

THÈSE

pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale : Sciences pour l'Environnement Gay Lussac

Secteur de Recherche : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Présentée par :

Powolny Thibaut

Faire face à l'hiver – Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*)

Directeur de Thèse : Bretagnolle Vincent
Co-Directeur de Thèse : Eraud Cyril

Soutenue le 18 octobre 2012

devant la Commission d'Examen

JURY

Frank Cézilly, Professeur, Université de Bourgogne
Marcel Lambrechts, Directeur de recherche, CEFE-CNRS
Pierre-Yves Henry, Maître de conférences, MNHN
Olivier Pays-Volard, Maître de conférences, Université d'Angers
Frederic Grandjean, Professeur, Université de Poitiers
Pierre Migot, Directeur des études et de la recherche, ONCFS
Vincent Bretagnolle, Directeur de recherche, CEBC-CNRS
Cyril Eraud, Ingénieur, ONCFS

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse
Co-directeur de thèse



Faire face à l'hiver – Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*)

Powolny Thibaut

Soutenue le 18 octobre 2012



JURY

Frank Cézilly, Professeur, Université de Bourgogne
Marcel Lambrechts, Directeur de recherche, CEFÉ-CNRS
Pierre-Yves Henry, Maître de conférences, MNHN
Olivier Pays-Volard, Maître de conférences, Université d'Angers
Frederic Grandjean, Professeur, Université de Poitiers
Pierre Migot, Directeur des études et de la recherche, ONCFS
Vincent Bretagnolle, Directeur de recherche, CEBC-CNRS
Cyril Eraud, Ingénieur, ONCFS

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse
Co-directeur de thèse

Remerciements

Au cours d'une thèse, on apprend, professionnellement bien entendu, mais humainement également. Par ces quelques lignes, je tiens à remercier...

Mes encadrants de thèse, Vincent Bretagnolle et Cyril Eraud, pour leurs soutiens au cours de ces trois années. Je pense que le mot *passion* pour la science et l'avifaune vous colle à merveille.

Les membres de l'équipe *Oiseaux de passage* de l'ONCFS. Sylvie F., Jean-Louis P., Sophie M., Hervé B. Une mention spéciale pour Hervé L. et Jean-Marie B.

Les membres de l'équipe *Agripop* du CEBC. Bon courage aux nouveaux pour les vendredis matin. Merci à Fabrice R. et Flo B. pour le partage de l'espace dans Afripop1/Agripop12.

Le personnel du CEBC et plus particulièrement Nadine G. et Xavier D. pour les soins aux oiseaux durant mes absences.

Les stagiaires co-encadrés, Astrid A., Jean-Daniel M. et Claire C. J'ai fait mon maximum.

L'équipe de l'Inra de Dijon, Sabrina G. en tête mais bien évidemment Emilie C. et François B.

Matthieu Guillemain et Olivier Pays-Volard pour leurs présences lors de mes comités de thèse, peut être un peu long à chaque fois.

Les membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

Les différentes personnes ayant participé aux captures d'alouettes, Vincent R. bien entendu mais également Hélène G. pour les nombreux passages de traineaux. Il en a fallu des nuits...

Et bien entendu, toutes les personnes rencontrées durant ces trois années. Enumérer tout le monde serait long et pénible à lire, je me limiterai donc à :

Clara P. parti un peu tôt à Montpellier,

Matthieu A. pour son aide, ses relectures, sa sympathie, bref beaucoup de choses,

Miches G. toujours de bonne humeur,

Max LH. premier voisin, première rencontre à Chizé, vraiment merci

Sophie L. honnêtement, je ne pensais pas pouvoir devenir ami avec une végétarienne,

Hélène G. sur qui on peut vraiment toujours compter,

Audrey S. l'extravagante,

Kévin L.R. grand artisan de mon échantillonnage et compagnon des dimanches matin,

Lilian et Chantale G. parmi les bonnes rencontres Deux-Sévriennes évidemment,

Karine D. et Christophe B. pour le côté *zen* toujours très appréciable,

Et tant d'autres...(JB T., Adrien P., Vincent L., Paul T., Bertrand G., Oli L., Fred A.)

La bande de l'Est, Ludo G., Laurène M. (ah non G.), Audrey G., Amandine D. et Matthieu K...ne changez rien.

Le rendu de ce manuscrit ne marque pas seulement la fin de quelques années de thèse, mais d'une scolarité parfois tourmentée. Disons assez simplement que ce n'était pas gagné d'avance. Ces derniers remerciements s'adressent donc à mon papa et à ma grande sœur pour leurs soutiens. Petite... mais costaud quand même la famille.

Ah, j'oubliais presque...Zezette. Pas assez de mots pour tout résumer ... simplement un grand Merci.

Table des figures

Chapitre I Introduction

Fig. 1 Représentation schématique d'une stratégie d'histoire de vie d'un organisme. Chaque organisme disposera d'une quantité limitée de ressource (énergie ou temps par exemple) qui devra être allouée à la reproduction, à la maintenance et à la croissance. Les niveaux d'investissement dans chaque type de fonction seront modulés par l'âge des organismes ou la période de l'année par exemple. Dans cet exemple, une quantité d'énergie inférieure sera allouée à la croissance, alors que la reproduction représente l'investissement majoritaire

Page 8

Fig. 2 Représentation schématique de la notion de compromis entre deux composantes conflictuelles (reproduction et maintenance) dans le processus d'allocation des ressources. Dans les trois cas théoriques présentés en Y, la quantité de ressources disponibles est de 10. Dans l'exemple, davantage de ressources seront allouées à la reproduction (A). En (B), les ressources seront principalement consacrées à la maintenance. En (C), le compromis représenté illustre un niveau supplémentaire avec l'existence de compromis entre deux fonctions intervenant dans la reproduction. Adapté de Zéra & Harshman (2001).

Page 8

Fig. 3 Représentation théorique d'une réponse agrégative. Dans ce cas, le nombre de consommateurs s'ajuste de manière concomitante au nombre de proies disponibles (proies [___] ; consommateurs [...]).

Page 11

Fig. 4 Représentation théorique des différents types de réponses fonctionnelles observées (Holling 1959). Type I, linéaire [---] ; Type II, asymptotique [___] ; Type III, sigmoïdale [...].

Page 12

Fig. 5 Illustration de comportements alimentaires, tête baissée et de vigilance, tête levée chez deux espèces (lièvre d'Europe, *Lepus europaeus* en alimentation A et en vigilance B ; Bécasseau de Bonaparte, *Calidris fuscicollis* en vigilance C et en alimentation D).

Page 13

Fig. 6 Evolution de l'indice d'abondance des oiseaux communs d'Europe au cours des 30 dernières années. Orange : espèces de milieux agricoles ($n=36$) ; Bleu : espèces généralistes ($n=136$) ; Vert : espèces forestières ($n=29$) (Source : EBCC, RSPB, Birdlife, Statistics Netherlands, SEBI indicator 01 ; base indice 100 en 1980).

Page 16

Fig. 7 Exemple d'un trajet migratoire entre l'Europe et l'Afrique (d'après Chevallier et al. 2010, Cigogne noire, *Cicogna nigra*).

Page 18

Fig. 8 Représentation schématique du cycle annuel d'une espèce migratrice. Au printemps, les individus effectuent une migration pré-nuptiale pour rejoindre leurs zones de reproduction. En automne, la migration post-nuptiale s'effectue pour rejoindre les zones d'hivernage cette fois.

Page 19

Fig. 9 Alouette des champs maintenue en captivité et baguée durant l'hiver 2009-2010 (A). Evolution de l'indice

d'abondance de l'espèce en France entre les années 1994 et 2012 (Source, réseau ACT-ONCFS) (B).

Page 21

Fig. 10 Aire de répartition de l'alouette des en Europe (d'après Cramp 1980).

Page 22

Fig. 11 Axes de recherche développés durant la thèse

Page 22

Chapitre II Estimation des densités d'alouettes des champs et de la ressource : réponse agrégative en hiver

Tableau. 1 Tendances des effectifs des populations entre 1969 et 1995 en Angleterre pour certaines espèces inféodées aux milieux cultivés (d'après Chamberlain et al. 2000).

Page 31

Fig. 1 Intensification des méthodes agricoles

Page 33

Fig. 2. Illustration des 5 types de cultures utilisés durant l'étude. (A) chaume de céréales; (B) luzerne ; (C) colza ; (D) céréale d'hiver ; (E) prairie.

Page 35

Tableau. 2. Descriptif des variables paysagères et environnementales prises en compte dans l'étude.

Page 35

Fig. 3 Estimation de l'abondance moyenne d'alouettes des champs *Alauda arvensis* pour 5 types de cultures page 36

Page 37

Fig. 4 Estimation de l'abondance moyenne de graines pour 5 types de cultures différents.

Page 37

Tableau. 3. Effets positifs ou négatifs des variables influençant la densité d'alouette des champs.

Page 38

Fig. 5 Variation de la densité en graines (graines/m²), au cours de l'hiver 2009-2010 pour 5 types de cultures différents. Les densités ont été estimées après carottages et mis en germination des carottes récoltées.

Page 40

Tableau. 4 Effets positifs ou négatifs des variables influençant la densité d'alouette des champs.

Page 41

Fig. 6 Densité d'alouettes prédite en fonction de la densité en (les densités prédites sont représentées sur une échelle logarithmique). (A) Janvier ; (B) Février ; (C) Mars.

Page 42

Chapitre III Compromis alimentation – vigilance

Fig. 1 La vie en groupe, un phénomène très répandu dans le monde animal. A. poisson (*Scomber scombrus*) ; B. oiseau (*Aptenodytes forsteri*); C. mammifère (*Connochaetes taurinus*) ; D. insecte (*Tropidothorax leucopterus*).

Page 57

Fig. 2 Répartition du budget temps des alouettes sous différentes tailles de groupe. (A), individu seul ; (B) deux individus (1 individu focal + 1 individu congénère) ; (C) quatre individus (1 individu focal + 3 individus congénères). Données exprimées en pourcentage (rouge : temps en vigilance ; bleu : temps en alimentation).

Page 59

Fig. 3 Taux de picorage et d'ingestion pour des groupes de 1, 2 ou 4 individus. Les données sont exprimées en nombre de

pic/graines consommées par seconde (bleu foncé : taux d'ingestion ; bleu clair : taux de picorage, moyenne \pm ES).

Page 60

Fig. 4 Plaques expérimentales entourant la cage et l'individu focal (0 ; 15 et 35 centimètres de hauteur).

Page 63

Fig. 5 Temps passé en alimentation (exprimé en seconde) à trois densités de graines différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Page 64

Fig. 6 Nombre de pic effectués à trois densités de graines différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Page 64

Fig. 7 Nombre de graines consommées à trois densités de graines différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Page 65

Fig. 8 Temps passé en alimentation à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Page 66

Fig. 9 Nombre de graines consommées à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Page 66

Fig. 10 Temps passé en alimentation à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes. Noir : mâles ; Gris : femelles (moyenne \pm ES).

Page 67

Fig. 11 Nombre de graines consommées à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes. Noir : mâles ; Gris : femelles (moyenne \pm ES).

Page 68

Fig. 12 Temps passé en mouvement en posture de vigilance (tête levée) à trois hauteurs de végétation et à densité en graines de 1600 graines/m² pour des tests d'une durée de 5 minutes. Noir : mâles ; Gris : femelles (moyenne \pm ES).

Page 69

Chapitre IV Ségrégation spatiale et tolérance au froid

Fig. 1. (A) Fréquence de distribution des individus capturés et mesurés au cours de cette étude : masse corporelle (en g) et (B) longueur d'aile (en mm). (Rose : femelles $n=231$; Bleu : mâles $n=358$).

Page 81

Fig. 2. Répartition de l'alouette des champs en hiver (Hiver 2008). (Source ONCFS).

Page 81

Fig. 3 Répartition des départements français échantillonnés durant trois hivers successifs. Les prélèvements ont été effectués entre le 15 décembre et le 31 janvier afin de garantir l'échantillonnage d'individus hivernants. (A) Nord, (B) Oise, (C) Indre-et-Loire, (D) Indre, (E) Deux-Sèvres, (F) Charente-Maritime, (G) Lot-et-Garonne, (H) Tarn-et-Garonne.

Page 82

Tableau 1. Récapitulatif des prélèvements par département.

Page 82

Fig. 4: Proportion de femelles (estimées d'après modèle) en fonction de la latitude en France (hivers 2009-2010 et 2011). Les latitudes basses correspondent aux Sud du pays, alors que les latitudes élevées correspondent aux zones les plus au Nord.

Page 83

Fig. 5 Consommation moyenne (\pm ES) en oxygène (O₂) en fonction de la température expérimentale. Chaque individu est testé sous les trois conditions thermiques, 20, 6 et -5 °C

durant la phase expérimentale (rose : femelles ; bleu : mâles ; équivalence 1 litre O₂ consommé est égal à 20.1 kilojoules dépensés).

Page 85

Fig. 6. Température moyenne (\pm ES) interne (mesurée dans le cloaque) au cours de la nuit. Trois mesures de température ont été réalisées, en début de nuit (20h00), en pleine nuit (02h00) et enfin après une heure de lumière (8h00). Le graphique (A) correspond aux données obtenues à une température expérimentale de 20°C, et (B) -5°C. (rose : femelles ; bleu : mâles). Les * indiquent les différences significatives obtenues par des tests *t* (les résultats complet sont présentés en Annexe IV).

Page 89

Fig. 7 Perte de masse corporelle (g) en fonction de la diminution de la température interne (°C) pour des oiseaux testés à -5°C. La différence de masse est calculée entre la masse des individus en début de nuit (19h00) et le matin suivant (8h00). La différence de température interne est calculée quant à elle entre la température interne à 19h00 et à 02hh00 (noir = femelles ; blanc = mâles).

Page 90

Fig. 8 Comportements de thermorégulation passif chez deux espèces d'oiseaux, l'Ani à bec cannelé, *Crotophaga sulcirostris* (A) et le guépier d'Orient, *Merops orientalis* (B).

Page 91

Fig. 9: Quantité d'énergie reçue au sol durant la période hivernale (novembre – mars), exprimée en kilowatts/heure/m² sur les 25 dernières années (Depuis Guillon 2012).

Page 91

Chapitre V Conclusions et perspectives

Fig. 1. Relation entre le nombre d'alouettes des champs et le nombre de granivores (hors alouette) par parcelle (Hiver 2009-2010).

Page 96

Tableau 1. Consommations journalières et individuelles (en grammes) de graines de millet blanc et de colza frais pour les alouettes maintenues en captivité (Décembre 2009).

Page 97

Fig. 2. Estimation de la capacité d'accueil de la zone atelier du CEBC-CNRS *Plaine et Val de Sèvre* (en vert) et estimation du nombre d'alouettes des champs présentes sur la zone (en orange) (Hiver 2009-2010).

Page 98

Tableau 2. Estimation du temps nécessaire aux alouettes pour combler leurs besoins énergétiques journaliers (en masse) sur la base des trois espèces de plantes adventices les plus abondamment retrouvées dans les gésiers. Les budgets temps aux différentes hauteurs (0 et 35 cm) ont été estimés d'après les résultats présentés au chapitre III.

Page 99

Sommaire

REMERCIEMENTS

| | |
|----------------|---|
| SOMMAIRE | 1 |
|----------------|---|

| | |
|--------------------|---|
| AVANT-PROPOS | 3 |
|--------------------|---|

| | |
|-------------------------------|---|
| CHAPITRE I INTRODUCTION | 5 |
|-------------------------------|---|

| | |
|---|----|
| I. LA NOTION DE RESSOURCE | 7 |
| II. LA THEORIE DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE | 7 |
| III. LA RECHERCHE DE NOURRITURE ET LA NOTION D'APPROVISIONNEMENT OPTIMAL | 9 |
| IV. COMPORTEMENT OPTIMAL : LA REPOSE DES INDIVIDUS FACE A L'HETEROGENEITE DE LA RESSOURCE | 10 |
| 1. Réponse populationnelle | 10 |
| 2. Réponse individuelle | 11 |
| V. COMPROMIS ENTRE PREDATION ET ALIMENTATION | 13 |
| VI. COMPROMIS ALIMENTATION/ VIGILANCE ET SELECTION DU PATCH ALIMENTAIRE | 15 |
| VII. LES SYSTEMES ANTHROPISES : LE CAS DES AGRO-ECOSYSTEMES | 15 |
| 1. Impact sur la biodiversité | 16 |
| 2. ... et l'avifaune | 16 |
| VIII. L'HIVER, UNE PERIODE PARTICULIERE ET CONTRAIGNANTE | 17 |
| 1. Migrer ou rester | 18 |
| 2. Ségrégation spatiale et phénomène migratoire | 19 |
| 3. Ségrégation sexuelle | 20 |
| IX. CHOIX DU MODELE D'ETUDE | 20 |
| X. OBJECTIFS DE LA THESE | 22 |
| 1. Axe de recherche 1 : Utilisation de l'espace agricole et réponse agrégative | 23 |
| 2. Axe de recherche 2 : Réponses individuelles dans l'exploitation d'un patch alimentaire | 23 |
| 3. Axe de recherche 3 : Répartition hivernale, ségrégation sexuelle et tolérance au froid | 24 |

CHAPITRE II ESTIMATION DES DENSITES D'ALOUETTES DES CHAMPS ET DE LA RESSOURCE : REPONSE

| | |
|---------------------------|----|
| AGREGATIVE EN HIVER | 27 |
|---------------------------|----|

| | |
|--|----|
| I. PRATIQUES AGRICOLES ET DECLIN DE POPULATIONS | 31 |
| II. REPONSE AGREGATIVE ET PAYSAGE | 34 |
| III. REPONSE AGREGATIVE ET DEPLETION DES GRAINES AU COURS DE L'HIVER | 39 |
| IV. CONCLUSION | 43 |

CHAPITRE III COMPROMIS ALIMENTATION - VIGILANCE

| | |
|--|----|
| I. LE CAS DES ESPECES GREGAIRES. | 57 |
| 1. La taille de groupe, un élément clef | 58 |
| II. DENSITE DE GRAINE ET RISQUE DE PREDATION | 62 |

CHAPITRE IV SEGREGATION SPATIALE ET TOLERANCE AU FROID

| | |
|--|----|
| I. MIGRATION DIFFERENTIELLE ET SEGREGATION SPATIALE. | 79 |
| 1. Ségrégation sexuelle : trois hypothèses potentielles. | 79 |
| II. DEPENSES ENERGETIQUES ET TOLERANCE AU FROID | 84 |
| 1. Métabolisme et température | 84 |
| 2. Température interne et mécanismes d'épargne énergétique | 86 |
| 3. L'hypothermie et la torpeur | 87 |
| 4. Facteurs environnementaux et diminution de la température interne. | 87 |
| III. MISE EN EVIDENCE EXPERIMENTALE | 88 |
| IV. CONCLUSION | 92 |

| | |
|--|------------|
| CHAPITRE V CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES | 93 |
| I. BUT DE L'ÉTUDE..... | 95 |
| II. REPONSE POPULATIONNELLE A L'HETEROGENEITE DE LA RESSOURCE | 95 |
| 1. Réponse agrégative et déplétion de la ressource..... | 95 |
| 2. L'exemple de la zone atelier Plaine et Val de Sèvre..... | 97 |
| III. REPONSE INDIVIDUELLE ET EXPLOITATION D'UN PATCH ALIMENTAIRE | 99 |
| IV. DE LA PHYSIOLOGIE A LA DISTRIBUTION : SEGREGATION SEXUELLE ET REPONSE AU FROID | 101 |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 103 |
| ANNEXES..... | 121 |
| RESUME - ABSTRACT..... | 203 |

Avant-propos

La restitution de ce travail de thèse s'articule autour de trois parties synthétisant les principaux résultats obtenus. Les apports majeurs de nos travaux seront présentés dans leur intégralité sous la forme d'articles scientifiques acceptés, soumis, ou en préparation, dans des revues à comité de lecture en annexes à ce manuscrit de thèse. Des analyses complémentaires, n'ayant pas encore fait l'objet de rédaction d'articles seront présentées sous forme d'encadrés dans les chapitres correspondants.

Chapitre I

Introduction

I. La notion de ressource

Parmi les activités des organismes vivant en milieu naturel, l'acquisition de ressources, considérées comme limitées dans l'environnement, revêt une importance toute particulière (Stephens & Krebs 1986; Giraldeau 2008). Cette acquisition permet aux organismes de survivre, de croître et de se reproduire. Elle conditionne la valeur sélective¹ des organismes (Begon et al. 1990; Danchin et al. 2008). En écologie comportementale, l'exploitation d'une ressource par les animaux, allant de la recherche d'un partenaire sexuel à celle de la nourriture, en passant par le choix d'un site de reproduction, implique une large gamme de composantes que les animaux cherchent à exploiter efficacement.

Dans la nature, la consommation de ressources alimentaires constitue pour les animaux le moyen d'extraire l'énergie nécessaire de leur environnement (Stephens & Krebs 1986) et la recherche de nourriture représente l'une des priorités vitales pour tous les organismes (Stearns 1992). En conséquence, la disponibilité et l'abondance des ressources alimentaires² agissent comme des facteurs clefs limitant la taille des populations dans la plupart des systèmes (Newton 1998). Cette énergie acquise par la nourriture, ou plutôt son allocation dans les différentes composantes de la valeur sélective sera à la base de la théorie des traits d'histoire de vie (Roff 1992; Stearns 1989).

II. La théorie des traits d'histoire de vie

La théorie des traits d'histoire de vie traite entre autres de l'allocation de l'énergie par les organismes pour assurer leur croissance, leur maintenance (survie) et leur reproduction, trois composantes majeures de la valeur sélective des organismes (Roff 1992; Fig. 1).

Cette notion fait généralement référence aux stratégies mises en place au cours de l'évolution par sélection naturelle. Ces stratégies peuvent varier entre espèces, mais également au sein d'une même espèce entre différentes populations (Roff 2002). On parlera alors dans ce cas de tactiques ou de variations individuelles (Danchin et al. 2005). La diversité des tactiques observées peut être le reflet d'une hétérogénéité spatiale et/ou temporelle des conditions environnementales ou encore une hétérogénéité dans la qualité des individus.

¹ Le terme de *valeur sélective* ou *fitness* fait référence aux capacités d'un phénotype à produire et à transmettre leur patrimoine génétique aux générations futures (Danchin et al. 2005).

² Le terme de *ressource* sera dans la suite de ce manuscrit associé à la ressource alimentaire.

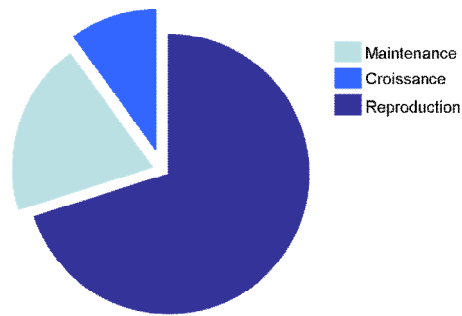


Fig. 1 Représentation schématique d'une stratégie d'histoire de vie d'un organisme. Chaque organisme disposera d'une quantité limitée de ressource (énergie ou temps par exemple) qui devra être allouée à la reproduction, à la maintenance et à la croissance. Les niveaux d'investissement dans chaque type de fonction seront modulés par l'âge des organismes ou la période de l'année par exemple. Dans cet exemple, une quantité d'énergie inférieure sera allouée à la croissance, alors que la reproduction représente l'investissement majoritaire.

La notion de compromis est centrale dans la théorie des traits d'histoire de vie (Stearns 1992; Roff 2002). Cette théorie suppose en effet que l'énergie disponible est limitée et que les organismes ne peuvent l'allouer simultanément dans les voies concurrentielles de la survie, de la croissance et de la reproduction (Pianka 1976; Stearns 1989). Les organismes doivent alors faire face à des compromis d'allocation. Par exemple, allouer de l'énergie à la reproduction entraîne une réduction des ressources dédiées à la croissance somatique ou à la maintenance (Pianka 1976; Stearns 1989; Fig. 2). La théorie des traits d'histoire de vie prédit que l'optimisation des comportements, notamment ceux en lien avec l'acquisition d'énergie, est la conséquence de compromis dans le but de maximiser la valeur sélective des individus (Stearns 1992).

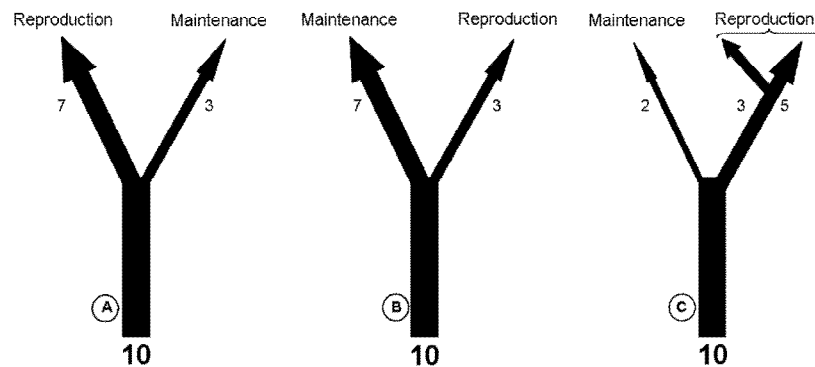


Fig. 2 Représentation schématique de la notion de compromis entre deux composantes conflictuelles (reproduction et maintenance) dans le processus d'allocation des ressources. Dans les trois cas théoriques présentés en Y, la quantité de ressources disponibles est de 10. Dans l'exemple, davantage de ressources seront allouées à la reproduction (A). En (B), les ressources seront principalement consacrées à la maintenance. En (C), le compromis représenté illustre un niveau supplémentaire avec l'existence de compromis entre deux fonctions intervenant dans la reproduction. Adapté de Zéra & Harshman (2001).

Au sein d'une population, il peut émerger chez un individu une tactique de recherche alimentaire lui permettant d'être plus efficace. Cet individu pourra alors acquérir plus d'énergie et ainsi augmenter son investissement dans la reproduction par exemple. Si cette tactique mise

en place pour la recherche de nourriture se traduit par un succès reproducteur plus élevé, elle peut être transmise à ses descendants, par un mécanisme d'apprentissage ou grâce à une base génétique. Par action de la sélection naturelle seront donc retenus les individus à plus forte valeur sélective, c'est-à-dire ceux ayant effectué les choix les plus optimaux quant à leur stratégie d'alimentation (Stearns 1992). D'un point de vue évolutif, il apparaît donc que les stratégies de recherche alimentaire des individus d'une population doivent être optimales dans leur environnement. Ce postulat est à la base des théories dites de l'approvisionnement optimal.

III. La recherche de nourriture et la notion d'approvisionnement optimal

L'environnement dans lequel vivent les organismes évolue continuellement et cette variabilité spatio-temporelle conditionne en retour l'hétérogénéité de la ressource alimentaire (Croxall et al. 1988). Que ces variations soient temporelles et/ou spatiales, elles dépendront de l'échelle considérée. L'hétérogénéité spatiale de l'abondance et de la qualité des ressources va guider l'effort de recherche alimentaire du consommateur sur les *patches*³ les plus profitables (Sutherland & Anderson 1993; van Gils & Piersma 2004). Les individus peuvent ainsi détecter à une fine échelle la présence de micro-*patches* à l'intérieur d'un même habitat (Klassen et al. 2006) ou à une échelle spatiale plus grande, peuvent être sélectifs au niveau du type d'habitat à exploiter (Aebischer et al. 1993). Au niveau temporel, une forte hétérogénéité de la ressource sera observée dans l'alternance des saisons, entre les saisons des pluies et les saisons sèches ou entre l'hiver et l'été en zones tempérées par exemple. Une hétérogénéité est également remarquée à une échelle plus courte, au sein d'une saison ou même d'une journée, notamment avec une diminution de la ressource par *déplétion*⁴ quand elle est non renouvelable. Pour les espèces possédant de fortes capacités de déplacements, une forte variabilité spatiale de la distribution de la ressource sera à la base de mouvements importants et de sélection d'habitat. La prise en compte de l'échelle spatiale et temporelle dans l'hétérogénéité de la ressource est indispensable pour comprendre les comportements individuels (échelles fines) face aux contraintes environnementales (Saab 1999), mais également populationnelles à une échelle plus large.

Lorsqu'un individu exploite les ressources alimentaires disponibles dans son environnement, il se trouve confronté à un ensemble de décisions: où chercher sa nourriture, pendant combien de temps, quel type de nourriture choisir, comment se prémunir des prédateurs ou de la compétition. Généralement, les différentes possibilités ne sont pas équivalentes en terme de valeur sélective, c'est-à-dire de survie et de potentiel reproducteur à long terme (Endler 1986). Cette suite de

³ Le terme de *patch* alimentaire désigne une zone spatialement délimitée contenant une quantité définie de nourriture, supérieure au niveau moyen trouvé en dehors de cette zone.

⁴ Le terme de *déplétion* fait référence à la diminution de l'abondance en ressource suite à sa consommation par les organismes consommateurs.

décisions, qui tend à optimiser à long terme le taux d'ingestion des ressources nécessaires est définie comme la stratégie d'acquisition des ressources (Gordon & Lascano 1993). Dans ce contexte, la théorie de l'approvisionnement optimal (Mac Arthur & Pianka 1966; Emlen 1966; Charnov 1976) cherche à expliquer et à prédire ces décisions dans un environnement donné. Cette théorie repose sur l'hypothèse que les comportements alimentaires observés en milieu naturel s'expliquent par la balance émanant des rapports coûts/bénéfices : l'activité de recherche alimentaire reste profitable tant que les gains énergétiques sont supérieurs aux dépenses engendrées par la recherche et l'obtention de la ressource. Dans le cadre de cette théorie, les coûts considérés sont majoritairement la prédation (effet direct par mortalité, ou indirect par l'augmentation du temps de vigilance anti-prédateur) ainsi que la compétition inter et intra-spécifique *via* les mécanismes d'interférence et de déplétion de la ressource (Sutherland 1996).

IV. Comportement optimal : la réponse des individus face à l'hétérogénéité de la ressource

1. Réponse populationnelle

L'hétérogénéité de l'abondance de la ressource alimentaire aura des effets sur les consommateurs. Au niveau populationnel, ces effets s'expriment sur le succès reproducteur et la densité des consommateurs à travers les réponses numériques (Norrdahl & Korpimäki 1989) et agrégatives (Sutherland 1996). La réponse numérique représente la relation entre la densité de consommateurs et la densité de ressource dans le temps. Cette notion fait référence au taux d'accroissement d'une population. Elle est utilisée dans les domaines de la dynamique des populations et résulte de processus tels que le recrutement, la mortalité ou encore l'immigration (Kruger & Lindström 2001). La réponse agrégative quant à elle se définit comme l'ajustement du nombre de prédateurs (ou de manière plus générale de consommateurs) vis-à-vis du nombre de proies disponibles dans l'espace à un moment donné (Sutherland 1996; Fig. 3).

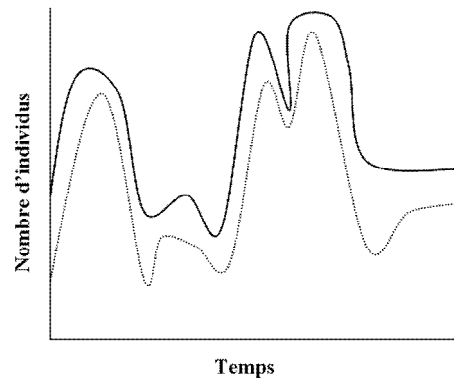


Fig. 3 Représentation théorique d'une réponse agrégative. Dans ce cas, le nombre de consommateurs s'ajuste de manière concomitante au nombre de proies disponibles (proies [_] ; consommateurs [...]).

2. Réponse individuelle

Parallèlement, l'abondance en ressource agit également sur la composition du régime alimentaire pour les consommateurs et sur les taux d'ingestion à travers la réponse fonctionnelle des individus. Au niveau individuel, cette réponse fonctionnelle représente le taux d'ingestion en nourriture en fonction de la densité en ressource (Holling 1959). La réponse fonctionnelle indique que l'utilisation d'une ressource n'est pas nécessairement proportionnelle à sa disponibilité et peut prendre trois principales formes (Holling 1959; Fig. 4). Le type I correspond à une relation linéaire entre le taux d'ingestion et l'abondance de ressource. Suivant le type II, le taux d'ingestion augmente rapidement, avant d'atteindre un plateau. Enfin, dans le type III, le taux d'ingestion augmente lentement avec la densité de ressource puis s'accélère avant d'atteindre un plateau (forme sigmoïde). Ces différentes formes de réponses fonctionnelles ont des implications différentes en terme de dynamique dans les systèmes consommateurs-ressources (Begon et al. 1996; Jeschke et al. 2002). Cependant, bien que la réponse fonctionnelle puisse prendre plusieurs formes, la réponse de type II est la plus répandue (Begon et al. 1996; Jeschke et al. 2002). Une multitude de facteurs extrinsèques ou intrinsèques vont influencer ces deux types de réponses. Le régime alimentaire de l'espèce consommatrice, généraliste ou spécialiste, est par exemple à la base de variations dans les réponses agrégatives ou fonctionnelles.

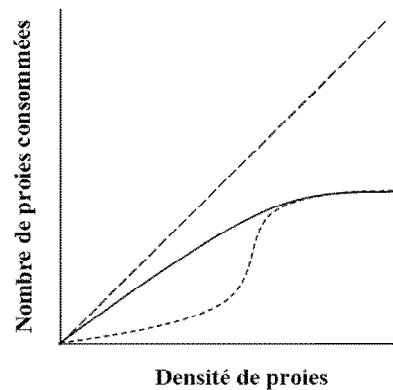


Fig. 4 Représentation théorique des différents types de réponses fonctionnelles observées (Holling 1959). Type I, linéaire [---]; Type II, asymptotique [- -]; Type III, sigmoïdale [...].

Au niveau de la réponse fonctionnelle de type II plus spécifiquement, l'obtention d'un plateau est expliquée par plusieurs facteurs parmi lesquels le temps de manipulation de l'item alimentaire (*handling time* en anglais) ou encore la compétition entre individus. A faible densité de ressource, la consommation est alors limitée par le temps de recherche qui est important, alors qu'à forte densité, la consommation est limitée par le temps de manipulation ou par la mise en place de comportements face à la présence de congénères. Cependant, bien que le temps alloué à la recherche alimentaire ou au temps de manipulation de la ressource influencent la réponse fonctionnelle, une troisième composante temporelle impliquée dans les comportements alimentaires semble importante (Baker et al. 2009). En effet, les comportements anti-prédateurs, et plus spécifiquement la vigilance représente une part importante du budget-temps chez les espèces évoluant en milieu naturel (Treves 2000; Smart et al. 2008; Fernandez-Juricic & Beauchamp 2008; Baker et al. 2009). Sous certaines conditions (risque de prédation élevé) le temps de vigilance devient même le principal facteur limitant l'acquisition de nourriture, influençant donc directement la réponse fonctionnelle (Baker et al. 2010).

Comme nous l'avons vu précédemment, les compromis et les processus d'allocation qui en découlent représentent la base de la théorie des traits d'histoire de vie. Chaque organisme alloue alors différemment son énergie acquise entre maintenance et reproduction afin de maximiser sa valeur sélective. Cette notion de compromis est également présente au sein d'une seule composante de la valeur sélective. Pour survivre par exemple, les individus devront être en mesure d'accumuler des réserves en se nourrissant, tout en échappant à la prédation. Or, certaines activités, non réalisables de manière optimale en même temps vont donner naissance à l'existence de compromis. Classiquement, cette notion de compromis fait appel à deux paramètres essentiels, à savoir le temps et l'énergie (Cuthill & Houston 1997). L'étude de la réponse fonctionnelle offre un cadre adéquat pour tester expérimentalement ces compromis entre alimentation, manipulation et vigilance anti-prédatrice.

V. *Compromis entre prédation et alimentation*

La prédation est manifestement une des pressions de sélection majeure déterminant les différents comportements animaux (Lima & Dill 1990; Lima 1998). En présence de prédateurs, ou de manière générale quand le risque de prédation est élevé, les proies adaptent leurs comportements afin d'éviter leurs prédateurs et ainsi maximiser leur survie immédiate (Lima & Dill 1990; Lind & Cresswell 2005; Cresswell 2008). Les stratégies anti-prédatrices reposent sur deux principes, non exclusifs. Le premier sera l'évitement de la prédation, lorsque la pression de prédation est spatialement hétérogène, dans le cas de prédateurs territoriaux par exemple (Danchin et al. 2005). Les espèces proies privilégieront les milieux ayant la plus faible probabilité d'accueillir des prédateurs. Néanmoins, la pression de prédation peut également être homogène et/ou imprévisible. Dans ce cas, les organismes proies mettront en place des comportements visant à diminuer leur risque d'être prédaté tels que la fuite ou la vigilance.

Le niveau de risque de prédation auxquels les animaux doivent faire face peut augmenter pour de nombreuses raisons (diminution de la taille du groupe, présence de prédateur, augmentation de la distance au refuge, Elgar 1989; Quenette 1990; Lima & Dill 1990; obstruction visuelle Metcalfe 1984; Cresswell 1994). Les animaux peuvent compenser cette augmentation du risque en étant plus vigilants. La vigilance est généralement définie comme le temps passé avec la tête levée durant les périodes de recherche alimentaire (Whittingham et al. 2004). La posture adoptée par de nombreux organismes pour effectuer les comportements de recherche alimentaire (tête baissée) et de vigilance (tête levée) rend l'accomplissement simultané de deux comportements difficile (Bednekoff & Lima 1998; Lima & Bednekoff 1999; Cresswell et al. 2003; Fig. 5).

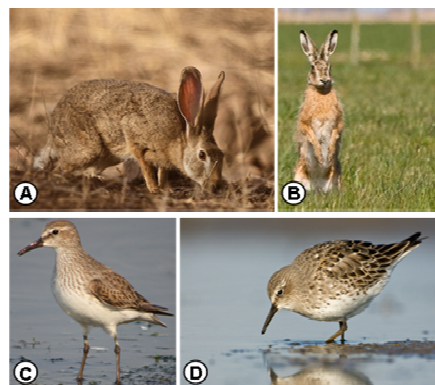


Fig. 5 Illustration de comportements alimentaires, tête baissée et de vigilance, tête levée chez deux espèces (lièvre d'Europe, *Lepus europaeus* en alimentation A et en vigilance B ; Bécasseau de Bonaparte, *Calidris fuscicollis* en vigilance C et en alimentation D).

Néanmoins, dans certains cas, une réalisation combinée des deux comportements est possible tête baissée. Cette capacité a une importance toute particulière dans le cas d'espèces dont la méthode d'alimentation ou le type d'item alimentaire (valeur énergétique faible)

exigent un investissement temporel quotidien important. Ainsi, un large champ de vision permettrait une certaine compatibilité entre vigilance et recherche alimentaire chez les canards (Guillemain et al. 2002). Cette habilité, différente entre espèces au sein d'un même genre dépend de la position du bec et des yeux notamment (Martin & Katzir 1999) mais également du rôle de la vision dans la recherche et l'acquisition de la nourriture. Par exemple, le canard siffleur (*Anas penelope*) dont le régime alimentaire est grandement constitué de plantes et d'insectes utilisera la vision pour repérer les aliments, alors que pour le canard souchet (*Anas clypeata*) acquiert son alimentation la tête sous l'eau (Guillemain et al. 2000). La détection d'un prédateur par la vision ne sera pas concurrentielle à l'alimentation. Parallèlement aux espèces pouvant être vigilantes avec la tête baissée, chez les mammifères herbivores notamment, vigilance et alimentation peuvent s'exprimer simultanément, tête levée (Illius & Fitzgibbon 1994). En effet, un comportement de vigilance est possible lorsque les individus manipulent l'item alimentaire (Fortin et al. 2004). Une fois la végétation acquise, les individus vont alors pouvoir la manipuler (« mâcher ») tout en étant vigilant, tête levée. Cependant, cette vigilance effectuée conjointement à l'ingestion semble être moins efficace (Blanchard & Fritz 2007). Bien que les périodes *tête levée* peuvent servir à des fonctions supplémentaires, telles que la surveillance de congénères (Coolen et al. 2001), tous les modèles de vigilance anti-prédatrice (Pulliam et al. 1982; Lima 1987; Packer & Abrams 1990) supposent que pendant ces périodes *tête levée*, les prédateurs sont détectés plus rapidement que lorsque la tête est abaissée.

Outre l'évitement de la prédation, l'acquisition de nourriture influence la survie des organismes, et un animal doit, en faisant varier différents aspects de son comportement, contrôler à la fois son taux d'alimentation et sa probabilité d'être consommé par un prédateur (Brown 1999). Le compromis entre acquisition de la nourriture et évitement de la prédation apparaît donc à la base de fins ajustements comportementaux entre notamment le choix de l'habitat, la taille du groupe à former (nombre de congénères) et le niveau de vigilance à adopter (Lima & Dill 1990; Dukas & Kamil 2000; Krause & Ruxton 2002; Verdolin 2006). Plusieurs facteurs environnementaux comme la densité en ressource (Beauchamp 2009) ou la structure de la végétation (Arenz & Leger 1997) mais également individuels comme le sexe ou le statut reproducteur influencent ce compromis existant entre les comportements anti-prédateurs et ceux dédiés à la recherche et à l'ingestion de nourriture (Roberts 1996 ; Lima 1998; Lind & Cresswell 2005). A titre d'exemple, le couvert végétal affecte le comportement de recherche alimentaire par une réduction des capacités de repérage des proies à végétation haute (Arenz & Leger 1997; Butler & Gillings 2004; Whittingham et al. 2004). Une augmentation de la hauteur de végétation est alors accompagnée d'un temps de vigilance plus élevé au détriment du temps en alimentation (recherche et ingestion).

Enfin, les caractéristiques de la nourriture ont également un rôle dans ce compromis. Chez les Canaris *Serinus canaria* par exemple, Whittingham & Markland (2002) ont constaté que le contraste entre la couleur des graines et celle du substrat affectait significativement le temps dédié à la recherche alimentaire et, par conséquent, les taux

d'alimentation. Plus les graines ont une couleur proche de celle du substrat, plus leur détection est difficile, engendrant alors une augmentation du temps passé en recherche alimentaire. De même, à une échelle spatiale supérieure, Jones et al. (2006) ont montré des variations dans la sélection des patchs alimentaires en fonction du niveau de crypticité des graines.

VI. Compromis alimentation/ vigilance et sélection du patch alimentaire

Lors de la sélection d'un patch alimentaire, différentes caractéristiques du milieu telle que la hauteur de végétation sont prises en compte par les animaux (Whittingham et al. 2004 ; Devereux et al. 2006). Chez les pinsons, il a ainsi été mesuré une augmentation de 13% de la durée de vigilance lorsque la recherche de nourriture se faisait sur un patch à végétation haute (Whittingham et al. 2004). Parallèlement, Butler et al. (2005) ont pu mettre en évidence que les pinsons ayant le choix entre se nourrir sur des patchs à végétation basse ou à végétation haute choisissent préférentiellement le patch à végétation basse. Le patch à végétation haute n'est que sélectionné si la quantité de nourriture disponible y est au minimum 2.5 fois supérieure. Il existe donc bien un lien entre structure de végétation et risque de prédation chez cette espèce. L'obstruction visuelle accrue par une augmentation de la hauteur de végétation engendre une augmentation de la vigilance et diminue d'autant le temps passé en alimentation (Arenz & Leger 1997; Butler et al. 2005). Ces différents résultats confirment donc l'importance de la hauteur de végétation dans la sélection d'un patch alimentaire.

VII. Les systèmes anthropisés : le cas des agro-écosystèmes

L'impact des activités humaines peut se manifester directement sur les populations et les habitats utilisés. Certaines activités humaines sont ainsi associées à une prédation accrue (Frid & Dill 2002) en augmentant les taux de mortalité (chasse et pêche, Hutchings 2004) ou impactent directement l'abondance, la distribution et l'accessibilité aux ressources alimentaires pour les organismes vivant dans ces milieux. Parmi les écosystèmes fortement modifiés par les activités humaines, les milieux cultivés tiennent une place toute particulière. Les espaces agricoles représentent en effet 18% de la surface mondiale, plus de 45% de la surface européenne (Donald et al. 2006) et 54% du territoire français. Dans l'Union Européenne, l'intensification de l'agriculture (définie comme l'augmentation de la production de matières premières par unité de surface) issue de l'instauration de la PAC (Politique Agricole Commune) a conduit à des bouleversements considérables de ces milieux.

