see Fig. 1). **Weight Index** was not related with Body mass ($F_{1,11}$ = 0.57, P = 0.46; Adj. R^2 = 0.04 for females and $F_{1,13}$=1.06; P=0.32; Adj. R^2=0.004 for males). Therefore, **Weight Index** is more likely to reflect body size than the condition of individuals even if the lipids are also positively related to the body size.

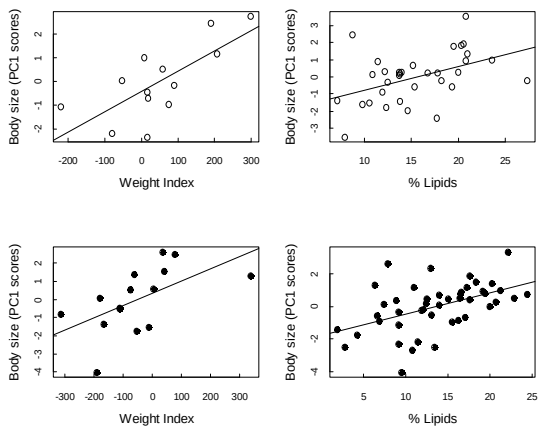


Figure 1. The left panel represents the relationships between Weight Index estimated at release time (ducklings) and the body size (scores of the PC1, 1st principal component) issued from several biometric measurements on fledged individuals recovered during the subsequent hunting season. The right panel represents the relationship between estimated proportion of body lipids and the scores of the PC1. Females are presented in white and males are in black. See text for detailed statistics.

Survival, hunting pressure and body size on captive-bred mallard

We used data from 3733 captive-bred individuals to evaluate the effects of an individual covariate (**wWeight Index**) together with an external factor (hunting pressure on the released lake) on monthly winter (September to January) survival rate. The most parsimonious model included hunting pressure, Weight Index and their interaction as explanatory covariates for survival. Hunting pressure and individual quality (measured by the Weight Index) had the largest explanatory power (0.975 and 0.923) followed by their interaction (0.806) and by the quadratic component of individual quality (0.489). Although the two top models had much larger empirical support (see Akaike weights in Table 1) than the others, they were empirically indistinguishable by the criterion ΔQAICc<2 (Burnham & Anderson 1998).

Table 1. Set of multi-state models considered to investigate the effect of ecological covariates: Body size (**weight Index**) (linear and quadratic), Hunting pressure (Hunt) and the interaction (weight Index * Hunt) on the monthly mortality rates of juvenile, captive-raised and released mallard (1943 ♂; 1790♀) in Brenne between 2002 and 2004. Models are identified according to the covariates included to explain the variation of monthly survival of mallard, and they all included recovery probability that differed among years. Each hunting season was divided into two periods: Sept and Oct-Jan according to the intensity of hunting in Brenne, and accordingly the ecological covariates were fitted for each of these two periods (see main text for further details). For each model are shown the QAICc (Akaike Information Criterion corrected for sample size divided by the over-dispersion index estimated by bootstrap for the model without covariates and equal to 1.403), ΔQAICc (difference between each model's QAICc and the model with the minimum QAICc), the QAICc weights (indicating the degree of relative empirical support of each model) and the number of estimated parameters.

Model	QAICc	ΔQAICc	QAICc Weights	Num. Param.
weight Index + weight Index ² +Hunt + (weight Index *Hunt)	5850.24	0.000	0.439	16
weight Index + Hunt + (weight Index *Hunt)	5850.59	0.355	0.367	14
Hunt	5853.88	3.646	0.071	10
weight Index + Hunt	5854.34	4.108	0.056	12
weight Index + weight Index ² + Hunt	5854.92	4.680	0.042	14
weight Index	5857.58	7.346	0.011	10
weight Index + weight Index ²	5858.29	8.054	0.008	12
No covariates	5858.85	8.609	0.006	8

A solution in such cases is to calculate model-weighted slopes and their associated SE to account for model uncertainty (Burnham & Anderson 1998). The model averaging process was carried out with all performed models (Table 1). The resulting general model showed that hunting pressure was negatively related with survival rate in September (β = -0.242, SE = 0.148), that revealed a direct effect on mortality with a weak interaction (β = 0.131, SE = 0.173) between hunting pressure and Weight Index. Hunting pressure became positively correlated with survival rate in the following months of the hunting season (β = 0.151, SE = 0.100)).

The strong interaction between hunting pressure and Weight Index in Oct-Jan (β = 0.526, SE = 0.139) reveals that hunting pressure *per se* has little direct effect on survival probability over this period, but that it has as an indirect effect through body size. When hunting pressure at the release lake was stronger (positive interaction), survival also was higher for smaller individuals.

Based on this model, we estimated survival rate after a complete hunting season (Fig.2).

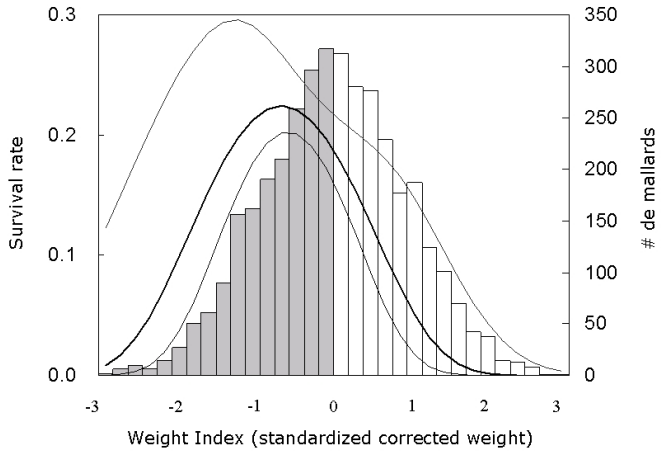


Figure 2. Predicted values of hunting season survival rate (continuous black line and 95% confident interval) according to the Weight Index at release time for juvenile captive-bred mallard (at mean of hunting pressure and interaction) The distribution of the mallard according to their Weight Index is also provided. Individuals with a negative corrected weight are presented in grey while individuals having positive values are in white.

Survival showed a strong quadratic pattern and was very low (<0.2) for smaller individuals, but was even lower for bigger individuals (<0.1, see Fig. 2). Compared to the Weight Index distribution, the predicted survival rate was shifted towards smaller individuals (Fig.2). The two distributions were significantly different (Kolmogorov-Smironov test, D = 0.188, P<0.001 N = 3643) and the maximum difference was found for a Weight Index of -1 that corresponded to a difference of 149 grams from the average weight at the time of release. The survival rate estimated for the entire hunting season was 20.1 % ± 5.2 SE for juveniles and 30.1 % ± 3.9 SE for adults.

DISCUSSION

It is well established that predators may trigger morphological, behavioural and life-history changes in prey species (Barbosa & Castellanos 2005). However, the effect of human hunting on traits having high heritability in wild populations has been documented in only a few mammal studies (reviewed in Harris et al. 2002). The specificities of this study permitted to examine the effect of hunting on a phenotypic trait in a bird species. In avian species and particularly in Anatidae, the body condition is difficult to assess with certainty on living individuals (Green 2001). Our weight-based index calculated at the release time revealed more the body size than body condition but it was not independent of body condition, as properly estimated on dead individuals. As for many bird species, the importance of both body size and condition on life history traits such as survival, mating and breeding success is well documented in Anatidae and positively related to females breeding abilities for many duck species (see below).

Our results showed that hunting pressure acted as a direct mortality force at the beginning of the hunting season when hunting pressure was strongest, after which it had a more qualitative effect on monthly survival in interaction with body size (as measured by the weight index). In a previous study on the same dataset (**Article VI**), we found that the dispersal rate was greater for individuals coming from lakes with higher hunting pressure and for smaller individuals. As a consequence, the survival rate at the start of the hunting season was higher for individuals coming from lakes with higher hunting pressure, thus suggesting that smaller individuals were more likely to escape from predation risk. An active phenotypic selection of hunters towards larger individuals seems unrealistic as body size is difficult to assess using only visual criteria. A likely explanation for this qualitative and indirect effect of harvesting on hunted mallard is that smaller individuals were likelier to depart from the lake of release, and are thus better at avoiding local predation pressure at their release site (Legagneux et al. submitted). We evaluated the relative importance of each tested covariate and found that hunting pressure and body size were both roughly equally important to explain monthly survival during the winter hunting season. The negative linear relation between survival and body weight index indicate a directional selection (Brodie et al. 1995) that would favour smaller mallard in Brenne. The quadratic effect of body condition on monthly survival kept after model averaging process seems to us more realistic since poor quality individuals would also have a lower survival rate (Blums et al. 2005). This effect is in accordance with Blums et al. (2005) that found a quadratic relationship between condition index and annual survival probability, with the highest survival occurring at above-average condition indices but then declining at very high condition metrics as well as for birds in poorer condition.

The observed directional selection mediated by harvesting towards smaller individuals may induce an undesired

evolutionary response provided that body size is heritable. Traits closely associated with fitness typically have low heritability (Mousseau & Roff 1987; Merillä & Sheldon 1999; Kruuk et al. 2000). Body size appears to be a heritable trait in wild bird populations (e.g. van Noordwijk et al. 1988; Larsson et al. 1998; Charmantier & Garant 2005). Larger females generally produced larger clutches, larger eggs, hatched their broods earlier in the season and produced heavier young that smaller females (Larsson et al. 1998). In wild mallards, body size has also been found to be related to genetic variation (Rhodes et al. 1996). Such relationship was not withhold for body condition (corrected fat-free mass), see Rhodes et al. 1996. Previous studies on Anatidae also suggest that body condition is related with breeding ability (Heitmayer 1995; Blums & Clark 2004; Blums et al. 2005; Paasivaara & Poysä 2007). Therefore, the selection towards smaller (or in poorer condition) individuals may have undesirable consequences for the mallard population in Brenne. The heavy hunting pressure on captive-raised mallard allows that only a fraction of this population to reach breeding age. The average survival rate estimated for the captive-bred mallard population was found to be about 12 % for the entire hunting season in Brenne; this is a very low figure compared to other annual survival estimates (57% for New Zealand (Nichols et al. 1990), 66-69 % for North American (Lake et al. 2006) and 72-78 % for French (Tavecchia et al. 2001) of harvested mallard populations.

The presence of a predator in a system can affect behavioural decisions of preys (Lima & Steury 2005). The effect of hunting on wildlife behaviour has been largely documented to affect the distribution of individuals that are concentrated in refuges (e.g. Madsen 1998 on wintering duck species). In birds, the high population turnover of migrant species (i.e. Pradel et al. 1997) may counterbalance the impact of undirected harvesting in the phenotypic distribution of traits of most wild bird populations.. In our case, both the studied species and the study site (largely sedentary mallards released on a geographically small area) can be viewed as analogous to the situation of wild mammals in managed temperate habitats.

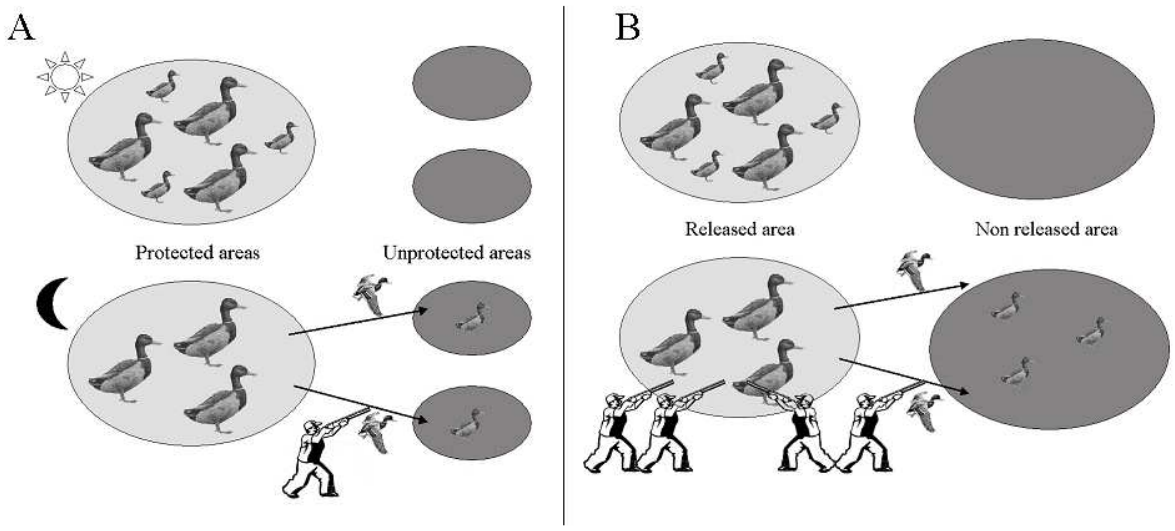


Figure 3. Schematic representation of mallard redistribution in two contrasted situations. In A (a classical natural reserve design), mallards roost by day and commute at twilight through unprotected feeding areas. Individuals in poor body condition are more likely to leave the roost and thus are more harvested by hunters. In B, captive-raised mallards in poor body condition escape from locally high hunting pressure.

Recent evidence in both the Palearctic and the Nearctic suggests that hunters tend to harvest ducks having poor body condition because these are more likely to move away from protected areas, and thus face a higher mortality risk than those with better body condition (Dufour et al. 1993; Heitmeyer et al. 1993; Guillemain *et al*. in press).Based on our results, it is possible to build an explanatory scenario on how two different hunting practices: hunting on released ducks by day or at twilight on presumably wild individuals (e.g. Dufour et al. 1993) would select opposite body condition phenotypes (Fig. 3). Ducks, either feral or presumably wild behave on the same way: individuals in poor quality are more likely to move. The location where harvest takes place (either the released area or around the protected areas) directly determines the fraction of the phenotypic distribution of body size or condition that is preferentially harvested. Even if harvest is undirected towards individuals having an extreme phenotype, it can lead to undesirable phenotype selection, in particular where there is a large number of releases and an hunting pressure. However, it would be interesting to compare the morphological condition of individuals before and after any release of ducks and also from areas without releases to investigate the potential impact of the fraction of individuals in poorer condition that survive each year.

Acknowledgments

This study was supported by the WWF France, the Région Centre, the FDC36 and the CNRS. We thank the C.R.B.P.O, the staff of the Réserve Naturelle de Chérine (J. Trotignon & T. Williams) and the Domaine du Plessis (C-H. dePonchalon & E. Goyon) for licenses and access to the study sites. P. Legagneux is supported by a grant from the University Louis Pasteur (Strasbourg, France). M. Boos really improved the manuscript by providing body lipids estimations and valuable discussions. M. Nevoux, M. Guillemain & O. Gimenez provided helpful comments on an earlier draft of the manuscript.

References

Alison R.M. (1978) The earliest records of waterfowl hunting. *Wildlife Society Bulletin* 6, 196-199

Atkinson I.A.E. & Cameron E.K. (1993) Human influence on the terrestrial biota and biotic communities of New-Zealand. *Trends in Ecology & Evolution* 8, 447-451

Baldassarre G.A. & Bolen E.G. (2006) *Waterfowl ecology and management*, Second edn. Krieger Publishing Compagny, Malabar.

Barbosa P. & Castellanos I. (2005) *Ecology of predator-prey interactions* Oxford University Press, New York.

Blums P., Nichols J.D., Hines J.E., Lindberg M.S. & Mednis A. (2003) Estimating natal dispersal movement rates of female European ducks with multistate modelling. *Journal of Animal Ecology* 72, 1027-1042

Blums P. & Clark R.G. (2004) Correlates of lifetime reproductive success in three species of European ducks. *Oecologia* 140, 61-67

Blums P., Nichols J.D., Hines J.E., Lindberg M.S. & Mednis A. (2005) Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* 143, 365-376

Boos M., Zorn T., Koch A., Le Maho Y. & Robin J.-P. (2000) Determining body fuels of wintering mallards *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 323, 183-193

Brodie E.D., Moore A.J. & Janzen F.J. (1995) Visualizing and quantifying natural-selection. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 313-318

Burnham K.P. & Anderson D.R. (1984) Tests of compensatory vs. additive hypotheses of mortality in Mallards. *Ecology* 64, 105-112

Burnham K.P. & Anderson D.R. (1998) *Model selection and multimodel inference: A practical information -*

Theoretic approach, 2nd edn. Springer.

Charmantier A. & Garant D. (2005) Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272, 1415-1425

Cherel Y. & Groscolas R. (1999) Relationships between nutrient storage and nutrient utilisation in fasting birds. *Ostrich* 69, 17-34.

Coltman D.W., O'Donoghue P., Jorgenson J.T., Hogg J.T., Strobeck C. & Festa-Bianchet M. (2003) Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 426, 655-658

Dufour K.W., Ankney C.D. & Weatherhead P.J. (1993) Condition and vulnerability to hunting among mallards staging at Lake St.Clair, Ontario. *Journal of Wildlife Management* 57, 209-215

Festa-Bianchet M. (2003) Exploitative wildlife management as a selective pressure for the life-history evolution of large mammals. In: *Animal behavior and wildlife conservation* (eds Festa-Bianchet M. & Apollonio M.), pp. 191-207. Island Press, Washington.