1. Impact sur la biodiversité...

Ces bouleversements ont conduit à une forte érosion de la biodiversité hébergée dans les paysages agricoles, touchant de nombreuses espèces de plantes, insectes, oiseaux et mammifères à l'échelle européenne ou nationale (Inchausti & Bretagnolle 2005). Trois grands processus moteurs de l'intensification de l'agriculture européenne ont été la simplification et la spécialisation du paysage agricole (diminution des prairies permanentes et des éléments semi-naturels dans le paysage), la transformation des terres moins fertiles en broussailles et forêts, ainsi que l'augmentation d'intrants utilisés par hectare (Robinson & Sutherland 2002; Newton 2004). Ces trois processus ont induit une dégradation de la qualité de l'habitat et, de façon directe ou indirecte, ont diminué la biomasse et la diversité de ressources alimentaires pour un grand nombre d'espèces de plantes et animaux habitant les agro-écosystèmes (Donald et al. 2001; Robinson & Sutherland 2002).

2. ... et l'avifaune

L'avifaune est une composante numériquement dominante dans de nombreuses communautés de vertébrés, en particulier dans les agro-écosystèmes européens. Les oiseaux spécialistes des milieux agricoles ont souffert de déclin alarmants: environ 50% des espèces agricoles (un quart des oiseaux européens) sont en déclin ou menacées (Pain & Pienkowski 1997). Des espèces présentant autrefois de forts effectifs, comme l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) sont actuellement menacées au Royaume Uni et dans la majorité des pays d'Europe occidentale (Fuller et al. 1995; Proffitt et al. 2004). Ces espèces inféodées aux terres agricoles ont diminué en abondance plus que toute autre communauté d'oiseaux depuis les années 1970 en Europe (Fig. 2.), et les modifications structurelles de ces habitats semblent avoir largement contribué à ces réductions d'effectifs (Fuller et al. 1995; Proffitt et al. 2004).

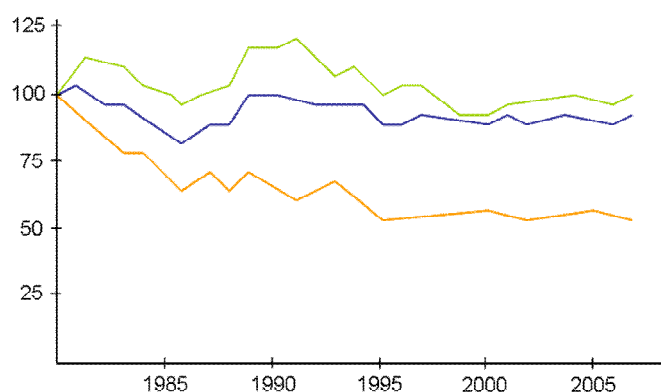


Fig. 6 Evolution de l'indice d'abondance des oiseaux communs d'Europe au cours des 30 dernières années. Orange : espèces de milieux agricoles ($n=36$); Bleu : espèces généralistes ($n=136$); Vert : espèces forestières ($n=29$) (Source : EBCC, RSPB, Birdlife, Statistics Netherlands, SEBI indicator 01 ; base indice 100 en 1980).

Siriwardena et al. (1998) ont ainsi montré que la spécialisation vers les milieux cultivés semblait être un déterminant majeur expliquant la chute importante des effectifs pour ces espèces. Newton (2004) souligne que certaines composantes de l'intensification agricole ont eu des effets particulièrement négatifs sur les populations d'oiseaux, notamment: i) l'augmentation de l'utilisation de l'agro-chimie diminuant notamment la quantité d'invertébrés nécessaire à l'élevage des jeunes, ii) une diminution des habitats semi-naturels (haies par exemple pour les espèces arboricoles), iii) les changements temporels dans les régimes de semis et de récoltes ou encore iv) l'homogénéisation des paysages agricoles.

Deux hypothèses principales ont été proposées pour lier le déclin d'effectifs des oiseaux agricoles à l'intensification des pratiques agricoles. Premièrement, l'homogénéisation du paysage via la réduction du nombre d'exploitations et leur spécialisation a diminué la mixité et la diversité des cultures (Chamberlain et al. 1999; 2000; Benton et al. 2003) avec des effets sur la disponibilité de la ressource et la qualité des habitats de nidification, réduisant notamment le succès reproducteur et du nombre de tentatives de reproduction des oiseaux (Wilson et al. 1999; Chamberlain et al. 1999; Brickle et al. 2000).

Dans un second temps, une réduction de la disponibilité de la ressource alimentaire, notamment en hiver a été mise en évidence pour les espèces granivores spécialistes de ces milieux, réduisant la survie hivernale des adultes (Newton 2004). Selon certains auteurs, le fait que cette baisse de disponibilité en graines adventices⁵ ait été associée à la fois à l'utilisation accrue d'herbicides et à la perte des habitats riches tels que les chaumes de céréales en hiver explique que ces réductions d'abondance soient aussi fortes (Siriwardena et al. 1999). Siriwardena et al. (2008) ont ainsi constaté qu'un enrichissement artificiel de certaines zones alimentaires fréquentées par une espèce granivore, le Bruant jaune (*Emberiza cirrus*) en hiver entraînait une utilisation accrue de ces patchs, mais également une augmentation du nombre de couples reproducteurs à proximité de ces patchs la saison de reproduction suivante. Ceci suggère donc que les ressources alimentaires sont limitantes pour de telles espèces en période hivernale.

VIII. L'hiver, une période particulière et contraignante

L'augmentation de la mortalité hivernale suite à une diminution de l'abondance et de la disponibilité de la ressource est considérée comme une cause majeure de la diminution des populations de granivores inféodées aux milieux cultivés. Conjointement à cette diminution d'abondance, des facteurs environnementaux liés à la période hivernale vont accentuer les effets importants de la diminution de ressources. En Europe plus particulièrement, une réduction de la durée du jour va ainsi diminuer le temps disponible pour la recherche alimentaire chez les espèces diurnes et certains événements climatiques tels que la chute de neige ou des périodes prolongées de gel vont réduire l'accessibilité à la

⁵ Le terme *adventice* fait référence à toute plante sauvage présente en milieux cultivés.

ressource. Parallèlement aux difficultés liées à la recherche et l'acquisition de la nourriture, les températures basses rencontrées à cette période imposent d'importantes dépenses énergétiques, notamment pour la thermorégulation chez les espèces endothermes. La période hivernale constitue donc une période où les dépenses énergétiques sont importantes, alors que la disponibilité alimentaire semble réduite.

1. Migrer ou rester

Un grand nombre de zones géographiques à la surface du globe sont rythmées par une alternance saisonnière des conditions environnementales. Dans certaines zones d'Afrique par exemple, la rythmicité influence les déplacements des espèces animales entre les saisons sèches et les saisons des pluies. Sous les climats plus tempérés, la cyclicité des périodes froides en hiver et des périodes plus chaudes en été est également à la base de nombreux phénomènes migratoires⁶ (Fig. 6) dont le but est de répondre aux effets combinés de la diminution de la ressource et des températures contraignantes en hiver.

Lorsque les changements environnementaux sont conséquents, les individus adoptent deux types de réponses contrastées : quitter la zone devenue moins favorable durant une certaine période et migrer (Fig. 7), ou rester (*hibernation*⁷).



Fig. 7 Exemple d'un trajet migratoire entre l'Europe et l'Afrique (d'après Chevallier et al. 2010, Cigogne noire, *Ciconia nigra*).

Bien qu'il semble évident que la période de reproduction constitue un élément majeur dans le cycle annuel des espèces, les phases de migration et d'hivernage représentent près de 75% du cycle annuel des organismes et influencent la survie et la reproduction (Fretwell 1972;

⁶ Le terme de *migration* fait référence à d'importants déplacements saisonniers et réguliers vers et depuis des entités géographiques spatialement déconnectées (Roshier et Reid 2003).

⁷ Le terme d' *hibernation* fait référence à un état d'hypothermie régulée, de plusieurs jours ou semaines, accompagnée d'une diminution du métabolisme et une utilisation des réserves corporelles.

Alerstam et al. 2003; Fig. 7). En effet, la migration représente un comportement coûteux (Witter & Cuthill 1993 ; Dingle & Drake 2007), et les conditions rencontrées en hiver influencent notamment le choix du site de reproduction, et la survie des individus au moment de la reproduction (*carry over effect*, Gill et al. 2001).

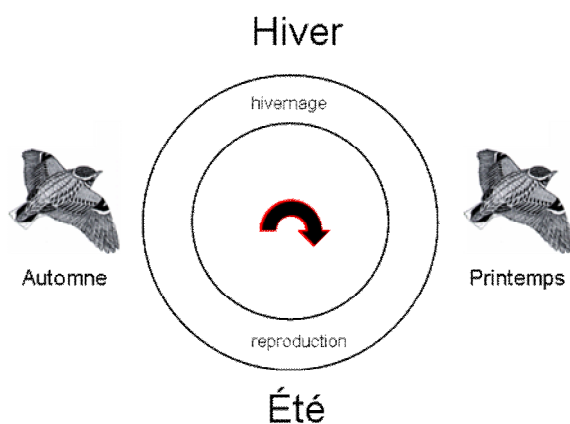


Fig. 8 Représentation schématique du cycle annuel d'une espèce migratrice. Au printemps, les individus effectuent une migration pré-nuptiale pour rejoindre leurs zones de reproduction. En automne, la migration post-nuptiale s'effectue pour rejoindre les zones d'hivernage cette fois.

La migration se décompose en deux périodes dans le cycle annuel des espèces migratrices (Fig. 7). Une première phase de migration aura lieu au printemps (migration pré-nuptiale) durant laquelle les individus quittent leurs zones d'hivernage pour rejoindre leurs aires de reproduction. La seconde phase (migration post-nuptiale cette fois) se déroule après la période de reproduction, généralement à l'automne en Europe, et permet aux individus de gagner leurs zones d'hivernage.

Contrairement à la migration pré-nuptiale où les individus d'une même espèce vont se rejoindre sur des zones de reproduction pour se reproduire, la migration d'automne peut donner lieu à des phénomènes de migrations différentielles pouvant engendrer une ségrégation spatiale entre d'individus.

2. Ségrégation spatiale et phénomène migratoire

Hors période de reproduction, une ségrégation spatiale entre différentes classes d'individus (âge ou sexe par exemple) a été largement documentée (Ruckstuhl & Neuhaus 2005). Pour de nombreuses espèces d'oiseaux (Alerstam & Hedenstrom 1998), allant des rapaces (*Falco sparverius* ; Ardía 2002) aux colibris (*Selasphorus platycercus* ; Komar et al. 2005) ou aux pics (*Sphyrapicus varius* ; Komar et al. 2005), une ségrégation sexuelle a été mise en évidence, avec dans la majorité des cas, la présence de fortes proportions de mâles dans les régions plus au nord, c'est-à-dire plus proches des zones de reproductions estivales (voir Cristol et al. 1999 pour une revue). Pour les espèces migratrices des zones tempérées, cette période correspond souvent à la période hivernale et de telles ségrégations semblent être la conséquence de patrons de migrations différents. Des

dates de départ en migration décalées entre classes d'individus vont ainsi pouvoir engendrer des zones d'hivernage différentes par exemple. Lorsqu'une ségrégation spatiale à grande échelle apparaît dans une population, les individus vont alors faire face à des conditions climatiques différentes, des régimes alimentaires différents ou encore des niveaux de compétition et de prédation différents, autant de paramètres susceptibles d'influencer la survie des individus (Cristol et al. 1999). Ainsi, les phénomènes de migration différentielle⁸ peuvent avoir des conséquences majeures sur la démographie des populations migratrices.

3. Ségrégation sexuelle

Chez les oiseaux plus particulièrement, Cristol et al. (1999) ont examiné le phénomène de migration différentielle chez 160 espèces d'Europe et d'Amérique du Nord, et 91% d'entre elles peuvent être considérées comme des migrants différentiels. Bien que très répandus, les facteurs responsables du phénomène de migration différentielle, pouvant induire une ségrégation spatiale restent mal connus (Berthold 2001; Jenkins & Cristol 2002). En effet, plusieurs hypothèses, non exclusives sont couramment avancées pour expliquer cette ségrégation sexuelle (Myers 1981). La première hypothèse, dite *hypothèse de dominance*, prédit qu'une compétition intra-spécifique forcera un sexe (dominé) à migrer plus loin des zones de reproduction (Gauthreaux 1982). Selon l'*hypothèse de date d'arrivée*, une classe d'individus partira plus tôt sur les zones d'hivernage afin d'occuper les zones les plus proches des territoires de reproduction. Et enfin, suivant l'*hypothèse de taille corporelle*, les individus de grande taille corporelle résisteraient mieux aux températures basses rencontrées à hautes latitudes, permettant d'hiverner plus au nord, proche des zones de reproduction estivale.

IX. *Choix du modèle d'étude*

Les agro-écosystèmes européens hébergent un cortège important d'espèces aviaires. Parmi ces espèces, l'alouette des champs (Fig. 8A) est l'une des plus communes sur notre territoire national, et y est présente tout au long de l'année. Comme bon nombre de granivores inféodés aux milieux agricoles, cette espèce souffre d'un important déclin à travers l'Europe (Fig. 8B) et un déficit en ressources au cours de l'hiver comme potentiel cause semble faire consensus. En période de reproduction et d'élevage des jeunes, les alouettes des champs ont un régime alimentaire insectivore. En revanche, en période hivernale, c'est-à-dire entre les mois de novembre et mars, cette espèce répond à la diminution d'abondance d'invertébrés en changeant de régime alimentaire et s'alimente principalement de graines (Green 1978; Donald et al. 2001; Encadré 1 chapitre II).

⁸ Le terme de *migration différentielle* désigne des différences dans les dates ou les destinations de phénomènes migratoires au sein d'une même espèce. Des individus de différentes classes, sexe ou âge par exemple, partiront à différentes dates et/ou vers différentes latitudes.

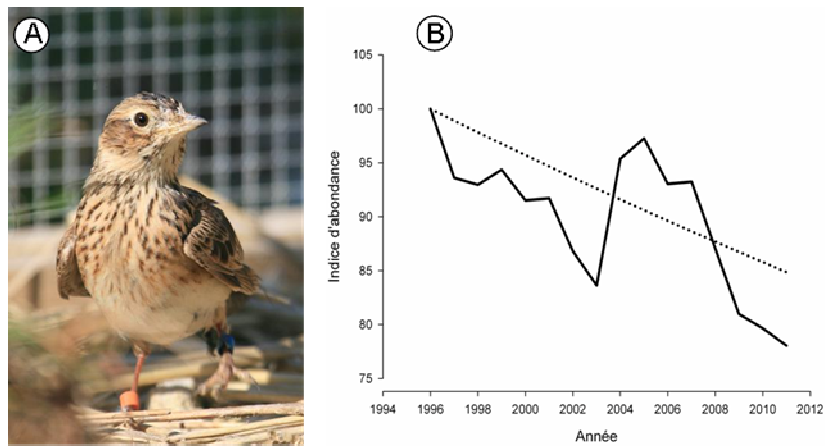


Fig. 9 Alouette des champs maintenue en captivité et baguée durant l'hiver 2009-2010 (A). Evolution de l'indice d'abondance de l'espèce en France entre les années 1994 et 2012 (Source, réseau ACT-ONCFS) (B).

Le choix de cette espèce comme modèle d'étude réside en grande partie dans le fait qu'elle est granivore durant l'hiver (Donald et al. 2001). De plus, se nourrissant principalement de graines de plantes adventices (Green 1978), non renouvelables en hiver en raison de leur cycle annuel, une quantification de la disponibilité et de la déplétion de la ressource est possible entre les mois de décembre et mars.

Parallèlement, cette espèce présente un caractère grégaire très marqué en hiver. En effet, elle est fréquemment observée en larges groupes en période hivernale, et effectue sa migration sous la forme de groupe pouvant atteindre plusieurs dizaines d'individus. De plus, particulièrement inféodée aux milieux fortement ouverts, l'alouette se retrouve être particulièrement exposée à la prédation, aérienne notamment. Ces caractéristiques font de cette espèce un modèle idéal pour l'étude des compromis entre les comportements alimentaires et anti-prédateurs.

La présence permanente de cette espèce en France ne doit pas faire oublier son caractère migrateur. Cependant, ce caractère diffère en fonction des populations et de leurs aires de répartitions géographiques d'origine. Ainsi, contrairement aux individus de Sud de l'Europe, les individus originaires du Nord et de l'Est européen sont totalement migrateurs (Fig. 9). Couplé à son caractère migrateur, le dimorphisme de taille observé entre les mâles et les femelles et sa présence du Nord au Sud de la France en hiver font de cette espèce un candidat potentiel à l'étude des phénomènes de migration différentielle et de ségrégation spatiale.

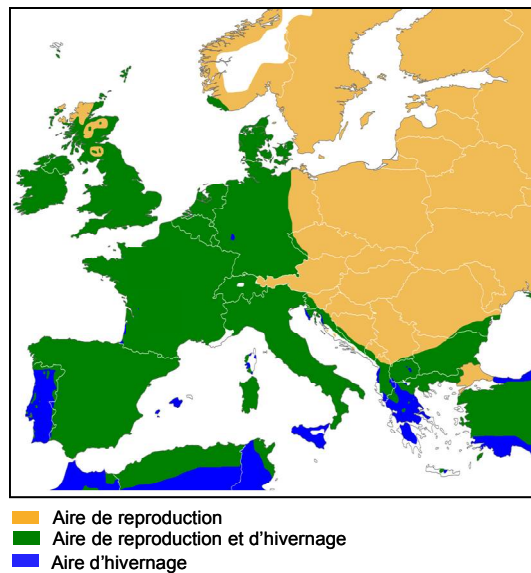


Fig. 10 Aire de répartition de l'alouette des en Europe (d'après Cramp 1980).

X. Objectifs de la thèse

Les relations entre ressources, individus et population sont simplifiées en hiver, avec notamment l'absence de contraintes liées à la reproduction. En revanche, face à la forte hétérogénéité spatiale et temporelle de la ressource et des conditions environnementales, les individus mettent en place différentes stratégies pour garantir leurs besoins énergétiques, accrus en période d'hivernage et maximiser leur survie. Dans ce contexte, et à travers l'exemple de l'alouette des champs (voir Fiche méthode B), l'objectif général de cette thèse pourrait être résumé de manière assez synthétique comme l'étude des processus mis en place par les organismes pour répondre à l'hétérogénéité de la ressource et optimiser son acquisition. Différentes questions seront posées suivant trois axes de recherche (Fig. 10) et les résultats obtenus seront commentés dans les chapitres II à IV.

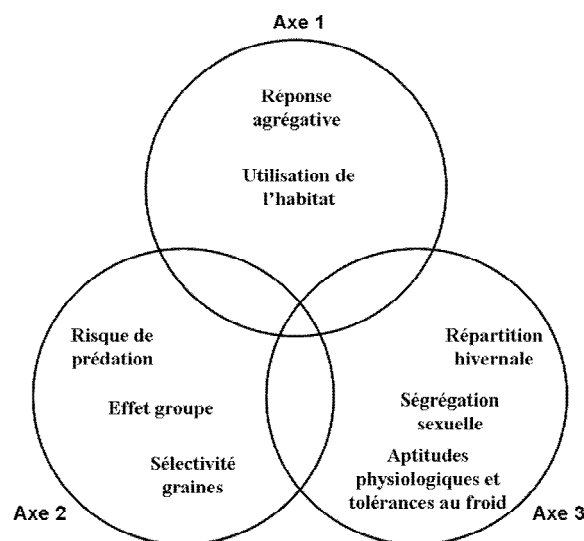


Fig. 11 Axes de recherche développés durant la thèse

1. Axe de recherche 1 : Utilisation de l'espace agricole et réponse agrégative

Il est à présent reconnu qu'une dégradation des conditions en zone d'hivernage est à l'origine d'un important déclin pour bon nombre d'espèces granivores inféodées aux milieux cultivés. Plus spécifiquement, la réduction des ressources trophiques, réduirait les taux de survie des oiseaux adultes et sub-adultes, ainsi que le taux de recrutement (Wolfenden & Peach 2001). Les études réalisées démontrent que les chaumes de céréales représentent des sites d'alimentation favorisés par l'alouette des champs en hiver, du fait de l'importante densité de graines qu'ils renferment (Donald & Evans 1994; Wilson et al. 1996; Buckingham et al. 1999; Henderson et Evans 2000; Donald et al. 2001; Moorcroft et al. 2002). Si la densité de graines semble influencer de manière significative la fréquentation des parcelles par cette espèce (Robinson 2001), l'effet de la déplétion en ressource au cours de l'hiver reste cependant mal connu. Une première partie de ce travail s'est attaché à caractériser la réponse agrégative de cette espèce typique des milieux cultivés. Une estimation de la quantité de ressource disponible a été réalisée durant l'hiver et différentes variables paysagères ont été testées comme potentiels facteurs influençant la réponse agrégative. Pour les espèces ayant un régime alimentaire spécialisé, l'étude de cette réponse peut fournir d'importantes indications quant à la façon dont les espèces vont utiliser leurs habitats en réponse aux changements de disponibilité de la ressource alimentaire. L'objectif de cette première partie (Chapitre II) est de caractériser l'utilisation de l'habitat, et plus particulièrement les sites d'alimentation chez l'alouette des champs en période hivernale. Sous l'hypothèse que la quantité de graines diminue par déplétion au cours de l'hiver, nous nous attendions à observer des changements dans la réponse agrégative entre les mois de décembre et mars chez cette espèce granivore. En début d'hiver, si la ressource n'est pas limitante, des facteurs différents de la densité en ressource devraient influencer le choix de l'habitat par les oiseaux. En revanche, en fin d'hiver, lorsque la quantité de ressource est réduite par déplétion hivernale, le nombre de graines devrait être déterminant dans la sélection d'habitat.

2. Axe de recherche 2 : Réponses individuelles dans l'exploitation d'un patch alimentaire

Les décisions individuelles relatives aux comportements d'acquisition de nourriture au niveau du patch alimentaire ont fait l'objet d'une seconde partie. Dans le cas des espèces grégaires, les aptitudes individuelles dans l'exploitation des ressources alimentaires sont assujetties à des relations inter-individuelles (Tamisier & Dehorter 1999). Dans ce cadre, nous avons dans un premier temps examiné l'allocation du temps entre alimentation et vigilance en fonction de la taille de groupe à l'aide d'oiseaux maintenus temporairement en captivité (Chapitre III).

Cependant, en complément de la taille du groupe, des facteurs individuels et environnementaux influencent les stratégies d'acquisition de nourriture. Dans ce contexte, nous avons examiné les effets combinés du sexe, du risque de prédation et de la quantité de nourriture sur le compromis alimentation/vigilance des alouettes des champs.

3. Axe de recherche 3 : Répartition hivernale, ségrégation sexuelle et tolérance au froid

L'alouette des champs, qui est commune en Europe occidentale hiverne dans l'ouest et le sud de l'Europe chaque automne en grand nombre (Hegemann et al. 2010). Présentant un dimorphisme sexuel au niveau de la taille corporelle, les mâles étant légèrement plus grands que les femelles (Cramp 1980), cette espèce présente les caractéristiques d'un migrant différentiel. Dans ce cadre, et après avoir testé l'existence d'une ségrégation spatiale entre mâles et femelles en hiver le long d'un gradient latitudinal, nous avons testé l'hypothèse de tolérance au froid chez cette espèce afin d'expliquer la répartition des sexes en hiver. Nous avons expérimentalement soumis des mâles et des femelles à différentes températures ambiantes puis mesuré les dépenses énergétiques. Sous cette hypothèse, nous nous attendions à observer des différences entre les mâles et les femelles, avec des coûts liés à la thermorégulation plus élevés chez les femelles à basses températures ambiantes.



CHAPITRE II

Estimation des densités d'alouettes des champs et de la ressource : réponse agrégative en hiver

L'intensification des modes de productions agricoles a négativement impacté l'ensemble des compartiments de la biodiversité hébergée dans ces milieux. Pour les espèces aviaires granivores, un déficit de nourriture en hiver constitue une cause potentielle à la base d'importants déclin. Dans ce chapitre, un regard sera porté sur l'utilisation de l'espace par l'alouette des champs en zone d'hivernage.

Dénombrements et comptages « *in natura* »

La zone d'étude

Les dénombrements des alouettes ont été menés entre les mois de décembre 2009 et mars 2010 sur la zone atelier CEBC-CNRS « Plaine et Val de Sèvre » au sud de Niort dans le département des Deux-Sèvres. Au cours de cet hiver, deux protocoles ont été menés, basés sur le comptage d'oiseaux fréquentant les parcelles de différentes cultures ainsi que sur l'estimation de la quantité de graines adventices disponible. Un premier protocole a visé à apprécier la réponse agrégative à large échelle spatiale, sur une période relativement courte. Un second protocole s'est quant à lui attaché à suivre l'évolution au cours de l'hiver des densités d'alouettes des champs et des graines à une échelle spatiale plus fine.

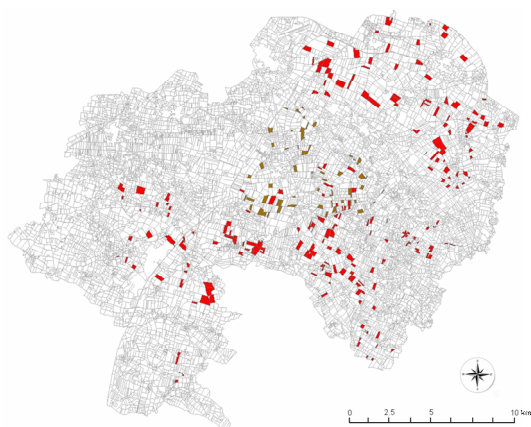


Fig. 1: Carte de la zone atelier « Plaine et Val de Sèvre ». Les parcelles colorées correspondent aux 224 parcelles échantillonnées (protocoles 1 et 2). Les parcelles ayant fait l'objet d'un suivi longitudinal tout au long de l'hiver (i.e. protocole 2) sont indiquées en marron.

Comptage des oiseaux

Au sein des 450 km² que constitue la zone atelier, 224 parcelles ont été sélectionnées aléatoirement, sans aucun a priori quant à leur fréquentation par les alouettes des champs. Ces parcelles comprenaient cinq types différents de culture largement représentés dans le paysage agricole français (chaumes de céréales, luzerne, colza, céréale d'hiver, prairie; Fig. 2). Entre le 19 Janvier et le 11 Février 2010, un passage unique a été réalisé sur chaque parcelle afin d'effectuer un comptage de l'ensemble des espèces composant la communauté de granivores présents sur la parcelle. Les comptages ont été opérés entre 9h00 du matin et 16h30 afin de ne pas prendre en considération la formation d'éventuels dortoirs. Les comptages visuels ont été réalisés le long de transects empruntant la diagonale de la parcelle. Chaque oiseau vu et décollant de la parcelle a été

comptabilisé, et une attention particulière a été portée sur l'endroit où il se reposait afin d'éviter les doubles comptages. En complément, et afin d'estimer l'évolution des densités et de la distribution des alouettes des champs au cours de l'hiver, 60 parcelles (12 de chaque culture) parmi les 224 sélectionnées ont fait l'objet d'un suivi longitudinal tout au long de l'hiver. Sur chacune de ces 60 parcelles, un recensement hebdomadaire des oiseaux a été effectué entre le 15 Décembre 2009 et le 15 Mars 2010 (12 passages) et une estimation mensuelle de la densité en graines a été menée en parallèle.

Au total, les passages ont permis le comptage de 12636 alouettes des champs au cours de l'hiver, soit 74.9 % des oiseaux comptabilisés toutes espèces confondues (Tableau 1).

Tableau 1 : Résultats des dénombrements

| | Passage unique | Suivi hivernal | Total |
|---------------------------|----------------|----------------|-------|
| Total alouette des champs | 4718 | 7918 | 12636 |
| Total granivore | 5889 | 11015 | 16904 |

Estimation de la densité de graines

Sur les mêmes parcelles où les comptages ont été effectués dans le cadre du protocole 1, nous avons conjointement estimé la densité en graines adventices disponible par carottage de sol. Ainsi, pour les 224 parcelles concernées, 30 échantillons de sol ont été prélevés à des points équidistants le long des transects empruntés pour recenser les oiseaux. Ce sont ainsi 6 720 prélèvements de sol qui ont été réalisés.

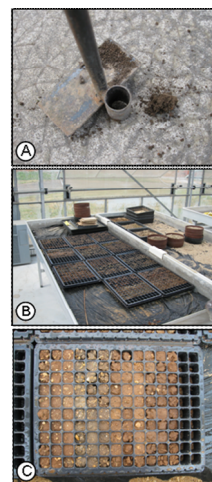


Fig.3 : Prélèvement de sol avant mise en germination [A]. Mise en germination des carottes prélevées sous serre (Inra, Lusignan) [B, C].

Afin d'évaluer la déplétion en graines au cours de l'hiver dans le cadre du second protocole de suivi, une méthodologie identique de carottage a été appliquée sur les 60 parcelles concernées, pour un total de 7 200 carottages.

Chaque carottage permettait le prélèvement de 6,3 cm³ (2 cm de diamètre et 2 cm de profondeur; Fig. 3A, 3C). Après échantillonnage, les échantillons ont été conservés à environ 4 ° C afin d'inhiber les processus de germination. La densité en graines a été estimée après germination en conditions contrôlées (Ter Heerds et al, 1996; Ter Heerds et al 1999). Pratiquement, les prélèvements de sol ont été tamisés (mailles 3 mm) afin d'ôter les fragments de plantes et les pierres puis placés dans des plateaux en plastique à une profondeur d'environ 2 cm sur un mélange de sable

stérilisé (Price et al. 2010). Par la suite, les plateaux ont été maintenus sous serre dans des conditions d'humidité contrôlées, avec un cycle diurne de lumière de 14h. La température variait entre 15 et 35 ° C afin de reproduire l'amplitude des variations nuit/jour. De plus, afin de contrôler pour d'éventuelles contaminations, des plateaux ne contenant que du sable stérilisé ont été répartis entre les plateaux d'échantillons dans la serre. Le nombre de plantules émergées a été comptabilisé tous les trois jours pendant dix semaines jusqu'à ce que le taux de germination approche zéro. Chaque plantule nouvellement germée était retirée du plateau après avoir été comptabilisée. Après dix semaines de mise en germination, une recherche de graines non germées (à l'aide d'une loupe binoculaire) a été conduite sur 40 échantillons de sol choisis aléatoirement.

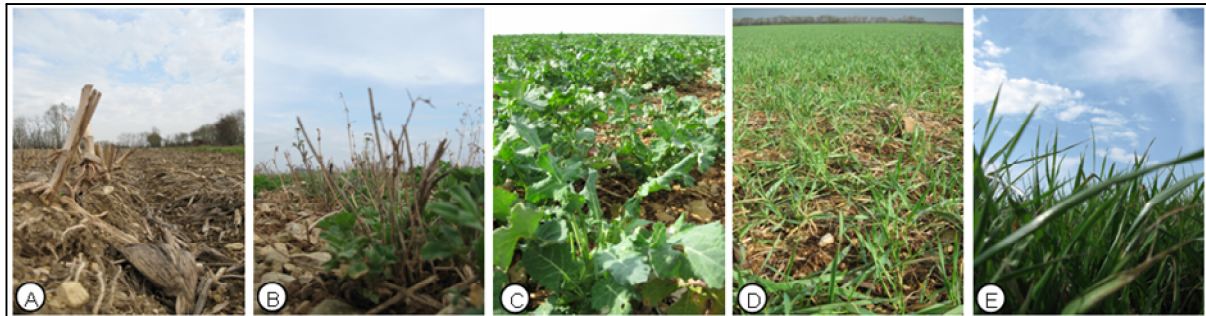


Fig. 2: Illustration des 5 types de cultures utilisés durant l'étude. (A) chaume de céréales (n=29); (B) luzerne (n=50); (C) colza (n=36); (D) céréale d'hiver (n=51); (E) prairie (n=58).

I. *Pratiques agricoles et déclin de populations*

Appréhender les mécanismes qui gouvernent la distribution et l'abondance des organismes représente un défi pour le développement de stratégies de conservation efficaces (Caughley & Sinclair 1994), en particulier pour anticiper les conséquences des changements environnementaux (Sutherland 1996). Depuis les années 70, les populations d'oiseaux inféodées aux milieux agricoles ont souffert d'un important déclin à travers l'Europe (Pain & Pienkowski 1997; Chamberlain et al. 2000; Donald et al. 2001; Tableau 1).

Tableau. 1 Tendances des effectifs des populations entre 1969 et 1995 en Angleterre pour certaines espèces inféodées aux milieux cultivés (d'après Chamberlain et al. 2000).

| Espèce | Tendance des effectifs |
|---|------------------------|
| Corbeau freux, <i>Corvus frugilegus</i> | augmentation |
| Choucas des tours, <i>Corvus monedula</i> | augmentation |
| Pigeon colombin, <i>Columba oenas</i> | augmentation |
| Bergeronnette printanière, <i>Motacilla flava</i> | stable |
| Fauvette grisette, <i>Sylvia communis</i> | stable |
| Verdier d'Europe, <i>Carduelis chloris</i> | stable |
| Bruant jaune <i>Emberiza, citrinella</i> | stable |
| Chardonneret élégant, <i>Carduelis carduelis</i> | déclin |
| Etourneau sansonnet, <i>Sturnus vulgaris</i> | déclin |
| Vanneau huppé, <i>Vanellus vanellus</i> | déclin |
| Faucon crécerelle, <i>Falco tinnunculus</i> | déclin |
| Perdrix grise, <i>Perdix perdix</i> | déclin sévère |
| Tourterelle des bois, <i>Streptopelia turtur</i> | déclin sévère |
| Alouette des champs, <i>Alauda arvensis</i> | déclin sévère |
| Moineau friquet, <i>Passer montanus</i> | déclin sévère |
| Linotte mélodieuse, <i>Carduelis cannabina</i> | déclin sévère |
| Bruant proyer, <i>Miliaria calandra</i> | déclin sévère |
| Bruant des roseaux, <i>Emberiza schoeniclus</i> | déclin sévère |

Conjointement, d'importants changements dans les pratiques agricoles, entraînant notamment de nombreuses modifications des habitats ont été mises en évidence (Robinson & Sutherland 2002; Benton et al. 2003) et il est maintenant admis que les changements dans ces pratiques sont très probablement responsables de ce déclin (Fuller et al. 1995; Pain & Pienkowski 1997; Chamberlain et al. 2000; Donald et al. 2001; Fig. 1; Encart 1). Ces changements de pratiques interviennent tout au long de l'année et impactent la totalité du cycle annuel des organismes. Durant la période de reproduction par exemple, une perte d'habitats favorables à la reproduction chez la perdrix grise (*Perdix perdix*) ou le vanneau (*Vanellus vanellus*) (Green et al. 1997; Wilson et al. 1997) ainsi qu'une utilisation accrue de pesticides va réduire la quantité de nourriture disponible pour les adultes et pour l'élevage des jeunes (Campbell et al. 1997; Potts 1997; Wilson et al. 1999; Brickle et al. 2000; Vickery & Buckingham 2001) et contamine les réseaux trophiques par bio-accumulation de matières chimiques (Potts 1986).

Encart 1 : Les terres agricoles sont essentielles pour la survie hivernale de nombreuses espèces, tout particulièrement les granivores (Wilson et al.1996). En Angleterre par exemple, les parcelles les plus fréquentées par les populations hivernantes de granivores sont les friches et les chaumes car elles offrent des ressources alimentaires abondantes (Wilson et al.1996; Moorcroft et al. 2002; Donald et al. 2001). Si l'importance des terres agricoles concerne aussi bien les espèces granivores généralistes que les espèces granivores spécialistes des agro-écosystèmes, leur pic de besoin est décalé. Les cultures sont plus sollicitées pendant les périodes de grand froid pour les espèces généralistes, alors que les espèces spécialistes ont plus de difficultés en fin d'hiver, lorsque la disponibilité en nourriture est moins importante (Siriwardena et al. 2008). Au cours d'une année, les travaux agricoles effectués vont impacter différemment la disponibilité de graines. Durant les mois d'été, la période des récoltes représente une période abondante en graines. La succession des moissons d'orge, de colza et de blé représente un apport important en nombre de graines. Peu de temps après les récoltes, un travail du sol important aura lieu sur les chaumes de céréales afin de préparer l'implantation de cultures intermédiaires notamment. Avec le labourage, le déchaumage ou encore les traitements chimiques contre les plantes adventices qui commencent au moins d'août l'accessibilité est progressivement réduite.

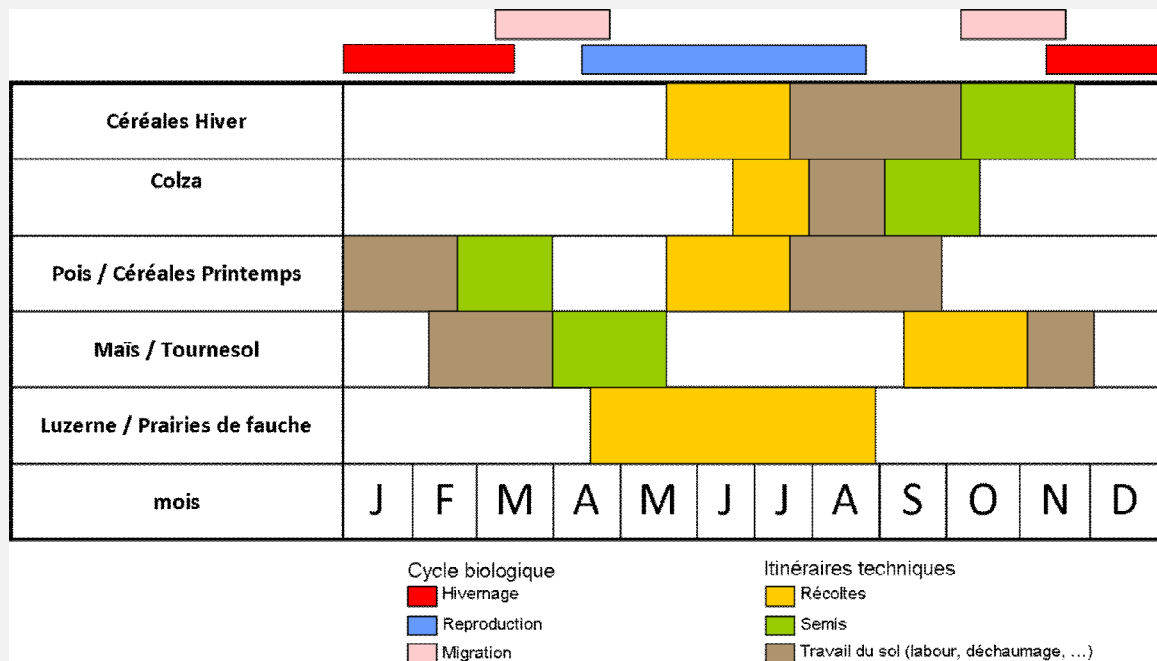


Fig. Calendrier simplifié des pratiques agricoles par grands types de cultures en rapport avec le cycle biologique de l'alouette des champs

En hiver, la pratique croissante des labours d'automne consécutive à l'accroissement des cultures de céréales d'hiver au détriment des céréales de printemps se traduit par la disparition des chaumes, source d'alimentation pour les oiseaux durant l'hiver (Donald & Evans 1994; Evans & Smith 1994; Moorcroft et al. 2002).

Concernant l'alouette des champs, un déclin très marqué des populations reproductrices est enregistré depuis les années 70 en Europe occidentale (Eraud & Boutin 2002). La première hypothèse formulée pour expliquer ce déclin réside dans l'influence négative de

l'homogénéisation des cultures, des habitats et des pratiques agricoles lors de la période de reproduction de l'espèce (Wilson et al. 1997; Chamberlain et al. 1999; Donald 1999; Eraud & Boutin 2002). Pour Chamberlain & Crick (1999), ce déclin ne s'expliquerait pas par une diminution du succès de chaque tentative de nidification, mais par une réduction de leur nombre au cours d'une saison, en partie causée par une disparition des habitats favorables à la reproduction et par la destruction de nichées. En ce sens, l'agrandissement de la superficie des parcelles, les changements de types culturaux ou la réduction de la mosaïque agricole, représentent autant de facteurs qui dans ce domaine, supportent une part de responsabilité importante. Cependant, une augmentation de la mortalité hivernale (Chamberlain & Crick 1999; Wolfenden & Peach 2001) constitue également un mécanisme avancé pour expliquer le déclin des populations. En effet, les taux de survie peuvent dépendre fortement des conditions de température hivernale, surtout lorsque les périodes de gel se prolongent. Les travaux de Chamberlain & Crick (1999) montrent dans ce sens l'effet négatif des hivers rigoureux sur le niveau des populations. Toutefois, la ponctualité de ces événements ne peut expliquer à elle seule la continuité d'un déclin sur plusieurs années. Une seconde cause potentielle pour expliquer l'augmentation de la mortalité hivernale serait une forte diminution de la disponibilité de nourriture en hiver (Siriwardena et al. 1998), avec une diminution de l'accessibilité et de l'abondance des ressources en milieux cultivés (Watkinson et al. 2000; Siriwardena et al. 2008). Dans ce cas, la diminution des chaumes avec l'implantation croissante de céréales d'hiver est particulièrement suspectée d'avoir un impact négatif sur les populations d'oiseaux (Gillings et al. 2005). Cette diminution engendre une forte baisse de la disponibilité en graines, un appauvrissement de la flore adventice et de nombreuses espèces végétales typiques des terres arables se retrouvent en déclin (Campbell et al. 1997).



Fig. 1 Intensification des méthodes agricoles

Dans ce contexte, l'étude de la réponse agrégative, basée sur les relations entre l'abondance des consommateurs et la densité de la ressource alimentaire s'avère être adéquate pour estimer le rôle de la ressource dans la distribution et la survie hivernale des alouettes des champs.

II. Réponse agrégative et paysage

D'après Stephens et al. (2003), l'étude de la réponse agrégative est très coûteuse en temps et les données s'avèrent difficiles à collecter. Néanmoins, elle représente l'une des clefs d'entrée pour comprendre et prédire les conséquences de l'évolution de la disponibilité de la ressource alimentaire sur les populations naturelles. Relativement peu de réponses agrégatives ont été mesurées pour les vertébrés. Pour les oiseaux, la majorité des exemples sont donnés pour les anatidés, les oiseaux marins et les rapaces (Newton 1998). Néanmoins, à l'heure actuelle, des exemples de réponses agrégatives pour les oiseaux fréquentant les terres agricoles (et plus particulièrement les alouettes des champs) sont disponibles à partir de la littérature, mais n'intègrent bien souvent qu'un seul type de culture (Robinson & Sutherland 1999 sur les chaumes et les céréales; Watkinson et al. 2000 en culture de betterave; Moorcroft et al. 2002 sur les chaumes de céréales), ou ont été réalisées à petite échelle spatiale et sur une période très courte. De plus, et malgré le fait que le type de réponse agrégative observé soit conservé entre populations au sein d'une espèce (Schluter & Repasky 1991 chez les Pinsons en Amérique du Nord), les résultats disponibles sont curieusement contradictoires. Pour Buckingham (2001), la distribution des effectifs d'alouettes des champs et l'utilisation de l'espace durant l'hiver ne sont pas corrélées à la répartition des ressources trophiques (*i.e.* graines). En revanche, pour Robinson & Sutherland (1999) et Robinson (2001), la distribution de cette espèce est clairement déterminée par la distribution des ressources trophiques.

Sous l'hypothèse que l'abondance et la distribution de graines ne constituent pas le seul élément impliqué dans la sélection d'habitat et la distribution des oiseaux, nous pouvons prédire l'existence d'un fort effet du paysage sur la distribution des alouettes des champs en hiver (Annexe I). Or, cet effet du paysage n'est que très peu pris en compte dans les études de la réponse agrégative chez l'alouette des champs, et peut constituer une explication aux différences observées entre les études menées chez cette espèce. En effet, la sélection de patch alimentaire va pouvoir se faire en fonction du risque de prédation (Butler et al. 2005) via le couvert et la structure de la végétation notamment (Moorcroft et al. 2002), l'accessibilité à la ressource (Clarke et al. 1997) ou encore de la composition et de l'hétérogénéité du paysage (Benton et al. 2003; Wretenberg et al. 2010).

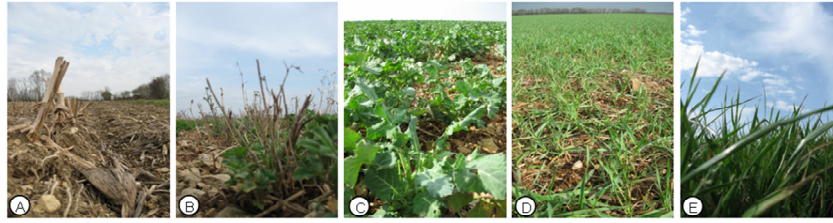


Fig. 2. Illustration des 5 types de cultures utilisés durant l'étude. (A) chaume de céréales; (B) luzerne ; (C) colza ; (D) céréale d'hiver ; (E) prairie.

Afin de tester cette prédiction, un suivi de 224 parcelles regroupant 5 types de cultures (Fig. 2) a été effectué au cours de l'hiver entre les mois de janvier et février 2010 (voir Fiche Méthode A pour les détails). Ce suivi a donné lieu à la fois à un comptage des oiseaux et à une estimation du nombre de graines par parcelle. Différentes variables paysagères et environnementales ont été mesurées sur le terrain, ou extraites d'un système d'information géographique (Tableau 2).

Tableau. 2. Descriptif des variables paysagères et environnementales prises en compte dans l'étude.

| Variables testées | Descriptif des variables testées |
|------------------------------|---|
| Linéaire culture différentes | longueur totale de "frontière" entre de parcelle de cultures différentes dans un buffer de 500 mètres autour de la parcelle de comptage |
| Type de culture | chaume (céréales) ; colza; prairie; céréales d'hiver; luzerne |
| Hauteur de végétation | hauteur de végétation (cm) |
| Température minimale | température minimale le nuit précédent le jour de comptage |
| Densité de graines | mesurée en nombre de graines/m ² |
| Linéaire de haies | longueur totale de haie dans un buffer de 500 mètres |
| Surface pérenne | surface totale de culture pérenne dans un buffer de 500 mètres |
| Surface colza | surface totale de culture de colza dans un buffer de 500 mètres |
| Surface céréale | surface totale de culture de céréales dans un buffer de 500 mètres |

Nos résultats révèlent une forte variabilité dans les densités d'alouettes observées en fonction des cultures considérées (Fig. 2; Tableau 3). Les cultures de colza hébergent les plus fortes densités d'oiseaux (Fig. 3), alors que cette culture ne renferme que très peu de graines (Fig. 4). Durant l'hiver, des épisodes neigeux ou de gel prolongés sont fréquemment rencontrés, limitant ainsi l'accès au sol. De ce fait, de nombreuses graines deviennent indisponibles, et les individus se retrouvent dans l'obligation d'adapter leur régime alimentaire en consommant de la matière fraîche. De telles observations ont été décrites chez le Pigeon ramier (*Columba palumbus*) se nourrissant de trèfle blanc (*Trifolium repens*) ou plus particulièrement de feuille de colza (Inglis et al. 1997). Ainsi, les feuilles de colza, disponibles car leur hauteur est supérieure à la couche neigeuse représentent une source de nourriture non négligeable en période de gel ou de neige, largement consommées par les alouettes en automne-hiver (Donald et al. 2001 : Encadré 2). De plus, pour les dicotylédones, comme l'est le colza, la teneur en énergie est supérieure, comparée aux jeunes pousses de céréales d'hiver (Green 1978). Cette différence en termes de richesse serait alors une raison expliquant le contraste entre l'attractivité des

parcelles de colza et l'évitement pour les semis de céréales d'hiver offrant pourtant de jeunes plantules.

Les résultats de notre étude soulignent la faible fréquentation des prairies par les alouettes des champs (Fig. 3), et ce malgré leurs fortes abondances en graines adventices (Fig. 4). Des résultats similaires ont été observés par Wilson et al. (1996) et Donald et al. (2001). Cette constatation est vraisemblablement le reflet d'une structure inadéquate de la végétation (densités et hauteurs élevées). Les prairies représenteraient plutôt des sites de nourrissage privilégiés pour les espèces dont le régime alimentaire est principalement basé sur la consommation d'invertébrés (Tucker 1992, Wilson et al. 1996, Devereux et al. 2006).

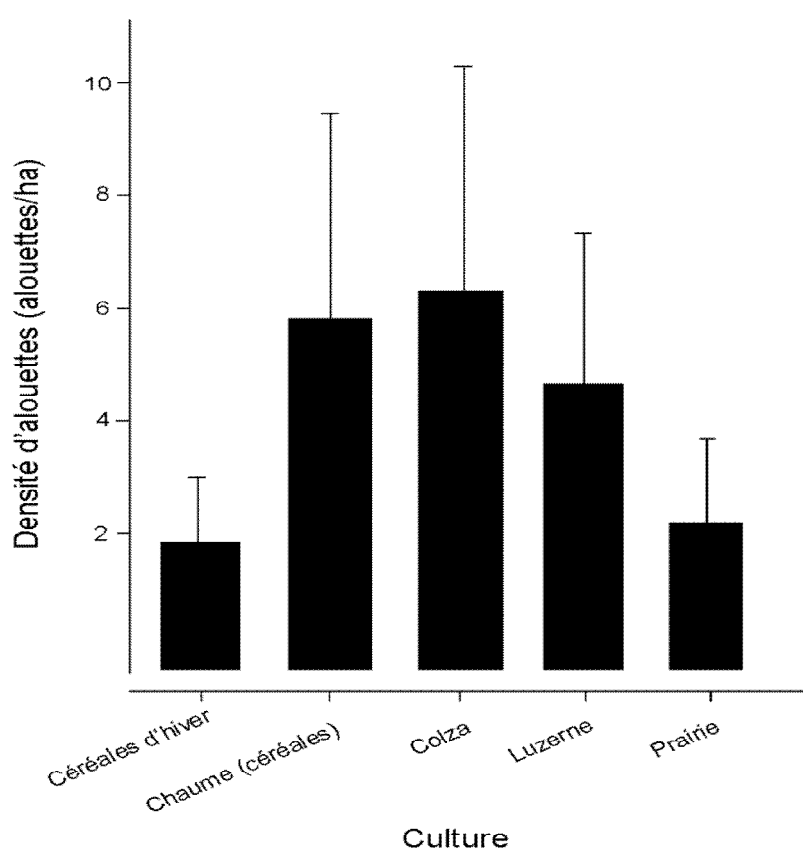


Fig. 3 Estimation de l'abondance moyenne d'alouettes des champs *Alauda arvensis* pour 5 types de cultures.

Contrairement à Wilson et al. (1996) et Donald et al. (2001), les cultures de luzernes ne semblent pas être évitées par les alouettes des champs dans notre étude et ce type de culture supporte d'importantes densités d'alouettes (Fig. 3; Thomsen et al. 2001). En effet, en plus d'être la culture renfermant la plus haute abondance en graines adventices (Fig. 4), la luzerne est un aliment riche en énergie (Martinez 1994), pouvant ainsi constituer une alternative à une diminution de l'accessibilité aux graines lors d'épisodes neigeux ou de gel.

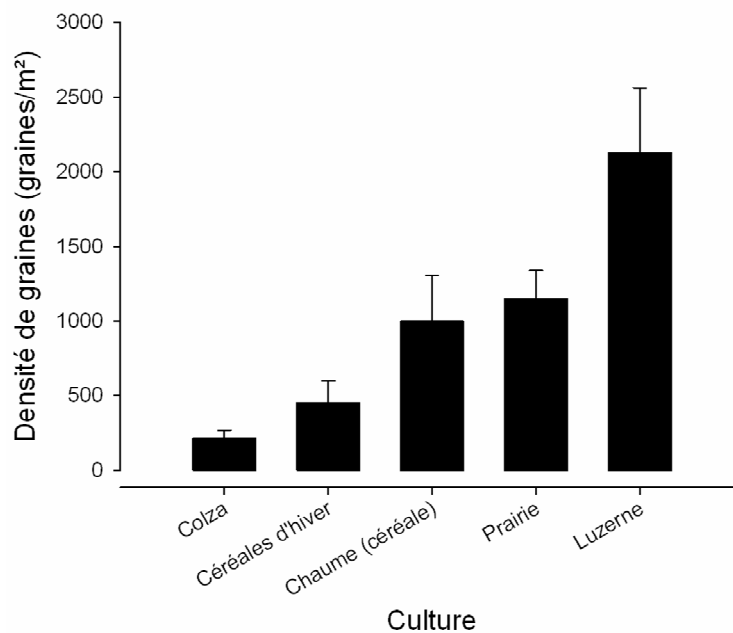


Fig. 4 Estimation de l'abondance moyenne de graines pour 5 types de cultures différents.

Au cours de notre étude, les semis de céréales d'hiver ne sont pas apparus comme un type de culture particulièrement attractive pour l'alouette des champs (Fig. 3). Des résultats similaires sont répertoriés dans la littérature (Wilson et al. 1996; Vickery & Buckingham 2001) et peuvent sans doute être expliqués par leurs faibles abondances en graines adventices mais également par les faibles possibilités de se nourrir de graines semées à cette période de l'année (Green 1978; Donald et al. 2001).

La forte attractivité des chaumes de céréales constatée lors de notre étude est partagée par de nombreuses études (Wilson et al. 1996; Wakeham-Dawson & Aebischer 1998; Buckingham et al. 1999; Donald et al. 2001). D'une manière générale, l'attractivité des chaumes ne se limite pas à l'alouette des champs, mais s'étend à tout un cortège d'espèces granivores inféodées aux milieux cultivés (Bruant zizi *Emberiza circlus*, le Bruant proyer *Miliaria calandra*, la Linotte mélodieuse *Carduelis cannabina*; Donald & Evans 1994; Evans & Smith 1994; Wilson et al. 1996). La sélectivité pour les chaumes de céréales semble corrélée à l'importante densité de graines qu'ils contiennent, sur lesquelles les alouettes axent leur alimentation lorsqu'elles fréquentent ce type de culture (Donald et al. 2001). De plus, en complément de la forte abondance en graines retrouvée dans les chaumes de céréales, ce type de culture renferme une grande diversité de graines adventices, permettant un enrichissement du régime alimentaire des oiseaux.

En complément de l'effet marqué du type de culture, diverses variables paysagères influencent la distribution des alouettes (Tableau 3). En accord avec des études réalisées sur la même espèce, les individus

semblent éviter les importants linéaires de haies et privilégient les milieux ouverts (Donald et al. 2001). Des résultats identiques ont été mis en avant chez d'autres espèces granivores adoptant un mode de vie grégaire en hiver. Whitehead et al. (1995) ont ainsi mis en évidence un évitement des structures végétales verticales comme les haies chez les étourneaux sansonnet (*Sturnus vulgaris*), probablement afin de minimiser les risques de prédation.

Tableau. 3. Effets positifs ou négatifs des variables influençant la densité d'alouette des champs.

| Variables | Effets | P | |
|-----------------|-------------------------------|-----|--------|
| Type de culture | céréales d'hiver | (-) | <0.001 |
| | chaume (céréales) | (+) | 0.004 |
| | colza | (+) | 0.008 |
| | luzerne | (+) | 0.05 |
| | prairie | (-) | 0.05 |
| Paysage | surface colza | (+) | <0.001 |
| | surface pérenne | (+) | <0.001 |
| | surface culture annuelle | (+) | 0.001 |
| | linéaire de haie | (-) | 0.003 |
| | linéaire cultures différentes | (+) | 0.01 |
| | température minimale | (+) | 0.06 |
| | densité de graine | (-) | 0.17 |

La densité d'alouettes des champs est également influencée par la composition et la complexité du paysage. Nous avons pu mettre en évidence l'importance des surfaces en colza et des cultures pérennes (luzerne et prairie) dans un rayon de 500 mètres autour de notre parcelle d'intérêt sur la densité d'oiseaux. Indépendamment de la culture de la parcelle échantillonnée, les alouettes semblent privilégier des parcelles ayant une forte proportion de colza et de cultures pérennes dans un rayon proche. De plus, notre indice de complexité du paysage, mesuré à partir de la somme des linéaires faisant la jonction entre deux cultures différentes semble influencer positivement les densités d'alouettes des champs. Dans un rayon de 500 mètres, plus le paysage sera complexe, plus les densités d'alouettes seront importantes.

Cette étude sur 224 parcelles incluant 5 types de cultures différentes n'a pas permis de mettre en évidence un effet de la distribution et de l'abondance de graines sur la distribution des alouettes des champs. Il ne semble donc pas y avoir, sur la période courte à laquelle nous avons réalisée l'étude de relation entre abondance en graines et abondance en alouettes. Pour les espèces consommant des graines, une des particularités liée à la période hivernale réside dans le non renouvellement de la ressource. En effet, de par leur cycle biologique annuel, la production de graines par les plantes adventices est stoppée en hiver, empêchant tout renouvellement du stock de graines (Hulme 1998). La ressource est alors distribuée de manière hétérogène, dans

l'espace en fonction du type de culture (Fig. 4) mais également dans le temps au cours de l'hiver par déplétion. Or, les besoins des organismes vont varier durant la période hivernale en fonction des variations de températures par exemple, ou à l'approche de périodes migratoires. Dans ce dernier cas, les graines, principaux apports en lipides en milieu naturel pour les oiseaux granivores constituent une ressource primordiale favorisant la constitution de réserves lipidiques nécessaire pour la migration. Suivant cette idée, nous pouvons supposer l'existence de variations dans la relation entre les abondances de graines et d'alouettes en fonction de l'avancement dans la saison hivernale.

III. Réponse agrégative et déplétion des graines au cours de l'hiver

La déplétion représente la diminution du stock de ressources par les consommateurs (Sutherland 1996) et les conséquences de la déplétion pourront être immédiates, avec un avancement du moment où le milieu sera abandonné par les consommateurs (Goss-Custard & West 1997) suite à une diminution des capacités d'accueil du milieu. Au cours de l'hiver, une forte déplétion en ressource aura lieu au sein des agro-écosystèmes, pouvant impacter négativement la survie des consommateurs, surtout en fin de saison (Robinson & Sutherland 1999; Moorcroft et al. 2002; Siriwardena et al. 2008). Cette déplétion peut être le produit de plusieurs facteurs tels que la prédation de graines par des organismes granivores, mais associera également le pourrissement de graines ou encore l'enfouissement dû aux pratiques agricoles rendant cette ressource non utilisable. Le problème de la déplétion est central dans la théorie de l'approvisionnement optimal, car elle affecte le bénéfice associé au site d'alimentation et est donc déterminante pour les temps de résidence au niveau des parcelles ou de manière plus large des habitats (MacArthur & Pianka 1966). Ceci étant d'autant plus vrai pour les espèces spécialistes, cherchant un type de proie particulier comme peuvent l'être les espèces granivores strictes. Chez les espèces plus généralistes, ce phénomène de déplétion peut entraîner une diversification du régime alimentaire (théorie du régime alimentaire optimal ; MacArthur & Levins 1967; Sih 1993).

Par l'étude de la réponse agrégative sur une courte période en hiver, nous n'avons pas mis en évidence de relation entre l'abondance de graines et l'abondance d'alouettes des champs. Le type de culture et des variables paysagères semblent en revanche influencer cette distribution. En s'intéressant à la déplétion de la ressource tout au long de l'hiver, nous nous attendons à observer des changements dans la réponse agrégative des alouettes entre les mois de décembre et mars. En début d'hiver, si la ressource n'est pas limitante, des facteurs différents de la densité en ressource devraient influencer le choix de l'habitat par les oiseaux. En revanche, en fin d'hiver, lorsque la quantité de ressource est réduite par déplétion hivernale et que les besoins peuvent

être accrus (préparation de la migration), le nombre de graines sera déterminant dans la distribution des oiseaux.

Pour tester ces prédictions, 60 parcelles ont été suivies durant l'hiver 2009-2010 sur la zone atelier (voir Fiche Méthode A pour les détails). Des comptages hebdomadaires d'oiseaux ont été associés à des prélèvements mensuels de sol afin d'estimer la déplétion en ressource au cours de l'hiver. Entre le 15 Décembre 2009 et la 15 Mars 2010, chaque parcelle a ainsi été visitée 12 fois pour y dénombrer les oiseaux, et 4 campagnes de carottage ont été réalisées pour un total de 7200 prélèvements.

En début d'hiver, les prairies et les chaumes de céréales semblent représenter d'importantes sources de graines pour les granivores, avec des densités moyennes par mètre carré supérieures à 3000 graines/m² (Fig. 5). En revanche, les parcelles de colza et de céréales d'hiver renferment des densités largement inférieures (inférieures à 100 graines/m²).

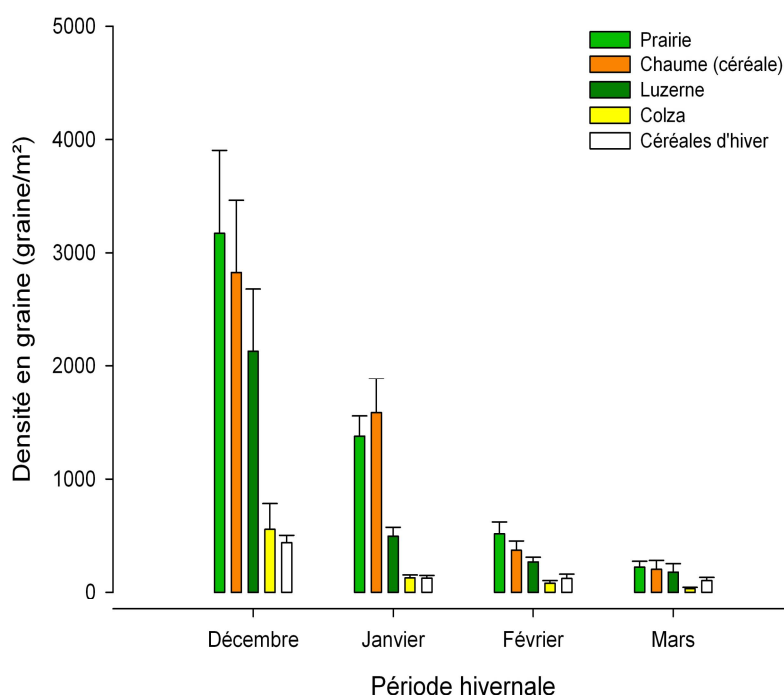


Fig. 5 Variation de la densité en graines (graines/m²), au cours de l'hiver 2009-2010 pour 5 types de cultures différents. Les densités ont été estimées après carottages et mis en germination des carottes récoltées.

Avec l'avancement de la saison, nous avons observé une forte diminution de nombre de graines pour tous types de culture considérés. En effet, entre les mois de décembre et mars, le nombre de graines chute drastiquement pour être proche de 200 graines/m². Cette déplétion, bien que générale aux cinq cultures testées n'a donc pas la même intensité entre les prairies et les chaumes et les cultures de colza ou de céréales d'hiver. Dans le premier cas, les densités moyennes en

graines ont été divisées par un facteur 15 au cours de l'hiver, alors que dans le second cas, nous avons observé 5 fois moins de graines en fin d'hiver (Fig. 5). L'existence de déplétion hivernale a déjà été mise en évidence dans les chaumes de blé et d'orge (Robinson & Sutherland 1999; Moorcroft et al. 2002). Néanmoins, les densités en graines observées sur notre site d'étude semblent être plus élevées en début d'hiver (Moorcroft et al. 2002).

Contrairement à l'étude précédente qui s'est intéressée à une période courte de l'hiver, la prise en considération de la déplétion en graines au cours de la saison hivernale dans notre seconde étude a permis la mise en évidence d'un effet de la densité en graines en interaction avec la date sur la distribution des alouettes des champs (Tableau 4; Fig. 6).

Tableau. 4 Effets positifs ou négatifs des variables influençant la densité d'alouette des champs.

| Variabiles | Effets | <i>P</i> |
|--------------------------|--------|----------|
| céréales d'hiver | (-) | <0.001 |
| chaume (céréales) | (+) | 0.96 |
| colza | (+) | 0.13 |
| luzerne | (+) | 0.05 |
| prairie | (-) | 0.81 |
| hauteur de végétation | (-) | 0.04 |
| linéaire de haie | (-) | 0.002 |
| date | (-) | 0.02 |
| densité de graine | (-) | 0.67 |
| date X densité de graine | (+) | 0.002 |

La distribution des oiseaux semble être largement corrélée à l'abondance en graines en fin d'hiver (Fig. 6C). En début d'hiver en revanche, la densité en graines ne semble pas directement influencer la distribution des individus. En effet, les fortes densités d'alouettes des champs ne sont pas significativement retrouvées dans les parcelles contenant le plus de graines (Fig. 6A). La réponse agrégative de l'alouette des champs est donc dépendante de l'avancement dans l'hiver, dans un premier temps négative, puis positive.

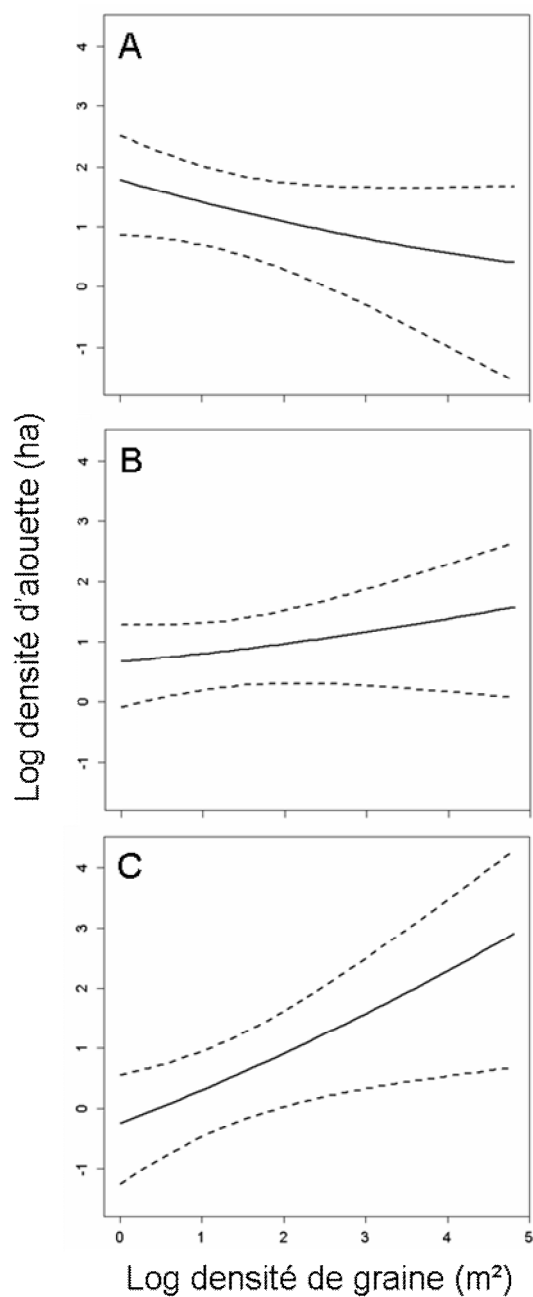


Fig. 6 Densité d'alouettes prédite en fonction de la densité en (les densités prédites sont représentées sur une échelle logarithmique). (A) Janvier ; (B) Février ; (C) Mars.

En début d'hiver, les variables paysagères semblent dicter la distribution des individus, sans réel effet de la densité en ressource (Tableau 3). Des patrons similaires à la première étude ont été mis en évidence avec des effets important du linéaire de haie et de la hauteur de végétation (Tableau 4).

En fin d'hiver en revanche, la densité en graines influence fortement la distribution des alouettes des champs.

Cette différence dans la relation entre densité de graines et densité d'alouettes au cours de l'hiver peut expliquer les résultats contradictoires observés chez cette espèce. Contrairement à Robinson (2001) pour qui la distribution de l'alouette des champs en période hivernale est clairement déterminée par la distribution des ressources trophiques, Buckingham (2001) suppose que la structure du couvert végétal (densité et hauteur) serait une variable plus pertinente. Les couverts bas et faiblement denses permettraient de faciliter la locomotion des oiseaux et amélioreraient l'efficacité de recherche alimentaire. Les cultures avec une végétation dense peuvent à ce titre être évitées et une préférence pourra être apportée aux cultures avec une végétation plus éparse telles que les chaumes, augmentant la détectabilité des graines (Whitehead et al. 1995). Des effets négatifs de la hauteur de la végétation sur les comportements alimentaires ont été mis en évidence. En effet, pour les espèces grégaires, une végétation haute constitue une obstruction visuelle, limitant la communication visuelle entre les membres du groupe et réduisant la détectabilité des prédateurs (Metcalfé 1984; Butler et al. 2005; Devereux et al. 2006; Chapitre III). De ce fait, les individus auraient tendance à éviter les patchs à végétation haute, supérieure à 13 cm (Butler et al. 2005).

IV. Conclusion

Les résultats de cette étude permettent l'établissement de nombreuses pistes de gestion afin d'améliorer les conditions d'hivernage des alouettes des champs, espèce emblématique des agro-écosystèmes, et pourront être étendues à d'autres espèces granivores fréquentant ces milieux. Une augmentation des surfaces dédiées aux cultures pérennes telles que les cultures de luzerne ou les prairies semblerait être bénéfiques aux alouettes. Néanmoins, le maintien de chaumes de céréales, qui représentent des parcelles à la fois riche en nourriture et dont le couvert végétal est bas et éparse représente également une alternative pour les oiseaux, notamment en fin d'hiver. Dans ce sens, la directive européenne imposant l'implantation de CIPAN (Encart 2) en lieu et place des chaumes en hiver semble inappropriée pour la conservation des communautés de granivores. Dans un souci de conciliation entre qualité des eaux et maintien de la biodiversité, l'évaluation des capacités de captages des nitrates par les repousses spontanées dans les chaumes de céréales semble nécessaire.

Néanmoins, bien que relativement pauvres en graines, la présence de cultures comme les colza ou les cultures de betteraves sucrières (Donald et al. 2001) semblent obligatoire pour garantir une alternative au niveau du régime alimentaire (matière verte) en cas d'épisodes neigeux ou de gel où en fin d'hiver. Une diversité importante de cultures, avec des parcelles de relatives grandes tailles (Donald et al. 2001; Thomsen et al. 2001) serait ainsi bénéfique en période d'hivernage.

Encart 2 : L'azote nécessaire au développement des cultures est apporté soit par des engrais naturels (fumier, lisier) soit par des engrais chimiques (Azote inorganique ou minéral). En théorie, il est attendu que l'azote apporté soit consommé par la culture. Toutefois, si les conditions climatiques ne permettent pas un développement optimal de la culture, une partie de l'azote reste en excédant dans le sol, à laquelle s'ajoute l'azote libéré par les résidus végétaux qui se dégradent après la récolte. A la fin de l'été, après la récolte, les sols se retrouvent à nu, avant le prochain semis qui aura lieu en automne ou au printemps suivant. Les pluies hivernales drainent alors l'excédent de nitrates des sols jusque dans les nappes phréatiques. Afin de pallier à ce phénomène de lessivage, la Directive Cadre sur l'Eau (91/676/CEE) impose l'implantation de Cultures Intermédiaires Pièges A Nitrates (CIPAN). Implantées après la récolte et avant un semis de printemps, elles absorbent l'azote présent dans les sols pour leur propre croissance. Après destruction, leurs résidus vont à leur tour libérer, par leur dégradation, au printemps, de l'azote pour la culture suivante (30% à 40% d'azote en moyenne la première année et le reste sur les 2 années suivantes). Plusieurs semences telles que la moutarde, le seigle ou encore le colza fourrager sont utilisés dans ce but (source : Chambre d'agriculture Eure-et-Loire 2009; Fig.1). Dans notre zone d'étude, s'y ajoute le Moha. Les CIPAN sont aujourd'hui obligatoires en France pour les inter-cultures longues, dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, et Directive Nitrates).



Fig. 1 (A) Chaume de blé avant travail du sol et implantation de cultures intermédiaires (septembre 2012). (B) Bordure de transition entre deux parcelles de chaumes, sans implantation de CIPAN à gauche et après implantation et germination à droite (août 2012). (C) Exemple de CIPAN contenant un mélange de cultures (septembre 2012).

Encadré 1 Domaines vitaux et utilisation de l'espace agricole

Un aspect encore largement ignoré dans le développement des stratégies de conservation en faveur de l'alouette des champs concerne l'impact des changements des modes de production agricoles sur les conditions d'accueil rencontrées par les oiseaux pendant leurs phases de migration et d'hivernage. De nombreux aspects fondamentaux tels que l'utilisation de l'habitat ou encore la fonctionnalité des différents couverts mis à leur disposition restent ainsi encore largement méconnus.

Matériel et méthodes

Au cours des hivers consécutifs 2010-2011 et 2011-2012, 30 alouettes des champs ont été équipées d'émetteurs VHF et un suivi télémétrique individuel a été effectué pendant 6 semaines (Fig. 1). Chaque jour, entre 5 et 6 localisations diurnes et une localisation nocturne ont été réalisées. Un total de 3455 localisations a ainsi été obtenu.



Fig. 1. Pose d'un radio-émetteur (masse : 1 g) sur une alouette des champs capturée de nuit. Deux-Sèvres, hiver 2010-2011.

Résultats et Discussion

Un des enseignements de ce suivi est que l'espèce fait preuve d'une mobilité extrêmement réduite sur ses zones de stationnement hivernale, ce qui contraste fortement avec la versatilité bien connue de ses déplacements en réponse aux contingences climatiques locales (vagues de froid, par exemple). L'ensemble des activités des oiseaux – incluant gagnage, remise diurne et dortoir nocturne – reste confiné à un domaine vital restreint, variant de 8 ha pour le plus petit (Fig. 2) à quelques dizaines d'hectares pour le plus grand (étendue : 7,8 – 97,2 ha, respectivement individus B et A, Fig. 2). L'examen approfondi des résultats montre par ailleurs qu'au sein de leurs domaines vitaux respectifs, les oiseaux concentrent leurs activités sur une parcelle unique (en

moyenne, 80 % des localisations par individu ; figure 2), composée d'une couverture végétale de type pérenne et de faible hauteur (luzerne et prairie).



Fig. 2 : Exemples de résultats fournis par le suivi diurne et nocturne de 3 individus sur une plaine céréalière du Sud des Deux-Sèvres au cours de l'hiver 2010-2011. Les domaines vitaux ont été estimés selon la méthode des polygones convexes minimaux à 95 %. À noter, l'extrême fidélité à leur parcelle des individus B et C.

Cependant, si nos résultats n'indiquent aucun effet du sexe sur l'utilisation de l'espace, des facteurs environnementaux peuvent expliquer certaines variations d'utilisation de l'espace.

A ce titre, la couverture neigeuse semble grandement influencer l'utilisation de l'espace, provoquant d'important changement dans l'utilisation des cultures. Sans neige, les alouettes équipées ont montré une forte attractivité pour les cultures de luzerne, probablement en raison de leurs importantes teneurs en graines durant l'hiver (Fig. 3B). En revanche, en présence de neige, les oiseaux fréquentent majoritairement les cultures de colza et les chaumes de céréales. Ces résultats confirment l'intérêt des cultures hautes tel que le colza, principale source de nourriture lorsque les graines ne sont pas accessibles.

Les résultats obtenus ne nous permettent pas de mettre en évidence un changement de cultures entre le jour et la nuit (Fig. 3A). Les alouettes, contrairement à d'autres espèces telles que les canards ne semblent pas utiliser des zones ou des cultures particulières comme dortoir nocturne.

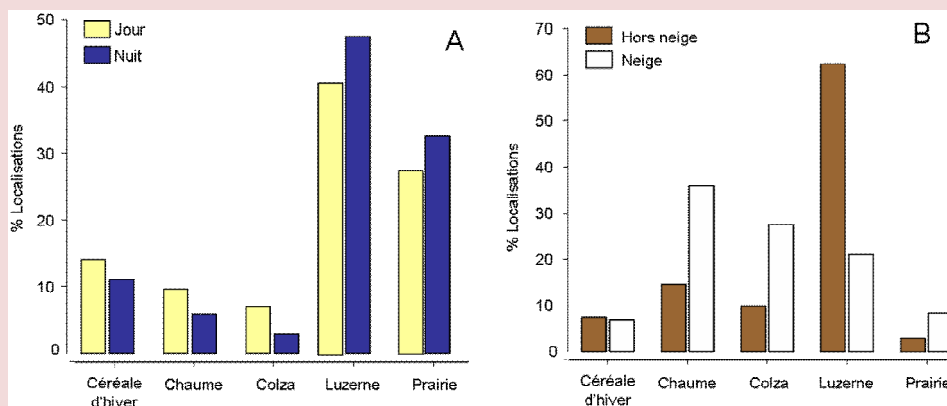


Fig. 3 : (A) Pourcentage des localisations de jour et de nuit par culture. (B) Pourcentage des localisations en présence ou en absence de couvert neigeux par culture.

Encadré 2. Régime alimentaire et sélectivité des graines adventices

A l'heure actuelle, un apport en nourriture par supplémentation semble augmenter la survie hivernale des granivores, et le maintien ou l'implantation de zones riches en graines durant l'hiver est préconisé. En dépit de la mise en œuvre accrue de ces mesures de gestion, peu d'informations détaillées est disponible sur les régimes alimentaires de ces espèces et sur leurs préférences alimentaires. La théorie de l'approvisionnement optimal prédit l'optimisation par les organismes de leur consommation nette d'énergie. Suivant cette idée, les granivores devraient maximiser leur consommation de graines présentant un contenu calorique élevé afin de minimiser le temps alloué à la recherche alimentaire et à la manipulation de l'item alimentaire. Une importante sélection devrait alors opérer en fonction de la taille et de la qualité énergétique des graines. Après avoir caractérisé le régime alimentaire de l'alouette des champs en agro-écosystème en hiver, nous avons expérimentalement réalisé des tests de choix sur des oiseaux maintenus temporairement en captivité. Nos expériences se sont particulièrement concentrées sur le compromis possible entre le contenu lipidique et la masse des graines. En effet, les graines de plantes adventices sont fortement variables en masse et en lipides, influençant fortement la valeur nutritive de chaque espèce végétale (voir Annexe V).

Matériel et méthodes

Le régime alimentaire des alouettes a été décrit grâce à l'analyse de 149 gésiers issus d'oiseaux prélevés à la chasse. Les prélèvements ont eu lieu entre le 1^{er} décembre et le 31 janvier durant les hivers 1999-2000, 2000-2001 et 2010-2011. Le contenu de chaque gésier a été identifié sous loupe binoculaire (E. Cadet, UMR Agroécologie, AgroSup-INRA-Université de Bourgogne, Dijon). En complément, des expériences de choix alimentaires ont été réalisées en février 2011 et ont consisté à proposer des graines de plantes adventices aux alouettes des champs pendant 5 minutes. Deux espèces de la même famille (à l'exception d'un test) ont été proposées simultanément. Les espèces d'un même couple ont été sélectionnées de manière à être semblables en termes de couleur et de forme, mais différentes soit par la taille, soit par leur teneur lipidique (Tableau 1). Six couples ont ainsi été constitués parmi ces six couples, quatre couples présentaient des effets croisés

(par exemple, même taille mais teneur en lipides différentes) et 2 des effets additifs. Un total de 120 tests (20 par couple) a été réalisé. Pour chaque test, 100 graines ont été utilisées dans chaque mélange de graines avec 50 graines de chaque espèce (voir annexes V pour les détails).

Résultats et Discussion

L'analyse des gésiers a révélé la présence de 26 espèces de plantes adventices, distribuées en 11 familles (Tableau 2; Fig.1). Parmi ces espèces, trois semblent être particulièrement consommées par les alouettes des champs, le chénopode blanc (*Chenopodium album*), la renouée liseron (*Fallopia convolvulus*) et la renouée des oiseaux (*Polygonum aviculare*). Curieusement, et contrairement à Donald et al. (2001), nous n'avons observé aucune graine de plantes cultivées. La totalité des graines récoltées était des graines de plantes adventices. Cette différence observée entre études peut s'expliquer par les périodes de prélèvements des gésiers. En effet, durant les mois de décembre et janvier, période à laquelle nous avons effectué nos prélèvements, la disponibilité de graines issues de semis semble être fortement réduite.

Les tests de choix effectués sur les alouettes de champs maintenues en captivité ont mis en évidence trois principaux résultats. Dans un premier temps, et malgré le nombre important d'espèces retrouvées dans les gésiers, les oiseaux ont montré des préférences alimentaires au sein des couples proposés. Par exemple, en proposant des graines de tailles différentes mais de teneurs lipidiques identiques, la sélection se fera vers les graines de petite taille. Les graines de taille importante ne seront que sélectionnées en présence de deux espèces pauvres en lipides. Dans un second temps, les individus semblent réaliser un compromis entre la taille et le teneur lipidique des graines. Les résultats ainsi obtenus semblent indiquer une préférence vers les petites graines par les alouettes de champs. Les grosses graines contenant une faible teneur en lipides combinent deux caractéristiques potentiellement préjudiciables pour la prédation par les oiseaux, car ils imposent des coûts élevés de manipulation qui ne semblent pas être compensés par leur apport nutritionnel

Tableau 1 : Caractéristiques des graines utilisées pour les tests de choix

| Espèce adventice | Masse graine (mg) | Contenu lipidique (%) | Energie (J/g) | Couples testés |
|--------------------------------|-------------------|-----------------------|---------------|----------------|
| <i>Chenopodium album</i> | 0.60 | 9.40 | 22138 | 1 |
| <i>Chenopodium polyspermum</i> | 0.30 | 15.22 | 24011 | 1 |
| <i>Fumaria officinalis</i> | 3.17 | 29.56 | 26882 | 2 |
| <i>Geranium molle</i> | 1.09 | 19.53 | 27560 | 3 |
| <i>Geranium robertianum</i> | 1.50 | 24.82 | 19487 | 3 |
| <i>Papaver rhoas</i> | 0.20 | 43.47 | 28289 | 2, 6 |
| <i>Polygonum aviculare</i> | 1.30 | 4.20 | 20651 | 4 |
| <i>Polygonum lapathifolium</i> | 2.20 | 5.50 | 18711 | 4 |
| <i>Stellaria holostea</i> | 2.70 | 2.29 | 18487 | 5 |
| <i>Stellaria media</i> | 0.48 | 5.28 | 18202 | 5, 6 |

Tableau 2 : Contenu stomacaux des 149 gésiers analysés.

| Espèces adventices | 1999-2001 | | 2010-2011 | | Total | |
|-------------------------------|-----------|----|-----------|----|-------|----|
| | % | n | % | n | % | n |
| Chenopodiaceae | | | | | | |
| <i>Chenopodium album</i> | 39.4 | 26 | 44.1 | 30 | 37.6 | 56 |
| <i>Chenopodium hybridum</i> | 1.5 | 1 | | | 0.7 | 1 |
| Polygonaceae | | | | | | |
| <i>Fallopia convolvulus</i> | 30.3 | 20 | 32.4 | 22 | 28.2 | 42 |
| <i>Polygonum aviculare</i> | 25.8 | 17 | 33.8 | 23 | 26.8 | 40 |
| <i>Polygonum sp.</i> | 19.7 | 13 | 29.4 | 20 | 22.1 | 33 |
| <i>Rumex sp.</i> | 1.5 | 1 | | | 7 | 1 |
| Poaceae | | | | | | |
| <i>setaria viridis</i> | 30.3 | 20 | 2.9 | 2 | 14.8 | 22 |
| <i>Echinochloa crus-galli</i> | 3 | 2 | 29.4 | 20 | 14.8 | 22 |
| <i>Sorghum halepense</i> | | | 8.8 | 6 | 4 | 6 |
| <i>Setaria pumila</i> | | | 4.4 | 3 | 2 | 3 |
| <i>Lolium sp.</i> | 3 | 2 | 1.5 | 1 | 2 | 3 |
| <i>Digitaria sanguinalis</i> | | | 2.9 | 2 | 1.3 | 2 |
| <i>Poa annua</i> | | | 2.9 | 2 | 1.3 | 2 |
| <i>Alopecurus myosuroides</i> | | | 1.5 | 1 | 0.7 | 1 |
| Geraniaceae | | | | | | |
| <i>Geranium so.</i> | 12.1 | 8 | 16.2 | 11 | 12.8 | 19 |
| <i>Erodium cicutarium</i> | | | 4.4 | 3 | 2 | 3 |
| Amaranthaceae | | | | | | |
| <i>Amaranthus sp.</i> | 12.1 | 8 | 8.8 | 6 | 9.4 | 14 |
| Boraginaceae | | | | | | |
| <i>Heliotropium europaeum</i> | 1.5 | 1 | 19.1 | 13 | 9.4 | 14 |
| Asteraceae | | | | | | |
| <i>Helianthus annuus</i> | | | 1.5 | 1 | 0.7 | 1 |
| <i>Silene sp.</i> | | | 1.5 | 1 | 0.7 | 1 |
| Euphorbiaceae | | | | | | |
| <i>Mercurialis annua</i> | 1.5 | 1 | 4.4 | 3 | 2.7 | 4 |
| <i>Euphorbia helioscopia</i> | 1.5 | 1 | 2.9 | 2 | 2 | 3 |
| Caryophyllaceae | | | | | | |
| <i>Stellaria media</i> | 3 | 2 | 1.5 | 1 | 2 | 3 |
| Convolvulaceae | | | | | | |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | 1.5 | 1 | | | 0.7 | 1 |
| Leguminosae | | | | | | |
| <i>Vicia sativa</i> | | | 2.9 | 2 | 1.3 | 2 |



Fig. 1 (A) Chénopode blanc (*Chenopodium album*), (B) Renouée des oiseaux (*Polygonum aviculare*)



CHAPITRE III

Compromis alimentation - vigilance

Au niveau individuel, bon nombre de paramètres environnementaux vont influencer les comportements alimentaires. Dans une situation donnée, les individus d'une même espèce vont pouvoir adapter leurs comportements afin de maximiser leurs gains énergétiques. Dans ce chapitre, nous discuterons l'impact de différentes variables, à la fois environnementales telles que la taille de groupe ou le risque de prédation mais également individuelle comme le sexe, sur l'allocation du temps entre alimentation et vigilance et les gains énergétiques associés.

Capture et conditions de maintien des oiseaux

Méthodologie de capture des oiseaux

Espèce migratrice, l'alouette des champs (Fig.1) quitte sa zone estivale entre les mois d'octobre et novembre. Durant cette période, cette espèce entreprend une migration post-nuptiale à la fois diurne et nocturne, sous la forme de larges groupes pouvant atteindre plusieurs dizaines d'individus.



Fig.1. Alouette des champs, *Alauda arvensis* capturée et équipée d'un émetteur VHF pour un suivi par radiopistage.

Durant les automnes 2009, 2010 et 2011, 264 individus ont pu être capturés selon une technique associant l'utilisation de filets verticaux et la diffusion d'une bande sonore. Les opérations de capture ont été conduites de nuit sur la zone atelier CEBC-CNRS « Plaine et Val de Sèvre » et les plages de la côte atlantique (Baie de l'Aiguillon et Forêt de la Coubre, Charente-Maritime).

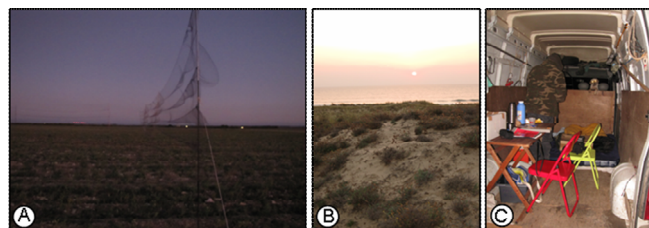


Fig.2. Filets verticaux déployés en début de soirée en plaine céréalière [A] et sur la côte atlantique [B]. Installation pour une nuit de capture [C].