Gimenez O., Covas, R., Brown C. R., Anderson M. D., Bomberger Brown M. & Lenormand, T. (2006) Nonparametric estimation of natural selection on a quantitative trait using mark-recapture data. *Evolution* 60, 460-466

Green A.J. (2001) Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82, 1473-1783

Guillemain M., Fritz H., Johnson A.R. & Simon G. *In press* What type of lean ducks do hunters kill? Weakest local ones rather than migrants. *Wildlife Biology*

Harris R.B., Wall W.A. & Allendorf F.W. (2002) Genetic consequences of hunting: what do we know and what should we do? *Wildlife Society Bulletin* 30, 634-643

Heitmeyer M.E., Fredrickson L.H. & Humburg, D.D. (1993) Further evidence of biases associated with hunter-killed Mallards. *Journal of Wildlife Management* 57, 733-740

Heitmeyer M.E. (1995) Influences of age, body condition, and structural size on mate selection by dabbling ducks. *Canadian Journal of Zoology* 73, 2251-2258

Hendry A.P., Grant P.R., Grant B.R., Ford H.A., Brewer M.J. & Podos J. (2006) Possible human impacts on adaptive radiation: beak size bimodality in Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 1887-1894

Kingsolver J.G. & Smith S.G. (1995) Estimating selection on quantitative traits using captuure-recapture data. *Evolution* 49, 384-388

Kingsolver J.G., Hoekstra H.E., Hoekstra J.M., Berrigan D., Vignieri S.N., Hill C.E., Hoang A., Gibert P. & Beerli P. (2001) The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist* 157, 245-261

Kruuk L.E.B., Clutton-Brock T.H., Slate J., Pemberton J.M., Brotherstone S. & Guinness F.E. (2000) Heritability of fitness in a wild mammal population. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 97, 698-703

Lake B., Walker J. & Lindberg M.S. (2006) Survival of ducks banded in the boreal forest of Alaska. *Journal of Wildlife Management* 70, 443-449

Langerhans R.B., Layman A.M., Shokrollahi A.M. & DeWitt T.J. (2004) Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution* 58, 2305-2318

Larsson K., Van Der Jeugd H.P., Van der Veen I.T. & Forslund P. (1998) Body size declines despite positive directional selection on heritable size traits in a Barnacle Goose population. *Evolution* 52, 1169-1184

Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. & Anderson D.J. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62, 67-118

Little R.M., Crowe T.M. & Grant W.S. (1993) Does hunting affect the demography and genetic-structure of the Greywing Francolin *Francolinus africanus*. *Biodiversity and Conservation* 2, 567-585

Lima S.L. & Steury T.D. (2005) Perception of predation risk In: *Ecology of predator-prey interactions* (eds Barbosa P. & Castellanos I.), pp. 166- 188. Oxford University Press, New York.

Lokemoen J.T., Johnson D.H. & Sharp D.E. (1990) Weights of wild mallard Anas platyrhynchos, gadwall A. strepera, and blue-winged teal A. discors during the breeding season. *Wildfowl* 41, 122-130

Madsen J. (1998) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. *Journal of Applied Ecology* 35, 398-417

Martinez M., Rodriguez-Vigal C., Jones O.R., Coulson T. & San Miguel A. (2005) Different hunting strategies select for different weights in red deer. *Biology Letters* 1, 353-356

Merillä J. & Sheldon B.C. (1999) Genetic architecture of fitness and non-fitness traits - empirical patterns and development of ideas. *Heredity* 83, 103-109

Metz K.J. & Ankney C.D. (1991) Are brightly coloured male ducks selectively shot by duck hunters ? *Canadian Journal of Zoology* 69, 279-282

Mondain-Monval J.-Y. & Girard O. (2000) Le canard colvert, la sarcelle & autres canards de surface. In: *Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 1998/1999* (eds Landry P. & Migot P.), pp. 124-132. Faune Sauvage Cahiers Techniques, Paris.

Mousseau T.A. & Roff D.A. (1987) Natural selection and heritability of fitness components. *Heredity* 59, 181-197

Nichols J.D., Williams M. & Caithness T. (1990) Survival and band recovery rates of mallards in New Zealand. *Journal of Wildlife Management* 54, 629-636

Nichols J.D., Johnson F.A. & Williams B.K. (1995) Managing north-american waterfowl in the face of uncertainty. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 177-199

van Noordwijk A.J., van Balen J.H. & Scharloo W. (1988) Heritability of body size in a natural population of the great tit (Parus major) and its relation to age and environmental condition during growth 162. *Genetical Research* 51, 149-162

Olsen E.M., Heino M., Lilly G.R., Morgan M.J., Brattey J., Ernande B. & Dieckmann U. (2004) Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature* 428, 932-935

Paasivaara A. & Pöysä H. (2007) Survival of common goldeneye *Bucephala clangula* ducklings in relation to weather, timing of breeding, brood size, and female condition. *Journal of Avian Biology* 38, 144-152

Palleroni A., Miller C.T., Hauser M. & Marler P. (2005) Predation - Prey plumage adaptation against falcon attack. *Nature* 434, 973-974

Pradel R., Rioux N., Tamisier A. & Lebreton J.D. (1997) Individual turnover among wintering Teal in Camargue: a mark-recapture study. *Journal of Wildlife Management* 61, 816-821

Rhodes O.E., Smith L.M. & Smith M.H. (1996) Relationships between genetic variation and body size in wintering mallards. *The Auk* 113, 339-345

de Roos A.M., Boukal D.S. & Persson L. *in press* Evolutionary regime shifts in age and size at maturation of exploited fish stocks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*

Rundle H.D., Vamosi S.M. & Schluter D. (2003) Experimental test of predation's effect on divergent selection during character displacement in sticklebacks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 14943-14948

Tavecchia G., Pradel R., Lebreton J.-D., Johnson A.R. & Mondain-Monval J.-Y. (2001) The effect of lead exposure on survival of adult mallards in the Camargue, southern France. *Journal of Applied Ecology* 38, 1197-1207

Vamosi S.M. (2003) The presence of other fish species affects speciation. *Evolutionary Ecology Research* 5, 717-730

White G.C. & Burnham K.P. (1999) Program MARK: Survival rate estimation from both live and dead encounters. *Bird Study* 46 (Suppl.), S120-S139

Williams B.K., Nichols J.D. & Conroy M.J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, New York.

Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach

Matthieu Guillemain[1], Céline Arzel[1,2,3], Pierre Legagneux[4], Johan Elmberg[2], Hervé Fritz[4], Michel Lepley[5], Christophe Pin[5], Antoine Arnaud[5] & Grégoire Massez[6]

[1]Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice , La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France e-mail: m.guillemain@oncfs.gouv.fr
[2] Department of Mathematics and Natural Sciences, Kristianstad University, 291 88 Kristianstad, Sweden
[3] Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France
[4] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[5] Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France
[6] Les Marais du Vigueirat, Mas Thibert, 13200 Arles, France

Animal Behaviour (2007) **73**, 845-854
DOI 10.1016/j.anbehav.2006.06.019

Abstract The trade-off foragers make between predation risk and feeding efficiency is readily studied in dabbling ducks, which have stereotyped feeding methods, some of which prevent predator detection while others do not. Teals forage mostly with only the bill submerged (eyes above the water surface) in winter, but use a broader foraging repertoire in summer. Given the different environments used by teals over the year, it is likely that such a shift is due to changes in diet, but it may also be caused by differences in predation risk between habitats. However, neither predation risk nor teal behaviour has been studied with consistent methods around the year or throughout any of its flyways. Covering wintering, spring-staging, breeding and moulting sites, we combined focal observations of teals and predator flyover data from seven regions ranging from southern France to northern Sweden. Although not apparent at the scale of days within sites, teals indeed relied more on shallow foraging where predation risk was higher, i.e. at wintering sites. Average foraging depth increased gradually from September to August, i.e. from wintering to breeding sites. Foraging bout length of deeply foraging teals did not decrease over the year, suggesting that it is through selection of foraging technique, rather than by the balance between foraging and interruptions, that birds adjust to predation risk. This study highlights behavioural plasticity in response to contrasting selection regimes within a flyway, in dabbling ducks as well as long-distance migrants in general.

Keywords Anas crecca; circumannual; feeding efficiency; flyway; foraging; predation risk; teal; trade-off

Predation risk and feeding efficiency are the main components in the behavioural trade-off made by foraging animals (e.g. Stephens & Krebs 1986; Lima 1987; Sutherland 1996). Two mechanisms are commonly proposed to explain why feeding efficiency and predation risk have opposite effects on the behaviour of foragers. First, feeding and vigilance may often be mutually exclusive, because individuals have to lower their head

to feed and/or have their vision obstructed by the food, thereby preventing predator detection (e.g. Hart & Lendrem 1984; Lima & Dill 1990; Lazarus & Symonds 1992; Illius & FitzGibbon 1994; Fernandez-Juricic et al. 2004; but see Lima & Bednekoff 1999 for a different view). Second, foragers may have to expose themselves to collect, handle or ingest food, thereby experiencing greater predation risk than individuals remaining hidden in more protected areas (e.g. Lima et al. 1985). The predation risk feeding efficiency trade-off has received much attention in avian ecology, as it is often easy to see and study how birds pecking on the ground raise their heads to be vigilant (e.g. Bertram 1980; Thompson & Barnard 1983; Alonso et al. 1994; Saino 1994). Long-distance migrants offer a special challenge to researchers and potentially also a deeper insight into the dynamics of behavioural evolution. This is because many of them experience very different conditions at different times of the year and because they undergo major changes in their physiological status, which affect the constraints influencing trade-off decisions. This implies that site- or season-specific studies run the risk of reflecting only a part of the selection regime and behavioural plasticity that occur under natural conditions. Accordingly, around-the-year studies of foraging behaviour in long-distance migrants are much called for, but they remain exceedingly rare (reviewed in Arzel et al. 2006). In dabbling ducks (Anas spp.), the trade-off between predation risk and feeding efficiency is particularly evident when it comes to foraging methods. These birds feed in a number of distinct modes ranging from dabbling with only the bill submerged to upending with the whole anterior part of the body underwater (Szijj 1965). In winter, ducks preferentially use ‘shallow’ foraging methods in which the eyes are above the water surface, thereby permitting detection of approaching predators (Guillemain et al. 2000). However, when feeding conditions deteriorate (e.g. because of food depletion) some birds will gradually adopt ‘deeper’ foraging methods with the eyes submerged (Pöysä 1989; Guillemain & Fritz 2002; Guillemain et al. 2002), which is obviously a more risky technique. A switch to deeper foraging has also been documented in summer, but was more short-term and apparently a response to vertical movements of invertebrate prey within the water column (Pöysä 1989). Hence, the foraging behaviour repertoire of dabbling ducks seems more diverse in summer (Pöysä 1989) than in winter. The French winter studies documenting a switch to deeper foraging methods in response to food depletion (Guillemain & Fritz 2002; Guillemain et al. 2002) concern a restricted geographical area and a limited number of habitats, whereas most Anas species have geographically wide winter ranges comprising a variety of structurally and taxonomically different habitats. Furthermore, they use vast areas and a diverse set of habitats in different biomes along their migration routes as well as on their breeding grounds (e.g. Hughes & Green 2005). Throughout the year and throughout their flyways, dabbling ducks are generally easy to observe in good numbers when foraging, and it is also possible to classify their foraging behaviour at long range without disturbing them. Dabbling ducks are thus excellent model organisms for studying general decision rules for the trade-off between predation risk and foraging efficiency, particularly because they face different predator communities in different regions at different times of the year. Accordingly, predation risk may vary strongly over the year and between regions as well as between habitats, theoretically selecting for a dynamic and plastic foraging behaviour. All of this applies to the Eurasian teal (hereafter ‘teal’), a common Palearctic species with well-known habitat and dietary preferences (e.g. Cramp & Simmons 1977).

Using teal as the focal organism, we did a circumannual flyway-level study of foraging behaviour in relation to predation risk by using a strictly standardized sampling protocol. Specifically, we addressed the following questions. (1) Does predation risk measured as the frequency of flyovers by avian predators vary over the year and between regions? (2) Is foraging mode in teal correlated with predation risk? Based on earlier studies (e.g. Pöysä 1987a for teal) and foraging theory we predicted that predation risk and the use of gradually shallower foraging modes should be positively correlated. (3) Is foraging mode related to intraspecific density? Increased group size may force a larger proportion of the birds to engage in less preferred, riskier, deeper foraging (Pöysä 1987b). Alternatively, because predation risk depends on group size, individual vigilance rate decreases with increasing numbers of congeners in most animals (Elgar 1989; Roberts 1996; Beauchamp 1998), including teal (Pöysä 1994; Gauthier-Clerc et al. 1998; but see contradictory results in Pöysä 1987b, 1991). Because teal density varies between wintering, staging and breeding sites, we explored the role of this factor in explaining foraging depth. (4) Are changes in foraging depth over the year associated with variation in behaviour in terms of foraging bout length and duration of interruptions between bouts?

METHODS

We recorded the teals' behaviour with a telescope from a fixed point by focal individual sampling (Altmann 1974), that is, an individual was arbitrarily chosen among foraging birds, and we recorded the length of 10 successive foraging bouts in which the individual used the same foraging method plus the length of the 10 associated foraging interruptions. To avoid unintended selection of individuals involved in one foraging method rather than another, we chose the xth individual, entering the telescope from the left as the latter was moved (where x was an arbitrarily chosen number). We distinguished four classes of gradually deeper foraging methods: (1) bill submerged, (2) head submerged, (3) neck submerged and (4) upending, i.e. the entire anterior part of the body was submerged. Associated average actual foraging depths, according to Thomas (1982) were 4.1, 8.1, 17.1 and 23.8 cm, respectively. We calculated the average length of foraging bouts and the average length of foraging interruptions for each individual. An individual was never sampled more than once a day (different parts of the wetlands were considered successively when many birds were present), and with the exception of some of the boreal breeding lakes, it is also unlikely given the general high turnover in teal populations (Pradel et al. 1997) that individuals were sampled on more than 1 day. We recorded the sex of all studied birds, and overall teal density by doing regular duck counts every 45-90 min at each site. If two members of a pair are considered together (which was very unlikely to be the case anyway, given the way focal birds were selected), their overall time budget may not be independent (i.e. they feed, move and rest at the same time), but the very structure of their behaviour (i.e. feeding bouts and interruptions), plus the type of feeding methods (i.e. depths) they use may well be different. However, male and female foraging behaviour did not differ significantly (unpublished data); hence data from the two sexes were pooled in the analyses. The frequency of flyovers by aerial predators (number/ min) was determined for each study day by continuous recording of any bird of prey and other potential predators flying low enough over the water body to elicit a response by the ducks. In France and in southern Sweden these were mostly marsh harrier, *Circus aeruginosus*, yellowlegged gull *Larus cachinnans*, and herring gull, *L. argentatus*, all known to

cause a strong reaction in dabbling ducks (Tamisier 1972; Fritz et al. 2000). In northern Sweden, white-tailed eagle, *Haliaeetus albicilla*, raven, *Corvus corax*, and hooded crow, *Corvus cornix*, were the most common birds observed disturbing dabbling ducks. Crows did not prey upon teals, but they too made ducks vigilant, and may thus be considered as potential threats by teals, forcing the latter to adjust their behaviour. Birds of all the species listed above, including corvids, were considered under the general 'predator' heading. Data were collected at 25 sites in six distinct geographical areas (hereafter 'regions') throughout Western Europe (Fig. 1). All sites were selected because of their known local, regional or international importance

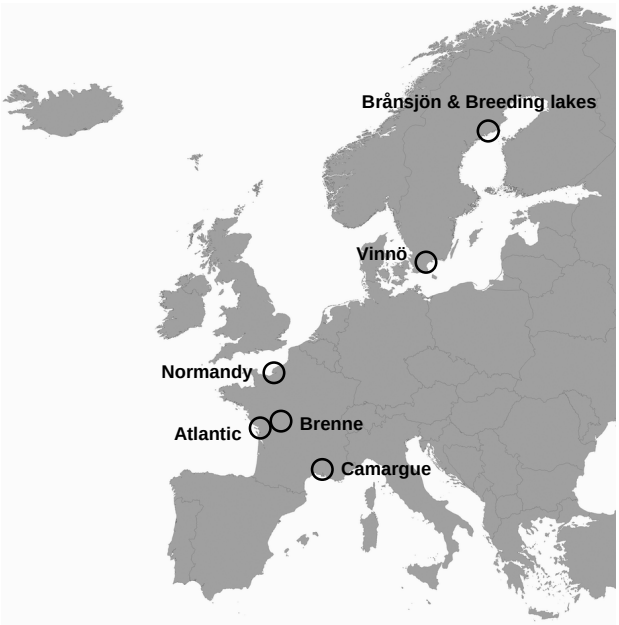


Figure 1. Study regions within the flyway of teals in Western Europe.