Maintien temporaire en captivité

Tous les animaux ont été maintenus en captivité puis relâchés durant la période pré-nuptiale le printemps suivant leur capture. Les oiseaux ont été maintenus en captivité par groupe de 10 individus dans des volières extérieures de dimensions 2 x 3 x 2m ; (Lxlxh, Fig. 3) et nourris *ad libitum* avec un mélange de graines commercial pour oiseaux exotiques, et du colza frais. La nourriture a été

disposée sur du gazon synthétique, équivalent à celui utilisé comme substrat lors des expérimentations afin d'habituer les animaux à s'y nourrir. Au moment de la capture, une prise de sang a été réalisée pour une détermination ultérieure du sexe à l'aide de méthodes moléculaires, et diverses mesures morphométriques (aile pliée, masse,...) ont été réalisées. Chaque oiseau a été identifié individuellement grâce à des bagues métalliques colorées et numérotées. Avant d'intégrer les volières, chaque oiseau a également reçu un traitement préventif contre les coccidies (Baycox 2.5%, Bayer) par voie orale.

La totalité des tests expérimentaux conduits au cours de cette thèse ont été réalisés entre les mois de janvier et mars.



Fig.3. Volières de maintien des oiseaux en hiver (CEBC-CNRS, Villiers en Bois).

La capture des oiseaux et les prélèvements sanguins ont été effectués sous les autorisations délivrées par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS ; no.2009-014). La détention des oiseaux a quant à elle été réalisée conformément aux autorisations délivrées par la Préfecture des Deux Sèvres (Niort, France, no.79-219). Les oiseaux ont été relâchés en fin d'hiver, avant la période de migration pré-nuptiale. Les masses des individus au moment des relâchés ne différaient pas des masses au moment des captures (masse moyenne à la capture : $36.9g \pm 3.3g$; masse moyenne au moment des relâchés : $37.3g \pm 3.6g$).

Expérimentations en volière

Méthodologie générale

Avant chaque type d'expérimentation, un nombre défini d'individus a été sélectionné sur critère de masse corporelle parmi la totalité d'oiseaux capturés. Toutes les expérimentations comportementales ont été réalisées en volières extérieures, de taille et de configuration identiques à celles utilisées pour la maintenance des oiseaux. La veille au soir de chaque matinée de tests, les oiseaux passant en expérimentation ont été pesés, et placés dans une volière extérieure, identique aux volières de maintien. Les oiseaux étaient alors privés de nourriture jusqu'à leur passage en test le lendemain matin. Tous les tests expérimentaux se déroulaient, le matin, entre 8h30 et 12h00, et par temps clair.

La durée de chaque test a été fixée à cinq minutes à partir du premier pic (picorage) enregistré, ou par défaut au bout de deux minutes si aucun pic n'était observé. Considérées comme identique en taille (masse = $0.007 \text{ g} \pm 0.0003$) et en couleur, des graines de millet blanc (*Panicum miliaceum*) ont été utilisées pour les tests afin de minimiser d'éventuels phénomènes de sélectivité de la ressource.

La totalité des tests a été filmée dans leur intégralité... Le budget temps des individus (temps passé en vigilance et temps passé en comportements alimentaires), et le nombre de pic ont ainsi été déterminés après analyse des vidéos. Pour ces analyses, nous avons considérés un oiseau comme vigilant lorsque sa tête était au-dessus d'une ligne horizontale faite par son corps, et non orienté vers le sol. A l'inverse, les oiseaux ont été considérés en comportement alimentaire (recherche et consommation) lorsque la tête était située sous cette même ligne (Whittingham et Markland 2002, Fig.1). La lecture et l'analyse des vidéos ont été réalisées à l'aveugle, c'est-à-dire sans informations a priori sur l'ordre chronologie et les niveaux de traitements appliqués. Bien que les graines de millet possèdent une cuticule, nous n'en avons retrouvé aucune vide après les tests, suggérant que l'alouette des champs réduit au minimum la manipulation des graines avant l'ingestion. En conséquence, le temps de manipulation, effectué avec la tête levée pour la grande majorité des oiseaux granivores, a été assimilé à de la vigilance dans nos expérimentations. Pour de nombreuses espèces granivores qui se nourrissent au sol, la vigilance et la recherche de nourriture sont considérés comme des activités mutuellement exclusives (Roberts 1996). Lors de nos expérimentations, un bandeau occultant de 5 cm de haut a été placé à la base de la cage contenant l'individu filmé afin de garantir l'exclusivité des comportements entre alimentation et vigilance. La quantité de graines consommées a quant à elle été directement estimée sur la base d'un comptage des graines restantes sur le patch alimentaire après la phase de test.

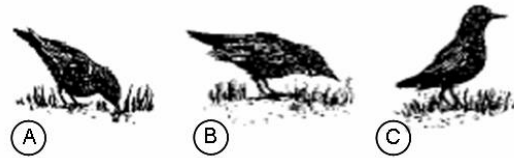


Fig.1 : Représentation des postures observées chez les alouettes des champs lors des tests. Lors des postures A (picorage) et B (recherche), l'oiseau est considéré en alimentation. En C l'oiseau est en revanche considéré en vigilance.

Expérimentation 1 : Effet de la taille du groupe

Cette expérimentation a été réalisée entre le 15 Février et le 12 mars 2010. Dans la pratique, les alouettes des champs ont été placées 10 minutes avant chaque test dans des cages individuelles en grillage métallique (50 x 50 x 40 cm; maillage: 1 x 1 cm) permettant un contact visuel chez les oiseaux. Chaque cage a été placée sur un gazon synthétique vert sur lequel 100 graines ont été éparpillées au hasard, ce qui correspondait à une densité de 400 graines / m².

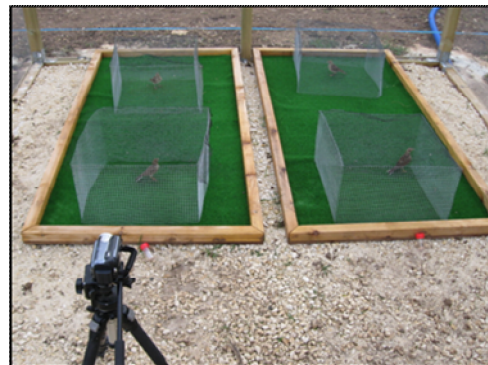


Fig.2 : Dans cet exemple, la taille de groupe testée est de 4 individus. L'individu focal est l'oiseau situé en bas à gauche.

Dix neuf individus focaux (individus nourris et filmés durant chaque test) différents ont été utilisés afin d'évaluer l'influence de 3 tailles de groupe différentes. Cinq tests ont été conduits avec l'individu focal seul, sans la présence de congénère (taille de groupe = 1). 19 tests ont été réalisés avec une taille de groupe de 2 individus (1 individu focal + 1 individu congénère). Enfin, 9 tests ont été réalisés avec une taille de groupe de 4 individus (1 individu focal + 3 congénères). Les congénères étaient placés à une distance de 1 mètre de l'individu focal, dans une cage identique (Fig. 2). Ce dispositif autorisait une communication visuelle entre les membres du groupe tout en interdisant les contacts physiques. Afin d'éviter

toute synchronisation des comportements entre les membres du groupe (Fernández-Juricic et al. 2004), les congénères n'ont pas été nourris durant les tests.

Expérimentation 2 : Effet de la hauteur de végétation et de la densité en ressource

Nous avons expérimentalement exposés les oiseaux à 3 niveaux de densités de graines contrastées et à 3 hauteurs de végétation différentes. 20 alouettes des champs (10 mâles et 10 femelles) ont ainsi été exposées à l'ensemble des 9 modalités possibles (3 densités x 3 hauteurs) dans un ordre aléatoire pendant la phase d'expérimentation. Le patch expérimental se composait d'une cage métallique (50 x 50 x 40 cm; maille: 1 x 1 cm) placée sur un gazon artificiel entouré de chaume. Pour simuler l'habitat naturel d'un chaume, des brins de paille de céréales ont été fixés sur un panneau de polystyrène de couleur brune (Fig. 3A).

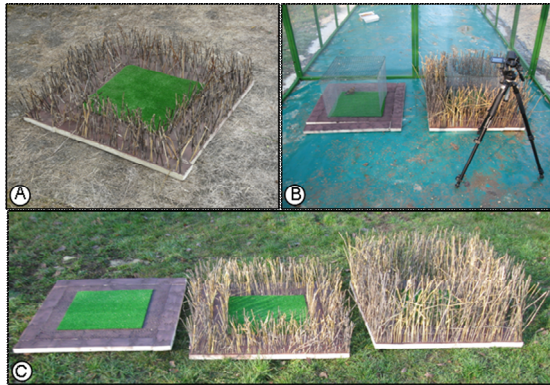


Fig.3 : [A] Exemple d'une plaque expérimentale ayant une végétation de 15 cm. L'oiseau et la cage seront posés sur le gazon synthétique au centre. [B]. Exemple d'une situation de test. Ici, l'individu focal est entouré d'une hauteur de végétation de 35 cm. [C] Comparaison des trois hauteurs de végétation utilisées lors des tests (0 ; 15 et 35 cm). Les rangées de paille étaient espacées de 12 cm pour une densité de 110 pailles / m, soit une

valeur identique à celle mesurée dans des champs de chaume échantillonnés autour du laboratoire (moyenne \pm SE; $12,4 \pm 2,21$ cm, 110 ± 7 pailles / m). Pour étudier l'influence de l'obstruction visuelle sur les activités de recherche de nourriture, nous avons utilisé trois hauteurs différentes de chaumes: 0cm (pas de chaume), 15 cm (comparables à la hauteur mesurée sur 20 parcelles choisies au hasard dans 5 champs de chaume (moyenne \pm écart type = $15,2 \pm 1,87$ cm, plage de 9,8 à 17,3) et enfin 35 cm (Fig. 3C). Les oiseaux ont été exposés à trois différentes densités de graines (100, 400 et 1600 graines / m²) répartis aléatoirement sur le sol formé de gazon artificiel.

Pendant l'hiver, l'alouette des champs adopte un comportement grégaire et restreint ses comportements alimentaires en l'absence de congénères (Chapitre III, Annexe 2). Par conséquent, un congénère a été assigné au hasard à chaque test, et maintenu dans une cage grillagée identique à celle de l'oiseau focal à une distance de 1 m (Fig. 3B). Afin d'éviter la synchronisation dans les comportements entre les membres du groupe, les congénères n'ont pas été nourris durant les tests. La composition des groupes entre l'individu focal et l'individu congénère a été modifiée à chaque test afin d'éviter une association systématique entre les individus lors des tests. Chaque individu, focal ou congénère n'a fait l'objet que d'un seul test par jour d'expérimentation.

I. *Le cas des espèces grégaires.*

La vie en groupe (Encart 1; Fig. 1) est un phénomène largement répandu dans le règne animal et a suscité de considérables travaux dans les domaines de l'écologie évolutive ou comportementale (Pulliam 1973 ; Krause & Ruxton 2002). Différents avantages sélectifs sont associés à ce mode de vie et parmi eux, bon nombre semble être lié au risque de prédation (Caro 2005) ou à l'exploitation de ressources (Krause & Ruxton 2002).

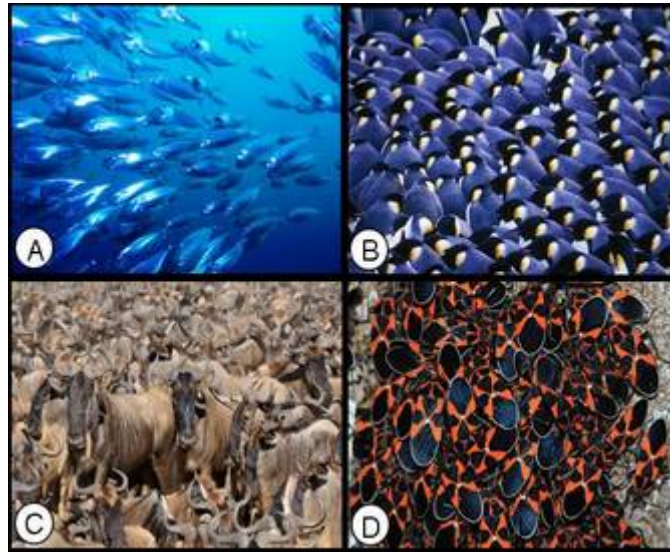


Fig. 1 La vie en groupe, un phénomène très répandu dans le monde animal. A. poisson (*Scomber scombrus*) ; B. oiseau (*Aptenodytes forsteri*); C. mammifère (*Connochaetes taurinus*) ; D. insecte (*Tropidothorax leucopterus*).

Encart 1 : Il existe un certain nombre d'approches différentes pour définir ce qu'est un groupe animal (Krause & Ruxton, 2002). Wilson (1975) caractérisait un groupe comme un ensemble d'organismes appartenant à la même espèce, restant ensemble pendant une période de temps donnée et dont les interactions entre les membres sont supérieures qu'avec d'autres congénères. Pour Lee (1994) en revanche, lorsque deux ou plusieurs animaux vivent ensemble ils constituent une unité sociale. Il semble néanmoins légitimement acquis qu'un certain degré de proximité dans le temps et l'espace entre les individus soit essentiel pour être caractérisé de groupe. Pour la suite de ce chapitre, nous considérerons comme groupe un ensemble d'individus dont la distance inter-individuelle permet des échanges d'informations entre membres.

Différents mécanismes sont mis en avant afin d'expliquer les avantages liés à la vie en groupe en lien avec la réduction du risque de prédation qui reposent sur trois principes, *i*) la dilution du risque de prédation (Creel & Creel 2002), *ii*) la confusion du/des prédateur(s) (Caro 2005) ou encore *iii*) la vigilance collective (Elgar 1989 ; Illius & Fitzgibbon 1994). Dans le premier cas, faire partie d'un groupe permettrait de diminuer le risque d'être prédaté au niveau individuel. Les congénères

représentent alors des proies alternatives pour le prédateur, réduisant la probabilité d'être choisi pour *cible*. Alternativement, une confusion peut être engendrée chez le prédateur par la présence de nombreux individus, notamment lors de mouvements de groupes (Caro 2005). Enfin, et contrairement aux deux premiers mécanismes cités, le troisième fait appel aux comportements de vigilance des individus du groupe et représente un phénomène actif. Cet effet groupe est généralement considéré comme étant une conséquence d'une augmentation du nombre d'individus pouvant *scanner* l'environnement, et ainsi détecter de potentiels prédateurs (Krause & Ruxton 2002). Néanmoins, cette idée suppose une communication, visuelle (McGowan & Woolfenden 1989), chimique (Van Buskirk & McCollum 1999) ou encore auditive (Berger 1999) entre les individus du groupe permettant un transfert d'informations de l'individu vigilant vers les individus non vigilants. Cette théorie est appelée théorie des yeux multiples (de l'anglais *many eyes effect*). Dans ce cas, et grâce à la vigilance des autres membres du groupe, un individu passera moins de temps en vigilance anti-prédatrice et pourra ainsi allouer son temps à d'autres activités. Depuis les premiers travaux de Pulliam (1973), des études ont mis en évidence une relation négative entre la taille de groupe et le temps passé en vigilance (Beauchamp 2010 ; Li et al. 2012). En augmentant le nombre de membres dans le groupe, chaque individu semble être en mesure de diminuer sa vigilance individuelle, sans augmenter son risque d'être prédaté (Roberts 1996). Parallèlement à cette diminution du temps de vigilance, de nombreuses études ont pu mettre en avant une augmentation du temps passé en comportement alimentaire (Beauchamp 1998).

Plusieurs facteurs semblent néanmoins affecter l'effet du groupe sur les comportements des individus (taille du groupe, Beauchamp 2003 ; densité du groupe, Fernandez-Juricic et al. 2005 ; risque de prédation, Whittingham et al. 2004 ; Lea & Blumstein 2011). Particulièrement complexes, les multiples interactions possibles entre facteurs rendent l'étude des effets du groupe sur les comportements relativement difficile, et l'utilisation de protocoles expérimentaux adaptés semble nécessaire.

1. La taille de groupe, un élément clef

L'alouette des champs est fréquemment rencontrée en France sous la forme de groupes de différentes tailles en période hivernale. Considérée comme espèce grégaire durant l'hiver (Eraud & Boutin 2002), nous avons testé l'effet de la taille du groupe en conditions expérimentales à l'aide d'oiseaux maintenus en captivité [Annexe II]. Sous l'hypothèse que le compromis alimentation – vigilance est affecté par la taille de groupe, il était attendu une augmentation du temps passé en comportement alimentaire au dépend du temps de vigilance avec une augmentation du nombre d'individus. Cette modification dans l'allocation du temps devrait être accompagnée d'une augmentation du nombre de pics de picorage, et conséquemment d'une augmentation du nombre de graines consommées.

Conformément à ces prédictions, les individus seuls ou évoluant avec un seul congénère passaient plus de temps en vigilance que des individus placés avec trois congénères (Fig. 2). Les alouettes testées seules, sans la présence de congénères ont ainsi passées 97 % de leur temps en vigilance, alors qu'avec l'ajout d'un ou de trois congénères, le temps passé en vigilance a diminué à environ 75% puis 50%, respectivement. Ces résultats sont prédits par la théorie (Pulliam 1973), et semblent confirmer le fait que les individus peuvent diminuer leur propre temps de vigilance au profit de l'alimentation sans minimiser leur probabilité de détecter un prédateur (Roberts 1996 ; Bednekoff & Lima 1998) lorsque le nombre d'individus augmente. Les individus seraient donc capables de tirer avantages de la vigilance des congénères afin de maximiser leurs gains énergétiques.

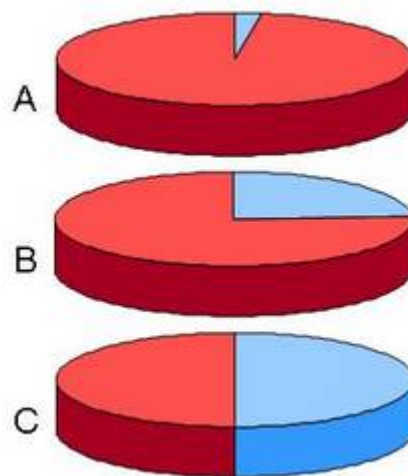


Fig. 2 Répartition du budget temps des alouettes sous différentes tailles de groupe. (A), individu seul ; (B) deux individus (1 individu focal + 1 individu congénère) ; (C) quatre individus (1 individu focal + 3 individus congénères). Données exprimées en pourcentage (rouge : temps en vigilance ; bleu : temps en alimentation).

Conjointement à cette augmentation du temps passé en alimentation avec le nombre de congénères, nous avons noté une augmentation du nombre de pics (Fig. 3). Plus un individu sera placé dans un groupe de taille importante, plus il passera de temps en alimentation, permettant ainsi l'augmentation de son taux de picorage (Cresswell 1994 ; Fernández-Juricic et al. 2004). En revanche, et de manière contre-intuitive, nous n'avons pas observé le même effet sur le nombre de graines consommées (Fig. 3). En ajoutant un congénère à un individu seul, nous observons bien une augmentation dans le nombre de graines consommées, mais en passant d'un groupe de 2 à 4 individus, l'individu focal ne semble pas augmenter sa consommation.

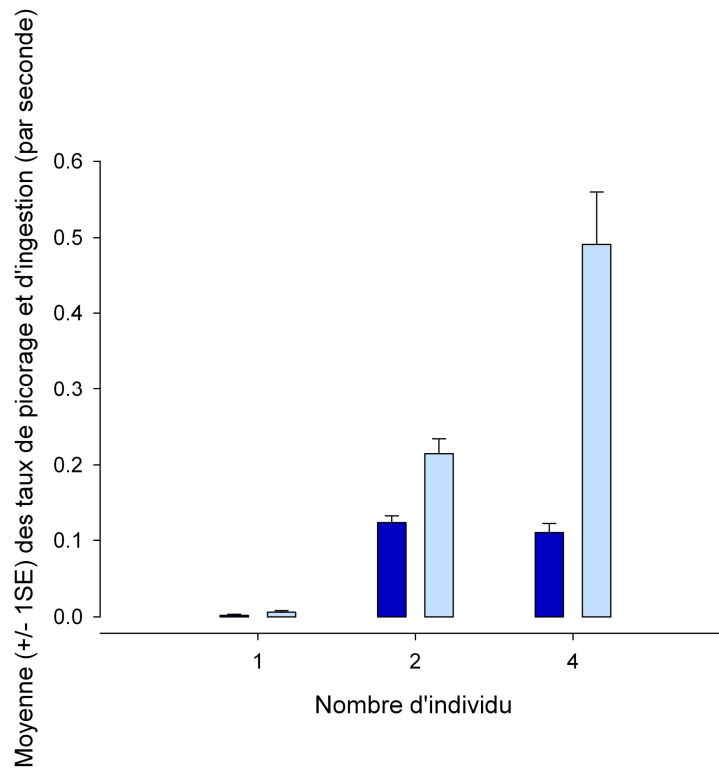


Fig. 3 Taux de picorage et d'ingestion pour des groupes de 1, 2 ou 4 individus. Les données sont exprimées en nombre de pic/graines consommées par seconde (bleu foncé : taux d'ingestion ; bleu clair : taux de picorage, moyenne \pm ES).

Sur un plan énergétique, une augmentation de la taille de groupe ne semble donc pas bénéficier aux individus en terme de quantité de graines consommées (Cresswell 1994). Cette différence observée entre les taux de picorage et d'ingestion serait due à une augmentation du nombre de pics sans succès avec une augmentation de la taille de groupe. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces résultats. Dans un premier temps, en bénéficiant d'un temps d'alimentation plus long lorsque la taille du groupe est plus importante, les alouettes pourraient devenir plus sélectives. Sous cette hypothèse, l'apparente diminution de l'efficacité dans la recherche alimentaire (nombre pic / nombre de graines consommées) permettraient aux individus d'augmenter leurs gains énergétiques, non pas en augmentant le nombre de graines consommées, mais en consommant les graines les plus avantageuses (teneur en glucides, lipides ou protéines par exemple). Testée chez l'huitrier pie (*Haematopus ostralegus*), Triplet (1994) et Triplet et al. (1999) ont ainsi pu mettre en évidence une augmentation de la taille de proies capturées avec une augmentation de la densité en congénères. Néanmoins, cette hypothèse de sélectivité repose sur les capacités des oiseaux à discriminer différentes qualités de graines. Or, lors de notre expérimentation, les oiseaux ont été testés avec des graines de millet blanc (*Panicum miliaceum*) comme source de nourriture, considérées comme homogènes en taille et en couleur, rendant cette hypothèse relativement peu probable dans notre cas.

La seconde hypothèse pouvant être formulée pour expliquer nos résultats repose sur des phénomènes de compétition entre individus (Encart 2). Dans ce cas, la diminution du taux de consommation avec une augmentation de la taille du groupe serait due à une forte compétition par interférence entre membres à taille de groupe élevée (Lima et al. 1999 ; Sansom et al. 2008). La *simple* présence de congénères en alimentation influencerait les comportements de notre individu focal (Amita et al. 2009). Bien que privés de contacts physiques directs, les congénères seraient alors assimilés à des compétiteurs, indépendamment de leurs effets sur la ressource alimentaire et provoqueraient une diminution de la consommation (Vasquez et Kacelnik 2000 ; Johnson et al. 2001 ; Gauvin & Giraldeau 2004). Le temps épargné grâce à la vie en groupe sur la vigilance anti-prédateur serait alors alloué à des activités compétitrices et non pas à du temps d'alimentation (Stillman et al. 1997).

Encart 2 : Au sein d'un groupe, la présence de congénères peut être considérée comme néfaste, avec des interactions et des influences négatives entre les membres du groupe. Les congénères seront alors considérés comme des compétiteurs, réduisant le taux d'ingestion des individus. Ces effets dus à la compétition intra-groupe peuvent alors être catégorisés en deux classes, la compétition par exploitation ou déplétion (de l'anglais *scramble*) et la compétition par interférence (de l'anglais *contest* ou *interference*). Dans le premier cas, la compétition se fera par une diminution de la ressource disponible, et sera donc plus importante lorsque la ressource est considérée comme limitante. Le second cas fait appel à la simple présence d'individus compétiteurs. Sans interaction physique directe, la présence d'individus (dominants par exemple) va directement imposer des comportements particuliers chez les dominés et ainsi diminuer les taux d'ingestions individuels. Dans le cas de la compétition par exploitation, les effets seront persistants diminuant la qualité du patch alimentaire alors qu'en ce qui concerne la compétition par interférence, le départ d'individus dominants permettra un retour au niveau pré-compétition des taux d'ingestion (Danchin et al. 2005).

Comme nous venons de le voir, plusieurs hypothèses peuvent être formulées afin d'expliquer les effets d'une augmentation du nombre de congénères sur le nombre de graines consommées. Afin de tester plus spécifiquement l'hypothèse de sélectivité de la ressource, une étude complémentaire pourrait être menée. En effet, bien que la couleur et la masse des graines de millet blanc utilisées dans notre expérimentation ne semblent pas permettre une distinction évidente entre graines de différentes qualités, d'autres déterminants tels que des variations fines de couleurs ou l'émission d'ultra violets pourraient être utilisés par les oiseaux.

La taille de groupe semble être un élément influençant l'allocation du temps entre alimentation et vigilance chez les espèces grégaires. Cependant, un nombre important de facteurs peuvent avoir un impact considérable dans ce compromis (voir également Encadré 3).

II. Densité de graine et risque de prédation

La survie des individus est directement fonction des capacités à acquérir de l'énergie *via* la nourriture et les facultés à échapper à la prédation. Elle aura des effets directs en augmentant la mortalité des espèces proies (Creel & Christianson 2008), ou indirects (Creel 2011), notamment en modifiant certains comportements tels que la vigilance. Des changements dans les comportements de vigilance ont été mis en évidence en fonction de différents paramètres environnementaux. La taille du groupe (Pulliam 1973 ; Lima 1990 ; Krause & Ruxton 2002), le type et l'abondance de prédateur (Cresswell 1994), la distance au refuge (Frid 1997) ou encore la détectabilité du prédateur (Arenz & Leger 1997) sont autant de variables susceptibles de modifier les comportements des espèces proies. Dans ce dernier cas, la structure de la végétation a un rôle tout particulier. En effet, pour les espèces repérant les prédateurs par la vue, la hauteur de végétation s'avère alors être un frein à la détectabilité du prédateur et peut ainsi influencer le risque de prédation perçu pour les proies (Metcalfé 1984 ; Lima & Dill 1990 ; Butler et al. 2005 ; Devereux et al. 2006), les stratégies anti-prédatrices, la sélection des sites d'alimentation et de manière ultime, la réponse fonctionnelle des individus (Baker et al. 2011). En revanche, et dépendamment des stratégies anti-prédatrices mise en place par les espèces, la végétation pourra également avoir un rôle protecteur, permettant aux individus de se cacher. C'est particulièrement le cas des espèces solitaires ou cryptiques (Van Buskirk & McCollum 1999 ; Ebensperger & Hurtado 2005).

Parallèlement aux facteurs environnementaux précédemment cités, des variables individuelles vont également influencer les stratégies anti-prédatrices et l'allocation du temps entre alimentation et vigilance. Les individus en mauvaise condition corporelle vont alors privilégier le temps passé en alimentation, au détriment de la vigilance, et ainsi favoriser les gains énergétiques et la constitution de réserves (Ovadia & Schmitz 2002 ; Heithaus et al. 2007). Le sexe constitue une seconde source de variation individuelle dans l'optimisation des comportements sous différents niveaux de prédation (Childress & Lung 2003 ; Pays & Jarman 2008). Chez de nombreuses espèces proies, un dimorphisme comportemental, ou au niveau de la taille corporelle entre mâles et femelles va pouvoir rendre un sexe plus sujet à la prédation, notamment en période de reproduction ou d'élevage des jeunes (Magnhagen 1991). Dans ce cas, les espèces prédatrices pourraient privilégier un des deux sexes en fonction de leurs tactiques de chasse, et donc induire des forces sélectives sur les stratégies anti-prédatrices (De Roos et al. 2003). Bien que plusieurs études aient mis en évidence des différences sexuelles dans l'allocation du temps entre alimentation et vigilance (Steenbeek et al. 1999 ; Burger et al. 2000 ; Guillemain et al. 2003), l'influence du sexe dans ce compromis reste mal connue, particulièrement chez les espèces aviaires inféodées aux milieux cultivés.

Afin d'étudier le compromis entre alimentation et vigilance anti-prédatrice, nous avons expérimentalement soumis les alouettes des

champs à divers niveaux de quantité de ressource alimentaire et de risque de prédation, puis mesuré *i)* le budget temps des individus (alimentation *versus* vigilance), *ii)* le taux de picorage et finalement *iii)* le taux d'ingestion [Annexe III]. Vingt alouettes (dix mâles et dix femelles) ont ainsi pu être testées sous 3 conditions de ressource en nourriture (densités : 100, 400 et 1600 graines/m²), ainsi que sous 3 niveaux de risque de prédation (hauteurs de végétation : 0, 15 et 35 cm ; Fig. 4). Chaque individu a été testé dans neuf conditions différentes, pour un total de 180 tests réalisés.



Fig. 4 Plaques expérimentales entourant la cage et l'individu focal (0 ; 15 et 35 centimètres de hauteur).

Sous l'hypothèse que la hauteur de végétation était perçue comme un risque de prédation, nous nous attendions à mettre en évidence une augmentation du temps en vigilance au détriment du temps en alimentation avec une élévation de la hauteur de végétation. De plus, pour plusieurs espèces fréquentant les agro-écosystèmes, des différences mâles/femelles ont été mises en avant au niveau du taux de survie (Siriwardena et al. 1998), avec une survie supérieure pour les mâles. Suivant cette idée, et car la prédation représente un facteur primordial dans la survie (Creel et al. 2007 ; Pangle et al. 2007), nous pouvions supposer l'existence de différences comportementales entre les sexes en fonction du risque de prédation.

Conformément à notre première prédiction, les alouettes des champs, indépendamment de leur sexe, augmentaient leur temps en alimentation avec une augmentation de la quantité de graines (Fig. 5). Ainsi, en augmentant la quantité de graines de 100 graines/m² à 1600 graines/m², le temps passé en alimentation a quasiment doublé.

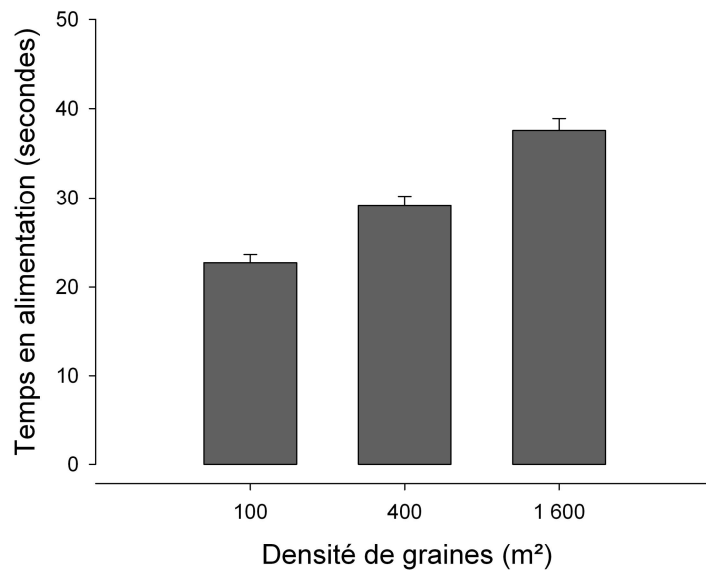


Fig. 5 Temps passé en alimentation (exprimé en seconde) à trois densités de graines différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

En parallèle, nous avons mis en évidence un effet similaire de la quantité de ressource sur les taux de picorage et d'ingestion (Fig. 6 et Fig. 7). Les individus vont donc augmenter leur taux de picorage, en passant de moins de 30 pics par test lorsque la densité en graines est de 100 graines/m² à environs 50 pics à 1600 graines/m².

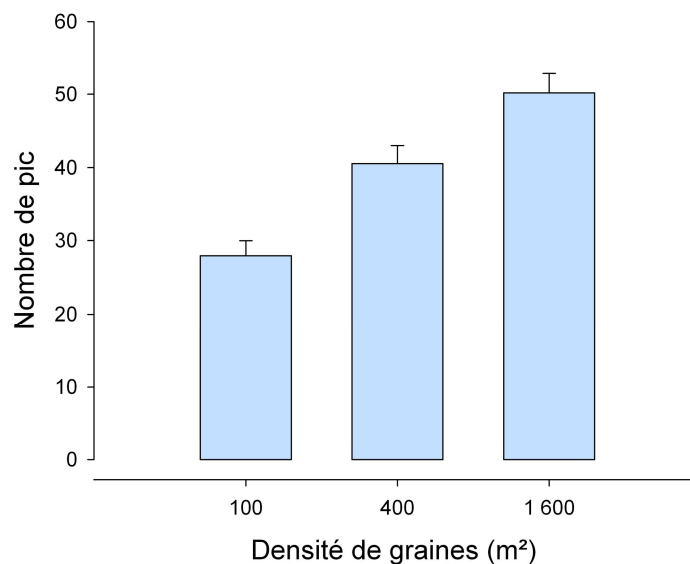


Fig. 6 Nombre de pic effectués à trois densités de graines différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Cette augmentation du nombre de pics est suivie par une augmentation du nombre de graines consommées pour atteindre 40 graines consommées lorsque la densité est de 1600 graines/m².

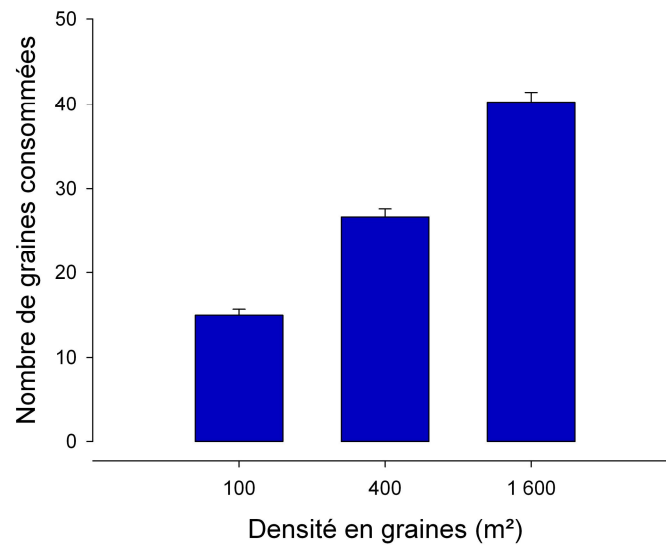


Fig. 7 Nombre de graines consommées à trois densités de graines différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Dans le cas des alouettes, et sous les conditions expérimentales employées lors de notre étude, la densité en ressource semble avoir un effet positif sur les comportements alimentaires des oiseaux. Néanmoins, cet effet est largement controversé dans la littérature (Beauchamp 2009), sans réel consensus quant à l'impact réel de la ressource, notamment sur le budget temps. En effet, les animaux ont tendance à former des groupes de taille importante dans les zones hébergeant des quantités de ressources importantes, pouvant rendre difficile l'interprétation des résultats, notamment pour distinguer les effets liés à la taille de groupe ou à la ressource. Ainsi, Beauchamp (2009) met en évidence des effets contradictoires de la ressource sur l'allocation du temps entre alimentation et vigilance chez de nombreuses espèces. Spécifiquement chez les espèces aviaires, une revue de la littérature met en avant un effet positif de la ressource sur le temps en vigilance dans 30% des cas, un effet négatif dans 26% des cas et pas d'effet significatif dans 44%. Une telle disparité est également notée pour les études impliquant des mammifères (Beauchamp 2009). Des phénomènes de compétition pourraient dans ce cas être à la base de ces différences.

La hauteur de végétation semble avoir un effet négatif sur les trois variables testées, avec une diminution significative du temps en alimentation, des taux de picorage et d'ingestion lors d'une augmentation de la hauteur de végétation (de 0 à 35 cm, Fig. 8).

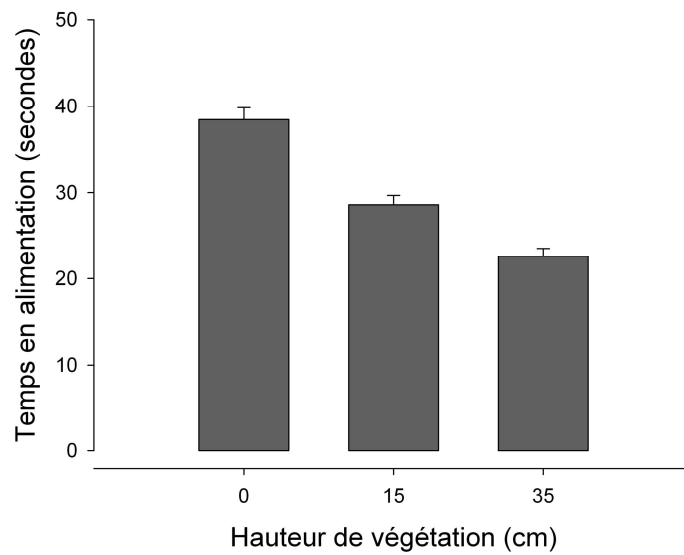


Fig. 8 Temps passé en alimentation à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Le temps passé par les alouettes en comportement d'alimentation a ainsi quasiment été divisé par deux avec l'ajout d'une hauteur de végétation de 35 centimètres par rapport à un sol nu. Cette diminution du temps alloué à la recherche alimentaire semble directement impacter la consommation en graines avec une perte de plus de dix graines consommées (Fig. 9).

Parallèlement, les alouettes passaient plus de temps en vigilance avec une hauteur de végétation supérieure, confirmant que pour cette espèce, une végétation haute est perçue comme un risque de prédation élevé.

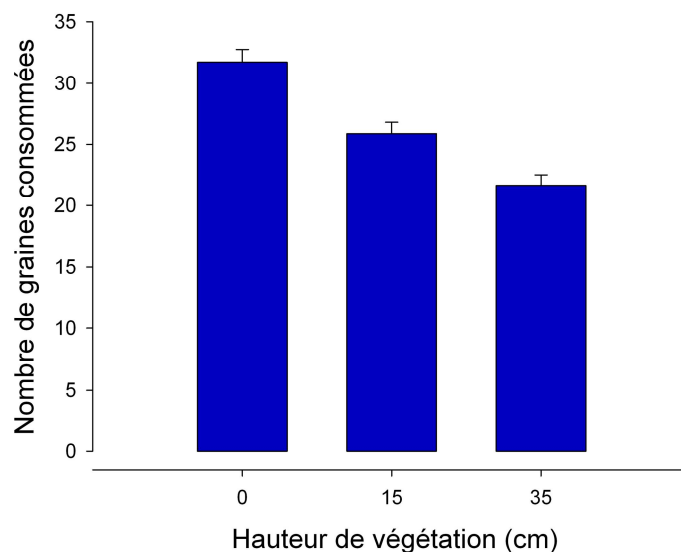


Fig. 9 Nombre de graines consommées à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes (moyenne \pm ES).

Un effet similaire de la végétation a été mis en évidence chez d'autres espèces d'oiseaux granivores inféodées aux agro-écosystèmes (Wittingham et al. 2006). Ainsi, Butler et al. (2005) ont pu mettre en évidence une préférence pour les hauteurs basses chez les pinsons des arbres (*Fringilla coelebs*) à densité de ressource équivalente. En revanche, un nombre de graines plus important sur un patch où la hauteur de végétation est plus élevée pourra modifier cette préférence. Parallèlement à l'obstruction visuelle, Butler & Gillings (2004) ont mis en évidence une réduction de la mobilité des individus lors de leurs phases de recherche alimentaire à végétation élevée. Une hauteur de végétation importante a donc des effets négatifs complémentaires, pouvant directement influencer la sélection de zone d'alimentation par les oiseaux en milieux naturels (Butler et al. 2005).

Pour les espèces grégaires comme l'alouette des champs en hiver, un des avantages de la vie en groupe repose sur le principe de la vigilance collective. Or, pour être efficace, cette stratégie impose une communication entre les membres du groupe afin de permettre un transfert d'information des individus vigilants vers les individus non vigilants. Dans ce cas, la végétation peut alors avoir un effet négatif en créant une obstruction visuelle à la détection du prédateur, à la communication visuelle entre membres du groupe, ou encore par un effet combiné des deux phénomènes.

De manière plus surprenante, les mâles et les femelles semblent exprimer des comportements différents lorsque le risque de prédation est maximal. En effet, pour des hauteurs de végétation de 0 et 15 cm, le sexe n'influence pas directement le temps passé en vigilance, contrairement à une hauteur de 35 cm. Ainsi, les mâles augmentent leur temps de vigilance lorsque la hauteur de végétation passe de 15 à 35 cm, alors que les femelles maintiennent un niveau identique entre ces deux hauteurs (Fig. 10).

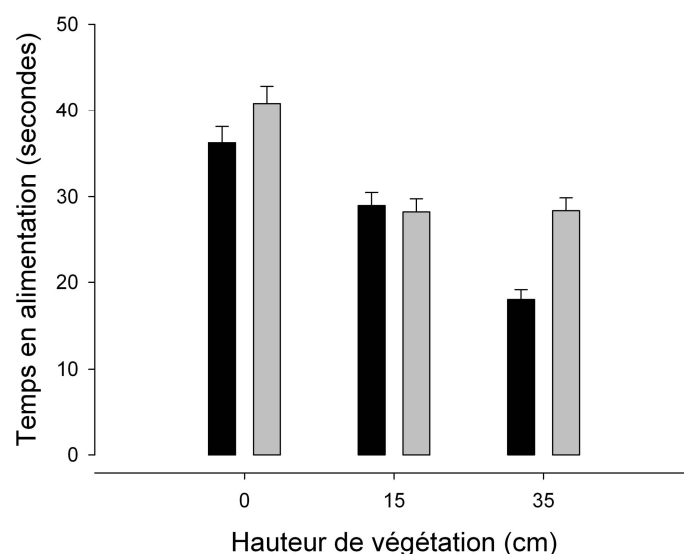


Fig. 10 Temps passé en alimentation à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes. Noir : mâles ; Gris : femelles (moyenne \pm ES).

En période de reproduction, l'existence de différences sexuelles dans l'allocation du temps est largement documentée. Cependant d'importantes variations sont notées en fonction de l'espèce (Burger & Gochfeld 1994 chez les herbivores africains ; Pays & Jarman 2008 chez le kangourou géant d'Australie), du statut reproducteur et du rang social (Li et al. 2012) ou encore de la taille de groupe (Childress & Lung 2003). Dans le cas où les mâles sont plus vigilants que les femelles, la différence est couramment mis en lien avec la compétition entre mâles reproducteurs, et la vigilance sera dans ce cas également assimilée à de la vigilance anti-compétiteur (Guillemain et al. 2003). En revanche, de telles différences entre sexe sont peu documentées hors période de reproduction, notamment en période hivernale (Li et al. 2012).

Ces différences observées entre mâles et femelles au niveau du budget temps se traduisent par des variations en terme de taux d'ingestion (Fig. 11). Dans ce sens, contrairement aux mâles qui diminuent leurs gains énergétiques entre 15 et 35 cm, les femelles maintiennent leurs taux d'ingestion au même niveau. Sur un plan énergétique, les coûts associés au risque de prédation semblent donc moins affecter les femelles, particulièrement lorsque le risque de prédation est maximal.

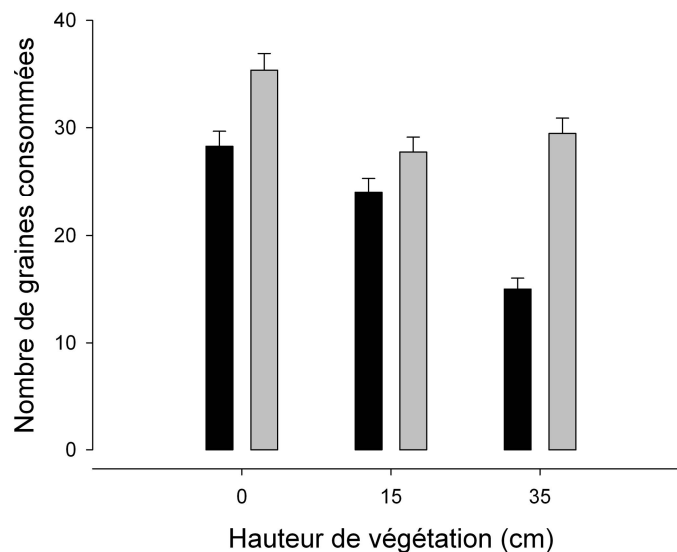


Fig. 11 Nombre de graines consommées à trois hauteurs de végétation différentes pour des tests d'une durée de 5 minutes. Noir : mâles ; Gris : femelles (moyenne \pm ES).

En décomposant le temps de vigilance entre une vigilance statique et immobile et une vigilance en mouvement, nous avons pu mettre en évidence des différences entre mâles et femelles à forte densité en graines en fonction du risque de prédation (Fig. 12). En augmentant la hauteur de végétation et lorsque la ressource n'est pas limitante (1600 graines/m²) les femelles vont diminuer leur temps passé en mouvement,

tête levée. En revanche, les mâles vont quant à eux augmenter leur temps de vigilance, en augmentant leurs mouvements.

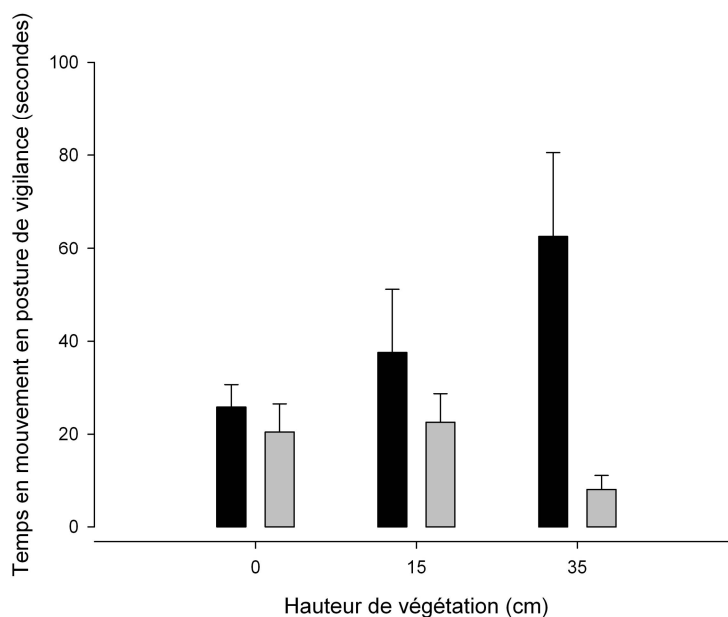


Fig. 12 Temps passé en mouvement en posture de vigilance (tête levée) à trois hauteurs de végétation et à densité en graines de 1600 graines/m² pour des tests d'une durée de 5 minutes. Noir : mâles ; Gris : femelles (moyenne ± ES).

Cette différence suggère l'existence de deux stratégies sexe-dépendante face à la prédation. Les mâles, par leurs mouvements privilégieraient la fuite, alors que les femelles chercheraient principalement à se faire plus discrètes dans l'environnement. Les mâles favoriseraient ainsi une survie immédiate en quittant le patch risqué, bien que bénéfique en termes de ressource alimentaire, alors que les femelles maximiseraient leur survie à long terme *via* leurs gains énergétiques et cherchant à rester sur un patch profitable en terme de ressource. Dans l'environnement, l'hétérogénéité de la ressource alimentaire et du risque de prédation pourrait donc être à la base de compromis dans la sélection d'habitat (Fortin et al. 2009). Les effets d'un tel compromis entre alimentation et prédation a été mis en évidence dans de nombreux cas, et des différences entre classes d'individus (mâles/femelles ; juvéniles/adultes) ont fait l'objet d'études. Heithaus & Dill (2002) et Cresswell (1994) ont ainsi mis en évidence une préférence pour les environnements risqués des mâles juvéniles chez une espèce de dauphins et les chevaliers gambette si les gains énergétiques étaient supérieurs.

Pour les espèces granivores, la quantité en graines et la structure de la végétation semblent influencer les comportements alimentaires des individus, et de manière plus large, le compromis entre alimentation et vigilance. Une hauteur de végétation élevée semble en effet impacter négativement les gains énergétiques des alouettes des champs. Cependant, une importante législation européenne (Directive Cadre sur l'Eau n°91/676/CEE, voir chapitre III) préconise l'implantation de culture dite *intermédiaire* après les récoltes d'été dans le but de réduire

les quantités de nitrates. Or cette mesure, qui touchent 100% des terres cultivées en France depuis 2012 entraîne la présence de couvert végétal dense et haut en période hivernale. Considéré comme bénéfique pour une partie de la faune sauvage (petit gibier ; Heckenbenner & Pontbriand 2011), la quantification de l'impact de cette directive sur la sélection d'habitat semble être un pré-requis à toute élaboration de plans de gestion concernant les espèces d'oiseaux inféodées aux plaines agricoles.

Encadré 3. Risque de prédation et distance inter-individuelle

Le compromis entre alimentation et vigilance anti-prédatrice apparaît comme un déterminant majeur dans la sélection d'un patch alimentaire. Pour les espèces vivant en groupe, un large panel de facteurs tels que la taille de groupe, le risque de prédation, la quantité de ressource ou encore la distance inter-individuelle va modifier l'expression de ce compromis.

Au sein d'un groupe, les membres perçoivent des informations provenant à la fois d'événements extérieurs directs tels que la présence de prédateurs potentiels, mais également d'informations provenant des congénères. Cependant, les informations ainsi reçues vont être directement fonction des capacités des individus à scanner leur environnement et de la proximité entre les membres du groupe. En effet, une végétation haute pourra constituer une obstruction visuelle, augmentant le risque de prédation et une distance inter-individuelle élevée diminuera l'échange d'informations entre individus.

Bien que les effets de la distance inter-individuelle au sein d'un groupe aient fait l'objet d'études (Valone 1993 ; Templeton & Giraldeau 1996 ; Fernández-Juricic et al. 2004), les effets combinés du risque de prédation et de la distance entre les individus d'un même groupe restent mal connus (Fernandez-Juricic et al. 2005). Au cours de cette étude, nous avons ainsi pu étudier expérimentalement l'impact du risque de prédation et de la distance inter-individuelle sur le budget temps et les gains énergétiques associés chez une espèce grégaire.

Matériel et méthodes

Une série d'expérimentations a été conduite durant le mois de février 2012 sur 20 alouettes des champs (10 mâles et 10 femelles). Afin de tester les effets combinés du risque de prédation et de la distance inter-individuelle, deux hauteurs de végétation (0 vs 15 cm) et trois distances (0 puis 1 et 3 mètres) ont été utilisées. Chaque individu a été testé sous les 6 conditions, pour un total de 120 tests effectués. En pratique, pour chaque test, l'individu focal a été placé dans une cage individuelle (50x50x40), entourée ou non de végétation. Lors des tests, l'individu focal se trouvait au sein d'un groupe de 4 oiseaux (focal + 3 conspécifiques), distant de 0, 1 ou 3 mètres. Des graines de millet blanc ont été utilisées comme source de nourriture, distribuée aléatoirement (densité 1000 graines/m²). Durant les 5 minutes de test, l'individu focal a été filmé afin de déterminer le budget temps des oiseaux. Les graines non consommées ont été récoltées, permettant le calcul des taux d'ingestion.

Résultats et Discussion

Effets de la hauteur de végétation

La hauteur de végétation influence négativement la consommation en graines ($F_{1,98} = 7.04$; $P = 0.008$, fig. 1A) et l'efficacité alimentaire ($F_{1,97} = 12,13$; $P < 0.001$, fig. 1C) des alouettes des champs. La consommation des oiseaux sans végétation est de $28,03 \pm 1,13$ graines alors qu'en présence de chaume, cette valeur diminue ($22,72 \pm 1,13$; $t = 2,02$; $P = 0.045$). L'efficacité alimentaire chute également avec une augmentation de la hauteur de végétation ($t = 2,78$; $P = 0.006$).

Effets de la distance inter-individuelle

Parallèlement à la hauteur de végétation, la distance inter-individuelle a également un effet négatif sur la

consommation en graines ($F_{1,98} = 14,65$; $P < 0.001$, fig. 1B) et l'efficacité des alouettes des champs ($F_{1,97} = 18,16$; $P < 0.001$, fig. 1D). Les consommations diminuent de $31,05 \pm 1,29$ graines à $24,10 \pm 1,29$ puis $20,98 \pm 1,29$ graines en passant respectivement de 0 à 3 mètres de distance inter-individuelle (0-1 mètre ; $t = 2,18$; $P = 0.032$; 0-3 mètres ; $t = 3,28$; $P = 0.002$). L'efficacité alimentaire des individus entre 0 et 1 mètre de distance ($t = 1,83$; $p=0.071$) et entre 0 et 3 m ($t = 3,62$; $P < 0.001$).

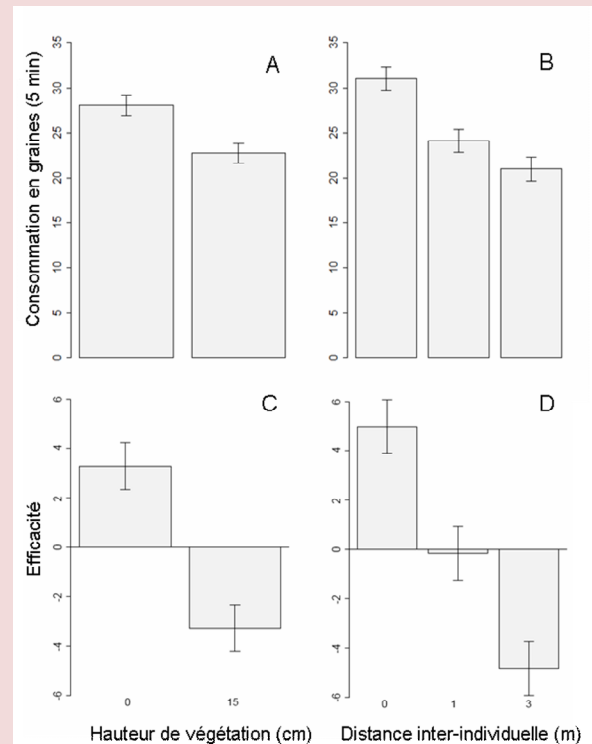


Fig. 1 Variations dans la consommation en graines en fonction de la hauteur de végétation [A], et de la distance inter-individuelles [B]. Variations dans l'efficacité alimentaire (résidus de la régression linéaire entre la consommation et le temps passé en alimentation) en fonction de la hauteur de végétation [C] et de la distance inter-individuelle [D] (moyenne \pm se).

Au cours de notre expérimentation, les alouettes des champs ont diminuées leurs consommations en graines avec une augmentation de la hauteur de végétation, passant de 0 à 15 cm. Ces résultats confirment ceux obtenus dans le paragraphe III.2 de ce chapitre. Avec une distance inter-individuelle variable (entre 0 et 3 m), nous avons mis en évidence des diminutions de la consommation en graines et de l'efficacité alimentaire. En augmentant la distance entre les membres du groupe, les gains des alouettes diminuent pour un temps de recherche alimentaire égal. A une distance de 3 mètres seulement, les bénéfices associés à la vie en groupe (*many eyes effect*) par rapport à la détection de prédateur semblent diminuer.



CHAPITRE IV

Ségrégation spatiale et tolérance au froid

Les contraintes énergétiques sont couramment invoquées pour expliquer la répartition des organismes et de nombreux paramètres physiologiques varient le long de gradients géographiques. Parmi ces paramètres physiologiques, ceux impliqués dans la tolérance aux faibles températures rencontrées en hiver en zones tempérées ont fait l'objet d'études, notamment afin d'expliquer la répartition des espèces. Dans ce chapitre, nous aborderons le phénomène de migration différentielle chez l'alouette des champs, pouvant conduire à une ségrégation spatiale des mâles et des femelles en quartier d'hivernage.

Conjointement, nous discuterons les potentielles causes de cette ségrégation en apportant une attention particulière aux mécanismes physiologiques de résistance au froid.

Sex-ratio, dépenses métaboliques et température interne

Sex-ratio et latitude

L'existence d'un gradient latitudinal du sex-ratio des populations hivernantes d'alouettes des champs en France a été recherchée à travers l'analyse des tableaux de chasse réalisés sur des sites répartis le long d'un axe Nord-Est, Sud-Ouest. Le sexe de chaque oiseau prélevé a été déterminé de manière certaine soit à l'aide de techniques moléculaires soit par dissection post-mortem (Fig. 1).

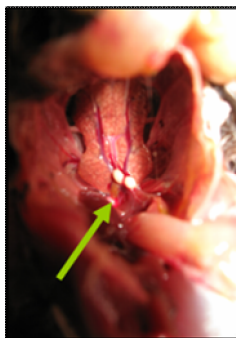


Fig. 1 : Photographie d'une dissection d'alouette des champs. Sur cet exemple, les testicules du mâle sont indiquées par la flèche.

Un total de 528 oiseaux (138 femelles et 390 mâles) a été analysé au cours des hivers 2000-2001, 2009-2010, 2010-2011 et 2001-2012. Pour s'assurer que les oiseaux étaient bien en stationnement hivernale et non en transit migratoire, l'échantillonnage a été effectué uniquement entre le 1^{er} Décembre et la fin du mois de Janvier de chaque hiver.

Méthode de mesure du métabolisme

Les mesures du métabolisme ont été effectuées entre le 14 et le 24 Février 2012. Chaque individu (10 mâles et 10 femelles) a été testé sous 3 différents traitements thermiques. Nous avons ainsi pu mesurer la norme de réaction métabolique des mâles et des femelles en mesurant le métabolisme des individus à -5°C , 6°C et 20°C (20°C étant dans la zone de thermo-neutralité de l'espèce). A cette fin, les oiseaux ont été placés individuellement dans des boîtes hermétiques (i.e. chambres métaboliques, volume = 1 870 mL) et réunies dans un caisson thermique à température contrôlée ($\pm 0.1^{\circ}\text{C}$, (# 400 DG LMS Ltd, Sevenoaks, Kent, Royaume-Uni). Les individus étaient positionnés ainsi 3 heures avant les mesures. Ces mesures ont été réalisées à l'aide d'un système de respirométrie en circuit ouvert permettant de mesurer simultanément plusieurs chambres métaboliques (Fig. 2).

Les alouettes ont été capturées dans les volières extérieures en fin d'après midi et placées en

caisson vers 17h00. Lorsque les oiseaux étaient exposés aux températures expérimentales les plus basses, une diminution progressive de la température du caisson thermique était opérée afin d'éviter un choc thermique aux individus. Pour s'assurer que les oiseaux étaient en phase post-absorptive, ils étaient privés de nourriture environ 4 heures avant le début de la phase de mesures. Pour un taux métabolique donné, sept individus étaient mesurés simultanément, une huitième chambre vide étant utilisée comme témoin afin d'obtenir la proportion d'oxygène de référence. Le débit d'air délivré aux oiseaux était fourni par une pompe (55 l Bioblock Scientific) à hauteur de $415.5 \pm 8.9 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$ et maintenu constant à l'aide d'un débitmètre ($\pm 1 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$, FlowBar-8, Sable Systems, Las Vegas, Etats-Unis). Avant mesure, l'air sortant de chaque chambre métabolique, était asséché à travers une colonne de Drierite puis acheminée à un analyseur d'oxygène (FC10A, Sable Systems, Las Vegas, Etats-Unis). La consommation d' O_2 et la production de CO_2 ont été calculées en s'appuyant sur le différentiel de fraction gazeuse entre l'air de référence (chambre vide) et l'air viscié rejeté par les oiseaux

L' O_2 étant utilisée au niveau cellulaire pour oxyder les différents substrats métaboliques, la consommation d' O_2 a été utilisée comme indice du métabolisme énergétique. Pendant les mesures, les oiseaux ont été maintenus dans l'obscurité afin de mesurer la consommation d'oxygène pendant la nocturne. Ainsi, les mesures ont été réalisées entre 20h00 et à 6h00 le lendemain matin. La durée de chaque cycle de mesure était de 300 secondes pour permettre la réalisation de 10 cycles par individu au cours de la nuit. Chaque individu a été exposé à l'ensemble des trois traitements thermiques.

Mesure du profil de la température interne

La température interne des oiseaux a été évaluée par le biais de prises de températures au niveau du cloaque. L'ensemble des mesures a été réalisé par une seule personne afin de minimiser les variations dues au manipulateur. 10 mâles et 10 femelles ont été utilisés pour tester les changements de température corporelle (T_b) en fonction de la température ambiante (T_a). Les expérimentations ont été réalisées à deux températures différentes: -5°C , ce qui était considéré comme la température basse et 20°C . Chaque individu a été exposé aux deux conditions expérimentales. Les alouettes des champs ont été capturées dans des volières extérieures en fin d'après midi et transportées au laboratoire à 17h00 pour être placées dans un caisson à température contrôlée. Pour les tests effectués à faible température ambiante, la température à l'intérieur du caisson était progressivement réduite jusqu'à -5°C , valeur généralement atteinte en deux heures. À 20h00 et

lorsque la température désirée était stable dans le caisson, une sonde (thermocouple) a été insérée à 12 mm de profondeur dans le cloaque et maintenue jusqu'à l'obtention d'une valeur stabilisée pendant 30 secondes. Après la première mesure, l'animal était replacé en caisson thermo-contrôlé. Une heure après cette première mesure, la lumière était éteinte et les oiseaux maintenus dans l'obscurité

totale. Une seconde mesure de température interne a été réalisée pendant la nuit, à 2h00, soit environ 6 heures après avoir été placé à température contrôlée. Enfin, une troisième et dernière mesure a été réalisée à 8h00 afin d'obtenir un profil complet de l'évolution de la température interne au cours de la nuit.

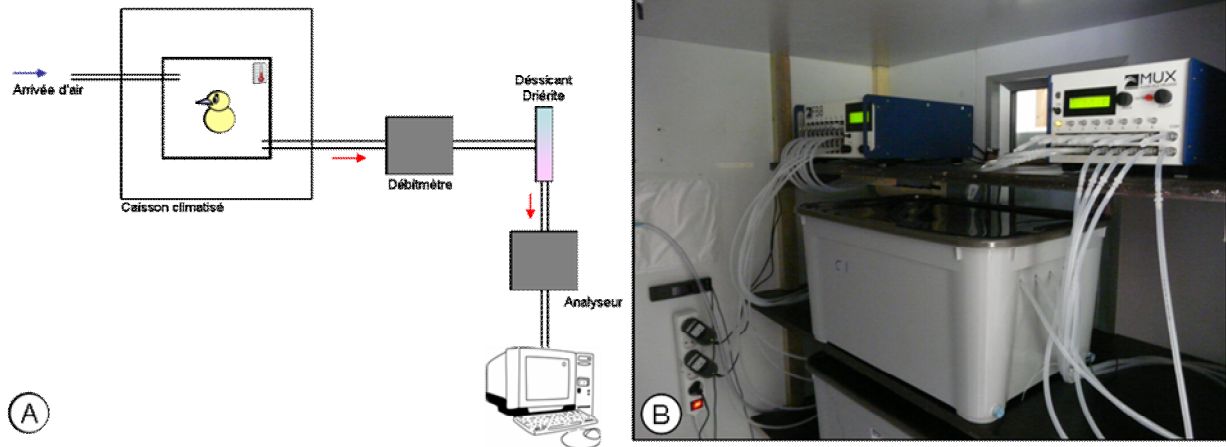


Fig. 2 : Schéma [A] et photographie [B] du dispositif de mesure du métabolisme de base (BMR) utilisé au cours des expériences.

I. Migration différentielle et ségrégation spatiale.

Pour répondre à la détérioration des conditions climatiques et à la diminution de la productivité en période hivernale dans les zones tempérées ou à hautes latitudes, les espèces fréquentant ces milieux ont deux possibilités, soit quitter ces zones défavorables et migrer, soit rester et s'acclimater.

Le phénomène de migration différentielle décrit comment, au sein d'une même espèce, des individus de classes différentes (âge ou sexe par exemple) vont différer dans leur migration, que ce soit au niveau de leur date de départ, de leur zone d'hivernage (et donc de la distance parcourue) ou des deux à la fois (Terrill & Able 1988). Ainsi, chez de nombreuses espèces d'oiseaux, de mammifères ou encore de poissons, ce phénomène pourra entraîner une ségrégation spatiale hors période de reproduction. Si cette ségrégation se fait à large échelle spatiale, les individus d'une même population sont alors soumis à différentes contraintes environnementales comme par exemple le niveau de prédation, l'offre alimentaire ou encore différentes températures ambiantes influençant directement la survie des individus et donc avoir des effets sur la démographie des espèces (Cristol et al. 1999).

1. Ségrégation sexuelle : trois hypothèses potentielles.

Chez les oiseaux, le phénomène de migration différentielle a été mis en évidence chez de nombreuses espèces (Alerstam & Hedenstrom 1998), allant des rapaces (*Falco sparverius* ; Ardia et al. 2002) aux colibris (*Selasphorus platycercus* ; Komar et al. 2005) ou aux pics (*Sphyrapicus varius* ; Komar et al. 2005). De manière générale, ce phénomène se traduit par un plus fort pourcentage de mâles aux latitudes les plus élevées, c'est-à-dire plus proche des zones de reproduction estivales (voir Cristol et al. 1999 pour une revue). Trois hypothèses, basées sur la supposition que rester plus au nord serait coûteux à court terme du fait de conditions climatiques plus rudes ont été formulées afin d'expliquer cette ségrégation spatiale durant l'hiver (Guillemain et al. 2009).

Suivant la première hypothèse (« *the arrival time hypothesis* »), une classe d'individus rejoint plus tôt sur les zones d'hivernage afin d'occuper les zones les plus proches des territoires de reproduction (Myers 1981 ; Kokko et al. 2006). La seconde hypothèse, basée sur les phénomènes de compétition, prédit que les individus dominants excluraient les individus dominés des zones d'hivernage les plus proches des zones de reproduction (Gauthreaux 1982). Enfin, la dernière hypothèse (« *the body size hypothesis* ») prédit que les individus de grande taille corporelle résisteraient mieux aux températures basses rencontrées à hautes latitudes, permettant d'hiverner plus au nord, proche des zones de reproduction estivale (Ketterson & Nolan 1976). Malgré les différents mécanismes écologiques qui sous-tendent ces

hypothèses non exclusives, leurs prédictions se chevauchent sensiblement (Belthoff & Gauthreaux 1991 ; Jenkins & Cristol 2002).

Un nombre important d'espèces exprimant un dimorphisme sexuel au niveau de la taille corporelle migrent à différentes latitudes en fonction du sexe (Cristol et al. 1999). Les variations observées dans les distances parcourues entre mâles et femelles sont alors souvent perçues comme un sous-produit de variations dans la taille corporelle (Bennett & Owens 2002 ; Catry et al. 2005). Parmi les trois hypothèses précédemment citées pour expliquer les phénomènes de ségrégation spatiale en hiver, les hypothèses de compétition sociale et de tolérance au froid prédisent toutes les deux que les individus de grande taille effectueraient des trajets migratoires plus courts, et passeraient donc l'hiver plus au nord, à proximité des zones de reproduction. Les espèces dimorphiques, notamment au niveau de la taille corporelle constituent alors de bons modèles biologiques pour tester la relation entre la taille corporelle et la ségrégation spatiale en hiver des sexes.

D'après la loi de Bergmann (Encart 1), une différence de taille corporelle peut être à l'origine de capacités différentes face aux faibles températures, et ainsi induire une ségrégation le long d'un gradient latitudinal. En hiver, les individus ayant une taille supérieure pourraient alors tolérer des températures plus basses, permettant ainsi de passer l'hiver sous des latitudes plus au nord, c'est-à-dire plus proche des zones de reproduction estivales, réduisant ainsi les coûts liés à la migration (McKinnon et al. 2010).

Chez l'alouette des champs, un dimorphisme de taille existe entre les mâles et les femelles, bien qu'il soit de faible magnitude et avec un recouvrement entre les sexes (Cramp 1980). Les mâles sont de plus grande taille et expriment des masses corporelles plus importantes que les femelles (Fig. 1).

Encart 1: Loi de Bergmann (1847) prédit que chez les endothermes (oiseaux et mammifères), les tailles corporelles des organismes sont plus grandes aux plus hautes latitudes, pour des raisons d'adaptation au froid: le faible rapport surface/volume des grands endothermes confère des avantages en termes de thermorégulation à l'égard de la perte de chaleur à faible température (Blackburn et al 1999). Bien que la règle de Bergmann ait été initialement proposée pour les oiseaux et les mammifères, de nombreuses études ont examiné la variation géographique dans la taille corporelle dans une variété de taxons (reptiles: Ashton & Feldman 2003 ; mammifères: Ashton et al. 2000 ; poissons: Belk & Houston 2002 ; amphibiens: Ashton 2002 ; oiseaux: Ashton 2002 ; arthropodes: Blanckenhorn et Demont 2004).

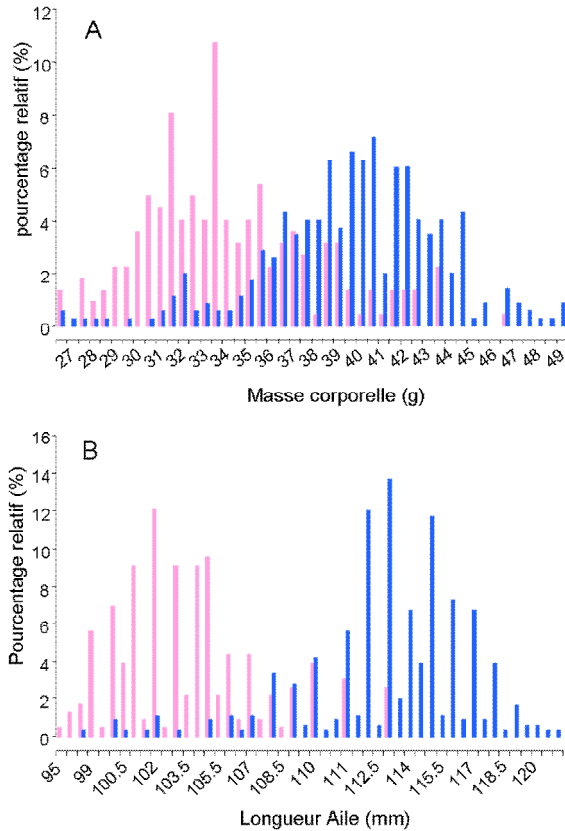


Fig. 1. (A) Fréquence de distribution des individus capturés et mesurés au cours de cette étude : masse corporelle (en g) et (B) longueur d'aile (en mm). (Rose : femelles $n=231$; Bleu : mâles $n=358$).

La France constitue une zone privilégiée d'hivernage et de halte migratoire pour les populations d'alouette des champs issues d'Europe du Nord et Centrale (Hémery et al. 1992). Plusieurs dizaines de millions d'oiseaux originaires de ces régions y transitent ainsi chaque année, et jusqu'à dix millions d'oiseaux y stationnent pendant les mois d'hiver (D'Elbée & Bried 1991; Fig. 2).

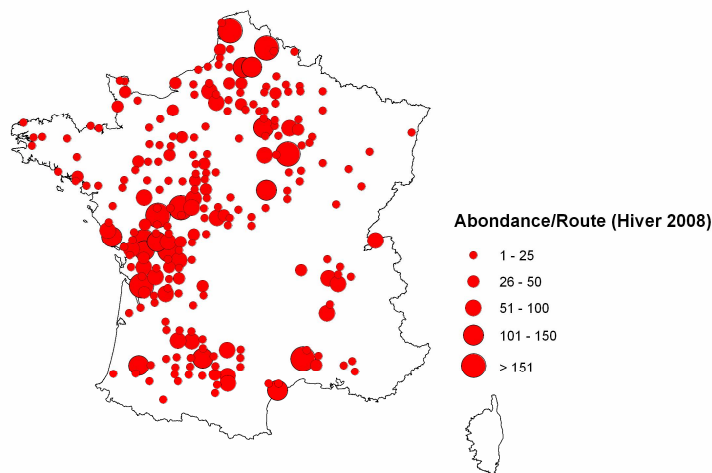


Fig. 2. Répartition de l'alouette des champs en hiver (Hiver 2008). (Source ONCFS).

Dans ce contexte, nous avons testé l'existence de ségrégation sexuelle chez cette espèce en période hivernale [Annexe IV]. D'après deux hypothèses (compétition sociale et tolérance au froid), les individus migrateurs de grandes tailles devraient passer l'hiver plus proche des zones de reproduction, c'est-à-dire plus au Nord. Suivant cette idée, nous nous attendons à observer un sex-ratio biaisé en faveur des mâles dans le nord de la France.

L'analyse de tableaux de chasse, avec la collaboration de différentes fédérations départementales de chasseurs, a permis d'estimer le sex-ratio à différentes latitudes de plus de 522 oiseaux prélevés durant les hivers successifs 2009-2010, 2010-2011 et 2011-2012 (Fig. 3; Tableau 1). Les prélèvements ont été analysés par sexage moléculaire ou par dissection (voir fiche méthode D pour des détails).



Fig. 3 Répartition des départements français échantillonnés durant trois hivers successifs. Les prélèvements ont été effectués entre le 15 décembre et le 31 janvier afin de garantir l'échantillonnage d'individus hivernants. (A) Nord, (B) Oise, (C) Indre-et-Loire, (D) Indre, (E) Deux-Sèvres, (F) Charente-Maritime, (G) Lot-et-Garonne, (H) Tarn-et-Garonne.

Les résultats obtenus permettent de mettre en évidence une claire ségrégation spatiale, avec une plus forte probabilité de trouver des femelles dans le sud du pays, alors que les oiseaux passant l'hiver au nord seront principalement des mâles (Fig. 4).

Tableau 1. Récapitulatif des prélèvements par département.

| Départements | Nombre de femelles | Nombre de mâles | Total | Proportion de femelles (%) | Latitude |
|-------------------|--------------------|-----------------|-------|----------------------------|----------|
| Nord | 0 | 8 | 8 | 0.00 | 50.60 |
| Oise | 1 | 19 | 20 | 5.00 | 49.50 |
| Indre-et-Loire | 5 | 41 | 46 | 10.87 | 47.32 |
| Indre | 1 | 17 | 18 | 5.56 | 47.21 |
| Deux-Sèvres | 46 | 152 | 198 | 23.23 | 46.23 |
| Charente-Maritime | 38 | 56 | 94 | 40.43 | 46.05 |
| Lot-et-Garonne | 3 | 3 | 6 | 50.00 | 44.37 |
| Tarn et Garonne | 43 | 89 | 132 | 32.58 | 43.83 |

Malgré le faible nombre d'échantillons obtenus dans le département du Nord (Tableau I), nous n'avons obtenu aucune femelle, alors que le pourcentage de femelles est proche de 40% en moyenne pour les deux départements les plus au Sud. Ces résultats confirment ceux observés pour cette même espèce par Hargues et collaborateurs (2007) dans le sud-ouest de la France et par Scebba (2001) en Italie.

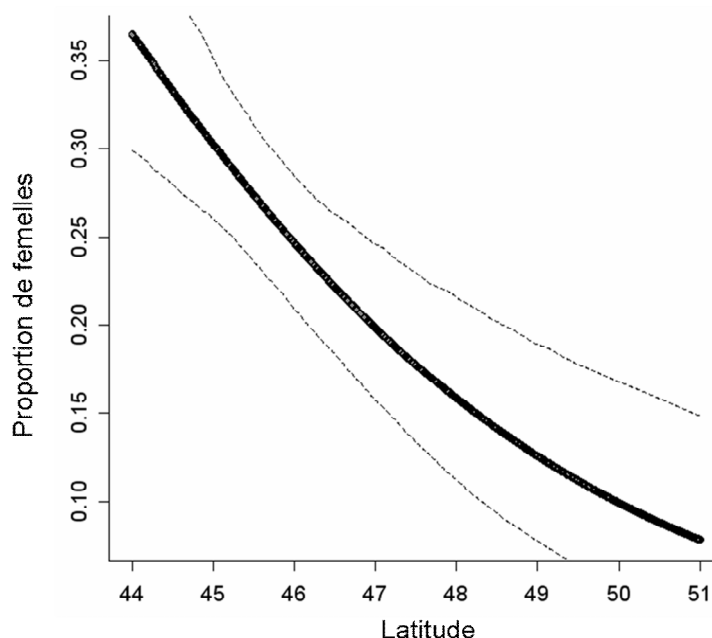


Fig. 4: Proportion de femelles (estimées d'après modèle) en fonction de la latitude en France (hivers 2009-2010 et 2011). Les latitudes basses correspondent aux Sud du pays, alors que les latitudes élevées correspondent aux zones les plus au Nord.

Comme nous l'avons mentionné précédemment, deux différentes hypothèses peuvent être formulées afin d'expliquer le rôle de la taille corporelle dans la ségrégation spatiale observée (Myers 1981). Dans un premier temps, une ségrégation par *compétition* imposerait au plus petit des deux sexes de migrer plus au sud, et les sites d'hivernage les plus au nord, c'est-à-dire plus proche des zones de reproduction seraient occupés par le sexe de plus grande taille corporelle. Dans un second temps, les individus les plus petits seraient moins tolérants aux faibles températures durant l'hiver, et les conditions environnementales imposeraient à ces individus de migrer plus au sud, à la recherche de températures plus clémentes (Cristol et al. 1999, Katti & Price 2003). En effet, pour les animaux qui restent actifs toute l'année, les hivers dans les régions tempérées ou les régions arctiques sont des périodes critiques et imposent d'importantes contraintes énergétiques. Les effets cumulatifs de la baisse des températures, de l'augmentation des coûts énergétiques liés à la thermorégulation (Jackson et al. 2001) et de la baisse de la disponibilité alimentaire (Desrochers et al. 1988) peuvent générer des adaptations structurelles, comportementales ou physiologiques visant à améliorer la survie hivernale (Dawson et al. 1992).

Parmi ces deux hypothèses, l'hypothèse de la taille corporelle en lien avec la tolérance aux faibles températures reste peu testée dans la littérature (Guillemain et al. 2009). A notre connaissance, peu d'études se sont intéressées aux différents mécanismes physiologiques, en lien avec la taille corporelle, impliqués dans la tolérance au froid dans un contexte de différence sexuelle et de distribution spatiale. Pourtant, la réponse physiologique à la variation de la température ambiante peut fournir des indications fondamentales sur la façon dont les individus sont adaptés à des environnements différents. C'est précisément l'objet de la section suivante.

II. Dépenses énergétiques et tolérance au froid.

Au niveau physiologique, des études ont analysé les liens entre la latitude et les dépenses métaboliques pour expliquer la distribution hivernale des espèces (Humphries et al. 2002). En particulier, ces dépenses sont considérées comme un attribut fondamental qui est en corrélation avec de nombreux aspects de l'écologie d'une espèce, y compris sa distribution et sa survie (Wiersma et al. 2007). Bien que des études aient étudié le lien entre la répartition des espèces et le métabolisme le long d'un gradient latitudinal (Root 1988a, 1988b ; Zuckenberg et al. 2011), très peu ont examiné les variations inter-individuelles au sein d'une même espèce lors de l'exposition à de faibles températures. Suivant cette idée, nous avons testé expérimentalement l'existence de différences dans les dépenses métaboliques entre mâles et femelles chez l'alouette des champs le long d'un gradient thermique. Dans ce contexte, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle, au sein d'une même espèce, des différences de taille corporelle entre mâles et femelles pouvaient être à l'origine de capacités différentes face aux températures basses rencontrées en hiver en France et ainsi influencer la ségrégation sexuelle observée. Dans ce cas, les mâles devraient avoir des dépenses énergétiques inférieures aux femelles avec une diminution de la température ambiante.

1. Métabolisme et température

Parmi les facteurs environnementaux ayant une incidence sur les dépenses d'énergie, la température est l'un des modificateurs importants des dépenses métabolique chez les animaux endothermique. Il est donc nécessaire d'examiner les conditions climatiques auxquelles les oiseaux sont exposés, et ce, tout au long de leur cycle annuel. Pour les espèces qui hivernent sous des climats tempérés, les individus sont confrontés à des changements marqués et saisonniers dans l'exposition au froid, et les coûts associés à la thermorégulation (Wiersma & Piersma 1994) à basses températures contribuent à faire de l'hiver une période énergétiquement coûteuse. Afin d'estimer les dépenses énergétiques induites par une diminution de la température ambiante, le taux métaboliques de 20 alouettes des champs (10 mâles et 10 femelles) a été comparé le long d'un gradient thermique (20°C, température

considérée à la thermo-neutralité⁹, 6°C et enfin -5°C ; Annexe IV, voir la fiche méthode D pour les détails du système de calorimétrie utilisé). Il convient de préciser que les températures basses testées au cours de cette étude correspondent aux températures rencontrées par les individus en milieu naturel et ne représentent en aucun cas des températures extrêmes. Les 20 oiseaux testés ont augmenté leur consommation en oxygène de manière linéaire avec une diminution de la température ambiante (Fig. 6). La consommation en O₂ passe en effet de 0.04 millilitre par minute et par gramme lorsque les individus sont placés à 20°C à des consommations proche de 0.07ml/min/g quand la température chute à -5°C. Une telle diminution de la température ambiante induit donc des coûts de thermorégulation et engendre une augmentation des dépenses énergétiques.

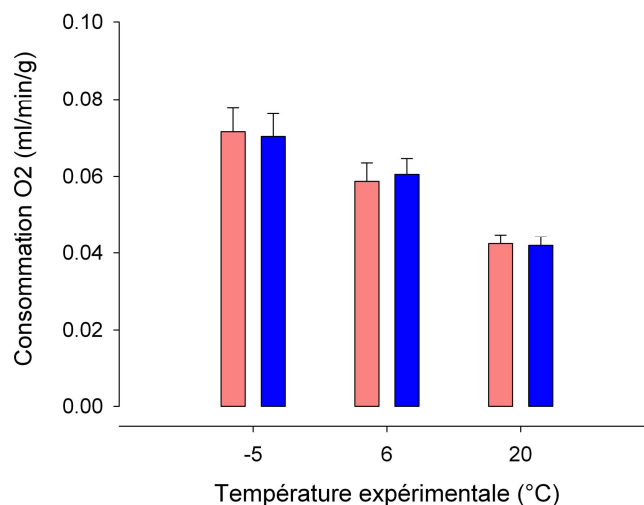


Fig. 5 Consommation moyenne (\pm ES) en oxygène (O₂) en fonction de la température expérimentale. Chaque individu est testé sous les trois conditions thermiques, 20, 6 et -5 °C durant la phase expérimentale (rose : femelles ; bleu : mâles ; équivalence 1 litre O₂ consommé est égal à 20.1 kilojoules dépensés).

Cette augmentation du métabolisme en hiver aurait deux fonctions, *i*) faire baisser la température de seuil pour l'initiation des frissons, diminuant ainsi les coûts énergétiques de la thermorégulation et *ii*) servir comme une réponse d'urgence pour la protection des tissus périphériques à partir de lésions dues au froid (Dawson & O'Connor 1996).

En utilisant trois différents traitements thermiques, les changements de métabolisme observés sont identiques pour les mâles et les femelles (Fig. 6). Contrairement à nos prédictions initiales, les femelles et les mâles ont montré des tendances similaires, ne suggérant aucun coût supplémentaire au niveau énergétique face aux températures basses chez les femelles. A la vue de ces résultats, il ne semble pas y avoir de

⁹ Taux métabolique de base : quantité d'énergie nécessaire au maintien des fonctions vitales d'un organisme, durant sa phase d'inactivité, hors digestion et sous des conditions de thermo-neutralité (c'est-à-dire lorsque la température ambiante ne nécessite aucune dépense énergétique pour réguler la température interne de l'organisme). Voir fiche méthode D et Annexe IV pour des détails sur la méthode.

différence en termes de coûts énergétiques liés à la thermorégulation entre sexe chez l'alouette des champs et l'hypothèse de taille corporelle ne paraît pas adéquate pour expliquer la ségrégation sexuelle observée. Néanmoins, dans la nature, différents mécanismes en lien avec la température interne des organismes permettent une diminution des coûts énergétiques associés à un abaissement de la température ambiante. Des processus d'hypothermie (Nord et al. 2011), voir de torpeur (Cooper & Geiser 2008) peuvent se mettre en place (McKechnie & Lovegrove, 2002; Wojciechowski & Pinshow, 2009), et pourraient expliquer les dépenses énergétiques identiques entre mâles et femelles.

2. Température interne et mécanismes d'épargne énergétique.

Le schéma classique utilisé par les physiologistes pour classer les différentes méthodes de thermorégulation des animaux est basé sur la stabilité de leur température corporelle¹⁰. Dans des conditions expérimentales, lorsqu'ils sont exposés à des variations de température de l'air, les animaux homéothermes sont capables de maintenir leur température corporelle interne au-dessus ou en deçà de la température ambiante selon les conditions extérieures. Ils régulent leur température corporelle à une valeur physiologique quasi constante en contrôlant la thermogenèse et la thermolyse. Ce groupe rassemble classiquement l'ensemble des mammifères et des oiseaux. Toutefois, cette température interne fluctue durant la journée et peut notamment diminuer de 1 à 3°C pendant la phase de repos avec une économie énergétique concomitante à travers une diminution des taux métaboliques (Dawson & Whittow 2000). Cependant, lorsque les conditions environnementales deviennent thermiquement défavorables, certaines espèces d'oiseaux peuvent diminuer leur température interne en dessous de la valeur de normo-thermie. Bien que physiologiquement très similaire, cet état sera, en fonction de l'amplitude et de la durée de la baisse de température, appelé hypothermie ou torpeur (Reinertsen 1996; McKechnie & Lovegrove 2002). Si l'abaissement de la température interne est compris entre 3 et 10°C, nous parlerons d'hypothermie, alors que si cette variation de température dépasse les

¹⁰ Les oiseaux et les mammifères sont endothermes : ils produisent leur propre chaleur, contrairement aux ectothermes (reptiles, poissons), dépendant presque totalement de la chaleur de leur environnement. Les endothermes peuvent ainsi élever leur température interne au-dessus de celle de leur environnement et ont donc été capables de coloniser des milieux froids. Les endothermes régulant leur température interne dans des limites étroites, malgré les fortes variations de la température ambiante, sont dits homéothermes. Enfin, on qualifie d'hétéothermes les espèces qui sont capables de produire leur chaleur, mais peuvent diminuer leur température interne à des degrés proches de la température ambiante. C'est le cas des espèces hibernantes ou de celles qui utilisent la torpeur afin d'économiser de l'énergie. En effet, le maintien de la température interne a un important coût métabolique : le métabolisme d'un endotherme au repos est généralement au moins 5 fois supérieur à celui d'un ectotherme de même taille et de même température corporelle (Schmidt-Nielsen, 1997).

10°C, le terme torpeur sera utilisé (Schleucher 2004; Schleucher & Prinzinger, 2006).

3. L'hypothermie et la torpeur.

Ces phénomènes d'hypothermie et de torpeur ont été observés chez une large gamme de taxons, allant d'organismes endothermes de quelques grammes (colibris, Carpenter & Hixon 1988) à plusieurs dizaines de kilogrammes comme l'ours (Toien et al. 2011). Ce mécanisme d'économie d'énergie se caractérise par une réduction périodique et facultative de la température corporelle associée à une baisse des dépenses métaboliques, conduisant à un état d'hypo-métabolisme, épargnant l'eau et l'énergie, durant lequel l'animal se trouve à jeun et inactif. Cette stratégie d'épargne énergétique est rencontrée sous divers climats, et a été observée de l'Arctique aux régions tropicales (Wang & Lee 1996; Geiser 1998) chez les oiseaux et les mammifères (Geiser & Ruf 1995).