for teal, and they belong to the same flyway for this species as documented by ringing data (Fransson & Pettersson 2001; Guillemain et al. 2005). Ducks are known to be highly sensitive to human disturbance (e.g. Blanc et al. 2006), and in particular to hunting (reviewed in Madsen & Fox 1995; Tamisier et al. 2003). To avoid biases linked to potential differences in the level of hunting disturbance between regions, all observations were conducted out of the hunting period and/or in protected hunting-free sites (often in nature reserves). In western France, we observed wintering teal at four sites in the region of Rochefort on the Atlantic coast (45_560N, 0_580W). These ranged from 6.5 to 32 ha, and they were the main day roosts of the area (described in more detail in Fritz et al. 2000). Data from these sites were pooled under the 'Atlantic' region heading and comprise 144 focal samples from 60 study days in November 1995-March 1996 and September 1996-March 1997. Data on flyover frequency by predators were available for 40 of these 60 days. Wintering teals were also studied in the Brenne region, in western France close to Poitiers (46_350N, 0_200E), where 49 focal samples were obtained at eight inland lakes (range 5-76 ha) on 30 days in November 2001-February 2002 and September 2002-February 2003. Flyovers by predators were not recorded in the Brenne region. The final wintering site was in the Camargue region, close to Arles in southern France (43_400N, 04_380E). Here we used a 16-ha wetland within the Marais du Vigueirat to obtain a total of 155 focal samples on 20 study days in October 2002-February 2003 and in October-November 2003. Predator flyover data were available for 15 of these days. In early spring we studied teals at the Grand-Mare Reserve (40 ha) and at a nearby hunting pond (0.8 ha), both in the Normandy region, close to Le Havre (49_300N, 0_060E). Seventeen focal samples were obtained during 5 days between 14 February and 9 March 2004 (predator flyovers were recorded on all days). Later on in spring, and roughly mid-trip within the flyway, we used the alluvial pasture Vinnö Ängar in the province of Scania, southern Sweden (56_030N, 14_150E), hereafter termed the 'Vinnö' region (1.5 ha) to record a total of 74 focal samples and flyover observations of

predators on 2, 14 and 23 April 2004. During the breeding season and the postbreeding moulting season we studied teal on seven boreal lakes in the Umeå area in the province of Västerbotten, northcentral Sweden (63_490N, 20_150E). Six lakes were typical boreal breeding lakes for teal: they were small (2.7-7 ha), oligotrophic, surrounded by coniferous boreal forest, and their shores consisted mainly of floating peat bog (chiefly Sphagnum spp.). Data from these six lakes were pooled under the general heading 'breeding lakes' and comprise 29 focal samples recorded on 13 days in June-July 2003 and in July 2004. The frequency of flyovers by predators was recorded on 5 of these days. The seventh studied lake in this region, Brånsjõn, is much larger, eutrophic, surrounded by cereals and hayfields, and is situated in an open agricultural landscape. Brånsjõn is used as a staging site by thousands of dabbling ducks in spring, and by hundreds for breeding and moulting. Data from this lake were analysed separately under the Brånsjõn heading: 292 focal samples were recorded on 36 days in May-July 2003 and in May-August 2004. Predator flyovers were recorded on 32 of these days. As each focal bird used only one foraging method, and because only four methods were considered here, all original foraging data were classified and thus nonnormally distributed. To analyse trends over the year, we therefore computed the average foraging depth based on the relative number of birds using each foraging method, i.e. depth per 10-day period starting 1 September (Pöysä 1989), a continuous variable. This variable was normally distributed (Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.11$, $N = 31$, $P > 0.20$). When periods of study overlapped between sites (Table 1), data from those sites were pooled to compute average teal foraging depth, behaviour parameters and predator flyover frequency per 10-day period. For biological reasons we considered the year to start in the beginning of September; winter is not a 'waiting' interperiod but, rather, the phase during which dabbling ducks start preparing for the next breeding episode (see also Tamisier et al. 1995).

RESULTS

Foraging Depth Across Regions

The average frequency of flyovers by predators differed greatly between study regions (ANOVA: $F_{5,94} = 16.78$, $P < 0.0001$). Bonferroni-adjusted t tests at $P < 0.05$ showed that the Atlantic region had a higher value than all others except the Camargue, which itself had a higher value than Brånsjõn (Fig. 2a). Other differences between regions were not significant. The average foraging depth of teals also differed significantly between study regions ($F_{6,753} = 45.17$, $P < 0.0001$; Fig. 2b). Among the three regions with more than 5 days of predator flyover data (Atlantic, Camargue and Brånsjõn), there was an obvious pattern of teals relying on shallower foraging techniques as predation risk increased (Fig. 3).

Intra-annual Variation in Foraging Depth

The number of focal samples per 10-day period ranged from zero to 70. We excluded the three periods with no or one sample from further analysis (Table 1). Starting with the first 10-day period in September, there was a clear pattern of increasing foraging depth over the year, a relation best fitted by a quadratic decelerating function ($Y = 6.82 + 0.62X - 0.01X^2$, $R^2 = 0.60$, $F_{2,28} = 20.74$, $P < 0.0001$; Fig. 4a). Over the same period, the frequency of flyovers by predators showed a clear decreasing trend ($Y = 0.115 - 0.007X + 0.001\ X^2$, $R^2 = 0.85$, $F_{2,27} = 75.76$, $P < 0.0001$; Fig. 4b), as did average teal density (birds/ha;

Table 1. Number of focal samples collected per region and 10-day period (starting 1-10 September)

10-day period	French Atlantic coast	Brenne	Camargue	Normandy	Vinnö	Brånsjön	Breeding lakes	Total
1	2							2
2	6							6
3	11	1						12
4	16	7	11					34
5	6	1	9					16
6	13	3	1					17
7	11	1	8					20
8	7	2	4					13
9	9	4	10					23
10	8	3	2					13
11	6	1	18					25
12		4	16					20
13		2	20					22
14	8	1						9
15	7	4	2					13
16	9							9
17	9	13	41	5				68
18	7	2	13	2				24
19	8			10				18
20								0
21	1							1*
22					29			29
23					19			19
24					26			26
25								0
26						70		70
28						8		8
29						8		8
30						32	7	39
31						57	4	61
32						11	7	18
33						35	8	43
34						32	3	35
35						39		39

*Excluded from analysis because of the small sample size.

$Y = 16.06 + 0.44X - 0.03X^2$, $R^2 = 0.33$, $F_{2,29} = 7.25$, $P = 0.003$; Fig. 4c). When we examined variation in foraging depth in relation to predation risk and/or teal density, the full general linear model with these two explanatory factors fitted the data very well ($R^2 = 0.66$, $F_{2,27} = 25.90$, $P < 0.0001$). An analysis of the partial contributions to the model fit revealed that 91.6% of the variance in foraging depth was, however, explained by changes in the frequency of flyovers by predators alone, which therefore had a

highly significant effect ($P < 0.0001$). The contribution of changes in teal density, conversely, did not add significantly to the model fit although the result approached significance ($P = 0.099$). At the scale of regions, there was no significant correlation between predation risk and average foraging depth (based on the three regions with at least five 10-day periods with such data; Spearman rank correlation: Atlantic: $r_S = 0.007$, N = 16 10-day period averages, NS; Camargue: $r_S = 0.193$, N = 12 10-day period averages, NS; Brånsjõn: $r_S = 0.133$, N = 9 10-day period averages, NS). Associated with the above change in foraging depth, the average duration of foraging bouts decreased over time, also starting 1 September ($Y = 4.79 - 0.10X$, $R^2 = 0.32$, $F_{1,30} = 14.12$, $P = 0.0007$; Fig. 4d). In contrast, the average length of interruptions between foraging bouts did not show any significant trend over time ($R^2 = 0.002$, $F_{1,30} = 0.06$, $P = 0.81$; Fig. 4d).

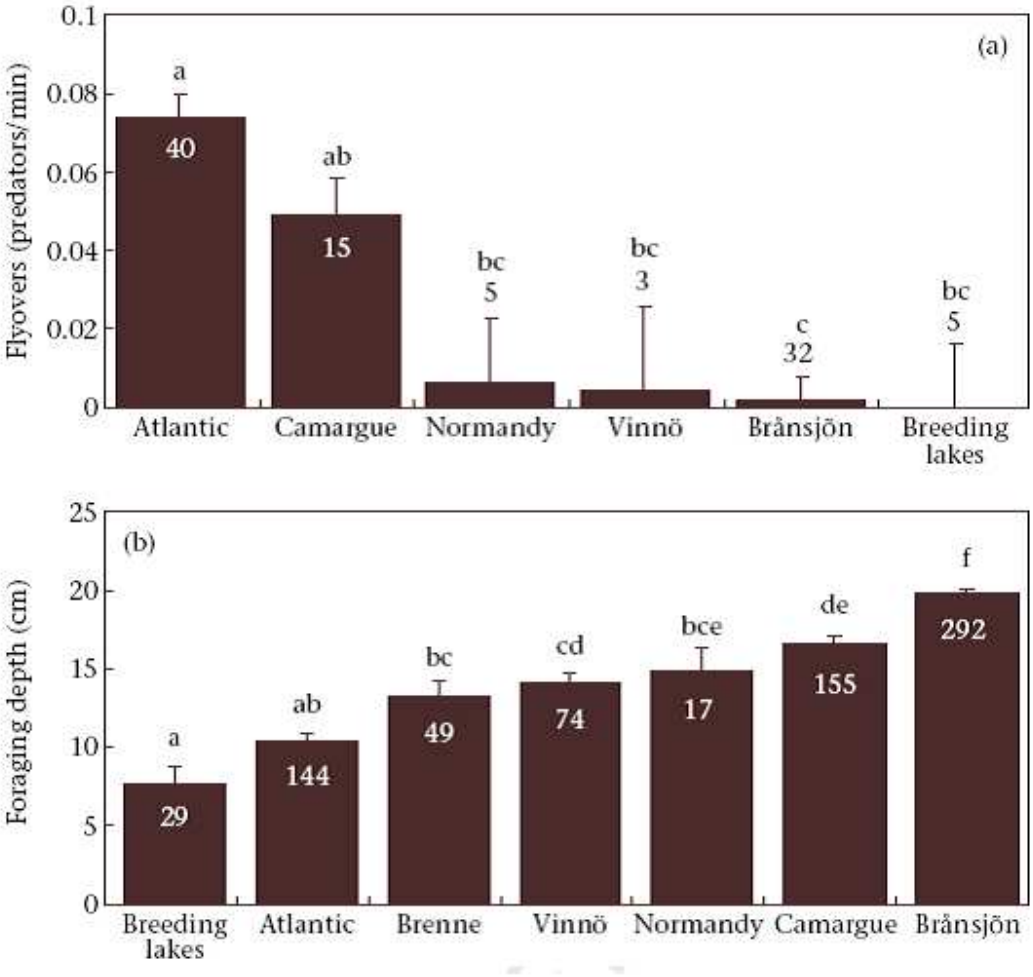


Figure 2. Mean ± SE (a) frequency of flyovers by predators and (b) foraging depth of teal in the study regions. Numbers are sample sizes, i.e. number of (a) study days and (b) individuals. See main text for statistics. In (b) regions with different letters differ significantly according to Bonferroni-adjusted posthoc t tests at $P < 0.05$.

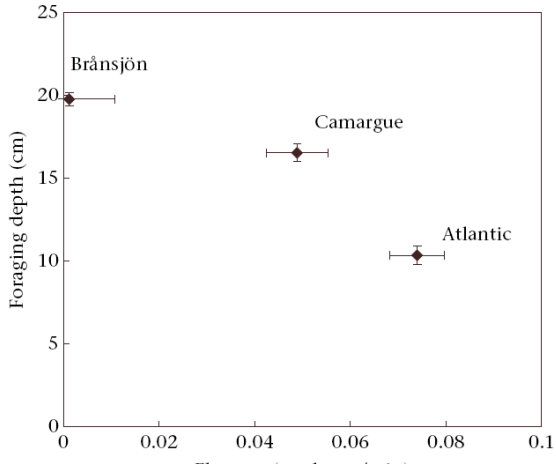


Figure 3. Relation between average frequency of flyovers by predators (predators/min ± SE) and average foraging depth of teals ± SE in Brånsjõn, the Camargue and the Atlantic regions.

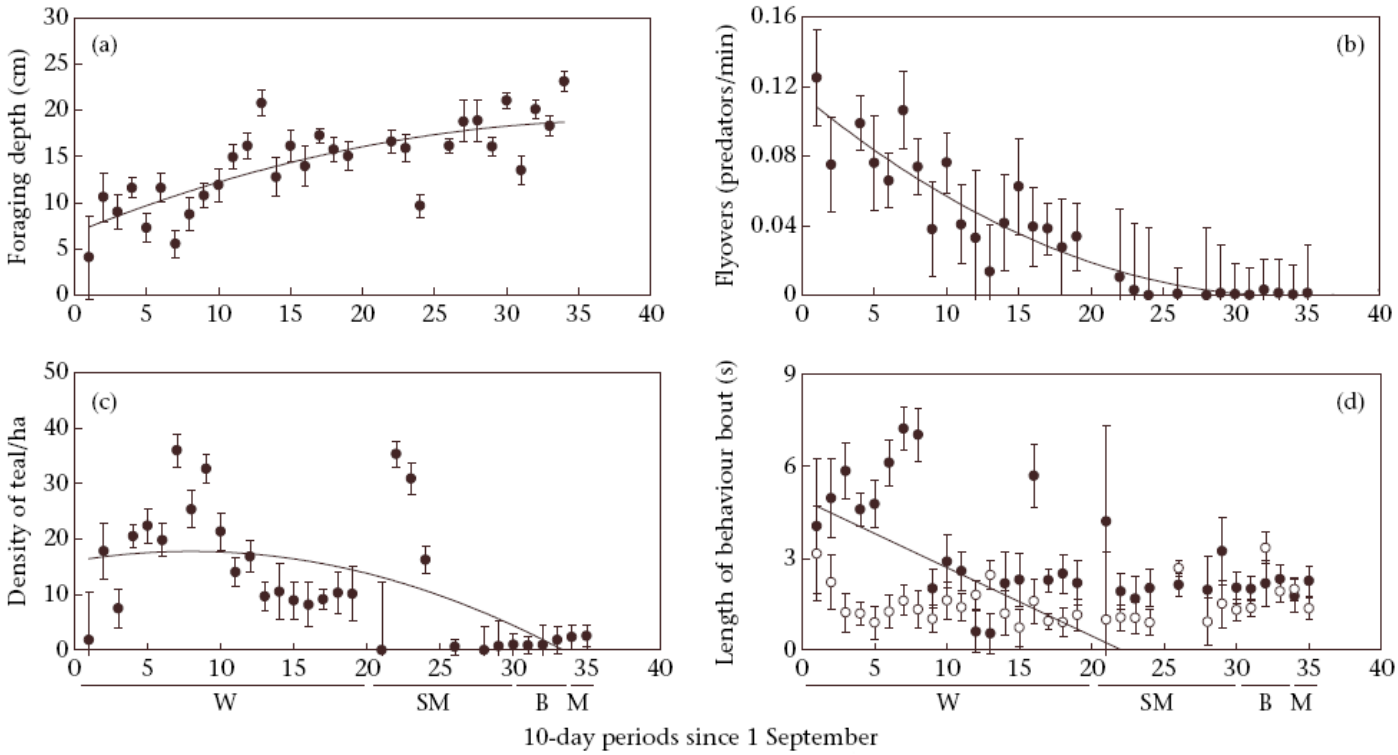


Figure 4. Mean intra-annual variation ± SE in (a) foraging depth of teals, (b) frequency of flyovers by predators, (c) teal density (individuals/ha) and (d) length of feeding bouts (● -) and feeding interruptions (○), expressed per 10-day period starting 1-10 September. See main text for statistics. W: wintering; SM: spring migration; B: breeding; M: moult.

However, when the analysis was restricted to samples the focal of birds using one of the three 'risky' foraging methods with the eyes underwater, neither foraging bout duration nor that of foraging interruptions showed a significant trend over time (foraging: $R^2 = 0.01$, $P = 0.56$; interruptions: $R^2 = 0.01$, $P = 0.54$)

DISCUSSION

Foraging Depth Across Regions

For a long time the dabbling duck guild has been used in community ecology as a textbook example of niche segregation. Accordingly, each species has been supposed to have a rather well-defined foraging depth correlated with its morphology, for example those with a longer body being more likely to forage deeply (Lack 1971; Thomas 1982; Pöysä 1983; Pöysä et al. 1994; Green 1998). However, some studies have documented flexible foraging behaviour in dabbling ducks in summer (e.g. Danell & Sjöberg 1982; Pöysä 1986, 1989), and Guillemain et al. (2002) showed that some species adjust foraging depth in winter by gradually adopting deeper techniques in response to food depletion at the expense of antipredator vigilance. These findings, in combination with the present results, strongly indicate that foraging niches should not be considered as definitive and stable in dabbling ducks. This point is further strengthened by the fact that all our study regions except the boreal breeding lakes hosted four to seven Anas guild members when data were collected. In other words, the changes in foraging depth in teals cannot be attributed to a short-term competitive release within the guild. We argue that the behavioural plasticity now evident makes the ecology of these and related bird communities far more complex and challenging than the rather stereotyped view featured in many earlier texts (e.g. Lack 1971). Guillemain et al. (2002) found that wintering teals switched food types rather than foraging depth (although other species, e.g. mallard *Anas platyrhynchos*, do switch foraging depth), always using foraging methods in which the eyes were above the surface. This does not contradict the view that foraging depth is a plastic behavioural trait; it implies only that teals avoid risky foraging methods when possible, or when potential costs are too high, as seems to have been the case in winter in the present study. Data from the marshlands of western France may, however, be unrepresentative because this area hosts many raptors: 150 pairs of marsh harrier breed and 500 individuals winter (Nicolau-Guillaumet 1991; Bavoux & Burneleau 2004). Although effective predation is rare, marsh harriers often disturb teals and other ducks at day roosts while looking for sick or wounded individuals (Fritz et al. 2000). Having studied teals throughout the year and in six geographically distinct regions within the flyway, we anticipated, and found, significant variation in predation risk. Flyovers by predators were more frequent in the wintering regions for which data were available than in any other region. We see three possible explanations for this. First, marsh harriers may be more likely to live close to each other in winter than in summer, as they generally become more or less territorial when breeding (marsh harriers generally breed in loose colonies and hunt solitarily, Newton 1979). Although home range size of individual harriers may not differ between winter and summer (Sternalski 2005), the regional density may be higher in winter simply because of transient birds (see the difference between the numbers of wintering and breeding individuals in western France above). Second, the frequency of flyovers by marsh harriers increases with increasing density of ducks because the probability of finding a sick or wounded individual is higher in larger duck flocks (Fritz et al. 2000). The observed pattern of higher predator activity on wintering than on breeding grounds thus matches the observed difference in teal density between these two types of regions. Third, in summer it may be more profitable for marsh harriers and other birds of prey to rely on more densely occurring prey than ducks, a switch potentially releasing teals

from predation and permitting a greater variety of foraging behaviours. Marsh harriers, in particular, are known to be opportunistic, and to gather readily at temporarily abundant food sources (Ferguson-Lees & Christie 2001). In summer, male marsh harriers provide most of the food to the female and the young, and males are known to forage on small and predictable prey, especially rodents and similar species (Ingenbleek et al. 2004). In conclusion, based on data from the three regions with rather precise estimates of predation risk (i.e. more than 5 days of flyover data), our study supports the hypothesis that teals rely consistently on shallower foraging methods at sites where predation risk is higher, that is, the wintering grounds. Obviously this is a correlative pattern that requires further study to establish causation.

Foraging Depth Over the Year

To our knowledge, this is the first time the foraging behaviour of a long-distance migratory bird has been studied in such detail throughout the year and throughout its flyway. Unlike previous single-site studies of teals (Guillemain et al. 2002), the present analysis revealed a distinct pattern of increasing foraging depth from the arrival at the wintering grounds until the end of the breeding season the next year. The reasons for this may need further examination, and we do not argue that predation risk alone was responsible for this change. Rather, the timing of the behavioural change matches well with the known switch from a granivorous winter diet to a more carnivorous regime immediately before and during the breeding season (e.g. Olney 1963; Tamisier 1971; Thomas 1982; Euliss & Harris 1987 for the American *A. crecca carolinensis* subspecies). Although teals may eat some emerging insects, chironomid larvae form the bulk of the diet of adults in summer (e.g. Danell & Sjöberg 1980), thus probably necessitating the use of deep foraging to reach them at the bottom of water bodies (Danell & Sjöberg 1982; see also Johnson 1995 for the same pattern in *A. crecca carolinensis*). Conversely, when granivorous in winter, teals need only to submerge the bill to reach seeds that float and accumulate along the shores (Thomas 1982). Whether the change in foraging methods we observed was concomitant with, and may be caused by, a change in diet remains to be established. Direct analyses of gut samples may be ethically difficult to carry out, given the fact that this species is not hunted from late winter to late summer in Europe. However, recent developments in the analysis of multiple isotopes in blood, particularly carbon and nitrogen (e.g. Hobson & Clark 1992a,b), may allow a crude determination of food types over the year. It is most unlikely that the behaviour of teals was governed by a combination of food availability at different depths and the topology of wetlands, that is, availability of feeding areas at various foraging depths. Although data describing this were not available, an earlier analysis in western France conversely revealed that while teals stuck to shallow foraging through the winter, mallard gradually relied on deeper zones of the same water bodies (i.e. these deep areas existed and were available), and continued to exploit throughout the year the same food resources that teals used earlier on in shallow areas (i.e. these seeds were not depleted in deeper areas; Guillemain et al. 2002). Foraging depth increased over the year corresponding to decreases in both predation risk and intraspecific density (Figs 3, 4). However, the general linear model showed that foraging depth was only marginally related to teal density, whereas predation risk was highly significant. We acknowledge, though, that competition for mates, nest sites and other resources may occur, but we think this is unlikely to affect

foraging behaviour. Similar responses have been observed in other species, where foraging behaviour was adjusted to changes in predation risk (e.g. Milinski & Heller 1978; Lima 1985; reviewed in Lima & Dill 1990; Sih 1993). There is an important difference of scale between these studies and ours, though: in the former there were generally on-site short-term responses, whereas we found no such correlation between foraging depth and predation risk. We hypothesize that teals in our study instead responded to predation risk at a more general level, avoiding risky foraging methods at risky sites where there were more predators, and adopting a wider behavioural repertoire at safer sites and during periods when dietary demands made it necessary. Similarly, Pöysä (1989) showed that teals switched foraging methods during the course of a morning in response to the vertical downward movement of invertebrate prey, a behaviour that high predation risk in winter would not favour. Furthermore, given the fact that the predators considered here, especially the marsh harrier, rely on surprise as a hunting technique (Schipper et al. 1975), it may effectively be too risky for teals to adjust their behaviour too quickly to that of the predators, for example at the scale of days. Teals may generally avoid foraging with the eyes underwater in winter, preventing any detection of an approaching predator (Pöysä 1987a), because wintering sites are always risky, even if on some particular days the frequency of flyovers by predators may be low. We do not rule out the possibility that teals responded to the density of congeners within a certain radius (i.e. group size; Pöysä 1994) rather than to the average density of birds on the entire wetland, which may explain the poor correlation we observed with individual behaviour. However, a preliminary analysis including teal number instead of teal density in the model did not fit the changes in foraging depth better, and its effect was not significant (1.7% of the variance explained, partial P = 0.519). We could not analyse the effect of proper group size (i.e. number of close neighbours) and this would require specific data recording in future behavioural studies. We found that switching from shallow to deep foraging was generally associated with shorter foraging bouts (Fig. 4d; see also Guillemain et al. 2001). However, the most interesting underlying aspect of this pattern is that teals foraging deeply, that is, with the eyes underwater, did not change either foraging bout length or the duration of foraging interruptions over time. The fact that foraging bout length did not decrease when riskier foraging methods were adopted suggests that it is through the selection of foraging technique rather than the balance between foraging and interruptions (when birds can be vigilant) that teals adjust to predation risk. These results are different from those of Pöysä (1987a), who hardly ever observed teals switch to safer foraging methods when predation risk was higher, but instead noted that they increased the length of interruptions between foraging bouts to be more vigilant. The timescale in Pöysä's study was different from ours, though; he considered the actual presence of a predator at the moment duck behaviour was studied, while we considered averages over a few days.

CONCLUSION

Most behavioural studies of migratory birds are conducted within a single site or area, within a season, or both. Dabbling ducks are no exception to this pattern, and, furthermore, the majority of studies are from either wintering or breeding sites. The paucity of behavioural studies of ducks on migration stopover sites and the lack of circumannual flyway-level approaches are critical gaps in our knowledge (Arzel et al.

2006). The present study fills this gap with respect to foraging behaviour in teals and provides links between results of earlier studies: teals have been observed to rely on both shallow and deep foraging methods on their breeding grounds (Danell & Sjöberg 1980, 1982; Pöysä 1987a, 1989; Johnson 1995), while earlier winter studies have documented a rather limited behavioural repertoire mainly comprising shallow foraging methods (termed 'dabbling', 'grubbing' or 'dibbling', e.g. Tamisier 1972; Thomas 1982). As we have used strictly standardized methods throughout the flyway to record a proxy for predation risk, we argue that a relaxation of predation risk in summer permits a wider repertoire of foraging behaviours, especially as observed foraging depth could not be explained by between-region differences in wetland basin shape (cf. Nudds et al. 2000). All of this puts the focus on behavioural plasticity as a response to contrasting selection regimes within the flyway, in dabbling ducks as well as in long-distance migrants in general, and more international cooperation is needed if we aim at a better understanding of the factors limiting populations and structuring communities.

Acknowledgments
We thank Graeme Ruxton, Hannu Pöysä, Bob Clark and two anonymous referees for their very helpful and constructive comments on the manuscript. We are most grateful to the managers of all the sites at which we worked, in particular to the Association des Amis des Marais du Vigueirat for the Camargue, the Ligue pour la Protection des Oiseaux and the Fédération Départementale des Chasseurs de Charente-Maritime for the Atlantic sites, the Réserve Naturelle de Chérine and the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre for the Brenne lakes, the Fédération Départementale des Chasseurs de l' Eure for the Grand'Mare reserve, M. Raoul Legay, landowner of the hunting ponds in Normandy and the county administration of Västerbotten for permission to work within the Brånsjõn reserve. The staff at the Biosphere Reserve 'Kristianstads Vattenrike' is acknowledged for valuable help in coordinating landowner contacts. We also thank the many people who helped in the field, especially Noël Guillon, Franck Latraube and Luc Tison. M.G. was supported by a doctoral grant from the Conseil Général Poitou-Charentes when working at the Atlantic sites. C.A. was supported by a Ph.D. Grant from ONCFS and by grants V-124-01 and V-98-04 from the Swedish Environmental Protection Agency. P.L. received a grant from the University Louis Pasteur of Strasbourg, France.

References

Alonso, J. A., Alonso, J. C., Carrascal, L. M., & Munoz-Pulido, R. 1994. Flock size and foraging decisions in central place foraging white storks, *Ciconia ciconia*. *Behaviour* 129, 279-292.

Altman, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49, 227-267.

Arzel, C., Elmberg, J. & Guillemain, M. 2006. Ecology of spring-migrating Anatidae: a review. *Journal of Ornithology* 147, 167-184.

Ashcroft, R. E. 1976. A function of the pairbond in the common eider. *Wildfowl* 27, 101-105.

Bavoux, C. & Burneleau, G. 2004. Busard des roseaux. In: *Rapaces nicheurs de France – Distribution, effectifs et conservation* (Ed. by J. M. Thiollay & V. Bretagnolle), pp. 75-79. Paris : Delachaux et Niestlé.

Beauchamp, G. 1998. The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biological Review* 73, 449-472.

Bertram, B. C. R. 1980. Vigilance and group size in Ostriches. *Animal Behaviour* 28, 278-286.

Black, J. M. 2005. Ecology of social behaviour. In: *Ducks, Geese and Swans* (Ed. By J. Kear), pp 57-67. Oxford: Oxford University Press.

Blanc, R., Guillemain, M., Mouronval, J-B., Desmonts, D. & Fritz, H. 2006. Effects of non-consumptive leisure disturbance to Wildlife. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 61, in press.

Cramp, S. & Simmons, K. E. L. 1977. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa.* Vol. 1. Oxford: Oxford University Press.

Dahlgren, J. 1990. Females choose vigilant males: an experiment with the monogamous grey partridge, *Perdix perdix. Animal Behaviour* 39, 646-651.

Danell, K. & Sjöberg, K. 1980. Foods of Wigeon, Teal, Mallard and Pintail during the summer in a Northern Swedish lake. *Viltrevy* 11, 141-167.

Danell, K. & Sjöberg, K. 1982. Seasonal and diel changes in the feeding behaviour of some dabbling duck species on a breeding lake in northern Sweden. *Ornis Scandinavica* 13, 129-134.

Elgar, M. A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Review* 64, 13-33.

Euliss, N. H. & Harris, S. W. 1987. Feeding ecology of Northern Pintails and Green-winged Teal wintering in California. *Journal of Wildlife Management* 51, 724-732.

Ferguson-Lees J. & Christie, D.A. 2001. *Raptors of the world*. London: Christopher Helm.

Fernandez-Juricic, E., Erichsen, J. T. & Kacelnik, A. 2004. Visual perception and social foraging in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 25-31.

Fransson, T. & Pettersson, J. 2001. *Svensk ringmärkningsatlas [Swedish bird ringing atlas]*. Vol 1. Stockholm: Naturhistoriska riksmuseet & Sveriges Ornitologiska Förening.

Fritz, H., Guillemain, M. & Guérin, S. 2000. Changes in the frequency of prospecting fly-overs by Marsh Harriers *Circus aeruginosus* in relation to short-term fluctuations in dabbling duck abundance. *Ardea* 88, 9-16.

Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A. & Cezilly, F. 1998. Sleep-vigilance trade-off in Green-winged Teals (*Anas crecca crecca*). *Canadian Journal of Zoology* 76, 2214-2218.

Green, A.J. 1998. Comparative feeding behaviour and niche organization in a Mediterranean duck community. *Canadian Journal of Zoology* 75, 500-507.

Guillemain, M., Fritz, H. & Blais, S. 2000. Foraging methods can affect patch choice : an experimental study in Mallard (*Anas platyrhynchos*). *Behavioural Processes* 50, 123-129.

Guillemain, M., Duncan, P. & Fritz, H. 2001. Switching to a feeding method that obstructs vision increases head-up vigilance in dabbling ducks. *Journal of Avian Biology* 32, 345-350.

Guillemain, M. & Fritz, H. 2002. Temporal variation in feeding tactics : exploring the role of competition and predators in wintering dabbling ducks. *Wildlife Biology* 8, 81-90.

Guillemain, M., Fritz, H., Guillon, N. & Simon, G. 2002. Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks : the role of lamellar density and body length in winter. *Oïkos* 98, 547-551.

Guillemain, M., Caldow, R. W. G., Hodder, K. H. & Goss-Custard, J. D. 2003. Increased vigilance of paired males in sexually dimorphic species: distinguishing between alternative explanations in wintering Eurasian Wigeon. *Behavioral Ecology* 14, 724-729.

Guillemain, M., Sadoul, N. & Simon, G. 2005. European flyway permeability and abmigration in Teal *Anas crecca*, an analysis based on ringing recoveries. *Ibis* 147, 688-696.

Guillemain, M., Poisbleau, M., Denonfoux, L., Lepley, M., Moreau, C., Massez, G., Leray, G., Caizergues, A., Arzel, C., Rodrigues, D. & Fritz, H. In press. Multiple tests of the effect of nasal saddles on dabbling ducks : combining field and aviary approaches. *Bird Study*.

Hart, A. & Lendrem, D. W. 1984. Vigilance and scanning patterns in birds. *Animal Behaviour* 32, 1216-1224.

Hobson, K.A. & Clark, R. G. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C I tissues. *Condor* 94, 179-186.

Hobson, K.A. & Clark, R. G. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94, 189-197.

Hughes, B. & Green, A. J. 2005. Feeding Ecology. In: *Ducks, Geese and Swans* (Ed. By J. Kear), pp. 27-56. Oxford: Oxford University Press.

Illius, A. W. & FitzGibbon, C. 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Animal Behaviour* 47, 481-484.

Ingenbleek, A., Cuisin, J., Libois, R., Bavoux, C. & Burneleau, G. 2004. Régime alimentaire hivernal du Busard des Roseaux *Circus aeruginosus* dans le Marais de Brouage (Charente-Maritime). *Annales de la Société des Sciences Naturelles de Charente-Maritime* 9: 389-398.

Johnson, K. 1995. Green-winged Teal (*Ana crecca*). In: *The Birds of America*, No 193 (Ed. By A. Poole & F. Gill). Philadelphia: The Academy of Natural Sciences and Washington, DC: The American Ornithologists' Union.

Lack, D. 1971. *Ecological isolation in birds.* Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Lazarus, J. & Symonds, M. 1992. Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Animal Behaviour* 43, 519-521.

Lima, S. L. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia* 66, 60-67.

Lima, S. L. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in House sparrows. *Behaviour* 102, 231-238.

Lima, S.L. & Bednekoff, P. A. 1999. Back to the basics of antipredatory vigilance: can non-vigilant animals detect attack? *Animal Behaviour* 58, 537-543.

Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation; a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68, 619-640.

Lima, S. L., Valone, T. J. & Caraco, T. 1985. Foraging-efficiency-predation-risk tradeoff in the grey squirrel. *Animal Behaviour* 33, 155-165.

Madsen, J. & Fox, A. D. 1995. Impacts of hunting disturbance of waterbirds. A review. *Wildlife Biology* 1, 193-207.

Milinski, M. & Heller, R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behavior of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature* 273, 642-644.

Newton, I. 1979. *Population ecology of raptors*. Berkhamsted: T & AD Poyser.

Nicolau-Guillaumet, P. 1991. Busard des roseaux. In: *Atlas des oiseaux de France en hiver* (Ed. by D. Yeatman-Berthelot), pp. 154-155. Paris: Société Ornithologique de France.

Nudds, T., Elmberg, J., Pöysä, H., Sjöberg, K. & Nummi, P. 2000. Ecomorphology in Holarctic breeding dabbling ducks: the importance of lamellar density and body length varies with habitat type. *Oïkos* 91, 583-588.

Olney, P. J. S. 1963. The food and feeding habitats of Teal *Anas crecca crecca* L. *Proceedings of the Zoological Society of London* 140, 169-210.

. Morphology-mediated niche organization in a guild of dabbling ducks. *Ornis Scandinavica* 14, 317-326.

Pöysä, H. 1986. Foraging niche shifts in multispecies dabbling duck (*Anas* spp.) feeding groups: harmful and beneficial interactions between species. *Ornis Scandinavica* 17, 333-346.