4. Facteurs environnementaux et diminution de la température interne.

En condition naturelle, des facteurs environnementaux vont influencer l'expression de mécanismes d'épargne énergétique. Parmi ceux-ci, la photopériode a un rôle majeur dans la mise en place de ces processus. Ainsi, chez le hamster djungarien (*Phodopus sungorus*), la régulation saisonnière de la torpeur dépend principalement des variations annuelles de la photopériode (Heldmaier & Steinlechner 1981). Lors de l'exposition à une photopériode courte, simulant la saison hivernale, la fréquence des épisodes de torpeur augmente et atteint un maximum après 130 jours (Kirsch et al. 1991). De plus, l'organisation temporelle de la torpeur journalière est synchronisée par le cycle jour/nuit, chez de nombreuses espèces (Körtner et al. 1998; Perret & Aujard 2001), et semble directement dépendre d'une horloge circadienne endogène (Kirsch et al. 1991). Un second facteur primordial dans la mise en place de ces mécanismes est la température ambiante. Bien souvent, les fluctuations de température ambiante surviennent de façon concomitante avec les changements de photopériode, reflétant les variations saisonnières et journalières. Néanmoins, des études testant les effets de la température ambiante s'accordent, pour la grande majorité, sur le fait que plus les températures extérieures sont basses, plus les phénomènes d'hypothermie et de torpeur sont fréquents. Une exposition au froid engendre par exemple une anticipation de l'expression des mécanismes de torpeur (Ruf et al. 1993) ou d'hypothermie la nuit (Nord et al. 2011). Enfin, et parallèlement aux deux facteurs précédemment cités, la disponibilité en ressource semble également influencer la mise en place des processus de diminution de la température interne. Par exemple, la fréquence des torpeurs est négativement corrélée avec la consommation alimentaire chez le hamster djungarien (*Phodopus sungorus*; Ruf et al. 1991) et une diminution de la disponibilité en ressources trophiques conduit à une

expression prolongée des torpeurs (*Sminthopsis macroura*; Song et al. 1998). En situation de pénurie alimentaire, la souris épineuse dorée (*Acomys russatus*) utilise notamment, la stratégie de torpeur pour survivre (Ehrhardt et al. 2005; Gutman et al. 2006).

III. Mise en évidence expérimentale

La période hivernale se caractérise par des températures ambiantes basses, une photopériode courte, et une diminution de la disponibilité alimentaire, autant de facteurs directement impliqués dans l'expression des mécanismes de torpeur et d'hypothermie. La mise en place de tels mécanismes permettrait une diminution de la température interne en période de froid, d'épargner des réserves en diminuant le métabolisme. Suivant cette idée, nous avons testé, en mesurant la température interne d'un groupe de 20 alouettes des champs (10 mâles et 10 femelles) maintenus à 20°C puis -5°C si les individus diminuaient leurs températures corporelles lorsque la température ambiante diminuait (fiche méthode D). Sous cette hypothèse, nous nous attendons à observer une baisse significative de la température interne des oiseaux la nuit lorsque la température ambiante est faible. En accord avec nos prédictions, les oiseaux montrent une diminution significative de leur température interne, et ce, pour les deux températures ambiantes testées (Fig. 6). Placés dans des conditions proches de la thermo-neutralité à 20°C, les alouettes diminuent leurs températures corporelles de plus de 2 °C durant la nuit, indépendamment du sexe des individus (Fig. 6A). Les oiseaux passent ainsi d'une température interne de plus de 40°C à 20h00 à près de 38 °C en pleine nuit. La température corporelle retrouve sa valeur initiale aux alentours de 8h00 du matin, soit approximativement une heure après le lever du jour.

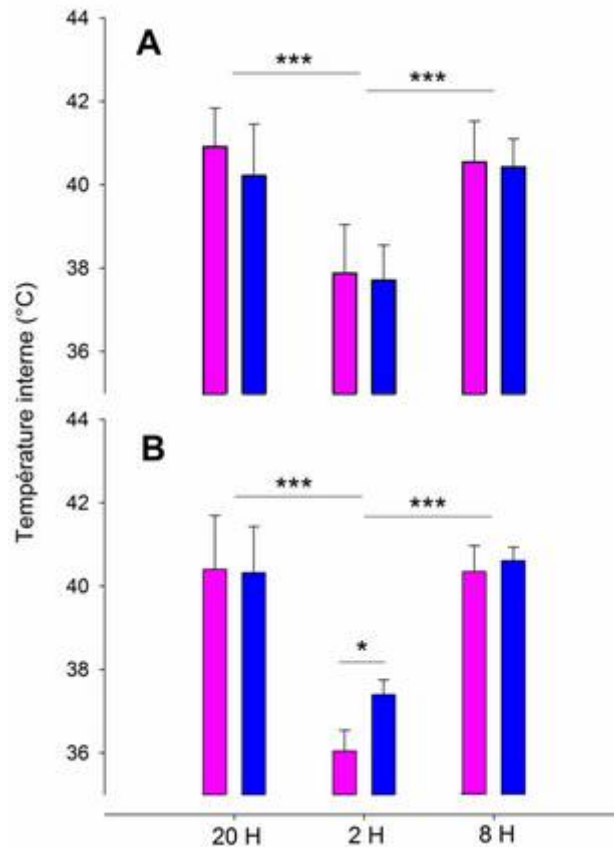


Fig. 6. Température moyenne (\pm ES) interne (mesurée dans le cloaque) au cours de la nuit. Trois mesures de température ont été réalisées, en début de nuit (20h00), en pleine nuit (02h00) et enfin après une heure de lumière (8h00). Le graphique (A) correspond aux données obtenues à une température expérimentale de 20°C, et (B) - 5°C. (rose : femelles ; bleu : mâles). Les * indiquent les différences significatives obtenues par des tests *t* (les résultats complet sont présentés en Annexe IV).

Cette diminution est accentuée lorsque les individus sont placés dans des conditions thermiques plus contraignantes (-5°C) qui reflètent les températures rencontrées par les alouettes des champs sur leurs quartiers d'hivernage. Dans ce cas, des diminutions de l'ordre de 4°C pour les femelles ont été observées (Fig. 7B). Parallèlement à cette diminution de la température interne, nous avons mis en évidence une réduction de la perte de masse par les oiseaux (Fig. 7). Les individus réduisant leur température interne durant la nuit sont donc en mesure d'épargner leur réserve, limitant de ce fait les coûts liés à la thermorégulation à faible température ambiante. Cette diminution de la température interne avec une baisse de la température ambiante semble conforter l'idée que le mécanisme d'hypothermie permet une réduction des dépenses d'énergie nécessaire, notamment pour la thermorégulation dans des conditions froides (Cooper & Gessaman 2005). Ainsi, en minimisant la différence entre température corporelle et ambiante, les demandes énergétiques seraient réduites pour la production de chaleur métabolique (McNab 2002). Cependant, la température ambiante seule ne semble pas avoir un effet suffisant pour induire une hypothermie chez plusieurs espèces d'oiseaux (Cooper & Gessaman 2005; McKechnie & Lovegrove 2003) et les quantités de réserves corporelles doivent être prises en compte (Hohtola et al. 1991).

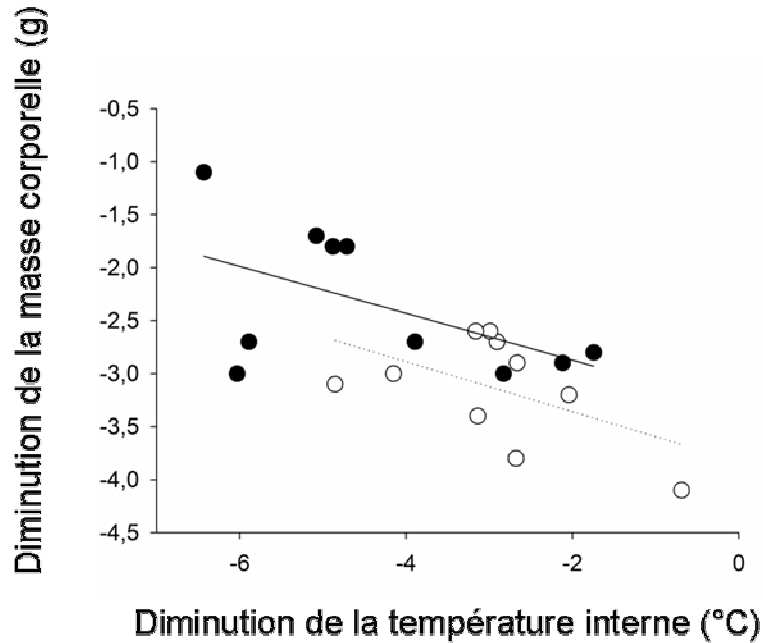


Fig. 7 Perte de masse corporelle (g) en fonction de la diminution de la température interne (°C) pour des oiseaux testés à -5°C. La différence de masse est calculée entre la masse des individus en début de nuit (19h00) et le matin suivant (8h00). La différence de température interne est calculée quant à elle entre la température interne à 19h00 et à 02hh00 (noir = femelles ; blanc = mâles).

Dans un environnement froid, des différences entre mâles et femelles apparaissent, avec des températures corporelles plus basses durant la nuit enregistrées chez les femelles. Les mâles et les femelles présentent donc une diminution de leur température corporelle identique à 20°C, alors qu'une diminution de la température ambiante semble induire des différences sexuelles. Dans ce cas, et contrairement au mâles, les femelles ont recourt à des mécanismes d'hypothermie d'après les définitions d'hypothermie données par Schleucher (2004) et Schleucher & Prinzinger (2006). De plus, un fort abaissement de la température interne semble être associé à une faible perte de masse corporelle. De telles différences sexuelles ont également été mises en évidence, chez un marsupial australien notamment (*Dasykaluta rosamondae*; Körtner et al. 2010). Dans cette étude, les femelles, de même taille corporelle que les mâles diminuent plus leurs températures corporelles minimisant ainsi leurs coûts énergétiques liés à la thermorégulation.

Cependant, bien que l'hypothermie soit utilisée par les animaux pour minimiser les dépenses énergétiques et maintenir les réserves corporelles, la diminution relative de la température interne couramment associée à des températures ambiantes faibles est potentiellement coûteuse (Boyles et al. 2007; Nord et al. 2009). Ainsi, une baisse de la température corporelle diminue l'activité générale de l'organisme et peut compromettre la mise en place de mécanismes physiologiques thermo-dépendants impliqués dans les fonctions immunitaires (Martin et al. 2008; Canale & Henry 2011) ou encore la réparation somatique (Larkin & Heller, 1999). Des coûts non physiologiques sont également envisageables, tels qu'une augmentation

du risque de prédation (Pravosudov & Lucas 2000; Laurila & Hohtola 2005). Le réchauffement actif, c'est-à-dire la remontée de la température interne par voies métaboliques, a été identifié comme une source importante de dépenses énergétiques et les coûts physiologiques engendrés ne sont pas anodins (Pavey & Geiser 2008). Cependant, des études antérieures ont démontré qu'un réchauffement passif, permettant la limitation des coûts énergétiques liés à la remontée thermique au cours de la torpeur ou à l'hypothermie grâce à l'augmentation de la température ambiante ou en se faisant chauffer au soleil, est commun chez les mammifères et les oiseaux limitant les. (Geiser & Drury 2003; Fig. 8).

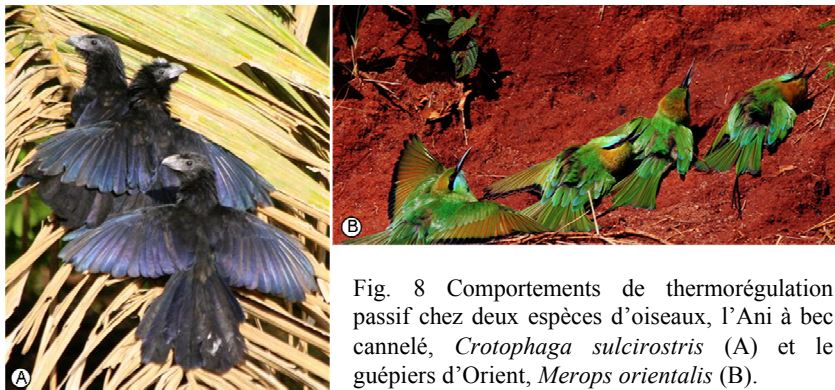


Fig. 8 Comportements de thermorégulation passif chez deux espèces d'oiseaux, l'Ani à bec cannelé, *Crotophaga sulcirostris* (A) et le guépier d'Orient, *Merops orientalis* (B).

En France, l'énergie solaire atteignant le sol en hiver n'est pas homogène (Fig. 9). En effet, l'énergie reçue au sol est supérieure dans la partie Sud du pays, zones hébergeant une proportion plus importante de femelles. En conséquence, pendant l'hiver, les femelles occuperaient des zones recevant une quantité d'énergie solaire plus importante, permettant de tirer bénéfice de la mise en place de mécanismes d'hypothermie et ainsi de maximiser le réchauffement passif.

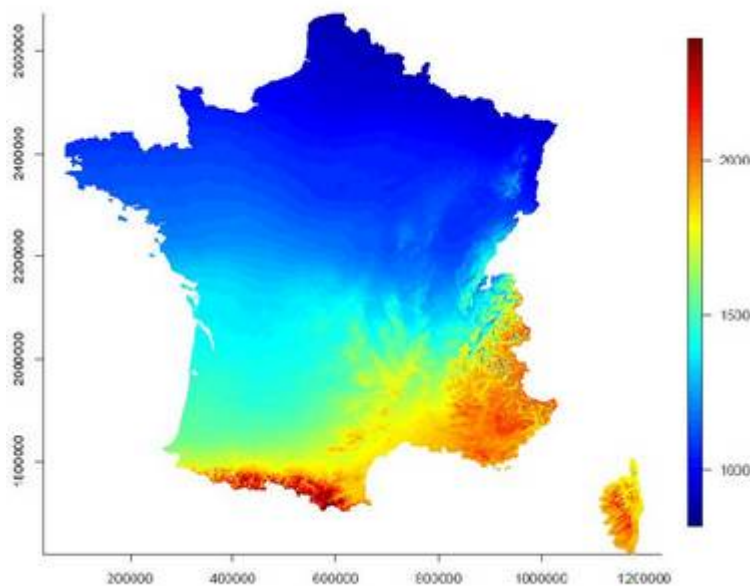


Fig. 9: Quantité d'énergie reçue au sol durant la période hivernale (novembre – mars), exprimée en kilowatts/heure/m² sur les 25 dernières années (Depuis Guillon 2012).

IV. Conclusion

Au cours de cette étude, nous avons pu mettre en évidence une ségrégation spatiale très marquée des alouettes des champs sur les zones d'hivernage en France. Les mâles de cette espèce stationneraient majoritairement dans la partie Nord du pays, alors que la proportion de femelles augmente vers le Sud du territoire national. Cette différence d'aire de distribution entre sexe serait donc à la base de coûts différents, avec des distances de migration plus importantes chez les femelles. Espèce légèrement dimorphique en termes de taille corporelle, deux hypothèses semblent être potentiellement appropriées pour expliquer ce phénomène de migration différentielle chez l'alouette des champs, *i*) une exclusion des femelles par les mâles par compétition ou *ii*) des capacités de résistance au froid différentes. Testées le long d'un gradient thermique, les dépenses énergétiques mesurées *via* la consommation d'oxygène ne semblent pas différer entre sexes. En revanche, contrairement aux mâles, nous avons mis en évidence chez les femelles l'existence de mécanismes d'épargne énergétique à faible température ambiante. Ces mécanismes de réduction de la température interne nocturne permettent alors aux femelles de limiter les coûts énergétiques liés à la thermorégulation. Néanmoins, la remontée en température après une nuit en hypothermie engendre d'importantes dépenses énergétiques par thermogénèse (réchauffement actif). A contrario, un réchauffement passif, possible en utilisant notamment l'énergie solaire permet de réduire les quantités d'énergie investies pour la remontée de la température interne. Malgré les coûts engendrés par des trajets migratoires plus longs, la sélection de sites d'hivernage plus au Sud bénéficie aux femelles grâce notamment au réchauffement passif, permettant une optimisation des comportements d'hypothermie.

CHAPITRE V

Conclusions et perspectives

Dans chacun des chapitres précédents, une discussion des résultats propres à ces chapitres les a clos. Dans cette dernière partie, l'objectif est de synthétiser l'ensemble des travaux réalisés au cours de cette thèse afin d'apporter des pistes de réflexion supplémentaires.

I. But de l'étude

L'étude des processus de sélection de l'habitat et du comportement d'approvisionnement se situe à l'interface entre l'animal et son environnement. Les questions qui en résultent visent à comprendre de quelle manière un individu se déplace et se positionne dans l'espace, et comment le temps est alloué entre différentes activités en fonction des bénéfices et des coûts associés aux composantes de l'habitat. Cette thèse contribue à améliorer notre compréhension des relations fonctionnelles entre les granivores et leur environnement et montre comment les conditions environnementales influencent les compromis entre l'acquisition d'énergie et l'exposition à la prédation notamment. L'utilisation comme modèle d'étude d'une espèce granivore inféodée aux milieux fortement hétérogènes, sous les conditions météorologiques rigoureuses de l'hiver, a permis de quantifier et d'interpréter les réponses comportementales des individus selon les contraintes du milieu. Nous avons montré que l'importance des coûts induits par une forte hétérogénéité de la ressource est en mesure de modifier à la fois la distribution des organismes à l'échelle d'un pays (Chapitre IV), la répartition et l'utilisation de l'espace sur les sites d'hivernage (Chapitre II) mais également les stratégies individuelles au niveau de l'utilisation du patch alimentaire (Chapitre III).

II. Réponse populationnelle à l'hétérogénéité de la ressource

1. Réponse agrégative et déplétion de la ressource

En milieux cultivés, le paysage s'apparente à une mosaïque en perpétuelle évolution sous l'action des pratiques agricoles et des saisons. La combinaison de ces deux phénomènes est à la base de profonds changements dans la disponibilité de la ressource alimentaire au cours de l'année. Les agro-écosystèmes représentent un bon exemple où les animaux doivent faire face à de fortes variations saisonnières des ressources alimentaires. Dans le cas de l'alouette des champs, la base du régime alimentaire estival est constituée d'invertébrés permettant également l'élevage des jeunes. Durant l'hiver en revanche, avec la raréfaction de ces proies, les individus modifient leurs sources de nourriture et se concentrent sur les graines, principalement celles des plantes adventices. Ce changement observé dans le régime alimentaire de cette espèce constitue ainsi une première stratégie adaptative face à l'hétérogénéité (temporelle) de la ressource. Au cours de l'hiver, et comme nous l'avons mentionné dans le chapitre II, la ressource est distribuée de manière hétérogène dans l'espace en fonction des cultures notamment, mais également dans le temps par déplétion. Bien que distribuée de façon hétérogène en début de saison, la ressource ne semble pas être un facteur limitant. Les individus cherchent alors à minimiser d'autres coûts liés à leur maintenance tel que le risque de

prédation. Les parcelles contenant une végétation haute où à proximité d'une haie sont évitées, même si elles renferment une forte densité de graines. En fin d'hiver en revanche, lorsque l'abondance en ressource chute par déplétion, les alouettes des champs se montrent plus sélectives. La relation entre le nombre de consommateurs et le nombre de graines (*i.e. réponse agrégative*) évolue en fonction de la saison, négative en début puis positive en fin d'hiver. Ainsi de manière inattendue, le suivi des parcelles a mis en évidence une relation négative entre les densités d'alouettes et les densités de graines en début d'hiver, impliquant un évitement des parcelles riches en graines par les alouettes des champs. Des phénomènes de compétition interspécifiques pourraient en être la cause. En effet, d'après les résultats obtenus dans le chapitre III, les alouettes des champs optimisent leur consommation de graines avec une augmentation de la taille du groupe. De plus, en diminuant la distance inter-individuelle, nous avons mis en évidence une augmentation de l'efficacité alimentaire (Encadré 3, chapitre III). La compétition intra-spécifique semble donc être relativement faible chez cette espèce grégaire en hiver, notamment en décembre lorsque la densité en ressource est élevée. En revanche, grâce aux comptages de la communauté de granivores nous pouvons mettre en évidence une tendance à la diminution du nombre d'alouettes des champs en présence d'autres granivores sur la même parcelle (Fig. 1). Pour l'alouette des champs, les coûts associés à la compétition inter-spécifique (par interférence) seraient alors supérieurs aux bénéfices apportés par l'exploitation d'une parcelle riche.

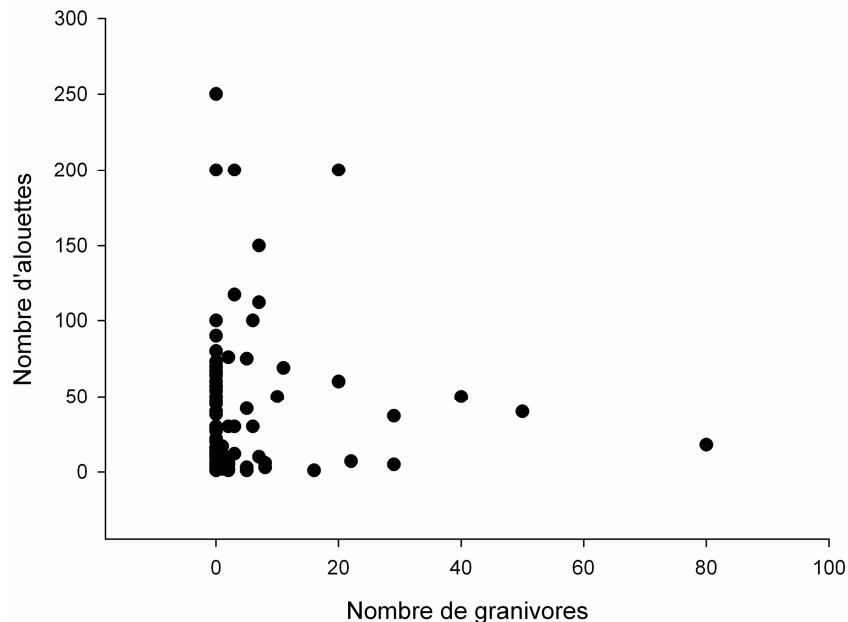


Fig. 1. Relation entre le nombre d'alouettes des champs et le nombre de granivores (hors alouette) par parcelle (Hiver 2009-2010).

La réponse agrégative positive observée en fin d'hiver est le produit de deux facteurs, i) une importante diminution de l'abondance de la ressource au cours de l'hiver, ii) une augmentation de la consommation

dans un souci de constitution de réserves corporelles avant la migration pré-nuptiale. Dans le cycle annuel des espèces, la migration permet de quitter les zones devenues moins favorables. Les causes à la base du départ en migration semblent être multifactorielles, dépendantes des régions du globe et de la biologie des espèces (dérangement, météorologie, alimentation). Or, pour les espèces migratrices passant l'hiver sous des latitudes relativement élevées (en comparaison aux migrateurs trans-sahariens par exemple), les conditions rencontrées durant la période hivernale peuvent être contraignantes. Des températures basses, couplées à une diminution de l'abondance ou de l'accessibilité à la ressource provoquent d'importants mouvements hivernaux.

2. L'exemple de la zone atelier *Plaine et Val de Sèvre*

Grâce à une série d'expérimentations permettant de connaître les consommations journalières de graines de millet par les alouettes des champs captives et aux résultats obtenus par l'analyse du régime alimentaire de cette espèce (Encadré 2), nous avons pu calculer de manière approximative le nombre moyen de graines adventices que les individus doivent consommer pour combler leurs besoins journaliers (Tableau 1). Sur 24 heures, les alouettes des champs testées ont consommé plus de 6 grammes de graines (Tableau 1). Ces résultats confirment ceux déjà obtenus par Guyomarc'h & Guillet (1996) chez la même espèce mais représentent des masses légèrement inférieures aux consommations printanières d'invertébrés en avril (8.5 g en moyenne; Shishkin 1980). A partir des masses moyennes des trois principales espèces adventices consommées par les alouettes des champs et retrouvées dans les gésiers (masse moyenne 2.9 mg), il semblerait que chaque individu soit dans l'obligation de trouver plus de 2100 graines par jour pour combler ses besoins énergétiques.

Tableau 1. Consommations journalières et individuelles (en grammes) de graines de millet blanc et de colza frais pour les alouettes maintenues en captivité (Décembre 2009).

| Consommation journalière (g/24h) | |
|----------------------------------|-----------|
| graine de millet blanc | 6.2 ± 0.4 |
| colza frais | 7.8 ± 0.8 |

Ce calcul permet ainsi d'évaluer la capacité d'accueil de la zone atelier *Plaine et Val de Sèvre* en nombre d'alouettes des champs (Fig. 2), à partir des densités de graines obtenues lors des carottages. En décembre, la zone atelier contient suffisamment de graines adventices pour la totalité d'alouettes de champs présente. En revanche, cette capacité d'accueil diminue suite à la déplétion de la ressource à travers l'hiver pour atteindre un seuil de saturation au mois de février. A partir du mois de février, les alouettes vont alors se concentrer sur les parcelles riches en graines.

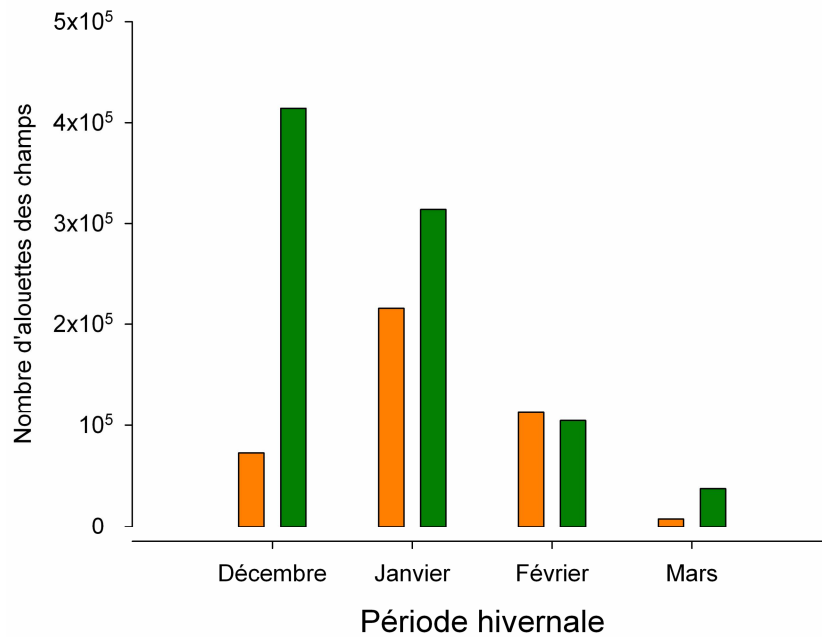


Fig. 2. Estimation de la capacité d'accueil de la zone atelier du CEBC-CNRS *Plaine et Val de Sèvre* (en vert) et estimation du nombre d'alouettes des champs présentes sur la zone (en orange) (Hiver 2009-2010).

Ces résultats confirment également les difficultés rencontrées par les alouettes des champs, et plus généralement par les granivores en fin de saison pour combler leurs besoins énergétiques (Siriwardena et al. 2008). De plus, cette faible abondance de graines rencontrée en fin de saison coïncide avec la période de constitution des réserves lipidiques nécessaire pour effectuer la migration pré-nuptiale.

L'utilisation massive d'intrants chimiques dans le but de réduire les densités de plantes adventices est une cause avérée de la diminution des populations hivernantes de granivores (Watkinson et al. 2000). Or, de par leur régime alimentaire fortement orienté vers ce type de ressource, les espèces granivores peuvent être perçues comme de potentiels régulateurs naturels d'adventices. Dans l'esprit de nombreux professionnels agricoles, la notion d'auxiliaire des cultures désigne avant tout des insectes, dont le plus emblématique est la coccinelle à sept points (*Coccinella septempunctata*), grande consommatrice de pucerons en pleine culture. Les oiseaux sont peu cités et rarement pris en compte dans ces catégories. Grâce à nos estimations, la quantité d'alouettes des champs sur une surface de 360 km² (surface agricole utile dans la zone atelier), serait en mesure de consommer une moyenne de 75 kg de graines de plantes adventices par jour au cours de l'hiver (158.2 kg en janvier pour 5.6 kg en mars). Approximativement, entre décembre et mars, environ 9 tonnes de graines pourraient être potentiellement consommées par cette espèce granivore sur les 25 tonnes disponibles (soit environ 35 %).

III. Réponse individuelle et exploitation d'un patch alimentaire

Néanmoins, comme nous l'avons montré dans notre chapitre III, la quantité de ressource ne constitue pas le seul facteur influençant les gains énergétiques des alouettes des champs. Ainsi, le risque de prédation s'avère être primordial et les individus oscillent en permanence entre les coûts de la prédation et les bénéfices liés à l'acquisition de la ressource. La prédation agit de manière directe par mortalité, mais également indirectement, lorsque le temps nécessaire à la détection de prédateur impacte le temps alloué à la recherche et à la consommation de nourriture. A l'échelle du patch alimentaire, un compromis s'effectue alors entre ces deux activités dont la réalisation est obligatoire pour la survie de l'organisme. Dans le cas des granivores se nourrissant au sol, la structure de la végétation tient une place toute particulière dans ce compromis. Une végétation haute augmente le temps passé en vigilance, diminuant de manière concomitante le temps passé en alimentation. En fonction des graines consommées et de la hauteur de végétation, une estimation du budget temps dédié à la recherche alimentaire et à l'ingestion de graines et alors possible (Tableau 2). En absence de couvert végétal, les oiseaux devraient accorder entre 2.5 et 27 heures aux comportements alimentaires afin de combler leurs besoins, en fonction des proportions et des espèces consommées. Ce temps nécessaire croît considérablement avec une augmentation de la hauteur de végétation. En augmentant la hauteur de 35 cm, les individus passent alors entre 3 et 34 heures en recherche alimentaire. Or, en hiver, la durée de jour, qui correspond au temps disponible pour trouver de la nourriture est réduite, ajoutant une contrainte supplémentaire aux organismes. Il semble donc, à la vue de ces résultats, que la consommation en graines seule ne puisse permettre aux individus de combler leurs besoins journaliers. Des études complémentaires, notamment sur la consommation de matière fraîche telles que les feuilles de colza ou de betteraves semblent nécessaires afin de définir avec précision les besoins de cette espèce. En effet, constituant le principal apport en eau chez l'alouette des champs, ces aliments semblent être largement consommés (Donald et al. 2001), notamment en période de neige.

Tableau 2. Estimation du temps nécessaire aux alouettes pour combler leurs besoins énergétiques journaliers (en masse) sur la base des trois espèces de plantes adventices les plus abondamment retrouvées dans les gésiers. Les budgets temps aux différentes hauteurs (0 et 35 cm) ont été estimés d'après les résultats présentés au chapitre III.

| Espèces consommées | Masse graine (mg) | Nombre de graines nécessaires | Budget temps (hauteur 0 cm) | Budget temps (hauteur 35 cm) |
|-----------------------------|-------------------|-------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|
| <i>Chenopodium album</i> | 0.6 | 10000 | 27 heures | 34 heures |
| <i>Fallopia convolvulus</i> | 6.9 | 900 | 2.5 heures | 3 heures |
| <i>Polygonum aviculare</i> | 1.3 | 4800 | 12 heures | 16 heures |

La densité en ressource et la structure de la végétation influencent donc fortement les décisions des alouettes des champs en période hivernale. A ce titre, les cultures basses et riches en graines telles que les chaumes de céréales seraient adéquates aux alouettes des champs. Or, alors même que de nombreuses études ont démontré que les chaumes hébergent de fortes densités d'alouettes des champs en hiver ce type de couvert est amené à disparaître. Une récente disposition du 4^e programme d'action au titre de la Directive Cadre sur l'eau (91/676/CEE) impose en effet la substitution des chaumes par une culture intermédiaire destinée à piéger les nitrates (CIPAN). En 2012, dans le département des Deux-Sèvres en région Poitou-Charentes par exemple, la totalité des chaumes doivent être remplacés par une culture intermédiaire au plus tard le 15 septembre. Bien que très diversifiées (tournesol, phacélie, féverole, moutarde...) les espèces végétales utilisées pour la mise en place de CIPAN connaissent des croissances rapides, avec des hauteurs de végétations comprises entre 40 et 80 cm, et seront largement évitées par les alouettes des champs. De plus, cette disparition des chaumes de céréales dès la fin de l'été pourrait avoir un impact sur les populations reproductrices. En effet, l'implantation des cultures intermédiaires durant les mois d'août et septembre peut être néfaste pour la constitution de réserves lipidiques en préparation de la migration post-nuptiale.

Au niveau du patch alimentaire, les résultats obtenus ici sur l'allocation du temps et la consommation en graines révèlent l'importance de variables intrinsèques comme le sexe des individus ou extrinsèques comme la hauteur de végétation sur la réponse fonctionnelle des organismes. Des effets négatifs de la végétation sur la réponse fonctionnelle ont été décrits chez le pinson des arbres, par Baker et al. (2009) qui se sont intéressés à la densité de chaumes et non à leur hauteur. Néanmoins, les deux variables mesurées (hauteur dans notre étude et densité par Baker et al. 2009) n'impliquent pas les mêmes mécanismes. La densité de végétation influence négativement la consommation en diminuant la distance de repérage des graines, et donc par extension l'accessibilité à la ressource (Baker et al. 2009), alors que, d'après nos résultats, la hauteur de végétation influence le compromis alimentation/vigilance en augmentant le temps alloué à la vigilance anti-prédatrice sans influencer la détectabilité des graines. De plus, au niveau de l'exploitation d'un patch alimentaire, notre expérimentation a permis de mettre en évidence des différences dans la réponse fonctionnelle entre les mâles et les femelles qui ont montré des sensibilités différentes au risque de prédation. Lorsque la densité en ressource est élevée et que le risque de prédation est important, les coûts associés à la prédation semblent être supérieurs chez les mâles. Contrairement aux femelles, les mâles sont plus vigilants et cherchent à limiter les coûts de la prédation en quittant le patch risqué. Sous les mêmes conditions, les femelles adoptent un comportement différent et exploitent le patch, se traduisant par un gain énergétique supérieur. Les mâles optimisent leurs comportements de vigilance afin de maximiser leur survie à court terme, alors que les femelles optimisent leur alimentation, favorisant ainsi la survie à plus long terme par la constitution de réserves pouvant être allouées à la migration ou à la

future reproduction par exemple. Ces résultats originaux mettent en évidence d'importantes différences dans les stratégies entre sexes dans le compromis alimentation/prédation.

La prise en compte des variables environnementales et individuelles est obligatoire pour l'étude de la réponse fonctionnelle des organismes et une généralisation de cette réponse apparaît difficile. L'espèce considérée, le sexe des individus mais également des variations fines dans la structure de la végétation sont autant de paramètres influençant cette réponse. L'étude d'effets en interaction impliquant notamment le sexe, la structure de la végétation ou encore le nombre d'individus représente des perspectives de recherche inévitables pour une meilleure compréhension de la réponse des granivores spécialistes des milieux cultivés.

IV. De la physiologie à la distribution : ségrégation sexuelle et réponse au froid

Dans un deuxième temps, des différences de stratégies entre sexes ont également pu être mise en évidence dans la gestion des réserves face aux faibles températures rencontrées sur les zones d'hivernages. Ces différences d'ordre physiologique sont à la base de phénomènes de migration différentielle et de ségrégation spatiale en hiver. Les femelles ont montré une sensibilité plus importante aux températures ambiantes basses et utilisent l'hypothermie pour diminuer les coûts énergétiques liés à la thermorégulation. Moins tolérante au froid, les femelles fréquentent alors les zones d'hivernage situées plus au sud de la France. Considérant que mâles et femelles se reproduisent sous les mêmes latitudes, les femelles semblent effectuer des trajets migratoires plus longs en migrant plus au Sud. Or, plusieurs coûts associés à la migration (dépenses énergétiques pour le vol, taux de mortalité plus élevé, exposition à des phénomènes climatiques extrêmes) rendent ce comportement coûteux. Chez les oiseaux migrateurs, la théorie des traits d'histoire de vie prédit que les coûts potentiels de la migration à longue distance sur la survie doivent être équilibrés par des bénéfices en termes de maximisation de valeur sélective. Les bénéfices associés à un hivernage sous des latitudes plus clémentes en hiver semblent donc être supérieurs aux coûts engendrés par une migration à plus longue distance. Néanmoins, des résultats récemment obtenus par McKinnon et al. (2010) suggèrent un risque de prédation moins élevé sous les hautes latitudes. Suivant cette idée, les zones d'hivernage fréquentées par les mâles seraient moins risquées que celles fréquentées par les femelles. Ces différences de niveau de risque de prédation pourraient ainsi expliquer les différences de stratégies d'acquisition de ressource observées au niveau du patch alimentaire.

Durant le printemps, de précédentes études ont mis en évidence un sex ratio adulte biaisé en faveur des mâles sur les zones de reproduction (Schlöpfer 1993; Daunicht 1998). Ce constat peut être la conséquence d'une plus forte mortalité hivernale des femelles (Schlöpfer 1993). Les

différences observées dans les zones d'hivernage de l'alouette des champs en fonction du sexe engendrent des coûts de migration différents en lien avec les distances parcourues. Dans ce cas, les bénéfices associés au stationnement hivernal sous des conditions climatiques moins contraignantes thermiquement seraient contrebalancés par des trajets migratoires plus longs avec des conséquences sur la mortalité hivernale des femelles. Afin de mieux comprendre les liens potentiels existant entre aires d'hivernage, distance de migration et mortalité hivernale, l'obtention de données concernant les conditions d'hivernages des femelles semblent nécessaires. En effet, d'après nos résultats, bien que le pourcentage de mâles soit proche de 100% dans le Nord du pays, un effet aussi marqué n'a pas été mis en évidence vers les femelles dans le Sud de la France. Une perspective de ce travail serait par conséquent de réaliser un échantillonnage des populations hivernantes en Espagne.

Références bibliographiques

- Aebischer NJ, Robertson PA & Kenward RE (1993) Compositional analysis of habitat use from animal radiotracking data. *Ecology*, 74: 1313-1325
- Alerstam T & Hedenström A (1998) The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology*, 29: 343-369
- Alerstam T, Hedenström A & Åkesson S (2003) Longdistance migration: Evolution and determinants. *Oikos*, 103: 247-260
- Amita H, Kawamori A & Matsushima T (2009) Social influences of competition on impulsive choices in domestic chicks. *Biology Letters*, 6: 183-186
- Ardia DR (2002) Energetic consequences of sex-related habitat segregation in wintering American kestrels (*Falco sparverius*). *Canadian Journal of Zoology*, 80: 516-523
- Arenz CL & Leger CW (1997) Artificial visual obstruction, antipredator vigilance, and predator detection in the thirteen-lined ground squirrel (*Spermophilus tridecemlineatus*). *Behaviour*, 134: 1101-1114
- Ashton KG (2002) Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology*, 80: 708-716
- Ashton KG & Feldman CR (2003) Bergmann's rule in nonavian reptiles: Turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57: 1151-1163
- Ashton KG, Tracy MC & de Queiroz A (2000) Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist*, 156: 390-415
- Baker DJ, Stillman RA & Bullock JM (2009) The effect of habitat complexity on functional response of a seed-eating passerine. *Ibis*, 151: 547-558
- Baker DJ, Stillman RA, Smith BM, Bullock JM & Norris KJ (2010) Vigilance and the functional response of granivorous foragers. *Functional Ecology*, 24: 1281-1290
- Baker DJ, Stillman RA, Smart SL, Bullock JM & Norris KJ (2011) Are the costs of routine vigilance avoided by granivorous foragers? *Functional Ecology*, 25: 617-627
- Beauchamp G (1998) The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biology Reviews*, 73: 449-472
- Beauchamp G (2003) Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes*, 63: 141-145
- Beauchamp G (2009) How does food density influence vigilance in birds and mammals? *Animal Behaviour*, 78: 223-231
- Beauchamp G (2010) Relaxed predation risk reduces but does not eliminate sociality in birds. *Biology Letters*, 6: 472-474
- Bednekoff PA & Lima SL (1998) Re-examining safety in numbers: interactions between risk dilution and collective detection depend upon predator targeting behaviour. *Proceedings of the Royal Society B*, 265: 2021-2026

- Begon M, Harper JL & Townsend CR (1990) Ecology: individuals, populations and communities. Wiley-Blackwell, New-York. pp. 1068
- Begon M, Harper JL & Townsend CR (1996) Ecology, 3 edn, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK. pp. 1068
- Belk MC & Houston DD (2002) Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *American Naturalist*, 160: 803-808
- Belthoff JR & Gauthreaux SA Jr (1991) Partial migration and differential winter distribution of house finches in the eastern United States. *Condor*, 93: 374-382
- Bennett PM & Owens IPF (2002) Evolutionary Ecology of Birds: Life History, Mating Systems and Extinction. Oxford University Press, Oxford. pp. 296
- Benton TG, Vickery JA & Wilson JD (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 182-188
- Berger J (1999) Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. *Proceedings of the Royal Society B*, 266: 2261-2267
- Bergmann C (1847) Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gott. Stud.*, 1: 595-708
- Berthold P (2001) Bird migration - a general survey, 2nd edn. Oxford University Press. pp. 272
- Blackburn TM, Gaston KJ & Loder N (1999) Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distribution*, 5: 165-174
- Blanchard P & Fritz H (2007) Induced or routine vigilance while foraging. *Oikos*, 116: 1603-1608
- Blanckenhorn WU & Demont M (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology*, 44: 413-424
- Boyles JG, Dunbar MB, Storm JJ & Brack VJ (2007) Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *Journal of Experimental Biology*, 210: 4345-4350
- Brickle NW, Harper DGC, Aebischer NJ & Cockayne SH (2000) Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology*, 37: 742-755
- Brown JS (1999) Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 49-71
- Buckingham DL (2001) Within-field habitat selection by wintering Skylark *Alauda arvensis* in southwest England. In: The Ecology and Conservation of Skylarks *Alauda arvensis* (Eds. Donald PF & Vickery JA), 149-158. RSPB, Sandy.
- Buckingham DL, Evans AD, Morris AJ, Orsman CJ & Yaxley R (1999) Use of set-aside land in winter by declining farmland bird species in the UK. *Bird Study*, 46:157-169
- Burger J & Gochfeld M (1994) Vigilance in African mammals: differences among mothers, other females and males. *Behaviour*, 131: 153-164

- Burger J, Safina C & Gochfeld M (2000) Factors affecting vigilance in springbok: importance of vegetative cover, location in herd, and herd size. *Acta Ethologica*, 2: 97-104
- Butler SJ & Gillings S (2004) Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds. *Ibis*, 146: 123-130
- Butler SJ, Whittingham MJ, Quinn JL & Cresswell W (2005) Quantifying the interaction between food density and habitat structure in determining patch selection. *Animal Behaviour*, 69: 337-343
- Campbell LH, Avery MI, Donald PF, Evans AD, Green RE & Wilson JD (1997) A review of the indirect effects of pesticides on birds. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.
- Canale CI & Henry PY (2011) Energetic costs of the immune response and torpor use in a primate. *Functional Ecology*, 25: 557-565
- Caro TM (2005) *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 592
- Carpenter FL & Hixon MA (1988) A new function for torpor: fat conservation in a wild migrant hummingbird. *Condor*, 90: 373-378
- Catry P, Lecoq M, Araujo A, Conway G, Felgueiras M, King JMB, Rumsey S, Salima H, Tenreiro P (2005) Differential migration of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P. ibericus* in Europe and Africa. *Journal of Avian Biology*, 36: 184-190
- Caughley G & Sinclair ARE (1994) *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Scientific, Boston, MA.
- Chamberlain DE, & Crick HQP (1999) Population declines and reproductive performance of Skylarks *Alauda arvensis* in different regions and habitats of the United Kingdom. *Ibis*, 141: 38-51
- Chamberlain DE, Wilson AM, Browne SJ & Vickery JA (1999) Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *Journal of Applied Ecology*, 36: 856-870
- Chamberlain DE, Fuller RJ, Bunce RGH, Duckworth JC & Shrubbs 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: 771-778
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129-136
- Chevallier D, Handrich Y, Georges J-Y, Baillon F, Brossault P, Aurouet A, Le Maho Y & Massemin S (2010) Influence of weather conditions on the flight of migrating black storks. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 2755-2764
- Childress MJ & Lung MA (2003) Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour*, 66: 389-398
- Clarke JH, Jones NE, Hill DA & Tucker GM (1997) The management of set-aside within a farm and its impact on birds. The 1997 Brighton Crop Protection Conference – Weeds, Vol. 3 (ed. Kirkwood RC): 1179-1184. British Crop Protection Council, Brighton, UK.