Pöysä, H. 1987a. Feeding-vigilance trade-off in the teal (*Anas crecca*): effects of

feeding method and predation risk. *Behaviour* 103, 108-122.

Pöysä, H. 1987b. Costs and benefits of group foraging in the Teal (*Anas crecca*). *Behaviour* 103, 123-140.

Pöysä, H. 1989. Foraging patch dynamics in the Teal (*Anas crecca*): effects of sociality and search method switching. *Behaviour* 110, 306-318.

Pöysä, H. 1991. Effects of predation risk and patch quality on the formation and attractiveness of foraging groups of teal, *Anas crecca*. *Animal Behaviour* 41, 285-294.

Pöysä, H. 1994. Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal, *Anas crecca*. *Animal Behaviour* 48, 921-928.

Pöysä, H., Elmberg, J., Nummi, P. & Sjöberg, K. 1994. Species composition of dabbling duck assemblages: eco-morphological patterns compared with null models. *Oecologia* 98, 193-200.

Pradel, R., Rioux, N., Tamisier, A. & Lebreton, J. D. 1997. Individual turnover among wintering teal in Camargue: a mark-recapture study. *Journal of Wildlife Management* 61, 816-821.

Roberts, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* 51, 1077-1086.

Saino, N. 1994. Time-budget variation in relation to flock size in carrion crows, *Corvus corone corone. Animal Behaviour* 47, 1189-1196.

Schipper, W. J. A., Buurma, L. S. L. & Bossenbroek, P. 1975. Comparative study of hunting behaviour of wintering Hen Harriers *Circus cyaneus* and Marsh Harriers *Circus aeruginosus*. *Ardea* 63, 1-29.

Sih, A. 1993. Effects of ecological interactions on foragers diets: competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. In: *Diet selection. An interdisciplinary approach to foraging behaviour* (Ed. by R. N. Hughes), pp. 182-211. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Stephens, D. W. & Krebs, J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.

Sternalski, A. 2005. *Caractérisation de la dispersion juvénile chez le Busard des roseaux (Circus a. aeruginosus) par radio pistage* (MscThesis). Paris: Université Pierre et Marie Curie.

Sutherland, W. J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press.

Szijj, J. 1965. Ökologie des Anatiden im Ermatingen Becken. *Vogelwarte* 23, 24-71.

Tamisier, A. 1971. Régime alimentaire des sarcelles d'hiver *Anas crecca* L. en Camargue. *Alauda* 39, 261-311.

Tamisier, A. 1972. *Etho-ecologie des sarcelles d'hiver Anas c. crecca L. pendant leur hivernage en Camargue* (PhD dissertation). Montpellier, France: Université des Sciences et Techniques du Languedoc.

Tamisier, A., Allouche, L., Aubry, F. & Dehorter, O. 1995. Wintering strategies and breeding success : hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. *Wildfowl* 46, 76-88.

Tamisier, A., Béchet, A., Jarry, G., Lefeuvre, J.-C. & Le Maho, Y. 2003. Effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau. Revue de littérature. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 58, 435-449.

Thomas, G. J. 1982. Autumn and winter feeding ecology of watrfowl at the Ouse Washes, England. *Journal of Zoology (London)* 197, 131-172.

Thompson, D. B. A. & Barnard, C. J. 1983. Anti-predator responses in mixed-species associations of lapwings, golden plovers and black-headed gulls. *Animal Behaviour* 31, 585-593.

SHORT NOTE

Risky foraging leads to cost-free mate guarding in male teal *Anas crecca*

Matthieu Guillemain[1], Céline Arzel[1,2,3], Pierre Legagneux[4], Johan Elmberg[2], Hervé Fritz[4], Michel Lepley[5], Christophe Pin[5], Antoine Arnaud[5], Grégoire Massez[6]

[1]Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice , La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France e-mail: m.guillemain@oncfs.gouv.fr
[2] Department of Mathematics and Natural Sciences, Kristianstad University, 291 88 Kristianstad, Sweden
[3] Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France
[4] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[5] Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France
[6] Les Marais du Vigueirat, Mas Thibert, 13200 Arles, France

Journal of Ornithology (2007) **148**, 251-254
DOI 10.1007/s10336-006-0120-2

Abstract Mate guarding by males is common in species with long-lasting pair bonds. We tested if the need to guard females affected foraging depth in male teal (Anas crecca), and if they were more vigilant than females when foraging with submerged eyes (preventing monitoring of competing males and predators). These predictions were not supported, suggesting that foraging depth selection is primarily driven by other factors, presumably food related. A likely reason why deeply foraging males did not increase vigilance is that 37.5% of the foraging time was already dedicated to it. The apparent lack of guarding costs in foraging male teal may explain why such small ducks can maintain pair bonds for up to 7 months.

Keywords Circumannual Foraging behaviour Mate guarding Teal Vigilance

Many bird species form annual pair bonds long before nesting (e.g., Black 1996). Mate guarding by males is a common phenomenon in these species. This may affect daily time budgets for up to 7 or 8 months per year (e.g., Paulus 1983), not to mention species with lifelong monogamy, in which males may have to guard their mate throughout life (e.g. geese; Black et al. 1996). Consequently, mate guarding may have positive effects on fitness in both sexes in terms of natural as well as sexual selection. For males, this is often seen as a trade off between vigilance, which reduces foraging efficiency, and enhanced breeding success, by sustaining the pair bond and preventing extra-pair copulations (e.g., Birkhead and Parker 1997). Pairing in fall or early winter is considered to be adaptive in dabbling ducks Anas spp. (Hepp and Hair 1983), as mated birds get a dominant status within flocks that confers better access to food (e.g., Hepp 1986; Black 2005). This in turn allows paired females to improve body condition earlier than unpaired birds, which is likely to later translate into higher breeding success (due to the negative relationship between breeding date and success in Anatidae; Bowler 2005; Elmberg et al. 2005). However, precocial pairing also

has drawbacks, especially for males; due to male biased sex-ratios in duck populations Baldassarre and Bolen 1994), males have to devote much time to guarding their female (e.g., Davis 2002; Guillemain et al. 2003). Male vigilance thus offers the female safer efficient foraging conditions, but is costly to males, if nothing else through reduced foraging efficiency. In an earlier flyway-level study (Guillemain et al. 2006, in press), we observed that teal (*Anas crecca*) gradually increase foraging depth from September to August. This change is apparently due to predation risk restricting the behavioural repertoire in winter to safer shallow feeding methods, i.e., those with the eyes above the water surface (see also Guillemain et al. 2001). Conversely, the lower frequency of fly-overs by potential predators as the annual cycle progresses allows teal to use a wider variety of methods, including riskier deeper foraging when prey availability and energy requirements make it necessary. However, deep foraging with the eyes submerged not only limits the ability to detect predators, for a male it also prevents monitoring other males. Given (1) the costs of mate guarding, (2) that teal are paired for several months before breeding (e.g. Johnson and Rohwer 1998), and (3) the theoretically high relative energy requirements due to small body size compared to other dabbling ducks (ca. 300 g on average), we hypothesized that there should be intersexual differences in teal foraging behaviour. Our aims were: (1) to determine if both sexes switch to deeper foraging methods over the annual cycle and, if so, if they do it at the same rate; alternatively, males may maintain vigilance by foraging shallower, e.g. by feeding on different food types than females, and (2) to test whether males and females partition foraging time into feeding bouts and interruptions in the same way when they rely on deep foraging. As deep foraging prevents monitoring of competing males, we hypothesized that deep foraging males should have shorter feeding bouts and/or longer foraging interruptions. Study sites and methods are described in detail in Guillemain et al. (2006, in press). In brief, we used focal individual observations (Altman 1974) of foraging teal, chosen at random within flocks during daylight hours at 25 different sites in seven geographical areas within its flyway in western Europe (from Camargue in southern France to Västerbotten in north-central Sweden), covering the whole annual cycle except autumn migration stopovers. In total, 658 focal observations i.e., the duration of ten successive foraging bouts using the same foraging method, plus the duration of the ten associated foraging interruptions, were recorded (244 females and 414 males). For each bird, we calculated an average value of bout length for foraging as well as for interruptions. Each foraging posture was associated with a feeding depth based on body measurements in Thomas (1982), e.g., bill length for dabbling, head + neck length for dipping, etc. Foraging depth does not necessarily depend on the depth of lakes, since ducks may also seek floating seeds and invertebrates in the water column. High turnover rates in teal assemblages (Pradel et al. 1997) made double recording of the same individual unlikely, with the possible exception of breeding lakes where density is low. Because each focal individual relied on one foraging method, associated with a certain depth, hence a discontinuous variable, means of behavioural parameters were computed for all birds per 10-day period (foraging depth and duration of foraging and interruption bouts). We have earlier demonstrated that increased use of deep foraging methods from September to August is associated with a relaxation of predation risk (Guillemain et al. 2006, in press). Here, we do not address why birds change behavior, but rather use ANCOVAs to compare sex-specific patterns of mean

foraging depth and duration of feeding bouts and interruptions over the year. The model exploring mean foraging depth in relation to date and sex was significant (F3.55 = 7.49, r2 = 0.29, P = 0.0003). However, neither sex nor sex x date had a significant effect (sex: F = 0.03, P = 0.8539; sex x date: F = 0.08, P = 0.7792). Instead, all variance was explained by date, i.e. foraging depth increased seasonally (10-day periods: F = 21.37, P < 0.0001; Fig. 1) at the same rate in both sexes, which on average foraged at the same depth. For individuals foraging with submerged eyes, the model including sex, date, and sex x date did not fit with variation in average length of feeding bouts (F3.52 = 0.36, r2 = 0.02, P = 0.7848), nor feeding interruptions (F3.52 = 1.35, r2 = 0.07, P = 0.2682). The partitioning of behaviour into foraging and vigilance thus remained unchanged over time, and did not differ between sexes when foraging in a posture preventing vigilance. Deep foraging bouts lasted 1.88 s on average (±0.09 SE, n = 56), feeding interruptions lasted 1.20 s (±0.06 SE, n = 56).

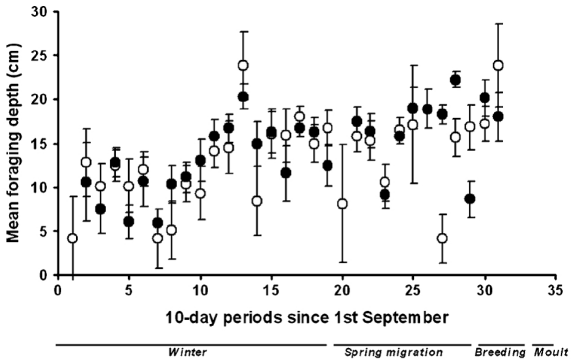


Fig. 1 Annual variation in foraging depth of male (dots) and female (circles) teal (*Anas crecca*) (mean ± SE), expressed per 10-day period starting 1–10 September. The main phases of the annual cycle are indicated under the x-axis. See main text for statistics

Among dabbling ducks, mate guarding has been shown to strongly influence male behavior in wigeon (A. penelope) (Mayhew 1987; Guillemain et al. 2003) and gadwall (A. strepera) (Dwyer 1975). Deeply foraging male teal cannot detect competing males, which is why we hypothesized that they should use this behaviour less than females do. However, this is not what we observed. Both sexes had similar foraging depths, and switched from shallow to deep foraging at the same rate over time. In a previous study, we hypothesized that relaxing predation risk over time would allow teal in general to increase foraging depth in response to higher energy requirements and/or changing food availability (Guillemain et al. 2006, in press). The latter factors may thus be more important than intrasexual competition to foraging depth selection in males or, alternatively, deep foraging is not as costly as hitherto assumed in terms of decreased ability to monitor competing males. Our second prediction, i.e. that deeply foraging males unlike females alter their partitioning of behaviors by increasing vigilance, was not supported either. Average foraging bout length was similar (<2 s) between sexes, and interruptions lasted 1.2 s in both males and females. We suggest that deeply foraging males already have such high anti-predator vigilance (in terms of frequency of bouts as well as proportion of time) that they do not have to increase it further to guard their mate. As a comparison, male wigeon increased vigilance from 3.32 to 14.36% of foraging time after they paired (Guillemain et al. 2003). The corresponding percentage here is 37.5% for deeply foraging teal. This implies that, as opposed to earlier studies documenting high costs of mate-guarding, male teal do not pay a significant price for guarding their mate, at least when foraging. This may explain how such relatively small birds, with high relative energy requirements, can afford to form and defend pairs for up to 7 months a year (Johnson and Rohwer 1998).

Zusammenfassung

Riskante Nahrungssuche erlaubt männlichen Krickenten *Anas crecca* ein kostenfreies Bewacherverhalten Bei Arten mit langer Paarbindung findet man bei den Männchen häufig ein Bewacherverhalten. Wir haben untersucht, ob die Notwendigkeit, die Weibchen zu bewachen männliche Krickenten (*Anas crecca*) in der Intensität der Nahrungsaufnahme beeinträchtigte, und ob sie bei der Nahrungssuche mit den Augen unter Wasser wachsamer waren als die Weibchen (um einer Überwachung konkurrierender Männchen und Prädatoren vorzubeugen). Diese Hypothesen bestätigten sich nicht, was nahelegt, dass der Selektionsdruck auf die Intensität bei der Nahrungssuche prima¨ r von anderen, vermutlich an die Nahrung gekoppelten Faktoren angetrieben wird. Ein Grund, wieso intensiv nach Nahrung suchende Männchen ihre Wachsamkeit nicht erhöhten, liegt wahrscheinlich darin, dass 37.5% der Zeit auf Nahrungssuche bereits auf Wachsamkeitsverhalten verwendet wurde. Dass es bei Krickentenmännchen anscheinend keine Bewachungskosten gibt, könnte erklären, wieso diese kleine Entenart eine bis zu sieben monatige Paarbindung aufrecht erhalten kann.

Acknowledgments We are most grateful to the managers of the study sites, especially the Marais du Vigueirat for the Camargue, the Ligue pour la Protection des Oiseaux and the Fédération Départementale des Chasseurs (FDC) de Charente-Maritime for the Atlantic sites, the Réserve Naturelle de Chérine and the FDC de l'Indre for the Brenne lakes, the FDC de l'Eure and R. Legay for the Grand'Mare reserve and hunting ponds, and the county administration of Västerbotten for permission to work within the Bransjön reserve. The staff at the Biosphere Reserve 'Kristianstads Vattenrike' is acknowledged for valuable help in coordinating landowner contacts. We also thank those who helped in the field, especially N. Guillon, F. Latraube and L. Tison, and two referees for their comments on an earlier version of the manuscript. M. Guillemain received a doctoral grant from the Conseil Général Poitou-Charentes when working at the Atlantic sites. C. Arzel was supported by a PhD Grant from ONCFS and grants V-124-01 and V-98-04 from the Swedish Environmental Protection Agency. P. Legagneux received a grant from the university Louis Pasteur of Strasbourg, France.

References

Altman J (1974) Observational study of behaviour: sampling methods. Behaviour 49:227-267

Baldassarre GA, Bolen EG (1994) Waterfowl ecology and management. Wiley, New York

Birkhead TR, Parker GA (1997) Sperm competition and mating systems. In: Krebs JR, Davies NB (eds) Behavioural ecology - an evolutionary approach. Blackwell, Oxford, pp 121-145

Black JM (1996) Introduction: pair bonds and partnerships. In: Black JM (ed) Partnerships in birds -the study of monogamy. Oxford University Press, Oxford, pp 3-20

Black JM (2005) Ecology of social behaviour. In: Kear J (ed) Ducks, geese and swans. Oxford University Press, Oxford, pp 57-67

Black JM, Choudhury S, Owen M (1996) Do barnacle geese benefit from lifelong monogamy? In: Black JM (ed) Partnerships in birds-the study of monogamy. Oxford University Press, Oxford, pp 91-117

Bowler J (2005) Breeding strategies and biology. In: Kear J (ed) Ducks, geese and swans. Oxford University Press, Oxford, pp 68-111

Davis ES (2002) Female choice and the benefits of mate guarding by male mallards. Anim Behav 64:619-628

Dwyer TJ (1975) Time budget of breeding gadwalls. Wilson Bull 87:335-343

Elmberg J, Nummi P, Pöysä H, Gunnarsson G, Sjöberg K (2005) Early breeding Teal Anas crecca use the best lakes and have the highest reproductive success. Ann Zool Fenn 42:37-43

Guillemain M, Duncan P, Fritz H (2001) Switching to a feeding method that obstructs vision increases head-up vigilance in dabbling ducks. J Avian Biol 32:345-350

Guillemain M, Caldow RWG, Hodder KH, Goss-Custard JD (2003) Increased vigilance of paired males in sexually dimorphic species: distinguishing between alternative explanations in wintering Eurasian Wigeon. Behav Ecol 14:130-135

Guillemain M, Arzel C, Legagneux P, Elmberg J, Fritz H, Lepley M, Pin C, Arnaud A, Massez G (2006) Teal (Anas crecca) adjust foraging depth to predation risk: a flyway-level circum-annual approach. Anim Behav (in press)

Hepp GR (1986) Effects of body weight and age on the time of pairing of American black ducks. Auk 103:477-484

Hepp GR, Hair JD (1983) Reproductive behaviour and pairing chronology in wintering dabbling ducks. Wilson Bull 95:675-682

Johnson WP, Rohwer FC (1998) Pairing chronology and agonistic behaviors of wintering green-winged Teal and Mallards. Wilson Bull 110:311-315

Mayhew PW (1987) Vigilance levels in European wigeon—sexual differences. Wildfowl 38:77-81

Paulus SL (1983) Dominance relations, resource use, and pairing chronology of Gadwalls in winter. Auk 100:947-952

Pradel R, Rioux N, Tamisier A, Lebreton JD (1997) Individual turnover among wintering teal in Camargue: a markrecapture study. J Wildl Manage 61:816-821

Thomas GJ (1982) Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse washes, England. J Zool 197:131-172

Condition dependence of structural wing flash-marks in two species of dabbling ducks

Pierre Legagneux P.[1,2] , Marc Théry[3], Matthieu Guillemain[4], Doris Gomez[3], Vincent Bretagnolle [1]

[1] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Beauvoir sur Niort, France
[2] *DEPE - CNRS UPR 9010 23 rue Becquerel F -67087 Strasbourg Cedex 2, France*
[3] *Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 7179, 4 avenue du petit château, F-91800 Brunoy, France*
[4]Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice , La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

Submitted manuscript

Abstract Growing empirical evidence supports the hypothesis of male mate choice for female ornaments, in addition to the more conventional hypothesis of female choice for male characters. These ornaments are thought to reflect individual quality and future breeding ability. While structural colors are clearly used in mate choice and pairing, the condition-dependence of such traits is less obvious, particularly in females. We present spectral measurements of wing flash-marks in dabbling ducks during the mating period and evaluate color and brightness contrasts as seen through the mallard's (*Anas platyrhynchos*) visual system. First, by analyzing reflectance spectra of semi-captive mallards just after the molting period, we found that brightness contrast of the wing flash-mark was negatively related to body condition in both sexes. On the contrary, color contrast was positively related to body size, but only in females. Females showed lower color contrast and higher brightness contrast than males. Secondly, spectral measurements of feathers of wild wintering mallards and common teals *A. crecca crecca*. indicated that adults were more colored than yearlings. Color contrast was positively related to body size for female teals only. We also found that brightness decreases over time. Thirdly, color contrast was greater for captive than for wild mallards, whereas brightness contrast was greater only for captive females. Finally, mallards captured in winter on protected areas were brighter than hunted individuals shot around these reserves. Brightness of mallards was similar in early and in middle winter, suggesting that individuals were able to maintain their brightness level throughout time. These results suggest that female color signals are likely to be used by males for mate choice, and demonstrate that the structural color is condition-dependent in both sexes.

Keywords *Anas platyrhynchos*; *Anas crecca*; wing-flash marks; structural signalling; hunting vulnerability

Animal coloration is thought to evolve as a compromise between two antagonistic selection pressures (Endler, 1978; Endler, 1991): sexual selection that leads signals towards maximal conspicuousness of mates and rivals (Andersson, 1994), and natural selection, through communication with prey (Rohwer and Paulson, 1987) or predators (Cott, 1946; Baker and Parker, 1979) and selecting for maximal crypsis. There are also other functions that explain animal coloration such as the protection against ultraviolet light or thermoregulation facilitation (Burtt, 1986; Ruxton et al. 2004).

Under sexual selection, because females are expected to be the choosy sex, conspicuous plumage coloration is more likely to evolve in males than in females (Anderson, 1994; Hill, 2006a).

Lorenz (1978) first noted the correspondence between courtship behaviors and the location of color patches in numerous animal species, and provided detailed examples from ducks (family Anatidae), that display some of the most complex and brightest plumage patterns among birds. Since then, cues in mate choice such as courtship activity (Bossema and Kruijt, 1982; Holmberg et al. 1989), hormonal status (Sorenson et al. 1997; Poisbleau et al. 2005), body condition (Wishart, 1983; Holmberg et al. 1989), bill or plumage coloration (Klint, 1980; Holmberg et al. 1989; Omland, 1996a,b; Peters et al. 2004), have been investigated in ducks. However, as pointed out by Davis (2002), little attention has been paid to female phenotype. While it is well established that females prefer to pair and mate with brighter and/or more colorful males (review by Hill 2006a), there is also growing evidence that males operate pairing and mating choices, leading to conspicuous female signals at least in some species (review in Amunsdsen and Pärn 2006). In ducks, the investment of sexually mature males dabbling ducks in mate guarding (e.g. Paulus, 1983) and forced extra pair copulation (e.g. Seymour 1990) likely indicates a directional male mate choice. Ducks are usually sexually dichromatic (especially within the dabbling ducks), but even in highly sexually dichromatic species, both males and females possess wing flash-marks (usually identical between the sexes). It is unclear which signal is conveyed in those species by wing flash-marks. In the mallard *Anas platyrhynchos*, clipping the blue flash-mark from the wings of males had no detectable effect on pairing success (Omland, 1996a,b), but this experiment did not control for the effect of clipping. Conversely in Northern pintails *Anas acuta*, females were shown to choose males with pure white breasts and more colorful scapular feathers (Sorenson and Derrickson, 1994).

The wing flash marks in dabbling ducks come from iridescent feathers that diffract ambient light and compose a structural signal (Hill 2006,b). Nutritional condition of an individual at the time of molt might be reflected in the expression of structural coloration (review in Hill 2006b). Any nutritional deficiency should impact the created structures and consequently produce less intense coloration (McGraw et al. 2002). Previous studies on mallard and other closely related dabbling duck species, have suggested that breeding ability is dependent on body condition (Heitmayer, 1995; Blums and Clark, 2004; Blums et al. 2005). Moreover, the way waterfowl manage their body nutrient reserves on their wintering grounds affects immediate survival as well as pairing success, hence future reproductive success (e.g. Pawlina, 1993; Tamisier et al. 1995; Guillemain et al. in press). Body condition thus appears to be a key factor in the whole life cycle of ducks that affects both breeding success and winter survival. Generally, ducks pair in winter (Hepp and Hair, 1983), and exhibit courtship behaviors. These behaviors, coupled with signals, are thought to reflect individual quality. Hence, a positive relationship between body condition and feather signaling is expected. Recent technical developments allow the investigation of animal signaling through the visual system of conspecifics or predators in relation to ambient light and background colors (e.g. Théry and Casas, 2002; Théry et al. 2005; Gomez and Théry, 2007). Ducks wing flash marks are surrounded by black feathers, which is thought to reinforce signaling (Hailman, 1977). The color contrast that exist between black and flashy feathers thus appear as a biologically relevant measure to study wing duck

coloration. In ducks, reflectance spectrometry has only been used to study bill color (Peters et al. 2004), while other male ornaments have only been investigated using human vision (Holmberg et al. 1989; Omland, 1996a,b). By using recent spectrometry techniques, we studied the complete visual spectrum of flash marks, as seen through the mallard tetrachromatic visual system (Jane and Bowmaker, 1988). We used two common European dabbling duck species: the mallard (*Anas platyrhynchos*) and the common teal (*A. crecca crecca*). Our aims were to (1) investigate what information is delivered by the flash marks of both sexes fed *ad libitum* in semi-captivity, soon after molting (to avoid feather degradation after growth). We expect a positive relationship between body condition and flash-mark reflectance for both sexes.

(2) compare the signal obtained when individuals from natural habitats are investigated, either captured by ourselves or killed by hunters in winter (i.e. during the pairing period of these species; Hepp and Hair, 1983). Like for semi-captive individuals, we expect a positive relationship between body condition and flash-mark coloration. We also expect wild individuals to display lower quality plumage than semi-captive individuals due to a more constraining environment in nature (i.e. less food availability). We hypothesize that, overall structural plumage gradually fades due to the abrasion mediated by keratinolytic bacteria (Burtt and Ichida, 1999; Shawkey et al. 2007) or to natural abrasion, and therefore expect a decrease of plumage coloration over time.

(3) Based on the fact that hunters tend to harvest ducks in poorer body condition because these are more likely to move away from protected areas (Heitmeyer et al. 1993; Dufour et al. 1993; Guillemain et al. 2007), we finally expect individuals captured alive in protected areas to be more intensely colored than hunted individuals.

METHODS

Feather collection and body measurements

We collected one feather from the wing color flash-mark (also termed “speculum”, i.e. the distal side of secondary remiges) of each individual killed by hunters or captured alive in protected areas during winter, or reared in our laboratory (Centre d”Etudes Biologiques de Chizé located in western France). Feathers collection took place in September for individuals fed *ad libitum* (N = 19 females and 23 males mallard). Feather collection from wild individuals occurred in autumn and winter (from September to March) during four years (September 2001-March 2005). In Brenne lakes (central France, 46°45’ N, 01°14’E), 326 mallards were collected by hunting and 12 mallards (5 males et 7 females) were captured at night on a protected area (the Réserve Naturelle de Chérine) during December 2001 and January 2002. We compared the coloration of these two groups (hunted or captured) by keeping in the hunted sample group only the individuals (15 males and 13 females) that were shot during the same period as the one during which the captured ducks were collected. We measured body mass, flattened wing length, tail length (length of the longest rectrice), and bill length, height and width. A Principal Components Analysis (PCA) was performed on these measurements except body mass. The scores of the first Principal Component (PC1) provide a reasonable index of body size (Table 1). To obtain an index of body condition, we used the residuals from the regression between body mass and PC1 (Ankney and Afton, 1988). This index of body condition was not related to body size.

Table 1 : Morphological measurements for 23 male and 19 female mallards raised in our lab and fed *ad libitum* until measurements in September, right after the molting period. Shown are means ± SD and coefficients for two principal components (PC1 and PC2) of morphological variation. The PC1 scores were used to derive a body-size index.

	Measurements (Mean ± SD)		Principal component scores [a]	
Variable	Females	Males	PC1	PC2
Bill length (mm)	52.3 ± 2.4	53.9 ± 1.7	0.31	0.82
Bill width (mm)	21.7 ± 0.7	23.1 ± 0.9	0.47	-0.11
Bill height (mm)	17.8 ± 0.9	18.9 ± 1.0	0.31	-0.24
Tarsus length (mm)	47.1 ± 1.9	49.0 ± 2.1	0.42	0.28
Wing length (mm)	269.1 ± 5.0	287.1 ± 6.4	0.44	-0.20

[a] PC1 and PC2 accounted for 57% and 14% of the variation in measurements, respectively.

The teal feathers (N= 1186 individuals) were collected from individuals hunted in France in 82 localities. Only wing length and body mass were available for teals. These measures were available for only 1087 teals. Since least square residuals from the wing-mass regression can lead to spurious estimation of body condition (Green, 2001), we included wing length and body mass directly in models to explain plumage color variations. Birds were also aged (as adults or juveniles) using wing feathers criteria (Baker, 1993). The sex-ratio (males on males+females) was 0.55 for teals, 0.51 for wild mallard and 0.45 for captive mallards.

Color measurements and spectral data analysis

We measured wing flash-mark reflectance with a portable spectroradiometer (Avantes USB-2000 calibrated from 200 to 850 nm) and a deuterium-halogen light source (DH-2000 emitting from 215 to 1500 nm) connected with a 1.5-mm-diameter sensor inserted in a miniature black chamber (Théry et al. 2005). To insure repeatability and avoid the effect of the angle of light incidence on the reflectance of structural colors (Osorio and Ham, 2002, Madsen et al. 2007), reflectance spectra were taken at 90° incidence relative to a 99% reflectance standard (300–700 nm Spectralon) and to dark current (black velvet background). A reference and dark current calibration were taken before measuring the feather of each individual. For each individual bird, we computed a mean of five reflectance spectra taken on the same feather.

To take into account the photoreceptor sensitivity of the mallard visual system, we used the physiological visual model of Vorobyev and Osorio (1998) with the visual sensitivities measured by Jane and Bowmaker (1988) and computed color and brightness contrasts with the visual background. The ambient light irradiance was diffuse daylight CIE D65, and the visual background was the reflectance of black feathers surrounding the wing flash-marks. The black background was chosen because wing flash mark appears as a color signal surrounded by black and white patches belonging to the same feathers or to other secondary remiges. This particularity enhances the shape and amplifies conspicuousness of the visual signal (Hailman, 1977). Color contrast, that provides information about object color under variable illumination, is likely to be

used at a shorter distance than brightness contrast that is used for detection at longer range (Osorio et al. 1999).

We assessed repeatability of measurements by comparing three reflectance spectra taken on the same feather in 20 mallard males. Because neither color nor brightness contrasts were normally distributed, we estimated repeatability by using Kendall coefficient of concordance, following the calculation described in Siegel and Castellan (1988). This coefficient is used as a nonparametric estimate of the repeatability (De Rosa et al. 2003). After ranking individuals within a series of color measurement, we estimated the relatedness between the three series of rankings. A high coefficient indicates a high similarity between the three rankings given to one individual. Both variables were found highly repeatable: W=0.993, df=19, P<0.001 for brightness contrast, W=0.991, df=19, P<0.001 for color contrast.

The model was used with neural noise and photoreceptor relative densities from Håstad et al. (2005). Computations were conducted with the Avicol software (Gomez, 2006).

Data analysis

Because our two dependent variables (brightness and color contrast) were negatively correlated ($F_{1,337}$ = 65.79, P < 0.0001, AdjR^2 = 0.16 and $F_{1,1184}$ = 120, P < 0.0001, R^2 = 0.09 in mallard and teal, respectively), we used Multivariate Analyses of Variance (MANOVAs) with age, sex and years as factors on both color and brightness contrasts. Body condition (or wing length and body mass for teals), age, sex, year and date (in Julian days) were the explanatory variables. We used a backwards stepwise model selection procedure, starting with the most saturated model and subsequently gradually removing all non-significant terms. Non-significant interaction terms were removed when they did not significantly improve the fit of a model. Freeware R 2.4.0 and STATISTICA 6.0 were used for statistical analyses.

RESULTS

For both species, reflectance spectra of dabbling ducks wing flash-marks showed both a peak in the UV and a peak in the visible wavelengths (Fig. 1). In mallards, the UV peak occurred on average at 346.9 nm ± 25.5 SD for wild (N = 339) and 342.3 nm ± 18.4 SD for captive mallards (N = 42). The blue color peak occurred on average at 455.7 nm ± 43.1 SD for wild individuals and at 470.0 nm ± 8.4 SD for captive ones. In teals (N = 1167), the UV peak occurred on average at 340.8 nm ± 41.8 SD and the green at 547.6 nm ± 48.2 SD.

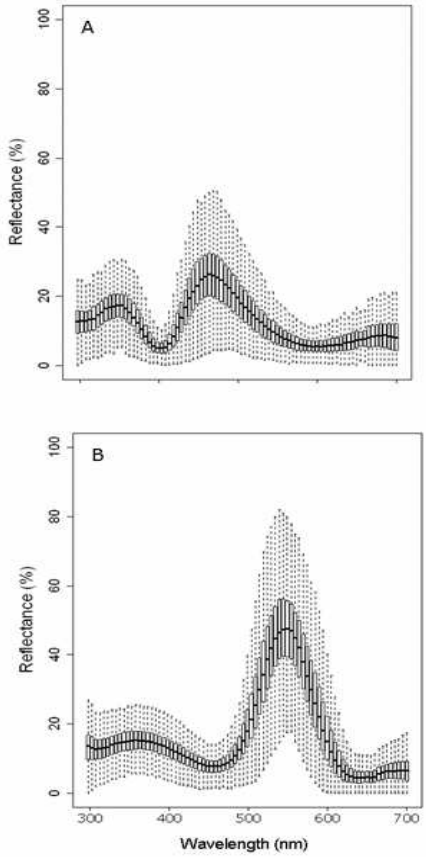


Figure 1: Typical median reflectance spectra (± lower and upper hinges and whiskers) of wild mallards (A) and teals (B) wintering in France, measured with optical spectrometry.

Colors of captive mallards

The spectra did not differ between age classes, but did so between sexes for both color and brightness. Females showed lower color contrast and greater brightness contrast than males ($F_{1,40} = 6.44$, $P = 0.015$ and $F_{1,40} = 8.15$, $P = 0.007$, respectively). Brightness contrast decreased with increasing body condition in both sexes ($F_{1,21} = 6.82$, $P = 0.016$, $AdjR^2 = 0.21$ and $F_{1,17} = 6.89$, $P = 0.018$, $AdjR^2 = 0.25$ for males and females, respectively; Fig. 2). A similar relationship between brightness and body size was found in females ($F_{1,17} = 7.48$, $P = 0.014$, $AdjR^2 = 0.26$), but not in males ($P = 0.19$). In females, nearly significant positive relationships between color contrast and body condition or body size were found ($F_{1,17} = 3.36$, $P = 0.084$, $AdjR^2 = 0.12$ and $F_{1,17} = 3.42$, $P = 0.082$, $AdjR^2 = 0.12$ respectively, Fig. 2), as well as a significant positive relationship between color contrast and wing length ($F_{1,17} = 6.96$, $P = 0.017$, $AdjR^2 = 0.25$). All relationships between color contrast and body condition or size were far from significance in males (all $P > 0.12$).

Colors of wild mallards and teals

To compare the signals between mallards kept in semi-captivity and from the wild, we subsampled individuals from September only (N= 70 females and 65 males). Color contrast was greater for captive mallards (both sexes combined) than for wild ones ($F_{1,133} = 7.99$, $P = 0.005$). Brightness contrast was greater for captive females than for wild ones ($F_{1,68} = 4.57$, $P = 0.036$), while no significant difference was found for males ($F_{1,63} = 0.33$, $P = 0.568$).