- Coolen I, Giraldeau LA & Lavoie M (2001) Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground-feeding bird. *Animal behaviour*, 61: 895-903
- Cooper CE & Geiser F (2008) The “minimal boundary curve for endothermy” as a predictor of heterothermy in mammals and birds: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 178: 1-8
- Cooper SJ & Gessaman JA (2005) Nocturnal hypothermia in seasonally acclimatized Mountain Chickadees and Juniper Titmice. *Condor*, 107: 151-155
- Cramp S (1980) *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 5. Oxford University Press, Oxford. pp. 722
- Creel S (2011) Toward a predictive theory of risk effects: hypotheses for prey attributes and compensatory mortality. *Ecology*, 92: 2190-2195
- Creel S & Christianson D (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 194-201
- Creel S & Creel NM (2002) *The African Wild Dog: Behavior, Ecology, and Conservation*. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp. 341
- Creel S, Christianson D, Liley S & Winnie J (2007) Effects of predation risk on reproductive physiology and demography in elk. *Science*, 315 : 960
- Cresswell W (1994) Flocking is an affective anti-predation strategy in redshank, *Tringa tetanus*. *Animal Behaviour*, 47: 433-442
- Cresswell W (2008) Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis*, 150: 3-17
- Cresswell W, Quinn JL, Whittingham MJ & Butler S (2003) Good foragers can also be good at detecting predators. *Proceedings of the Royal Society B*, 270: 1069-1076
- Cristol DA, Baker MB & Carbone C (1999) Differential migration revisited: latitudinal segregation by age and sex class. *Current Ornithology*, 15: 33-88
- Croxall JP, Davis RW & O’Connell MJ (1988) Diving patterns in relation to diet on Gentoo and Macaroni Penguins at South Georgia. *The Condor*, 90: 157-167
- Cuthill IC & Houston AI (1997) Managing time and energy. In: *Behavioural ecology* (eds. Krebs JR & Davies NB), 97-120, 4th edn. Oxford: Blackwell Scientific.
- Danchin E, Giraldeau LA & Cézilly FC (2005) *Ecologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod Press, Paris. pp. 637
- Danchin E, Giraldeau LA & Cézilly FC (2008) *Behavioural ecology*. Oxford University Press, Oxford. pp. 874
- Daunicht WD (1998) Zum Einfluss der Feinstruktur in der Vegetation auf die Habitatwahl, Habitatnutzung, Siedlungsdichte und Populationdynamic von Feldlerchen (*Alauda arvensis*) in grosparzelligem Ackerland. Unpublished PhD thesis, University of Bern.
- Dawson WR & O’Connor TP (1996). Energetic features of avian thermoregulatory responses. In: *Avian energetics* (ed. Carey C), 85-124. Chapman and Hall, New York

- Dawson WR & Whittow GC (2000) Regulation of body temperature. In: Avian physiology (Ed. Sturkie PD), 343-390. Academic Press, New York.
- Dawson WR, Carey C & Van't Hof T (1992) Metabolic aspects of shivering thermogenesis in passerines during winter. *Ornis Scandinavica*, 23: 381-387
- D'Elbée E & Bried J (1991) Alouette des champs *Alauda arvensis*. In : Atlas des oiseaux de France en hiver (Eds. Yeatman-Berthelot D & Jarry G), 356-357. Société Ornithologique de France, Paris
- De Roos AM, Persson L & McCauley E (2003) The influence of size-dependent life history traits on the structure and the dynamics of populations and communities. *Ecology Letters*, 6: 473-487
- Desrochers A, Hannon SJ & Nordin KE (1988) Winter survival and territory acquisition in a northern population of Black-capped Chickadees. *The Auk*, 105: 727-736
- Devereux CL, Whittingham MJ, Fernandez-Juricic E, Vickery JA & Krebs JR (2006) Predator detection and avoidance by starlings under differing scenarios of predation risk. *Behavioral Ecology*, 17: 303-309
- Dingle H & Drake VA (2007) What is migration? *Bioscience*, 57: 113-121
- Donald PF (1999) The ecology and conservation of Skylarks *Alauda arvensis* on lowland farmland. Unpublished Dphil Thesis, University of Oxford.
- Donald PF & Evans AD (1994) Habitat selection by Corn buntings *Miliaria calandra* in winter. *Bird Study*, 41: 199-210
- Donald PF, Green RE & Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B*, 268: 25-29
- Donald PE, Sanderson FJ, Burfield IJ & van Bommel FPJ (2006) Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116: 189-196
- Dukas R & Kamil AC (2000) The cost of limited attention in blue jays. *Behavioural Ecology*, 11: 502-506
- Ebensperger LA & Hurtado MJ (2005) On the relationship between herbaceous cover and vigilance activity of degus (*Octodon degus*). *Ethology*, 111: 593-608
- Ehrhardt N, Heldmaier G & Exner C (2005) Adaptive mechanisms during food restriction in *Acomys russatus*: the use of torpor for desert survival. *The Journal of Comparative Physiology B*, 175: 193-200
- Elgar MA (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 64: 13-33
- Emlen JM (1966) Role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, 100: 611-617
- Endler JA (1986) Natural selection in the wild. Princeton University Press, Princeton, N.J. pp. 354
- Eraud C & Boutin J-M (2002) Density and productivity of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in relation to crop type on agricultural lands in western France. *Bird Study*, 49: 287-296

- Evans AD & Smith KW (1994) Habitat selection of Cirl buntings *Emberiza circlus* wintering in Britain. *Bird Study*, 41: 81-87
- Fernandez-Juricic E & Beauchamp G (2008) An experimental analysis of spatial position effects on foraging and vigilance in brown-headed cowbirds flock. *Ethology*, 114: 105-114
- Fernandez-Juricic E, Siller S & Kacelnik A (2004) Flock density, social foraging and scanning: an experiment with starlings. *Behavioural Ecology*, 15: 371-379
- Fernandez-Juricic E, Smith R & Kacelnik A (2005) Increasing the costs of conspecific scanning in socially foraging starlings affects vigilance and foraging behavior. *Animal Behaviour*, 69: 73-81
- Fortin D, Boyce MS, Merrill EH & Fryxell JM (2004) Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos* 107: 172-180
- Fortin D, Fortin ME, Beyer HL, Duchesne T, Courant S & Dancose K (2009) Groupsize- mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology*, 90: 2480-2490
- Fretwell SD (1972) Populations in a seasonal environment. Princeton University Press, Princeton, NJ. pp. 224
- Frid A (1997) Vigilance by female Dall's sheep: interactions between predation risk factors. *Animal Behaviour*, 53: 799-808
- Frid A & Dill LM (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6:11
- Fuller RJ, Gregory RD, Gibbons DW, Marchant JH, Wilson JD, Baillie SR & Carter N (1995) Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation biology*, 9: 1425-1441
- Gauthreaux SA (1982) The ecology and evolution of avian migration systems. In: Avian Biology (Eds. Farner DS, King JR & Parkes KC), 93-168. Academic Press, New York
- Gauvin S & Giraldeau L-A (2004) Nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*) reduce their feeding rates in response to simulated competition. *Oecologia*, 139: 150-156
- Geiser F (1998) Evolution of daily torpor and hibernation in birds and mammals: Importance of body size. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, 25: 736-740
- Geiser F & Drury RL (2003) Radiant heat affects thermoregulation and energy expenditure during rewarming from torpor. *Journal of Comparative Biology B*, 173: 55-60
- Geiser F & Ruf T (1995) Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology*, 68: 935-966
- Gill JA, Sutherland WJ & Norris K (2001) Depletion models can predict shorebird distribution at different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society B*, 268: 369-376
- Gillings S, Newson SE, Noble DG & Vickery JA (2005) Winter availability of cereal stubbles attracts declining farmland birds and positively influences breeding population trends. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 733-739

- Giraldeau LA (2008) Solitary foraging strategies. In: Behavioural Ecology (Eds. Danchin E, Giraldeau LA & Cézilly F), 234-255. Oxford University Press, Oxford.
- Goss-Custard JD & West AD (1997) The concept of carrying capacity and shorebirds. In: Effects of habitat loss and change in waterbirds. (eds Goss-Custard JD, Rufino R & Luis A), 52-62. Wetlands International publication. The Stationery Office, London, UK.
- Gordon IJ & Lascano C (1993) Foraging strategies of ruminant livestock on intensively managed grasslands: potentials and constraints. *Proceedings of the 17th International Grassland Congress*, 681-690
- Green R (1978) Factors affecting the diet of farmland skylarks *Alauda arvensis*. *Journal of Animal Ecology*, 47: 913-928
- Green RE, Tyler GA, Stowe TJ & Newton AV (1997) A simulation model of the effect of mowing of agricultural grassland on the breeding success of the corncrake (*Crex crex*). *Journal of Zoology*, 243: 81-115
- 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, Martin GR & Fritz H (2002) Feeding methods, visual fields and vigilance in dabbling ducks (Anatidae). *Functional Ecology*, 16: 522-529
- 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. *Behavioral Ecology*, 14: 724-729
- Guillemain M, Hearn R, King R, Gauthier-Clerc M, Simon G & Caizergues A (2009) Differential migration of the sexes cannot be explained by the body size hypothesis in Teal. *Journal of Ornithology*, 150: 685-689
- Guillon M (2012) De la physiologie à la répartition : adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glacière. Thèse de doctorat, université de Poitiers.
- Gutman R, Choshniak I & Kronfeld-Schor N (2006) Defending body mass during food restriction in *Acomys russatus*: a desert rodent that does not store food. *American Journal of Physiology*, 290: 881-891
- Guyomarc'h JC & Guillet S (1996) La migration postnuptiale chez l'alouette des champs *Alauda arvensis* en captivité. Université Rennes 1
- Hargues R, Girardot P, Ibanez F, Mourguirt P & Recarte J (2007) Migration of the skylark *Alauda arvensis* along the southern French atlantic coast. *Wildlife Biology in Practice*, 3: 93-104
- Heckenbenner B & Pontbriand S (2011) CIPAN: Quand l'outil réglementaire deviant un atout agronomique et faunistique. In : Faune sauvage (Ed. Poly J-P), 11-19. ONCFS.
- Hegemann A, Van der Jeugd HP, de Graaf M, Oostebriink LL & Tieleman BI (2010) Are Dutch skylarks partial migrants? Ring recovery data and radio-telemetry suggest local co-existence of contrasting migration strategies. *Ardea*, 98: 135-143
- Heithaus MR & Dill LM (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, 83: 480-491

- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Dill LM, Fourqurean JW, Burkholder D, Thomson J & Bejder L (2007) State-dependent risk-taking by green sea turtles mediates top-down effects of tiger shark intimidation in a marine ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 76: 837-844
- Heldmaier G & Steinlechner S (1981) Seasonal control of energy requirements for thermoregulation in the djungarian hamster (*Phodopus sungorus*), living in natural photoperiod. *The Journal of Comparative Physiology B*, 142: 429-437
- Hémery G, Gorin R & Renault O (1992) Origines géographiques et périodes de migration des Alouettes des champs *Alauda arvensis* en France d'après les résultats du baguage. *Gibier Faune Sauvage*, 8: 229-241
- Henderson IG & Evans AD (2000) Responses of farmland birds to set-aside and its management. In: Ecology and conservation of lowland farmland birds (Eds. Aebischer NJ, Grice PV, Evans AD & Vickery JA), 69-76. BOU, Tring.
- Hohtola E, Hissar R, Pyornila A, Rintamaki H & Saarela S (1991) Nocturnal hypothermia in fasting Japanese quail. The effect of ambient temperature. *Physiology and Behaviour*, 43: 563-567
- Holling CS (1959) Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist*, 556 : 385-398
- Hulme PE (1998) Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1: 32-46
- Humphries MM, Thomas DW & Speakman JR (2002) Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, 418: 313-316
- Hutchings JA (2004) The cod that got away. *Nature*, 428: 899-900
- Illius AW & Fitzgibbon C (1994) Costs of vigilance in foraging ungulates. *Animal Behaviour*, 47: 481-484
- 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
- Inglis IR, Isaacson AJ, Smith GC, Haynes PJ & Thearle RJP (1997) The effect on the woodpigeon (*Columba palumbus*) of the introduction of oilseed rape into Britain. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 61: 113-121
- Jackson DM, Trayhurn P & Speakman JR (2001) Associations between energetics and over-winter survival in the short-tailed field vole *Microtus agrestis*. *Journal of Animal Ecology*, 70: 633-640
- Jenkins KD & Cristol DA (2002) Evidence of differential migration by sex in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *The Auk*, 119: 539-543
- Jeschke JM, Kopp M & Tollrian R (2002) Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs*, 72: 95-112
- Johnson CA, Giraldeau L-A & Grant JWA (2001) The effect of handling time on interference among house sparrows foraging at different seed densities. *Behaviour*, 138: 597-614

- Jones KA, Krebs JR & Whittingham MJ (2006) Interaction between seed crypsis and habitat structure influence patch choice in a granivorous bird, the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Journal of Avian Biology*, 37: 413-418
- Katti M & Price TD (2003) Latitudinal trends in body size among over-wintering leaf warblers (genus *Phylloscopus*). *Ecography*, 26: 69-79
- Ketterson ED & Nolan V Jr (1976) Geographic variation and its climatic correlates in sex-ratio of eastern wintering dark-eyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). *Ecology*, 57: 679-693
- Kirsch R, Ouarour A & Pevet P (1991) Daily torpor in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*): photoperiodic regulation, characteristics and circadian organization. *Journal of Comparative Physiology A*, 168: 121-128
- Klassen 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
- Kokko H, Gunnarsson G, Morell LJ & Gill JA (2006) Why do female migratory birds arrive later than males? *Journal of Animal Ecology*, 75: 1293-1303
- Komar O, O'Shea BJ, Peterson AT & Navarro-Sigüenza AG (2005) Evidence of latitudinal sexual segregation among migratory birds wintering in Mexico. *The Auk*, 122: 938-948
- Körtner G, Song X & Geiser F (1998) Rhythmicity of torpor in a marsupial hibernator, the mountain pygmy-possum (*Burramys parvus*), under natural and laboratory conditions. *Journal of Comparative Physiology B*, 168: 631-638
- Körtner G, Rojas AD & Geiser F (2010) Thermal biology, torpor use and activity patterns of a small diurnal marsupial from a tropical desert: sexual differences. *Journal of Comparative Physiology B*, 180: 869-876
- Krause J & Ruxton GD (2002) *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford. pp. 228
- Krüger O & Lindström J (2001) Habitat heterogeneity affects population growth in goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Animal Ecology*, 70: 173-181
- Larkin JE & Heller HC (1999) Sleep after arousal from hibernation is not homeostatically regulated. *American Journal of Physiology*, 276: 522-529
- Laurila M & Hohtola E (2005) The effect of ambient temperature and simulated predation risk on fasting-induced nocturnal hypothermia in pigeons in outdoor conditions. *Journal of Thermal Biology*, 30: 392-399
- Lea AJ & Blumstein DT (2011) Age and sex influence marmot antipredator behavior during periods of heightened risk. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 65:1525-1533
- Lee PC (1994) Social structure and evolution. In: *Behaviour and Evolution* (Eds. Slater PJB and Halliday TR), 266-303. Cambridge university press, Cambridge.
- Li C, Jiang Z, Li Z, Fang H, Li C & Beauchamp G (2012) Effects of reproductive status, social rank, sex and group size on vigilance patterns in Przewalski's gazelle. *PlosONE*, 7: e32607

- Lima SL (1987) Vigilance while feeding and its relation to the risk of predation. *Journal of Theoretical Biology* 124: 303-316
- Lima SL (1990) The influence of models on the interpretation of vigilance. In : Interpretation and Explanation in the study of Animal Behaviour. Explanation, Evolution and Adaptation (Eds. By Bekoff M & Jamieson D), 246-267. Boulder, Colorado : Westview Press.
- Lima SL (1998) Non-lethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*, 48: 25-34
- Lima SL & Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation. A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640
- Lima SL & Bednekoff PA (1999) Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, 58: 537-543
- Lima SL, Zollner PA & Bednekoff PA (1999) Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 46: 110-116
- Lind J and Cresswell W (2005) Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, 16: 945-956
- Magnhagen C (1991) Predation risk as a cost of reproduction. *Trends Ecol Evol*, 6: 183-186
- MacArthur RH & Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603-609
- MacArthur RH & Levins R (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species: On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 101: 377-385
- Martin GR & Katzir G (1999) Visual fields in short-toed eagles, *Circaetus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds. *Brain. Behaviour and Evolution*, 53: 55-66
- Martin LB, Weil ZM & Nelson RJ (2008) Fever and sickness behaviour vary among congeneric rodents. *Functional Ecology*, 22: 68-77
- Martinez C (1994) Habitat selection by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in cultivated areas of Central Spain. *Biological Conservation*, 67: 125-128
- McGowan KJ & Woolfenden GE (1989) A sentinel system in the Florida Scrub Jay. *Animal Behaviour*, 37: 1000-1006
- McKechnie AE & Lovegrove BG (2002) Avian facultative hypothermic response: a review. *Condor*, 104: 705-724
- McKechnie AE & Lovegrove BG (2003) Facultative hypothermic responses in an Afrotropical arid-zone passerine, the red-headed finch (*Amadina erythrocephala*). *Journal of Comparative Physiology B*, 173: 339-346
- McKinnon L, Smith PA, Nol E, Martin JL, Doyle FI, Abraham KF, Gilchrist HG, Morrison RIG & Bêty J (2010) Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science*, 327: 326-327
- McNab BK (2002) *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, NY. pp.608

- Metcalfe NB (1984) The effect of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Animal Behaviour*, 32: 981-985
- Moorcroft D, Whittingham MJ, Bradbury RB & Wilson JD (2002) The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *Journal of Applied Ecology*, 39: 535-547
- Myers JP (1981) A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. *Canadian Journal of Zoology*, 59: 1527-1534
- Newton I (1998) Population Limitation in Birds. Academic Press, New York. pp. 597
- Newton I (2004) The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation action. *Ibis*, 146: 579-600
- Nord A, Nilsson JF, Sandell MI & Nilsson JA (2009) Patterns and dynamics of rest-phase hypothermia in wild and captive blue tits during winter. *Journal of Comparative Biology B*, 179: 737-745
- Nord A, Nilsson JF & Nilsson JA (2011) Nocturnal body temperature in wintering blue tits is affected by roost-site temperature and body reserves. *Oecologia*, 167: 21-25
- Norrdahl K & Korpimäki E (1998) Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology*, 79: 226-232
- Ovadia O & Schmitz OJ (2002) Linking individuals with ecosystems: experimental identifying the relevant organizational scale for predicting trophic abundances. *PNAS*, 99: 12927-12931
- Packer C & Abrams P (1990) Should co-operative groups be more vigilant than selfish groups? *Journal of Theoretical Biology*, 142: 341-357
- Pain DJ & Pienkowski MW (1997) Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation. Academic Press, London, UK. pp. 436
- Pangle KL, Peacor SD & Johannsson OE (2007) Large nonlethal effects of an invasive invertebrate predator on zooplankton population growth rate. *Ecology*, 88: 402-412
- Pavey CR & Geiser F (2008) Basking and diurnal foraging in the dasyurid marsupial *Pseudantechinus macdonnellensis*. *Australian Journal of Zoology*, 56: 129-135
- Pays O & Jarman PJ (2008) Does sex affect both individual and collective vigilance in social mammalian herbivores: the case of the eastern grey kangaroo? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 757-767
- Perret M & Aujard F (2001) Daily hypothermia and torpor in a tropical primate: synchronization by 24-h light-dark cycle. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 281: 1925-1933
- Pianka ER (1976) Natural selection of optimal reproductive tactics. *American Zoologist*, 16: 775-784
- Potts GR (1986) The Partridge: Pesticides, Predation and Conservation. Collins, London. pp. 274
- Potts D (1997) Cereal farming, pesticides and grey partridges. In: Farming and birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its implications for bird conservation. (eds. Pain DJ & Pienkowski MW), 150-177. Academic Press, London.

- Pravosudov VV & Lucas JR (2000) The effect of social dominance on fattening and food-caching behavior in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour*, 60: 483-493
- Price JN, Wright BR, Gross CL & Whalley RDB (2010) Comparison of seedling emergence and seed extraction techniques for estimating the composition of soil seed banks. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 151-157
- Proffitt FM, Newton I, Wilson JD & Siriwardena GM (2004) Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula pileata* breeding ecology in lowland farmland and woodland: comparisons across time and habitat. *Ibis*, 146: 78-86
- Pulliam HR (1973) On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38: 419-422
- Pulliam HR, Pyke GH & Caraco T (1982) The scanning behaviour of juncos: a game-theoretical approach. *Journal of Theoretical Biology*, 95: 89-103
- Quenette P-Y (1990) Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. *Acta Oecologica*, 11: 801-818
- Reinertsen RE (1996) Physiological and ecological aspects of hypothermia. In: Avian energetics and nutritional ecology (Ed. Carey C), 125-157. Chapman and Hall, New York.
- Roberts G (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51: 1077-1086
- Robinson RA (2001) Feeding ecology of Skylarks *Alauda arvensis* in winter – a possible mechanism for population decline? In: The Ecology and Conservation of Skylarks *Alauda arvensis* (Eds. Donald PF & Vickery JA), 129-138. RSPB, Sandy.
- Robinson RA & Sutherland WJ (1999) The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography*, 22: 447-454
- Robinson RA & Sutherland WJ (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39: 157-176
- Roff D (1992) The Evolution of Live History: Theory and Analysis. New York, Chapman & Hall
- Roff D (2002) Life History Evolution : Sunderland : Sinauer Associates
- Root T (1988a) Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, 69: 330-339
- Root T (1988b) Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, 15: 489-505
- Roshier DA & Reid JRW (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, 26: 539-544
- Ruckstuhl KE & Neuhaus P (2005) Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes. Cambridge, UK: Cambridge University Press. pp. 500
- Ruf T, Klingenspor M, Preis H & Heldmaier G (1991) Daily torpor in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*): interactions with food intake, activity, and social behaviour. *Journal of Comparative Physiology B*, 160: 609-615

- Ruf T, Stieglitz A, Steinlechner S, Blank JL & Heldmaier G (1993) Cold exposure and food restriction facilitate physiological responses to short photoperiod in Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Journal of Experimental Zoology*, 267: 104-112
- Saab V (1999) Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: a hierarchical analysis. *Ecological Applications*, 9: 135-151
- Sansom A, Cresswell W, Minderman & Lind J (2008) Vigilance benefits and competition costs in groups: do individual redshanks gain an overall foraging benefit? *Animal Behaviour*, 75: 1869-1875
- Scebba S (2001) Biometrics and sex ratios of skylarks *Alauda arvensis* during migration in southern Italy. *Ringing and Migration*, 20: 364-370
- Schläpfer A (1993) Populationsökologie der feldlerche *Alauda arvensis* in der intensive genutzten Agrarlandschaft. *Der ornithologische Beobachter*, 84: 309-371
- Schleucher E (2004) Torpor in birds: taxonomy, energetics, and ecology. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77: 942-949
- Schleucher E & Prinzinger R (2006) Heterothermia and torpor in birds: highly specialized physiological ability or just deep “nocturnal hypothermia”? The limitations of terminology. *Acta Zoologica Sinica*, 52: 393-396
- Schluter D & Repasky RR (1991) Worldwide limitation of finch densities by food and other factors. *Ecology*, 72: 1763-1774
- Schmidt-Nielsen K (1997) *Animal physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 614
- Sih RM (1993) Effects of ecological interactions on foraging diet : competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. In: *Diet selection: An interdisciplinary approach to foraging behaviour* (ed. Hughes RN), 182-211. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Siriwardena GM, Baillie SR & Wilson JD (1998) Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird study*, 45: 276-292
- Siriwardena GM, Baillie SR & Wilson JD (1999) Temporal variation in the annual survival rates of six granivorous birds with contrasting population trends. *Ibis*, 141: 621-636
- Siriwardena GM, Calbrade NA & Vickery JA (2008) Farmland birds and late winter food: does seed supply fail to meet demand? *Ibis*, 150: 585-595
- Smart SM, Stillman RA & Norris KJ (2008) Measuring the functional responses of farmland birds: an example of a declining seed-feeding bunting. *Journal of Animal Ecology*, 77: 687-695
- Song X, Kortner G & Geiser F (1998) Temperature selection and use of torpor by the marsupial *Sminthopsis macroura*. *Physiology & Behaviour*, 64: 675-682
- Stearns SC (1989) Trade-offs in live-history evolution. *Functional Ecology*, 3: 259-268
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford. pp. 262
- Steenbeek R, Piek RC, van Buul B & van Hooff ARAM (1999) Vigilance in wild Thomas’s langurs (*Presbytis thomasi*): the importance of infanticide risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 137-150

- Stephens DW & Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, New Jersey. pp. 262
- Stephens PA, Freckleton RP, Watkinson AR & Sutherland WJ (2003). Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *Journal of Applied Ecology*, 40: 970-983
- Stillman RA, Goss-Custard J & Caldow RWG (1997) Modelling interference from basic foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 66: 692-703
- Sutherland WJ (1996) From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press, Oxford. pp. 224
- Sutherland WJ & Anderson CW (1993) Predicting the distribution of individuals and the consequences of habitat loss: The role of prey depletion. *Journal of Theoretical Biology*, 160: 223-230
- Tamisier A & Dehorter O (1999) Camargue, canards et foulques : fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. Centre Ornithologique du Gard, Nîmes. pp. 369
- Templeton JJ & Giraldeau LA (1996) Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 105-114
- 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. *Functional Ecology*, 10: 144-151
- ter Heerdt GNJ, Schutter A & Bakker JP (1999) The effect of water supply on seed bank analysis using the seedling emergence method. *Functional Ecology*, 13: 428-430
- Terrill SB & Abele KP (1988) Bird migration terminology. *The Auk*, 105: 205-208
- Thomsen S, Wratten SD & Frampton CM (2001) Skylark *Alauda arvensis* winter densities and habitat associations in Canterbury, New Zealand. In: The ecology and conservation of skylark *Alauda arvensis* (Eds. Donald PF & Vickery JA), 139-148. RSPB, Sandy.
- Toien O, Blake J, Edgar DM, Grahn DA, Heller HC & Barnes BM (2011) Hibernation in black bears: independence of metabolic suppression from body temperature. *Science*, 331: 906-909
- Treves A (2000) Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour*, 60: 711-722
- Triplet P (1994) Stratégie alimentaire de l'huitrier-pie (*Haematopus ostralegus*) en Baie de Somme. *Gibier faune sauvage*, 11: 235-248
- Triplet P, Stillman RA & Goss-Custard JD (1999) Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology*. 68: 254-265
- Tucker GM (1992) Effects of agricultural practices on field use by invertebrates-feeding birds in winter. *Journal of Applied Ecology*, 29: 779-790
- Valone TJ (1993) Patch information and estimation: a cost of group foraging. *Oikos*, 68: 258-266
- van Buskirk J & McCollum SA (1999) Plasticity and selection explain variation in tadpole phenotype between ponds with different predator composition. *Oikos*, 85: 31-39

- van Gils JA & Piersma T (2004) Digestively constrained predators evade the cost of interference competition *Journal of Animal Ecology*, 73: 386–398
- Vásquez RA & Kacelnik A (2000) Foraging rate versus sociality in the starling *Sturnus vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 157-164
- Verdolin JL (2006) Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 457-464
- Vickery JA & Buckingham DL (2001) The value of set-aside for Skylarks *Alauda arvensis* in Britain. In: The ecology and conservation of skylark *Alauda arvensis* (Eds. Donald PF & Vickery JA), 161-175. RSPB, Sandy.
- Wakeham-Dawson A & Aebischer NJ (1998) Factors determining winter densities of birds on Environmentally Sensitive Area arable reversion grassland in southern England, with special reference to Skylarks *Alauda arvensis*. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 70: 189-201
- Wang LCH & Lee TF (1996) Torpor and hibernation in mammals: metabolic, physiological, and biochemical adaptations. In: Handbook of physiology: Environmental physiology (ed. Fregley MJ & Blatteis CM), 507-532. New York: Oxford University Press.
- Watkinson AR, Freckleton RP, Robinson RA & Sutherland WJ (2000) Predicting biodiversity responses to GM-herbicide-tolerant crops. *Science*, 289: 1554-1556
- Whitehead SC, Wright J & Cotton PA (1995) Winter field use by the European starling *Sturnus vulgaris*, habitat preferences and the availability of prey. *Journal of Avian Biology*. 26: 193-202
- Whittingham MJ & Markland HM (2002) The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. *Oecologia*, 130: 637-644
- Whittingham MJ, Butler SJ, Quinn JL & Cresswell W (2004) The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: implications for the conservation of granivorous passerines. *Oikos*, 106: 377-385
- Whittingham MJ, Devereux CL, Evans AD & Bradbury RB (2006) Altering perceived predation risk and food availability: management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. *Journal of Applied Ecology*, 43: 640-650
- Wiersma P & Piersma T (1994) Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. *Condor*, 96: 257-279
- Wiersma P, Muñoz-García A, Walker A & Williams JB (2007) Tropical birds have a slow pace of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 9340-9345
- Wilson DS (1975) Sociobiology, the modern synthesis. Harvard university press, Cambridge. pp. 720
- Wilson JD, Taylor R & Muirhead LB (1996) Field use by farmland birds in winter: an analysis of field type preferences using resampling methods. *Bird Study*, 43: 320-332
- Wilson JD, Evans J, Browne SJ & King JR (1997) Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology*, 34: 1462-1478

- Wilson JD, Morris AJ, Arroyo BE, Clark SC & Bradbury RB (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 75: 13-30
- Witter MS & Cuthill IC (1993) The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 340: 73-92
- Wojciechowski MS & Pinshow B (2009) Heterothermy in small, migrating passerine birds during stopover: use of hypothermia at rest accelerates fuel accumulation. *The Journal of Experimental Biology*, 212: 3068-3075
- Wolfenden IH & Peach WJ (2001) Temporal changes in the survival rates of Skylarks *Alauda arvensis* breeding in duneland in northwest England. In: *The Ecology and Conservation of Skylarks Alauda arvensis* (Eds. Donald PF & Vickery JA), 79-89. RSPB, Sandy.
- Wretenberg J, Pärt T & Berg A (2010) Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-use changes and landscape structure. *Biological Conservation*, 143: 375-381
- Zéra AJ & Harshman LG (2001) The physiology of life history trade-offs in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 95-126
- Zuckerberg B, Bonter DN, Hochachka WM, Koenig WD, DeGaetano AT & Dickinson JL (2011) Climatic constraints on wintering bird distribution are modified by urbanisation and weather. *Journal of Animal Ecology*, 80: 403-413

Annexes

ANNEXE I

Seed depletion and landscape structure affect aggregative response of wintering granivorous birds

Powolny Thibaut, Eraud Cyril, LeRest Kévin, Gerbaud Willy, Huot Rémi
and Bretagnolle Vincent

Animals face a multiple of interacting factors when choosing suitable foraging patches but food abundance is an important determinant in habitat and patch selection. Long term farmland bird population declines are commonly accepted, particularly in Western Europe, where agricultural practices have undergone significant changes. In order to infer the causes of historical declines in bird populations and predict future changes, a better understanding of the relative influence of different habitat variables on habitat selection is necessary. The seedbank in arable farmland represents an important foraging resource for birds, particularly on wintering areas where alternative foraging opportunities may be scarce. Granivorous birds exhibit an aggregative response to the abundance of an ephemeral resource and may depend on seasonally seed for fueling migration for survival. We used bird direct counts and seed densities estimations in French agricultural landscape to examine the importance of seed food resources for farmland birds in winter. Overall seed resources declined sharply over the winter and were relatively low in most arable fields in late winter. The results show different aggregative response according to the considered species. Skylark frequent significantly more fields of higher seeds densities at the end of winter when the resource is less plentiful. On the other hand, in the beginning of winter, when the resource is more abundant, several landscaped variables such as vegetation height or hedges negatively influence bird distributions.

Manuscript in preparation

INTRODUCTION

Understanding the distribution and the abundance of organisms represents a challenge for the development of effective conservation strategies (Caughley & Sinclair 1994), particularly for anticipating the consequences of environmental changes (Sutherland 1996). Since the 1970s, populations of many farmland birds suffered from rapid declines across Europe (Pain and Pienkowski 1997; Chamberlain et al. 2000; Donald et al. 2001), as a likely result of marked changes in agricultural practices resulting in wide habitat modifications (Robinson & Sutherland 2002; Benton et al. 2003). Among agricultural changes, the decrease of winter stubble fields that have been replaced by the general use of winter crops is suspected to have negatively impacted farmland wintering bird populations (Gillings et al. 2005). The reason is that decrease in winter stubble areas led to depauperated weed flora, and actually many weeds species of arable land are declining (Robinson & Sutherland 1999). A concomitant decline in the granivorous species overwintering survival rates suggested that winter food availability could be involved (Siriwardena et al. 1998) since its accessibility or abundance may have strongly decreased in farmland landscapes (Watkinson 2000; Siriwardena et al. 2008). The population sizes of seed-eating birds may thus have been limited, particularly in late winter when seeds are depleted over time (Robinson & Sutherland 1999; Moorcroft et al. 2002).

However, in addition to food abundance, other factors influence habitat use and bird distributions. The suitability of arable fields as foraging habitats for birds is also determined by vegetation cover (Moorcroft et al. 2002), crop type and landscape composition and heterogeneity (Benton et al. 2003; Wretenberg et al. 2010), and more generally, by agricultural practices (Chamberlain et al. 1999). It is not easy to distinguish the main sources that cause

selective patterns because many simultaneous factors are usually involved in habitat selection. For species that show a clear aggregative response to a certain resource type (based on the relationship between forager abundance and food density (Sutherland 1996)), the aggregative response can provide an indication of how habitat use will respond to changes in food availability. As discussed by Stephens et al. (2003), the study of aggregative responses is time-consuming and data are difficult to collect. Nevertheless, they represent one of the most straight-forward tools available to modellers for predicting the consequences of changing resource availability.

Wintering conditions have been shown to influence future reproduction and survival (Saino et al. 2004) and consequently, seed-eating bird habitat selection during winter has been the focus of several studies (e.g., Perkins et al. 2008; Fischer et al. 2011). Available examples of aggregative responses for farmland bird in the literature often focus on one single a crop type (Moorcroft et al. 2002 on stubble). Many bird species switch from insectivores diet in spring and chicks rearing to seeds in winter. However, for granivorous species, one of the characteristic of wintering period is in the not renewal of the food resource. Indeed, due to their annual biological cycle, the production of seeds by weeds is stopped in winter, preventing any renewal of the stock of seeds available to consumers (Hulme 1998). Thus, during winter, strong food depletion is likely to occur within agro-ecosystems, negatively impacting the survival of consumers (Siriwardena 1998; Robinson & Sutherland 1999; Moorcroft et al. 2002). As these species rely heavily on weed seeds for diet, particularly outside the breeding season (Moorcroft et al. 2002; Robinson & Sutherland 2002), the decline of this resource has had a profound affect of them. This depletion can be the product of several mechanisms such as seed predation by

consumers, but will also associate the decay of seeds or still the burying due to the agricultural practices returning this not usable resource. Passerines that fed seeds in winter form an important guild of farmland birds and many are of conservation concern (Gibbon et al. 2006). The decline of these birds has mostly been driven by changes in adult survival (Siriwardena et al. 1998; Peach et al. 1999; Siriwardena et al. 2000; Newton 2004). For highly mobile animals such as birds, landscape composition plays a central role in determining plant composition and adjacent habitats have a strong influence on the bird abundance and community composition (Berg et al. 2002). Just prior to shedding, ripe seeds are abundant but not necessarily available to all of the birds, illustrating an important difference between abundance and availability. The objective of the present study is thus to quantify the use of space by granivorous birds in relation to the spatial heterogeneity of the vegetation and the associated availability of seeds. We evaluate how the combined effects of food supply on five crop types, largely represented in French agricultural landscape, and habitats factors influence variation in field use as foraging habitat. We also focus on the aggregative response of two abundant granivorous, the skylark *Alauda arvensis* and the meadow pipit *Anthus pratensis*.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The study was carried out from December to March during the winter 2009-2010 on an intensively managed agricultural landscape (450 km²) located in central-western France (south of the *Département des Deux-Sèvres*, 46°15'N, 0°30'W), the "Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre", which contains over 18000 fields, mostly dedicated to cereal crop production. Fields were selected across the study site without prior knowledge of their bird populations,

and chosen to cover a wide variety of farming types (see below).

Winter Bird Counts

We paid a particular attention to foraging location by the two most abundant granivorous species: the skylark *Alauda arvensis* and the meadow pipit *Anthus pratensis*. Skylarks and meadow pipits are considered as granivorous species and feeds mainly on seeds though they may feed also on green material (Green 1978; Donald et al. 2001).

To test for seed depletion during winter, a selection of 60 fields consisting in 12 fields of five different crop types (winter cereal, wheat stubble, oilseed rape, alfalfa and grassland) were monitored between December 2009 and March 2010. During this period, all seed-eating species occurring on the fields were counted. Fields were visited weekly. Fields, which are rectangular in shape, were walked along a diagonal transect in order to flush the birds on the fields and estimate presence and abundance of all granivorous birds. Care was taken to avoid double counting through observation of movements of previously flushed individuals and we assume that the detectability of birds did not differ between crops. Birds were counted under clear, dry and calm days only. Birds flying over but not landing were not counting. All counts began 1 h after dawn and were completed at least 1 h before dusk to avoid biases caused by birds movements to leave or arrive at roosting sites. The order in which the observers visited fields was randomized in order to avoid any biases in diurnal variation within and between our survey periods.

Seed sampling and food depletion

Seed density in the upper layer of the soil was also estimated in those 60 fields. In each field, the sample consisted of 30 soil cores collected at regular distances along a randomly assigned diagonal transect. Since field size varied (from 0.48 to 10.79 ha), the distance between sampling points varied

accordingly, so that first and 30th samples were always at the two corners of the field (at a distance of 2 m from the border). Each individual cores measured 2 cm in diameter and 2 cm in depth to give a total volume of soil of 6.3 cm³. Samples were placed in polythene bags and stored at approximately 4°C to prevent germination. The “seedling emergence method” was used to estimate seed density (Ter Heerd et al. 1996, 1999). Within one month after sampling, the soil material was sieved (3 mm mesh width) to reduce the sample by removing plant fragments and stones. Each sample was spread out a plastic trays to a depth of about 2 cm on a steam-sterilised sand mix which provide adequate surface area for germination (Price et al. 2010). Afterward, trays were placed in a random arrangement in the greenhouse and kept moist under controlled conditions, with a diurnal cycle of 14h light with a temperature ranged from 15 to 35 °C. This light/temperature conditions are close to the optimum for germination for weed species. Trays were kept continually saturated by an irrigation system. In addition, as a control against contamination, 30 trays containing only the steam-sterilised sand mix were evenly distributed among the sample trays in the greenhouse. The number of emerged seedling was counted every three days for ten weeks until the germination rate approached zero. Every new emergence was removed from trays after being counted. After the ten weeks of germination, 40 samples were washed through sieves to control for the presence of non-germinated seeds potentially edible by birds.

Data analysis

A Zero Inflated Negative Binomial (ZINB) distribution was used for modelling bird counts since there was strong evidence of over-dispersion of data, which may thus bias the effects of variables (see Cox, 1983). ZINB model allows two types of over-dispersion to be considered: the first

one corresponds to the classical Negative Binomial over-dispersion parameter and the second one is the excess of zero (see respectively the Negative Binomial type I in Ismail & Jemal (2007) and the Zero Inflated Poisson: Lambert 1992 for details). The relevance of each type of over-dispersion was assessed by checking that the 95% confidence interval of each over-dispersion parameter did not include 0, corresponding to the null hypothesis of no over-dispersion.

During the modelling process, the field identity was considered as a random effect because the same field was visited weekly. Only 58 fields over the initial 60 were finally used in analysis because two fields were ploughed by farmer. Moreover the field area was used as offset, which allowed modeling the density of birds (numbers per hectare).

As aggregative response involves linking the density of birds with food density, an initial model was built explaining the counts of birds as a function of the density of seed. Then, our second step aim was to model interactions between seed density and several environmental factors in order to analyse variations in aggregative response across environmental factors. Three interaction terms, including crop type, vegetation-height and date were therefore explored in addition to single effects. Crop type and vegetation height have been already been shown to influence granivorous birds feeding ecology (Butler at al. 2005). Date was explored since seed depletion was expected, and its potential effects on aggregative response was an object of interest. Other variables which were further considered included the minimum temperature of the day, the surrounding landscape (as the proportion of different crops in a buffer of 500 m, as well as the quantity of hedgerow in the same buffer), in order to correct the observed bird counts by potential confounding variables. All variables considered in this study are listed in Table 1.

A forward model selection strategy based on the Akaike Information Criterion – *AIC* was used in order to identify most parsimonious models and thus avoiding the non detection of important effects due to an over-parameterization (the full model has in total 13 parameters, without the random effect). Residual spatial autocorrelation was visually checked on the selected models by plotting the variogram of residuals (see in appendix, Figure A1 for the skylark and Figure A2 for the meadow pipit).

All analyses were performed using the R software version 2.14.1 (R Development Core Team 2011, www.R-project.org) and the package *glmmADMB* (glmmadmb.r-forge.r-project.org) for ZINB models.

RESULTS

Although depletion patterns were similar across fields, average seed densities differed substantially between crop types (Fig. 1). The average seed density of grassland was close to 3000 seed/m² in December and dropped to 220 seed/m² in March, whereas seed density decreased from 430 to 100 seed/m² in winter cereals in the first and last survey periods respectively (Fig.1).

A total of 9127 birds were counted overall across all fields, over a total of 720 birds-count field visits. The average density of skylarks and meadow pipit overall (without considering crop type or date) were 4.02 and 0.92 individuals per ha, respectively. However, mean bird densities varied between the five crop type (Fig. 2) and time in the wintering season. Between December and March, both skylark and meadow pipit densities decreased over the wintering season (Table 2). Concerning skylark densities only, there were significant effects of field vegetation heights and presence of hedges, with bird density being lower with increasing vegetation height and with the presence of hedges in a buffer of 500 around the field.

Highest skylark average densities were found in alfalfa and oilseed rape, whereas densities were slightly lower in winter cereals (Fig. 2A). Concerning meadow pipit, higher densities were founded in permanent crops such as alfalfa and grassland, whereas winter cereals showed the lowest densities (Fig. 2B).

Our generalised linear model of farmland wintering bird numbers indicated that skylark and meadow pipit abundances were low and decreased in winter cereal fields. Conversely, birds were significant more likely to be found in grassland and alfalfa (Table 2). The analysis of skylark density revealed a significant interaction between seed density and date (Table 2; Fig. 3) with the number of skylark generally being higher when seeds were abundant in late winter. This indicated that skylarks, as a likely consequence of seed depletion, were more and more prone to select fields with high seed availability, which was corroborated by their positive numerical response late in winter season. Concerning meadow pipit, significant interactions between seed density and crop type were observed, positive for oilseed rape and negative for alfalfa.

DISCUSSION

We investigated aggregative response of seed-eating birds during winter, according to crop type, season (i.e., depletion) and seed availability. By quantifying food abundance (which is rarely achieved), field characteristics and landscape variables, our analyses provides strong support that farmland seed-eating birds are sensitive to seed abundance, but their sensitivity depend on crop type and season. In addition, foraging behaviour and habitat selection differ between species, as may be expected given their diet specialisation degree and ecological characteristics.