The results of the MANOVA that included color and brightness contrasts as dependent variables revealed a strong sexual dimorphism in wing flash mark signaling (Table 2).

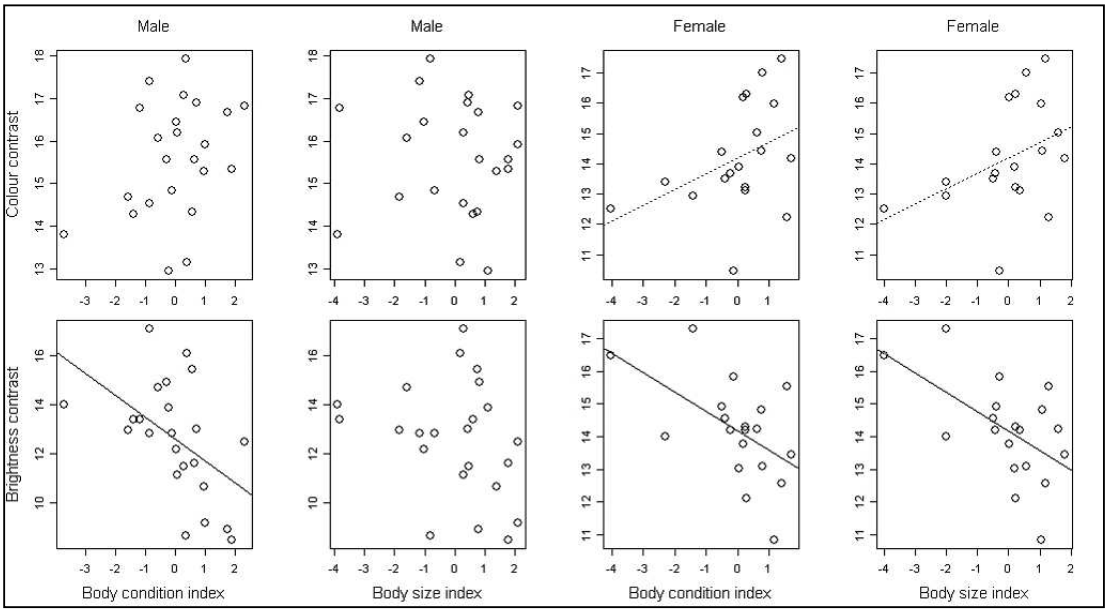


Figure 2: Relationships between brightness (bottom line of graphs) or color (top line of graphs) contrast (relative to black surrounding feathers) and body condition (residuals from the regression of body size index and body mass) and body size (estimated with the 1st scores of a PCA on body measurements) per sex, from semi-captivey mallards (N= 19 females and 23 males). Dotted line = nearly significant relationships $0.05 < P < 0.08$. Plain line = significant regressions ($P < 0.05$).

Table 2: MANOVA results performed on color and brightness contrasts with degrees of freedom (Df), Wilks λ , approximate F-values, and p-values for the variables retained in the model. Models were performed for wild mallards and teals. These models result from a backwards stepwise selection procedure (see text).

Mallard					**Teal**				
	Df	Wilks	F value	P value		Df	Wilks	F value	P value
Sex	2	0.94	7.44	**<0.001**	Sex	2	0.94	29.98	**<0.0001**
Date	2	0.94	7.53	**<0.001**	Date	2	0.98	6.37	**0.002**
Age	2	0.98	2.07	0.128	Age	2	0.99	5.56	**0.004**
Year	4	0.93	2.17	**<0.001**	Year	8	0.96	5.40	**<0.0001**
Age*Year	4	0.96	2.41	**0.048**	Wing length	2	0.99	3.51	**0.03**

5

Table 3: ANOVA results for the linear models based on the color and brightness contrast with degrees of freedom (Df), Sum of squares (Sum Sq), F-values, and p-values for variables retained in the model after a backward stepwise selection procedure.

10

Mallard

	Df	Sum Sq	F value	P value
Response: color contrast				
Sex	1	65.0	13.648	**<0.001**
Response: brightness contrast				
Date	1	116.9	10.11	**0.002**
Age	1	31.1	2.68	0.10
Year	2	92.7	4.01	**0.02**
Age*Year	2	123.4	5.34	**0.005**

Teal

	Df	Sum Sq	F value	P value
Response: color contrast				
Wing length	1	49.3	7.68	**0.006**
Date	1	84.6	14.73	**<0.001**
Year	4	90.3	3.52	**0.007**
Age	1	74.2	11.57	**<0.001**
Sex	1	221.9	34.57	**<0.0001**
Response: brightness contrast				
Date	1	45.0	9.26	**<0.01**
Year	4	128.2	6.59	**<0.0001**
Sex	1	59.5	12.23	**<0.001**

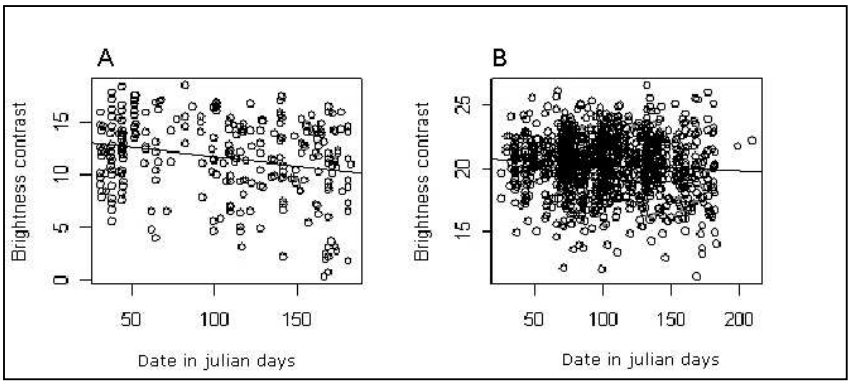


Figure 3: Relationship between brightness contrast and date for mallards (A) or teals (B).

An effect of date was also recorded (Table2): brightness decreased over time in both species (Fig. 3), while color contrast increased only for teals (Table 3). It should be noted that the UV part of the spectrum as seen through the X cone was not influenced by time in teals ($F_{1,1021}$ = 1.04, P = 0.31), while the whole spectrum including the UV part was affected by time in mallards ($F_{1,325}$ = 16.45, P <0.001).

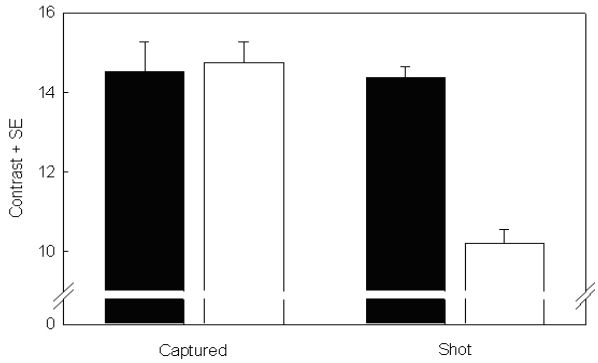
When corrected for sexual differences, a positive relationship between body condition and date was observed in mallards ($F_{1,272}$ = 8.85, P = 0.003), and between wing length or body mass ($F_{1,1146}$ = 11.18, P<0.001 and $F_{1,1076}$ = 43.233, P<0.0001, respectively) and date in teals. Color contrast increased with female teal wing length ($F_{1,650}$ = 5.448, P = 0.02), but not in males ($F_{1,519}$ = 0.288, P = 0.59).

A strong age effect was also found in wintering teals (Table 2): the color of adults was more contrasted than that of juveniles (Table 3). Although the age effect was significant for both sexes, the age difference was stronger in males ($F_{1,490}$ = 13.39, P = 0.0002) than in females ($F_{1,629}$ =5.82, P = 0.016). In mallards, the age effect was in interaction with year (Table2 and Table 3). Adults were brighter than juveniles except in 2001, were the reverse occurred ($F_{1,67}$ =5.43, P = 0.023) without a sex or an age biased sample. Wing signal greatly differed among years. In teals, the 13 individuals collected in 2005 showed lower color contrasts; this may partly explain the strong year effect.

Harvested vs. captured individuals

In mallards, individuals captured in protected areas appeared to be brighter than shot individuals in surrounding hunted areas ($F_{1,38}$ = 8.45, P = 0.006; Fig.4), without any confounding effect of age or sex (all interactions were non-significant). Color contrast was not different between these two groups of mallards ($F_{1,38}$ = 0.002, P = 0.81). However, the condition of birds captured and hunted did not differ significantly ($F_{1,38}$ = 0.57, P = 0.45).

Figure 4: Brightness (white columns) and color



(black columns) contrasts in relation to status of mallards (captured alive at night in protected areas *vs*. shot in surrounding hunted areas during winter).

DISCUSSION

Our results revealed that body size (and condition to a lesser extent) and structural signals were related in ducks. This was especially true for semi-captive birds, measured soon after molting. The positive relationships were significant in females but not in males, a result consistent with what was found for wild teals on body size . Wild birds were less bright and colored than semi captive birds fed *ad libitum*.

In natura, we found positive but noisy relationships between body condition and plumage color, which may reveal that other factors act on feather quality.

Among these factors, we first found an age effect indicating that adults were more colored than juveniles. Secondly, as expected, we found that plumage brightness decreased over time while color contrast was more constant.

Finally, the comparison between hunted and captured individuals indicated no differences in the color contrast but great differences in the brightness contrast: shot individuals were more fade than captured ones. However, this result can not be explained, as we initially predicted, by a difference in body condition between these two groups of individuals.

Body condition, body size and sexual differences of coloration

Although condition dependence of pigmentary coloration has been largely demonstrated during the past decade (e.g., Hill, 1999; Alonso-alvarez et al. 2004; Peters et al. 2004; Peters et al. 2007), relatively few studies have investigated such condition dependence in structural colors (McGraw et al. 2002; Shawkey et al. 2003; Madsen et al. 2007; Siitari et al. 2007). In this study, we tested whether the wing flash-mark coloration of two duck species was related to body condition or body size. In captive mallards, body condition was negatively related to brightness contrast. However, this was not the case in wild individuals. This discrepancy may be related to the reduction of potential environmental constraints such as food limitation or predation risk in the lab. Individuals raised in semi-captivity and fed *ad libitum* were indeed more colored than wild birds. This is likely to reflect the importance of the amount of food available during the molting period, as pointed out by Mc Graw et al. (2002). Conversely, we did not find any difference in brightness contrast between wild and captive mallards, which suggests a less flexible component of feather coloration. We found a positive relationship between color contrast and wing length in both captive female mallards and wild female teals. Brightness contrast also decreased over time. Whatever the mechanism explaining feather degradation in wild animals (i.e. bacteria attack, UV rays from daylight, abrasion when flying or landing), brightness contrast is more likely to decrease over time than color contrast (slight increase in teals). In winter, during the mating period, color contrast appears more preserved than brightness contrast, and may therefore constitute a reliable indicator of condition or body size. This is in accordance with the fact that color contrast is likely to be used at a short distance, where sexual selection occurs, and provides information about object color under variable illumination, whereas brightness contrast is used for detection at longer range (Osorio et al. 1999), which is consistent with close proximity of potential mates during sexual display.

Wing-color contrast was related to body size or condition only in females. If females signal their breeding ability *via* a colored signal, the only way to do so is through the wing flash marks (the only colored part of female dabbling duck's plumage). This contrasts with males that present multiple ornaments to signal themselves, including

bill color (a carotenoid-based signal), a predominant factor in female mallard attraction (Omland, 1996a,b). This also suggests possible male choice during the winter pairing season. Most studies on mate choice have focused on females and comparatively, less attention has been given to the study of male preferences (Davis, 2002). However, a growing number of empirical studies demonstrate male mating preferences in bird species (Amundsen, 2000; Grigio et al. 2005; Amunsdsen and Pärn, 2006). Yet, none of these has, to our knowledge, investigated male choice in relation to female plumage coloration and body size or condition in ducks.

In the Goldeneye, *Bucephala clangula*, the size and purity of the female wing patch is related to reproductive success (Ruusila et al. 2001). Our results suggest that the color of structural feathers is size and condition dependent in females. The main factors involved in the breeding ability of female *Anatidae* are hatching date (Ruusila et al. 2001; Blums et al. 2005), body condition (Blums and Clark, 2004; Blums et al. 2005) and body size (Larsson et al. 1998). Since we found significant relationships between plumage coloration and a fitness-related trait in females in both wild teals and captive mallards and positive non-significant relationships in wild mallards, our results support the hypothesis that female characteristics may be under sexual selection, as for males (Muma and Weatherhead, 1989; Møller, 1993). Therefore, bi-directional mate choice is expected by our results and corroborates previous studies on dabbling ducks (see Sorenson and Derrickson, 1994, Heitmayer, 1995).

Age and year effects

We found that adults were more colored than juveniles in the teal, a long-distant migrant. This could be explained by the differential areas where the speculum feathers grow. Juveniles grow their feather in their birth area while adults have to molt their feathers on distinct molting grounds. While this is true only for males (adult females molt during duckling growth), another explanation is that ducklings have to allocate most of their energy into growth. Adults may be more able to allocate resources into secondary sexual characters than juveniles. On the contrary, we found non-significant differences between age classes and strong variation among years in mallards. The mallard is known to be more sedentary than the teal in France, the latter being a typical migrating bird (Guillemain et al. 2005). In addition, feral mallards are released each year before the hunting season (Mondain-Monval and Girard, 2000), and this likely enhances sedentary behavior. Since ducks are sexually mature the year after hatching, juveniles develop a plumage coloration very similar to adults in one winter. The absence of an age effect in captive mallards raised without nutritional stress may reflect the ability of juveniles to grow feathers of similar quality than adults when necessary nutrients are readily available.

In addition, our results underline a strong inter-annual variation of the wing-flash marks coloration. This likely reveals a direct effect of environmental conditions that fluctuate from year to year, on duck feather quality. To investigate which environmental factor (e.g. flooding levels, food availability) is the main driver of plumage quality, long-term studies comparing environmental variables and feather reflectance at the molting grounds would be necessary.

Hunted vs. captured individuals

Wintering dabbling ducks generally gather in large groups during daylight hours, resting, preening and sometime feeding, and spread in smaller flocks at night to feed (McNeil et al. 1992). Most of the harvest takes place at twilight when ducks commute. In this study, we benefited from a network of local hunters to collect and analyze a large number of duck feathers. In mallards, we were also able to compare plumage coloration from individuals captured at night on protected areas or hunted in the surrounding areas. Recent evidence suggests that hunters tend to harvest ducks in poor body condition because these are more likely to move away from protected areas, and thus face a higher mortality risk than those in better body condition (Heitmeyer et al. 1993; Dufour et al. 1993; Guillemain et al. 2007). Differences in body condition between captured and hunted birds would then explain differences in coloration. Here, we found that hunted individuals were duller than captured ones, without any differences in body condition. Differences in coloration occurred in brightness contrast and not in color contrast, and brightness contrast was never related to body condition in wild ducks, but showed important decrease over time. Moreover, the level of brightness in captured mallards was as high as for birds in early winter, showing that these individuals were able to maintain their brightness level over time. Since the maintenance of plumage quality depends on preening behaviors that ensure protection against bacteria via the uropygial secretion (Shawkey et al. 2003), it is likely that captured individuals were able to devote more energy on preening behaviors than hunted individuals because of a differential time-budget. Actually, individuals that were captured on protected areas could feed on their roosting site while individuals shot outside were forced to commute. These time-budget differences and the potential energetic cost of the foraging trip probably forced commuting individuals to invest less time and energy in plumage quality maintenance.

An alternative hypothesis would be that hunters visually select brighter individuals. It has been shown that hunters selectively harvest the colored males when the species is sexually dimorphic (Metz and Ankney, 1991). However, differences in color and brightness contrasts analyzed here are not as extreme as duck plumage sexual dimorphism, so that discrimination of the hunters based on the brightness of wing flash-marks at twilight is very unlikely.

CONCLUSION

This study suggests that brightness and color contrasts are involved in different signaling functions. Sexual differences in speculum coloration are related to color contrast while environmental characteristics (date, year, captured or hunted) are related to the brightness contrast. Individuals able to produce more colorful structural feathers, well discriminated at short distance, would be less conspicuous to predators using brightness contrast from a longer range. Mediated by both natural and sexual selection, colorful individuals should be selected. The present study appears as a necessary step in the understanding of duck signaling and the function of structural signals. It offers great experimental perspectives to test for the existence of directional male mate choice, and to measure the effect of preening behaviors on plumage quality mediated by the condition of individuals.

Acknowledgements

We sincerely thank F. Latraube and F. Bourguemestre for their help in collecting feathers in the field. We are grateful to the staff members of the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Indre (FDC36), the Association des Chasseurs de Gibiers d'Eau de l'Indre and

the Réserve Naturelle de Chérine (especially J. Trotignon) for their continuous support. We strongly acknowledge the hunters who provided teal wings to ONCFS, and the valuable help of Vincent Schricke and David Guerin, among other contacts, in this collection. This study received a financial support from the WWF France, Région Centre, CNRS (GDR Ecologie Comportementale) and the FDC36. P. Legagneux is supported by a grant from the University Louis Pasteur (Strasbourg, France). We are also grateful to M. Giraudeau and P. Heeb for valuable discussions. English was improved by T.R. Cook.

References

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

Amundsen T, 2000. Why are females birds ornamented? TREE 15: 149-155.

Amundsen T, Pärn H, 2006. Female coloration: review of functional and non-functional hypotheses.In: Bird Coloration Function and evolution (Hill GE, McGraw KJ eds). Cambridge: Harvard University Press.

Andersson M, 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton University Press.

Ankney CD, Afton AD, 1988. Bioenergetics of breeding northern shovelers: diet, nutrient reserves, clutch size, and incubation. Condor 90: 459-472.

Baker K, 1993. Identification Guide to European Non-passerines. British Trust for Ornithology.

Baker RR, Parker GA, 1979. The evolution of bird coloration. Phil Trans R Soc Lond 287: 63-130.

Blums P, Clark RG, 2004. Correlates of lifetime reproductive success in three species of European ducks. Oecologia 140: 61-67.

Blums P, Nichols JD, Hines JE, Lindberg MS, Mednis A, 2005. Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. Oecologia 143: 365-376.

Bossema I, Kruijt JP, 1982. Male activity and female mate acceptance in the mallard (*Anas platyrhynchos*). Behaviour 79: 313-324.

Burtt EH, 1986. An analysis of physical, physiological, and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers. Ornithological Monographs 38: 1-126.

Burtt EH, Ichida JM, 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. Auk 116: 364-372.

Cott HB, 1946. The edibility of birds. Proc R Soc Lond B 116: 371-524.

Davis ES, 2002. Female choice and benefits of mate guarding by male mallards. Anim Behav 64: 619-628.

De Rosa, G., Tripaldi, C., Napolitano, F., Saltalamacchia, F., Grasso, F., Bisegna, V., Bordi, A. 2003. Repeatability of some animal-related variables in dairy cows and buffaloes. *Animal Welfare*, 12, 625-629.

Dufour KW, Ankney CD, Weatherhead PJ, 1993. Condition and vulnerability to hunting among mallards staging at Lake St.Clair, Ontario. J Wildlife Manage 57: 209-215.

Endler JA, 1978. A predator's view of animal colour patterns. Evol Biol 11: 319-364.

Endler JA, 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under visual conditions. Vision Research 31: 587-608.

Gomez D, Théry M, 2007. Simultaneous crypsis and conspicuousness in color patterns: Comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. Am Nat 169: S42-S61.

Gomez D 2006. AVICOL, a program to analyze spectrometric data.

Green AJ, 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? Ecology 82: 1473-1783.

Griggio M, Valera F, Casas A, Pilastro A, 2005. Males prefer ornamented females: a field

experiment of male choice in the rock sparrow. Anim Behav 69: 1243-1250.

Guillemain M, Sadoul N, Simon G, 2005. European flyway permeability and abmigration in teal Anas crecca, an analysis based on ringing recoveries. Ibis 147: 688-696.

Guillemain M, Fritz H, Johnson AR, Simon G, 2007. What type of lean ducks do hunters kill? Weakest local ones rather than migrants. Wildl Biol 13: 102-107

Guillemain M, Elmberg J, Arzel C, Johnson AR, Simon G,. In press. The income-capital breeding dichotomy revisited: late winter body condition is related to breeding success in an income breeder. Ibis.

Hailman JP, 1977. Optical Signals, Animal Communication and Light. Bloomington and London:Indiana University Press

Håstad O, Victorsson J, Ödeen A, 2005. Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. PNAS 102: 6391-6394.

Heitmeyer ME, Fredrickson LH, Humburg DD, 1993. Further evidence of biases associated with hunter-killed Mallards. J Wildl Manage 57: 733-740.

Heitmeyer ME, 1995. Influences of age, body condition, and structural size on mate selection by dabbling ducks. Can J Zool 73: 2251-2258.

Hepp GR, Hair JD, 1983. Reproductive behavior and pairing chronology in winter dabbling ducks. Wils Bull 95: 675-682.

Hill GE, 1999. Mate choice, mate quality and carotenoid-based plumage colouration. Proceedings of the International Ornithology Congress 22: 1654-1668.

Hill GE, 2006a. Female mate choice for ornamental coloration. In: Bird Coloration Function and Evolution (Hill GE, McGraw K eds). Cambridge: Harvard University Press.

Hill GE, 2006b. Environmental regulation of ornamental coloration. In: Bird Coloration Function and evolution (Hill GE, McGraw K eds). Cambridge: Harvard University Press.

Holmberg K, Edsman L, Klint T, 1989. Female mate preferences and male attributes in mallard ducks *Anas platyrhynchos*. Anim Behav 38: 1-7.

Jane SD, Bowmaker JK, 1988. Tetrachromatic color-vision in the duck (*Anas Platyrhynchos* L.) - microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. J Comp Physiol A 162: 225-235.

Klint T, 1980. Influence of male nuptial plumage on mate selection in the female mallard (*Anas platyrhynchos* L.). Anim Behav 28: 1230-1238.

Larsson K, Van Der Jeugd HP, Van der Veen IT, Forslund P, 1998. Body size declines despite positive directional selection on heritable size traits in a Barnacle Goose population. Evolution 52: 1169-1184.

Lorenz K, 1978. Vergleichende Verhaltensforschung: Grundlagen der Ethologie. Springer Verlag.

Madsen V, Dabelsteen T, Osorio D, Osorno JL, 2007. Morphology and ornamentation in male magnificent frigatebirds: Variation with age class and mating status. Am Nat 169: S93-S111.

McGraw KJ, Mackillop EA, Dale J, Hauber ME, 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. J Exp Biol 205: 3747-3755.

McNeil R, Drapeau P, Goss-Custard JD, 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. Biol Rev 67: 381-419.

Metz KJ, Ankney CD, 1991. Are brightly coloured male ducks selectively shot by duck hunters ? Can J Zool 69: 279-282.

Møller AP, 1993. Sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica.* III. Female tail ornaments. Evolution 47: 417-431.

Mondain-Monval JY, Girard O, 2000. Le canard colvert, la sarcelle & autres canards de surface. Pages 124-132 In: Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison

1998/1999 (LandryP, Migot, P eds). Faune Sauvage Cahiers Techniques Paris.

Muma KE, Weatherhead PJ, 1989. Male traits expressed in females: direct or indirect sexual selection? Behav Ecol Sociobiol 25: 23-31.

Omland KE, 1996a. Female mallard mating preferences for multiple male ornaments .I. Natural variation. Behav Ecol Sociobiol 39: 353-360.

Omland KE, 1996b. Female mallard mating preferences for multiple male ornaments .II. Experimental variation. Behav Ecol Sociobiol 39: 361-366.

Osorio D, Ham AD, 2002. Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage. J Exp Biol 205:2017-2027.

Osorio D, Miklósi A, Gonda Zs, 1999. Visual ecology and perception of coloration patterns by dometic chicks. Evol Ecol 13:673-689.

Paulus SL, 1983. Dominance relations, resource use, and pairing chronology of Gadwalls in winter. Auk 100:947-952

Pawlina IM, Boag DA, Robinson FE, 1993. Population-structure and changes in body - mass and composition of mallards (*Anas platyrhynchos*) wintering in Edmonton, Alberta. Can J Zool 71: 2275-2281.

Peters A, Delhey K, Denk AG, Kempenaers B, 2004. Trade-offs between immune investment and sexual signalling in male mallards. Am Nat 164: 51-59.

Peters A, Delhey K, Johnsen, A, Kempenaers B, 2007. The condition-dependent development of carotenoid-based and structural plumage in nestling blue tit: males and females differ. Am Nat 169: S122-S136.

Poisbleau M, Fritz H, Guillemain M, Lacroix A, 2005. Testosterone and linear social dominance status in captive male dabbling ducks in winter. Ethology 111: 493-509.

Rohwer S, Paulson DR, 1987. The avoidance-image hypothesis and color polymorphism in Buteo hawks. Ornis Scand 18: 290-

Ruusila V, Poysa H, Runko P, 2001. Female wing plumage reflects reproductive success in Common Goldeneye *Bucephala clangula*. J Avian Biol 32: 1-5.

Ruxton, GD, Speed, MP, Kelly DJ, 2004. What, if anything, is the adaptive function of countershading? Anim Behav 68: 445-451.

Seymour NR, 1990. Forced copulation in sympatric American black ducks and mallards in Nova Scotia. Can J Zool 68: 1691–1696.

Shawkey MD, Pillai SR, Hill GE, 2003. Chemical warfare? effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria. J Avian Biol 34:345-349.

Shawkey MD, Pillai SR, Hill GE, Siefferman LM, Roberts SR, 2007. Bacteria as an agent for change in structural plumage color: correlational and experimental evidence. Am Nat 169: S112-S121.

Siegel S, Castellan NJJ, 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New-York: McGraw-Hill book company.

Siitari H, Alatalo RV, Halme P, Buchanan KL, Kilpimaa J 2007. Color signals in the black groose (*Tetrao tetrix*) : signal properties and their condition dependency. Am Nat 169:S81-S92.

Sorenson LG, Derrickson SR, 1994. Sexual selection in the northern pintail (*Anas acuta*): the importance of female choice versus male-male competition in the evolution of sexually-selected traits. Behav Ecol Sociobiol 35: 389-400.

Sorenson LG, Nolan PM, Brown AM, Derrickson SR, Monfort SL, 1997. Hormonal dynamics during mate choice in the northern pintail: a test of the "challenge" hypothesis. Anim Behav 54: 1117-1133.

Tamisier A, Allouche L, Aubry F, Dehorter O, 1995. Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. Wildfowl 46: 76-88.

Théry M, Casas J, 2002. Predator and prey views of spider camouflage. Nature 415: 133.

Théry M, Debut M, Gomez D, Casas J, 2005. Specific color sensitivities of prey and predator explain camouflage in different visual systems. Behav Ecol 16: 25-29.

Vorobyev M, Osorio D, 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. Proc R Soc Lond B 265: 351-358.

Wishart RA, 1983. Pairing chronology and mate selection in the American wigeon (*Anas americana*). Can J Zool 61: 1733-174

Autres publications

Legagneux, P., Latraube, F. & Trotignon, J. 2004 **Chérine : une réserve tributaire des autres étangs de la Brenne pour ses canards hivernants.** *Zones Humides Infos* 45 : 18-19.

Arzel, C., Elmberg, J., Guillemain, M., Lepley, M., Bosca, F., Legagneux, P. & Nogues, J. B. **A flyway perspective of food resource abundance in a long-distance migrant, the Common Teal (*Anas crecca crecca*)**. *In prep.*

Rapports

Blaize, C., Bretagnolle, V. & Legagneux, P. 2005 **"Capacité d'accueil de l'estuaire de la Seine pour les canards hivernant"** 58p.

Latraube, F., Legagneux, P. & Bretagnolle, V. 2004 **"Complémentarité et fonctionnalité des étangs en réserve pour la conservation des oiseaux d'eau en Brenne, rapport final "** 85p.

Encadrements

Jérôme Fort 2003/2004 L3 Poitiers **" Evaluation et analyse de la ressource alimentaire disponible pour les canards de surface en hivernage dans l'estuaire de la seine."** 21p.

Jérôme Fort 2004/2005 M1 Poitiers **" Disponibilité et déplétion des ressources alimentaires pour les canards de surface en hivernage : approche de la capacité d'accueil. "** 26p.

Jérôme Fort 2005/2006 M2 Strasbourg **" Décisions d'abandon d'un "patch" : une approche expérimentale chez le canard colvert (*Anas platyrhynchos*)"** 28p.

Sébastien Fournier 2005/2006 M1 Ingénierie Environnementale Agrocampus Rennes **" Méthodes d'analyse du régime alimentaire des anatidés : *exemple des Sarcelles d'hiver (*Anas crecca*) en Brenne* "** 26p.

.

Participation à des colloques

Communications orales

Legagneux, P., Théry, M., Guillemain, M., Gomez, D. & Bretagnolle, V. "What information is behind sexual signals? A study of dabbling ducks wing flash marks" **SERL 2007 "Ecologie & Comportement" Montpellier** France

Legagneux, P., Blaize, C., Latraube, F., Gautier, J. & Bretagnolle, V. "Variation in home-range size and movements of wintering dabbling ducks." **North American Duck Symposium 2006 Bismarck** USA

Legagneux, P., Inchausti, P., Bourguemestre, F., Latraube, F. & Bretagnolle, V. "Evaluating the determinants of emigration in the wild: a case-study with captive raised mallards" **International Society of Behavioral Ecology 2006 Tours** France

Fort, J., Legagneux, P., Bost, C-A. & Bretagnolle, V. "An experimental study of foraging-patch use and patch departure decisions in Mallard" **International Society of Behavioral Ecology 2006 Tours** France

Legagneux, P., Inchausti, P., Bourguemestre, F., Latraube, F. & Bretagnolle, V. "Weak ducks disperse more and survive longer" **SERL 2006 "Ecologie & Comportement" Strasbourg** France

Eraud, C., Hardouin, L.A., Legagneux, L. & Millon, A. Organisation des 1ères rencontres Ecologie et Comportement, **SERL 2005 Chizé**

Legagneux, P., Blaize, C., Latraube, F. & Bretagnolle, V. "Which factors are involved in space use among wintering dabbling ducks" **Colloque Francophone d'Ornithologie 2005 Nantes** France *In French*

Legagneux, P., Latraube, F., Trotignon, J. & Bretagnolle, V. "Habitat use of wintering dabbling ducks in Brenne" **Chapitre Nature 2004 Le Blanc** France *In French*

Posters

Legagneux, P., Blaize, C., Latraube, F. & Bretagnolle, V. "Wildfowling affects movements and home range in wintering dabbling ducks" **ASAB junior meeting 2005 Norwich** UK

Legagneux, P., Blaize, C. & Bretagnolle, V. "Are French populations of wintering dabbling ducks limited by food supply or hunting pressure ?" **ASAB junior meeting 2004 Brighton** UK

Le compromis entre alimentation et risque de prédation, classiquement pressenti pour influencer les stratégies individuelles, a été étudié chez les canards de surface en hivernage à différentes échelles spatiales. Ce travail s'est focalisé principalement sur des espèces granivores: le canard colvert (*Anas platyrhynchos*) et la sarcelle d'hiver (*A. crecca*). Les stratégies comportementales ont été étudiées sur trois sites contrastés (en terme de ressource et de pression de chasse) : l'estuaire de la Seine, le marais de Moëze-Oléron et les étangs de Brenne. Nous avons utilisé différents proxy du risque de prédation en fonction de l'échelle considérée. A l'échelle du patch (expérimentation réalisée en élevage), les décisions d'alimentation dépendent de la densité de ressources présente auquel se rajoute des contraintes liées au risque de prédation qui vont s'exprimer lorsque la densité de ressource sera faible. Cette expérimentation suggère également un transfert d'information publique chez ces espèces grégaires et un effet des besoins énergétiques des individus. L'analyse de la ressource sur nos différents sites montre une déplétion en graines qui est due à la consommation faite par les canards. La densité des ressources en fin d'hivernage est similaire sur les deux sites côtiers et comparable à la densité de ressources pour laquelle les individus abandonnent un patch en condition contrôlée. L'ensemble de ces résultats suggère fortement l'existence d'une densité critique à 15 g/m². Nous avons également montré que le pâturage ou la tonte sont des pratiques d'origine anthropiques qui vont diminuer le stock de graines disponible. Afin d'étudier les stratégies à l'échelle du site d'alimentation, nous avons équipé d'émetteurs des individus capturés sur les réserves et suivi leurs déplacements tout au long de l'hiver. La décision de quitter les zones protégées pour s'alimenter sur des zones plus risquées (chassées) est fonction de la taille des individus et semble également correspondre à l'arrêt de la chasse. La taille du domaine vital quant à lui dépend de la quantité de ressources disponible. A cette même échelle, nous avons bénéficié d'une situation quasi-expérimentale en travaillant sur les canards colvert issus d'élevage et lâchés avant l'ouverture de la chasse en Brenne. En partenariat avec les associations de chasseurs locaux, il a été possible de baguer plus de 3 000 individus sur 3 années et d'analyser leurs déplacements à travers une analyse des reprises. Les résultats révèlent que la pression de chasse est la cause principale des mouvements (émigration) enregistrés. De plus, il semble que les individus en moins bonne condition sont plus à même de quitter leur lieu de lâcher ce qui leur confère un taux de survie supérieur. Ainsi il aura été possible de montrer une sélection directionnelle (d'origine artificielle) s'exerçant sur cette population. Ces résultats confirment l'idée que les mouvements dépendent de la condition individuelle des canards c'est-à-dire les individus en moins bonne condition effectuent des mouvements plus importants (ce qui suggère un mécanisme hormonal : effet de la corticostérone). Enfin à l'échelle du cycle migratoire, la comparaison des comportements alimentaires en fonction de la présence de rapaces a montré qu'en hiver (où les survols effectués par les rapaces sont plus importants), les sarcelles utilisent très peu de comportements alimentaires risqués (i.e. les yeux sous la surface de l'eau) par rapport aux sites de reproduction estivaux. Les résultats de ces travaux permettent de formuler différentes perspectives de recherche tant fondamentale qu'appliquée à la gestion des sites naturels et des espèces de canards.