During winter, the total number of weed seeds declined substantially. A similar decline in weed seed abundance was found by Robinson & Sutherland (1999) and

Moorcroft et al. (2002) in conventionally farmed cereal stubbles or by Holland et al. (2008) in various crop types. Our results however indicated that depletion in weed seeds abundance between December and March is very sharp. In addition, we detected large variations in seed availability among crops, with higher levels of abundance in permanent crops compared to winter cereals cover. In December, grassland, wheat stubble and alfalfa contain the highest densities of seeds, while this difference between permanent, wheat stubble and other crop types tended to vanish in late winter. Seed depletion was also greatest on permanent fields compared to other crop types, possibly as a result of greater predation rate by granivorous birds, potential seed germination or rotting of seeds. Actually, the effects of other seed predators (insects or mammals) are supposed to be negligible during winter (Robinson 1997), high densities of seed-eating birds might increase depletion. Usually, seed resources in winter fields are considered as non-renewable, as most plants only set seed prior to the onset of winter (Grime et al. 1989). In the absence of cover-crop or ploughing exposing a previously concealed seed bank (Albrecht & Forster 1996), depletion of seeds must occur. This seasonal variation in weed seeds abundance, as we show, affects skylark aggregative response. During the first weeks of winter, skylarks displayed an unexpected negative relationship with seed abundance (i.e., negative numerical response). However, eventually with the season progressing, this relationship became positive, especially at the end of winter. In summary, the skylark aggregative response is negative when the resource is plentiful, then positive once seeds become limiting. This negative relation, in the beginning of winter could be explained by several phenomena. First, the high quantities of seeds would allow the birds to find their food independently of crop types, suggesting no specific crop

selection. Secondly, during these periods of relative abundance, birds would privilege the quality of seeds to their quantities by being more selective. In that case, the fields containing a more important diversity and not a higher quantity would be privileged. Finally, by decreasing the number of individuals on fields would allow to decrease the inter-specific competition.

Contrary to skylark, meadow pipits showed no variation in their aggregative response during winter. However, this species is significantly influenced by the interaction between seed densities and crop types. The interacting terms between seed densities and alfalfa was negative, whereas that with oilseed rape was positive. Concerning alfalfa, when seed availability is low, habitat structure and seed density are both important for understanding variation in bird density. However, when seed density is high, bird densities do not correspondingly increase and are perhaps limited by other factors, such as interference competition or predation risk (Sutherland 1983). In addition, while skylarks were significantly associated more frequently with alfalfa and oilseed rape, meadow pipit showed significant preference for alfalfa and grassland. Winter cereal fields were significantly avoided by both species. Overall, the preponderance of positive effects of alfalfa and grassland may indicate a preference for crops less intensively managed. Thus, alfalfa may provide key winter foraging resources for these two species in mixed cropping areas. However, although grassland seed held less energy per unit weight than cereal grain (Perkins et al. 2007), birds selected permanent crop, likely to increase encounter rates with seeds or reduce the seeds handling time (Buckingham et al. 2011). In contrast with meadow pipit, skylark showed a slight avoidance for grassland, as already found in the UK for this species (Gillings & Fuller 2001; Buckingham et al. 1999; Donald et al. 2001). In addition to seeds abundance, vegetation structure may be a significant

factor influencing field selection. Following this idea, vegetation height received considerable attention and may be an important determinant of bird distribution for many reasons (Wilson et al. 2005). Firstly, vegetation height affects perceived predation risk (Lima & Dill 1990). For example, starlings took longer to respond to an avian predator when foraging on 13 cm long swards than on 3 cm swards despite their head-down periods (Devereux et al. 2006). Chaffinches (*Fringilla coelebs*, Butler et al. 2005) and skylark (Powolny et al. unpublished data) foraged more in the short stubble and had shorter vigilance periods than those that foraged in the long stubble when initial seed densities in the patches were equal. Secondly, vegetation structure (height or density) may influence seed diversity, abundance or accessibility. It is considerably also easier to locate seeds on bare earth than on short grass substrates (Whittingham & Markland 2002). Finally, the thermo-energetic and mobility costs of foraging may be less in short and uniform patches than in dense and heterogeneous vegetation (Butler et al. 2005; Wilson et al. 2005).

An intriguing case concerns oilseed rape. This crop had high skylarks densities, while this crop shows high vegetation height (average 12.3 cm \pm 3.8 cm, N=12) and relatively dense cover, and moreover, holds very few seeds (our results). We suggest the reason lies not in seeds, but in green material. During winter, snow-covered episodes or prolonged frost are frequently and limiting the access to the ground. Therefore, seeds remain unavailable and birds have to adapt their diet and may consume green material (Green 1978). Such observations were described for Woodpigeon (*Columba palumbus*) feeding on white clover (*Trifolium repens*) or more particularly of oilseed rape leaf (Inglis and al. 1997). Oilseed rape represents a huge source green material, consumed by skylarks and meadow pipit in winter (Donald et al. 2001). Furthermore, for

dicotyledonous such as oilseed rape, energy content is higher compared with the leaf of winter cereal (Green 1978).

If winter food resources are limiting, either their initial density or that following depletion must determine the carrying capacity of the habitat (Goss-Custard & Durrell 1990). Temporal variation across and within fields in skylarks and meadow pipit densities indicates that localized reduction of seed resources may limit the number of individuals sustainable in winter. Spatial and temporal differences in bird abundance are largely determined by the fluctuations of their food resources. Concomitant with agricultural intensification, food abundance has been reduced by improved harvesting techniques that spill less grain (Wilson et al. 1999), post-harvest herbicides (Moreby & Southway 1999), tillage and the early ploughing of stubble (Newton 2004). While strong correlative evidence of the relationship between food resources and the number of seed-eaters on winter stubble fields has been demonstrated (Moorcroft et al. 2002), this relationship was not so obvious for skylarks and meadow pipit in this study. This may result from behavioural responses to predation risk, imperfect knowledge of winter diet for some species, lack of reliance on a seed-based diet / differential foraging abilities (Robinson 1997).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank S. Augiron and J.F. Blanc (CEBC-CNRS) and H. Bidault (ONCFS) for assistance during fieldwork. We are very grateful to L. Bruneteau from Inra Lusignan for help during seed germination work. T. Powolny is funded by a student grant provided by ONCFS.

REFERENCES

Albrecht, H. & Forster, E.M. 1996. The weed seed bank of soils in a landscape segment in southern Bavaria – I. Seed content, species

- composition and spatial variability. *Vegetatio* 125: 1-10.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.*, 18, 182–188.
- Berg, A., Jonsson, M., Lindberg, T., Kallebrink, K., 2002. Population dynamics and reproduction of Northern Lapwings *Vanellus vanellus* in a meadow restoration area in central Sweden. *Ibis* 144, 131–140.
- Buckingham, D.L., Evans, A.D., Morris, A.J., Orsman, C.J., Yaxley, R. (1999) Use of set-aside land in winter by declining farmland bird species in the UK. *Bird Study*, 46, 157–169.
- Buckingham, D.L., Bentley, S., Dodd, S., Peach, W.J., 2011. Seeded ryegrass swards allow granivorous birds to winter in agriculturally improved grassland landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 142, 256–265.
- Butler SJ, Bradbury RB, Whittingham MJ (2005) Stubble height affects the use of stubble fields by farmland birds. *J Appl Ecol* 42: 469-476.
- Chamberlain, D.E., Wilson, J.D. & Fuller, R.J. (1999) A comparison of bird populations on organic and conventional farm systems in southern Britain. *Biol. Conserv.*, 88, 307–320.
- Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C. & Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *J. Appl. Ecol.* 37, 771– 778.
- Campbell, L.H., Avery, M.I., Donald, P.F., Evans, A.D., Green, R.E. & Wilson, J.D. (1997) *A Review of the Indirect Effects of Pesticides on Birds*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.
- Caughley, G., Sinclair, A.R.E., 1994. *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Scientific, Boston, MA.
- Cox, D.R. (1983). Some remarks on overdispersion. *Biometrika* 70, 269-274.
- Devereux CL, Whittingham MJ, Fernandez-Juricic E, Vickery JA, Krebs JR (2006) Predator detection and avoidance by starlings under differing scenarios of predation risk. *Behav Ecol* 17: 303-309.
- Donald, P.F., Green, R.E. & Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc R Soc B*, 268, 25–29.
- Fischer, C., Flohre, A., Clement, L.W., Batáry, P., Weisser, W. W., Tschamtko, T. & Thies, C. 2011: Mixed effects of landscape structure and farming practice on bird diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 141: 119-125.
- Gibbons, D.W., Bohan, D.A., Rothery, P., Stuart, R.C., Haughton, A.J., Scott, R.J., Wilson, J.D., Perry, J.N., Clark, S.J., Dawson, R.J.G. & Firbank, L.G. (2006) Weed seed resources for birds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops. *Proc R Soc B*, 273, 1921–1928.
- Gillings, S. & Fuller, R.J. (2001) Habitat selection by skylarks *Alauda arvensis* wintering in Britain in 1997/98. *Bird Study*, 48, 293–307.
- Gillings S, Newson SE, Noble DG, Vickery JA (2005) Winter availability of cereal stubbles attracts declining farmland birds and positively influences breeding population trends. *Proc R Soc B* 272:733–739.
- Goss-Custard, J. D. & Durell, S. E. A. le V. dit 1990 Bird behaviour and environmental planning: approaches in the study of wader populations. *Ibis* 132, 273 289.
- Green, R. (1978) Factors affecting the diet of farmland skylarks *Alauda arvensis*. *Journal of Animal Ecology*, 47, 913–928.

- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1989) *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species*. Unwin-Hyman, London, UK.
- ter Heerdt, G.N.J., Verweij, G.L., Bekker, R.M. & Bakker, J.P. 1996. An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Funct. Ecol.* 10: 144-151.
- ter Heerdt, G.N.J., Schutter, A. & Bakker, J.P. 1999. The effect of water supply on seed bank analysis using the seedling emergence method. *Funct. Ecol.* 13: 428-430.
- Holland, J. M., B. M. Smith, S. E. Southway, T. C. Birkett, and N. J. Aebischer. 2008. The effect of crop, cultivation and seed addition for birds on surface weed seed densities in arable crops during winter. *Weed Research* 48:503-511.
- Hulme, P.E. (1998) Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic*, 1: 32-46
- Inglis, I.R., Isaacson, A.J., Smith, G.C., Haynes, P.J. & Thearle, R.J.P. (1997) The effect on the woodpigeon (*Columba palumbus*) of the introduction of oilseed rape into Britain. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 61, 113–121.
- Ismail, N. and A.A. Jemain (2007) *Handling overdispersion with negative binomial and generalized poisson regression models*. Proceeding of Casualty Actuarial Society Forum, Winter 2007 Edition : 103-158.
- Lambert, D. (1992). Zero-Inflated Poisson regression, with application to defects in manufacturing. *Technometrics* 34, 1-14.
- Lima SL, Dill LM (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation. A review and prospectus. *Can J Zool* 68: 619-640.
- Moorcroft, D., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., Wilson, J.D., 2002. The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *J. Appl. Ecol.* 39, 535–547.
- Moreby, S.J. & Southway, S.E. (1999) Influence of autumn applied herbicides on summer and autumn food available to birds in winter wheat fields in southern England. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 72, 285–297.
- Newton, I. 2004 The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation action. *Ibis* 146, 579–600.
- Pain, D.J. & Pienkowski, M.W. (1997) *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, London, UK.
- Peach, W.J., Siriwardena, G.M. & Gregory, R.D. (1999) Longterm changes in over-winter survival rates explain the decline of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* in Britain. *Journal of Applied Ecology* 36, 798–811.
- Perkins, A.J., Anderson, G.Q.A. & Wilson, J.D. (2007) Seed food preferences of granivorous farmland passerines. *Bird Study*, 54, 46–53.
- Perkins, A.J., Maggs, H.E., Wilson, J.D., 2008. Winter bird use of seed-rich habitats in agri-environment schemes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 126, 189–194.
- Price JN, Wright BR, Gross CL, Whalley RDB (2010b) Comparison of seedling emergence and seed extraction techniques for estimating the composition of soil seed banks. *Methods Ecol Evol* 1:151–157.
- Robinson RA, Sutherland WJ (1999) The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography* 22: 447-454.
- Robinson, R.A and Sutherland, W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39, 157–176.

- Robinson, R.A. (1997) Ecology and conservation of seed-eating birds on farmland. PhD Thesis. University of East Anglia, Norwich, UK.
- Robinson, R.A. and Sutherland, W.J. (1999) The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography*. 22, 447-454.
- Saino N, Szep T, Romano M, Rubolini D, Spina F, Moller AP (2004) Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecol Lett* 7:21–25.
- Siriwardena, G.M., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Fewster, R.M., Marchant, J.H. & Wilson, J.D. (1998) Trends in the abundance of farmland birds: a quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices. *J. Appl. Ecol.* 35, 24–43.
- Siriwardena, G. M., Baillie, S. R., Crick, H. Q. P. & Wilson, J. D. 2000 The importance of variation in the breeding performance of seed eating birds in determining their population trends on farmland. *J. Appl. Ecol.* 37, 128–148.
- Siriwardena, G.M., Calbrade, N.A., Vickery, J.A., 2008. Farmland birds and late winter food: does seed supply fail to meet demand? *Ibis* 150, 585–595.
- Stephens, P.A., Freckleton, R.P., Watkinson, A.R. & Sutherland, W.J. (2003). Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *J. Appl. Ecol.*, 40, 970–983.
- Sutherland, W. J. 1983 Aggregation and the ideal-free distribution. *J. Anim. Ecol.* 52, 821–828.
- Sutherland, W.J., 1996. From Individual Behaviour to Population Ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Watkinson, A.R., Freckleton, R.P., Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. (2000) Predicting biodiversity responses to GM-herbicide-tolerant crops. *Science*, 289, 1554–1556.
- Whittingham MJ, Markland HM (2002) The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. *Oecologia* 130: 637-644.
- Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C. & Bradbury, R.B. 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agr. Ecosyst. Environ.* 75: 13-30.
- Wilson, A.M., Vickery, J.A., Brown, A., Langston, R.H.W., Smallshire, D., Wotton, S. et al. (2005). Changes in the numbers of breeding waders on lowland wet grasslands in England and Wales between 1982 and 2002. *Bird Study*, 52, 55–69.
- Wretenberg, J., Pärt, T., Berg, A., 2010. Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-use changes and landscape structure. *Biol. Conserv.* 143, 375–381.

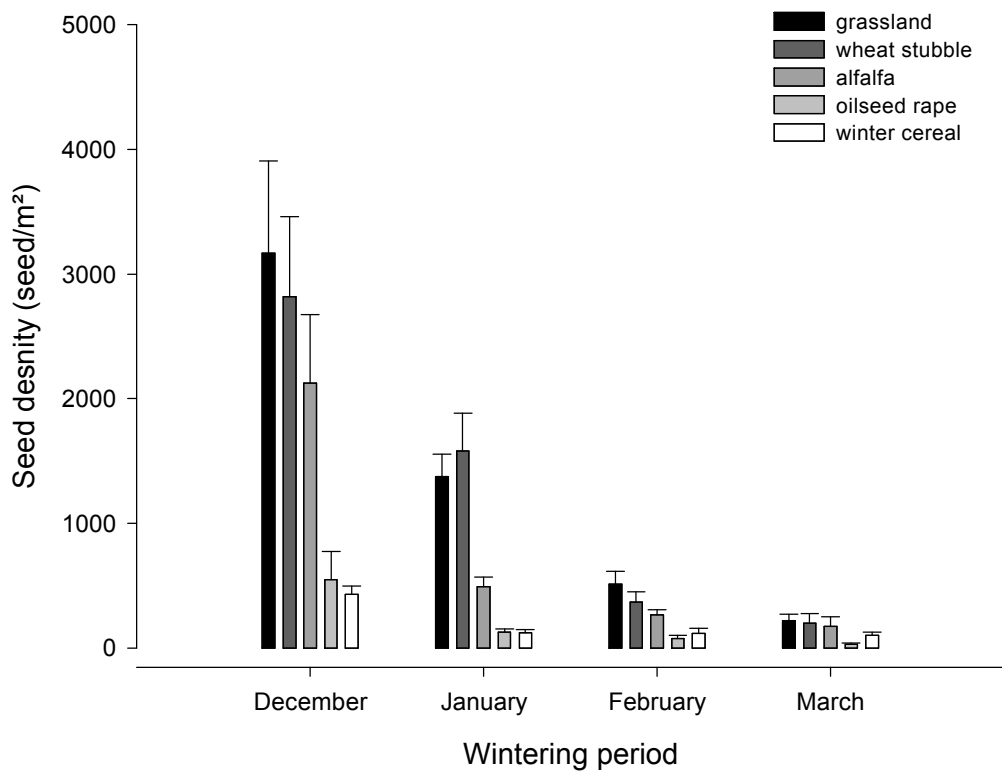


Figure 1: Seed number occurrence (seed/m²) in five crop types (winter cereal, wheat stubble, grassland, oilseed rape and alfalfa) over wintering period.

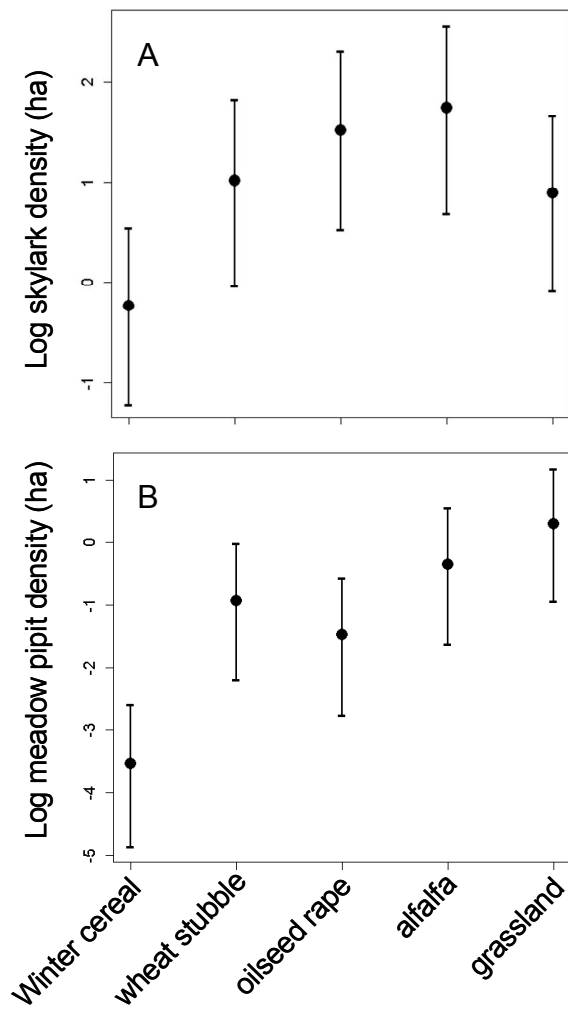


Figure 2: Mean bird abundance of skylark (A) and meadow pipit (B) for each crop types (winter cereal, wheat stubble, grassland, oilseed rape and alfalfa) during wintering period.

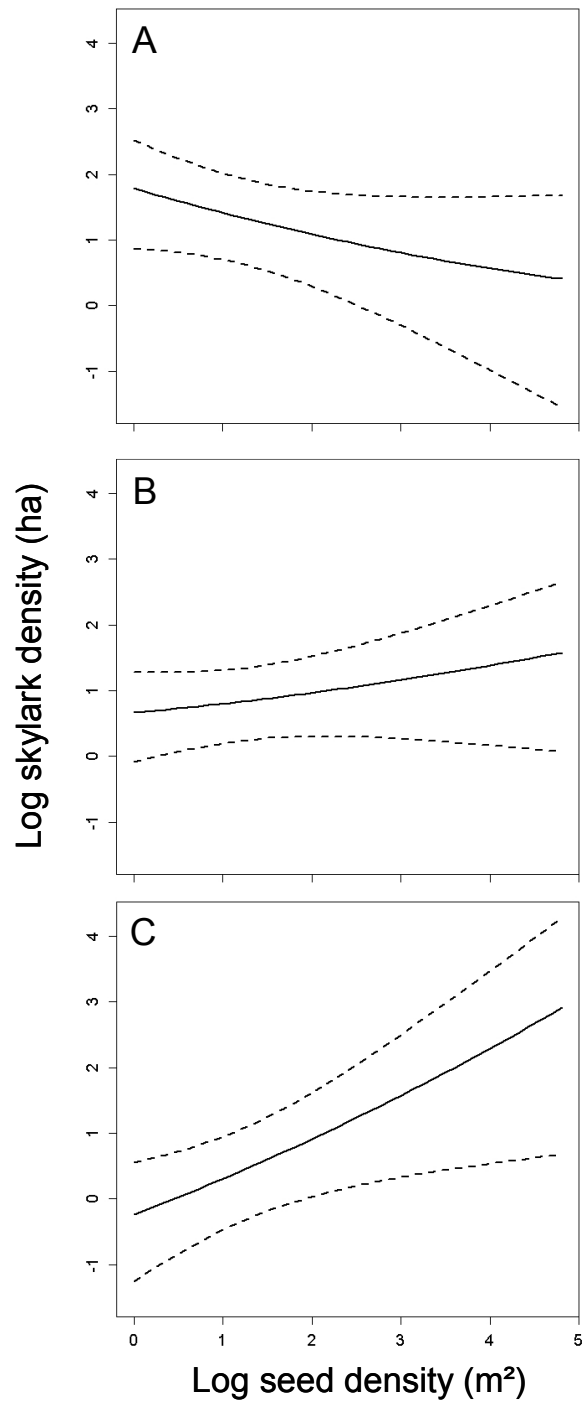


Figure 3: Aggregative responses for skylark *Alauda arvensis* during the winter 2009-2010: (A) January; (B) February; (C) March. Bird and seed densities were log transformed.

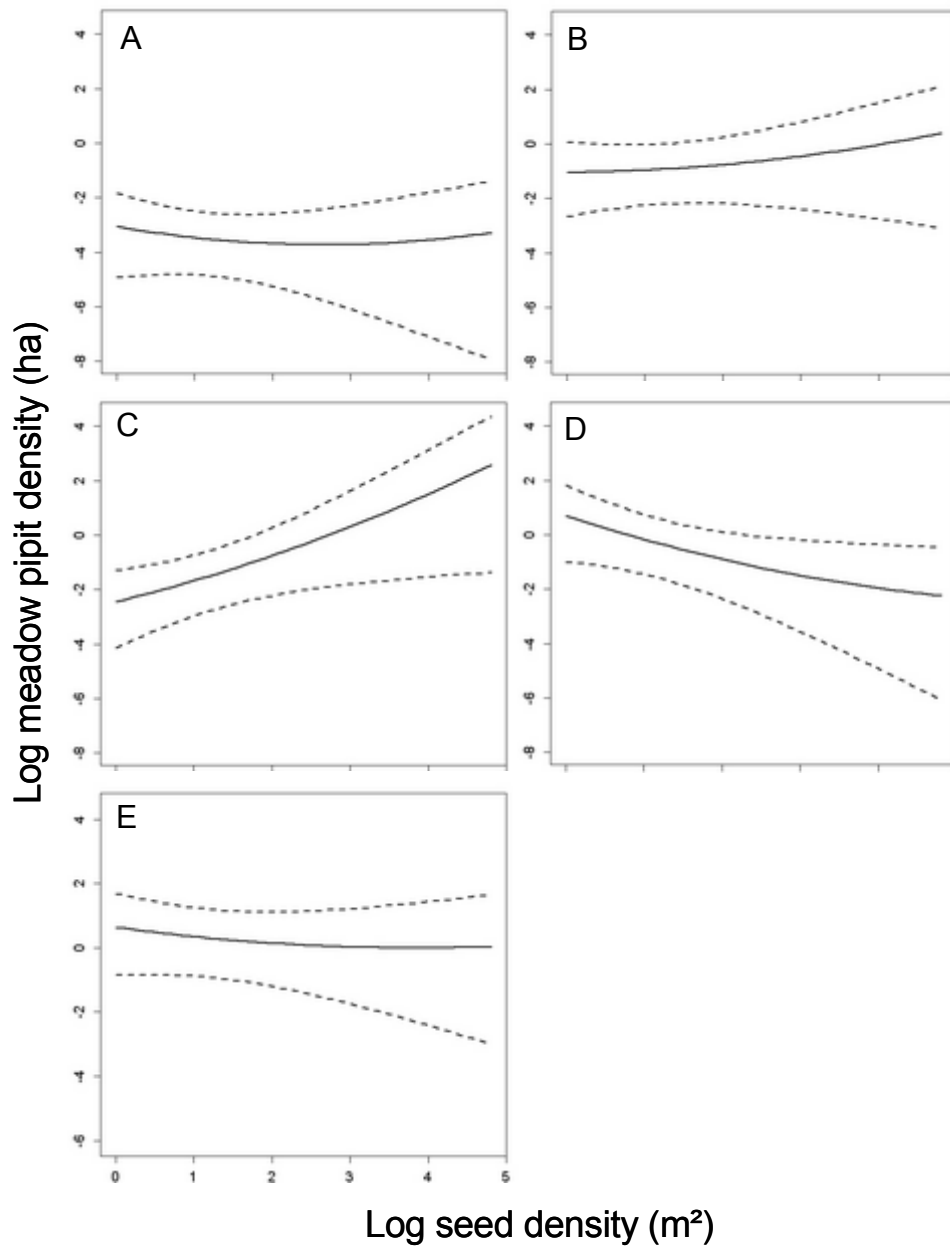


Figure 4: Aggregative responses for meadow pipit *Anthus pratensis* during the winter 2009-2010 foraging on (A) winter cereal ; (B) wheat stubble ; (C) oilseed rape ; (D) alfalfa ; (E) grassland. Bird and seed densities were log transformed.

Table 1: Descriptions of predictors included in statistical models.

| Predictors | Variable definition |
|--------------------------|---|
| Boundaries | measured total of boundary structure |
| Crop type | stubble ; oilseed rap; grassland; grain crop; alfalfa |
| Vegetation height | vegetation height (cm) |
| Minimum temperature | temperature minimum (°C) the night before bird counts |
| Field area | measured in hectares |
| Seed density | measured in number of seed/m ² |
| Hedge | total hedge length in a 500 meter buffer around field |
| Permanent | total grassland and alfalfa area in a 500 meter buffer around field |
| Rape | total rape area in a 500 meter buffer around field |
| Annual cereale | total grain area in a 500 meter buffer around field |
| Seed density X Crop type | |
| Seed density X Date | |

Table 2: Fixed effects and interactions terms explaining variation in skylark and meadow pipit density. Models were fitted with field identity as a random factor. A backward selection procedure was used, with least significant variables being removed sequentially, until a minimum adequate model was reached in which all variables were retained at $p=0.05$.

| Species | Variables | estimate | Z | P value |
|--------------|------------------------------|----------|-------|--------------------|
| skylark | winter cereal | -1.21 | -3.47 | < 0.001 |
| | wheat stubble | 0.02 | 0.05 | 0.96 |
| | oilseed rape | 0.54 | 1.51 | 0.13 |
| | alfalfa | 0.74 | 1.91 | 0.05 |
| | grassland | -0.08 | -0.25 | 0.80 |
| | seed density | 0.08 | 0.42 | 0.67 |
| | hedges | -0.59 | -3.12 | 0.002 |
| | vegetation height | -0.39 | -2.01 | 0.04 |
| | date | -0.41 | -2.26 | 0.02 |
| | seed density x date | 0.51 | 3.05 | 0.002 |
| meadow pipit | winter cereal | -2.35 | -5.52 | < 0.0001 |
| | wheat stubble | 0.27 | 0.69 | 0.49 |
| | oilseed rape | -0.28 | -0.71 | 0.48 |
| | alfalfa | 0.85 | 2.21 | 0.03 |
| | grassland | 1.50 | 4.10 | < 0.0001 |
| | seed density | -0.05 | -0.25 | 0.80 |
| | vegetatin height | 0.44 | 1.90 | 0.06 |
| | rape | 0.63 | 2.49 | 0.01 |
| | date | -1.36 | -5.62 | < 0.0001 |
| | seed density x winter cereal | -0.27 | -0.57 | 0.57 |
| | seed density x wheat stubble | 0.25 | 0.75 | 0.45 |
| | seed density x oilseed rape | 1.11 | 2.76 | 0.006 |
| | seed density x alfalfa | -0.87 | -2.26 | 0.02 |
| | seed density x grassland | -0.22 | -0.78 | 0.44 |

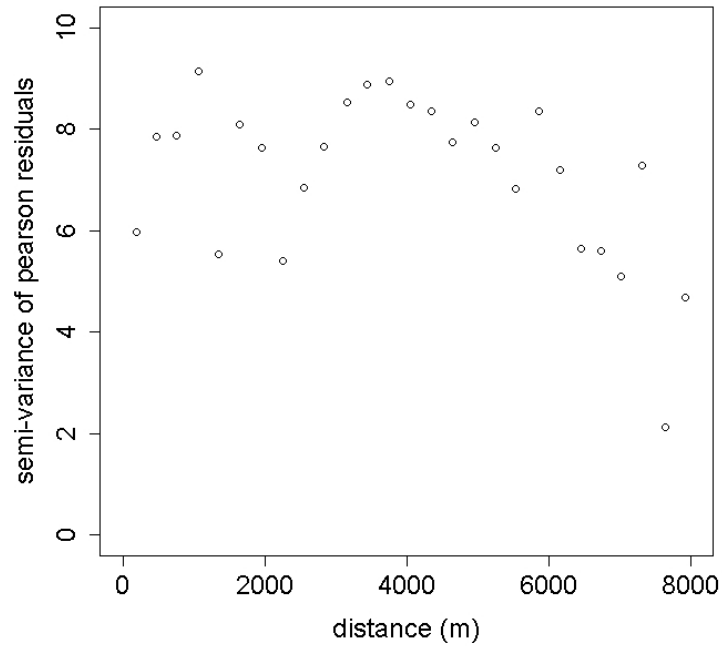


Figure A1: Variogram for spatial autocorrelation for skylark

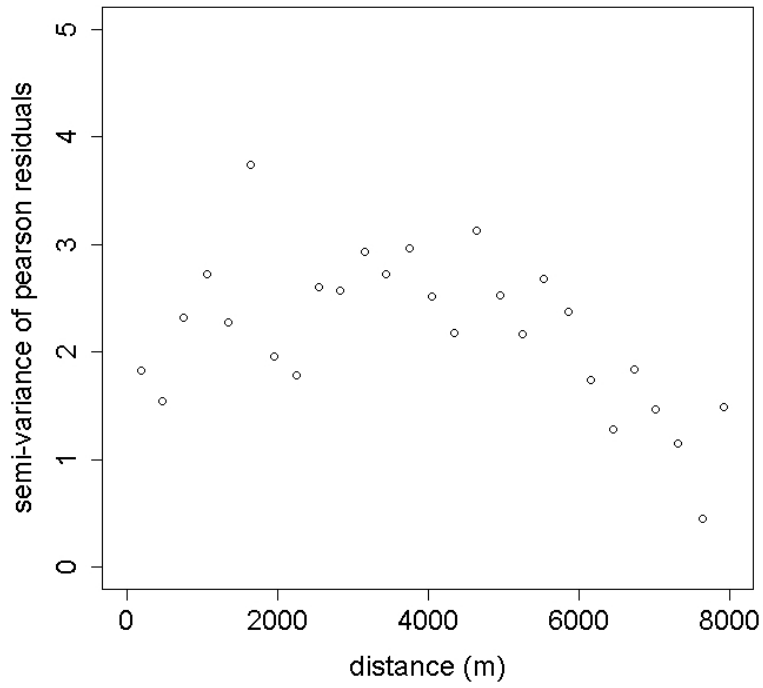


Figure A2: Variogram for spatial autocorrelation for meadow-pipit

ANNEXE II

Group size modulates time budget and foraging efficiency in captive Skylarks, *Alauda arvensis*

Powolny Thibaut, Eraud Cyril and Bretagnolle Vincent

Skylarks are known to adopt a typical aggregative behaviour during the wintering period. A further benefit is that individuals in larger groups can decrease the amount of time they spent being vigilant, while maintaining a high probability of predator detection. Using wild birds temporarily housed in outdoor aviaries we investigated the influence of group size (1, 2 and 4 individuals) on individual time budget (vigilance vs. foraging), the pecking (number of pecks) and intake rates (number of seeds consumed). Results showed that individuals reduced their vigilance and increased their pecking rate when group size increased. However, the intake rate was not maximized in the largest group suggesting that large flocks would negatively affect individual foraging efficiency. A consideration of the whole set of costs and benefits will be necessary before the adaptive value of group living in any species can be fully assessed.

INTRODUCTION

Many animal species live in group (Krause and Ruxton 2002), owing to anti-predator effects such as risk dilution, predator confusion or corporate vigilance (Krebs and Davies 1996; Krause and Ruxton 2002), as well as improved resource exploitation (Valone and Templeton 2002) that grouping provides. Overall, living in group significantly impacts the time-budget of individuals, and in particular the amount of time that can be allocated to two often exclusive fitness-related activities: vigilance and foraging (Pulliam 1973; Elgar 1989; Lima 1990). Many studies have reported negative correlations between the time devoted to vigilance and the time spent foraging, as well as a reduction in predation risk through a group-size effect (Barnard 1980; Bertram 1980; Elgar 1989; Lima 1995; Roberts 1995, 1996; Beauchamp 2008). However, while most studies have shown positive covariation between foraging time and group size, few have explicitly investigated whether group-size may similarly modulate energetic gain (Cresswell 1994; Dolman 1995; Beauchamp 1998).

In this study, we investigated the effects of group-size on both time budget and foraging efficiency simultaneously, using the Eurasian Skylark (*Alauda arvensis*) as a study model. Although skylarks live in open farmland landscapes throughout the year, their life history differs between summer and winter. Being strongly territorial and feeding on insects in summer, Skylarks become highly gregarious in winter and then rely on seeds and vegetative parts of plants.

While most studies dealing with the winter ecology of this species have so far focused on habitat use, diet or numerical response to food availability (Wilson *et al.* 1997, Gillings and Fuller 2001), we here used an experimental approach. Controlling for potential confounding factors such as food density, individual phenotype (body condition, sex) and weather, we

experimentally modified captive Skylark group size in aviaries and measured time budget (devoted to vigilance and foraging) and foraging efficiency (i.e., pecking and intake rates).

METHODS

Housing conditions

Wild Skylarks were trapped by mist-netting along the French Atlantic coast during post-nuptial migration (October and November 2009; license number 2009-02). They were metal ringed, weighed (± 0.1 g) and their tarsus was measured using a digital calliper (± 0.01 mm). Birds were randomly assigned to groups of 10-12 individuals and acclimatized for 2 months in 4 x 3 x 2 m (L x l x h) outdoor aviaries, located at the Centre d'Etudes Biologiques of Chizé, before the start of the experiment. Birds were fed *ad libitum* with a commercial seed mix, grit, oilseed rape and tapwater. Food was dispensed on a 2 m² synthetic green turf (height: 1cm; density: 12 blades/cm²) to accustom individuals to the experimental set-up (see below). Birds showing any sign of sickness were removed before entering the experiment. All birds were released into the wild in late-March during the pre-nuptial migration. Experiments were carried out in compliance with French legal requirements and with the permission of the national conservation authority (no. 79/2002/D/06).

General experimental design

Experiments were carried out from 15th February to 12th March 2010 in outdoor aviaries of identical size and configuration than those used for acclimatization. The night before each trial, all birds (including focal and non-focal individuals) were weighed and deprived from food until the next morning. Trials were only performed under clear weather conditions and from 9:00 am to 12:00 am in order to avoid too long fasting periods.

In practice, Skylarks were placed 10 minutes before each trial in individual wire

mesh cages (50 x 50 x 40 cm; mesh size: 1 x 1 cm) enabling visual contact among birds. Each cage was placed on a synthetic green turf on which 100 seeds were randomly scattered, corresponding to a density of 400 seeds/m², thus within the range of seed densities recorded in arable fields (Robinson and Sutherland 1999). For our experiment, we used millet seeds (*Panicum miliaceum*) owing to their homogeneity in both colour (white) and size (mass = 0.007 g ± 0.0003).

Nineteen focal individuals were tested for 3 group-sizes. A first group ($n = 5$ trials) was formed by the single focal individual. A second group ($n = 19$ trials) included a focal individual plus one conspecific (i.e. non-focal bird) and a third group ($n = 9$ trials) included a focal individual plus three conspecifics. Some individuals were tested into several group sizes. Non-focal birds were randomly assigned to each trial, and they were individually kept in identical wire mesh cages at a distance of 1 m from the focal individual. Non-focal birds were not provided with food to avoid synchrony in behaviour (Fernández-Juricic *et al.* 2004).

Data collection and analysis

Each focal observation lasted 5 minutes, starting when the first peck was recorded. Focal birds were video-recorded using a camcorder mounted on a tripod and set 1 m above the ground and about 1 m from bird. Videos were analysed using EthoLog 2.2 software (Ottoni 1996) and the number of pecks and time devoted to foraging and vigilance (in seconds) were quantified. A bird was considered to be vigilant when its head was above a horizontal line made by its body, and not orientated towards the ground. Conversely, birds were considered to be foraging when head was below the horizontal and actively scanning the ground or pecking (Whittingham and Markland 2002). It is worth noting that handling time and vigilance could not be separated given that Skylarks often adopted a vigilant posture when handling seeds. Accordingly, handling time was assumed to be partly

combined with vigilance. In such a ground-feeding bird species, vigilance and foraging are considered to be mutually exclusive activities (Roberts 1996, Proctor *et al.* 2006), which were the only two behaviours considered in our study. At the end of each trial, seeds remaining on the green turf were collected to calculate food intake rate (expressed as the number of seeds consumed per unit of time (s)).

We used General Linear Mixed Models (GLMMs) to investigate whether pecking rate, intake rate and time-budget were affected by group size. Group size was included as a fixed factor into the models. Because some focal individuals were tested for at least two group sizes, models were fitted with bird identity as a random factor. Our initial models also included the following individual covariates: date, average daily temperature, body condition (expressed as the residuals from a linear regression of body mass on tarsus length) and fasting duration (expressed in minutes, to account for the time of the morning at which each bird was tested). We started from complete models to obtain the minimally adequate model (Crawley 1993), following a backward stepwise model selection procedure, where the non-significant terms at $p=0.05$ were sequentially removed. Pecking and intake rates were log-transformed and foraging time was arc-sin transformed to ensure normality and homoscedasticity assumptions. All analyses were performed using Statistica 7.1. (SAS Institute). Means are expressed ± SE.

RESULTS AND DISCUSSION

In Skylarks, group size significantly influenced time-budget, with a larger proportion of time spent foraging in larger groups (Table1). When focal individuals were alone, almost all the time-budget consisted in vigilance (i.e. 97%), despite the fact that these individuals had been fasting for 13 hours (± 3h). This suggested that individuals would favor immediate

survival by maximizing vigilance rather than energy intake. This high proportion of time spent in vigilance for solitary birds, is obviously energetically non-adaptive and could explain why wintering skylarks are so rarely observed alone in the field (Powolny pers. obs). Interestingly, adding a single individual to the focal bird immediately resulted in an eightfold increase in the proportion of its time allocated to foraging (from 3 to 25%; Figure 1a). This increase was even magnified when focal birds were surrounded by three conspecifics. Under such situation, feeding and vigilance each accounted for half of the time-budget in the focal bird (Fig. 1a).

These results are in agreement with Pulliam's model (1973), which predicts that individuals can decrease their own anti-predator vigilance by taking advantage of vigilance from other group-members without decreasing predator detectability (Roberts 1996; Bednekoff and Lima 1998). Although the increased feeding time is largely documented in literature (Lima 1995; Beauchamp 2008), this study showed a spectacular increase in non-vigilant time by a simple addition of 3 conspecifics, especially for a species in which group size can reach several hundred individuals in winter.

Our study confirms that increasing feeding time with larger group size translates into an increase in pecking rate (Cresswell 1994; Fernandez-Juricic *et al.* 2004; Figure 1b). However, conversely to expectations (Fernandez-Juricic *et al.* 2004), seeds intake rate did not increase as pecking rate did, particularly between group of two and four birds (Figure 1b). According to Beauchamp (1998), a simple addition of three or four birds would be sufficient to double the intake rate of a solitary bird. In Skylark, adding a single bird to a solitary individual resulted in a sixtyfold increase in intake rate, although the increase is not anymore visible with the addition of two supplementary birds. This intriguing result was similarly documented in a shorebird,

the Common Redshank *Tringa totanus*. According to Cresswell (1994), this discrepancy between pecking and intake rates might be the consequence of increased unsuccessful pecks with increasing group size. If true, this implicitly suggests that the increased foraging time associated with larger group sizes would have no clear energetic benefits.

Among plausible hypotheses to explain this pattern, one is the *resource selectivity hypothesis* (Triplet 1994), in which an apparent decrease in feeding efficiency may result from an increased feeding selectivity, given that more time is available for feeding in larger groups. This was supported by a study on the Eurasian Oystercatcher *Haematopus ostralegus* feeding on mussels, where birds were shown to consume prey of different sizes according to the density of conspecifics (Triplet 1994; see also Triplet *et al.* 1999). However, this seems unlikely in our experimental study since we used seeds of equal mass and aspect, therefore avoiding any selective process. The second hypothesis is the *interference hypothesis*, which proposes that a decrease in intake rate with increased group-size may result from an increased interference among group-members (Sansom *et al.* 2008). Specifically, the presence of coincidentally foraging individuals (*perceived competition*, Amita *et al.* 2009) may influence behaviour without any physical contacts. By being less vigilant, time would be allocated to competitive activities rather than for maximizing intake rate (Stillman *et al.* 1997). Although our experimental design does not allow physical contacts, the high density of Skylarks (1 Skylark / m²) in the largest group may have negatively influenced individual behaviours through indirect interference (Schoener 1983), leading to more unsuccessful pecks. Our results do not currently allow dissociating the two hypotheses, and further studies are clearly needed, especially regarding behavioural mechanisms of seed selectivity.

It should be stressed that according to Beauchamp (1998) the contrasted relationship found between intake rate and group size may be partly explain by the differences between experimental and observational studies which often do not control for confounding factors (*i.e.* food density; temperature). One major finding of our study is the lack of relationships between pecking and intake rates, suggesting that in this species, pecking rate may not be an adequate *proxy* of food consumption, in contradiction with many previous studies that indifferently used pecking and intake rates (Morgan and Fernandez-Juricic 2007).

Conservation considerations

In Europe, the populations of a suite of granivorous passerines including skylarks suffer a sustained decline for several decades (Fuller *et al.* 1995). Several studies suggested that this decline may be partly explained by a decrease in winter food availability and a concomitant reduction in survival (Chamberlain and Crick 1999).

Food availability affects directly the distribution of seed-eating species (Stephens *et al.* 2003). According to Robinson and Sutherland (1999), a positive relationship between seed and birds densities was showed in winter. Consequently, poor quality patches are generally avoided because they may have negatives effects on energetic gains and relatedly on condition-dependants life history traits. Our findings suggest that the negative effects of low seeds densities may be magnified at low group size. Indeed, in addition to scarce food resources, living in group with few conspecifics imply a high vigilance rate at the expense to foraging. Hence, the low energy gain on poor patches may result from the cumulative effects of a lack of resources and the need for vigilance.

Alternatively, high quality patches generally held high bird densities (Stephens *et al.* 2003). However, our result suggests that intake rate may be negatively impacted by

large group size by competition. Therefore, we wonder whether preserving or creating scarce, isolated and small rich habitats (*i.e.* cereal stubble; Robinson and Sutherland 1999) is a relevant conservative issue to maximise energy gains in wintering farmland birds.

One major benefit of living in group is the avoidance of predation. However, the efficiency of this strategy may be partly influenced by resource availability which drives bird density. Accordingly, to understand how anti-predators strategy may maximise *fitness* and probably decrease wintering mortality, further works are needed, particularly to identify the optimal group size according to food resource availability.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank S. Caule, J.M. Boutin, H. Lormée and E. Joyeux for assistance during fieldwork (bird trapping). Thanks also to X. Duchemin and N. Guillon for caring the birds while in captivity. We thank also M. Guillemain for his critical reading of the manuscript. T. Powolny is sponsored by a grant provided by ONCFS. Experiments were carried out in compliance with French legal requirements and with the permission of the national conservation authority (no. 79/2002/D/06).

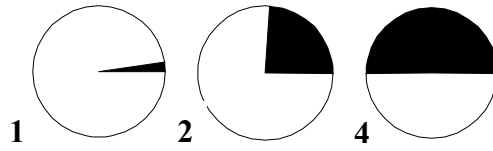
REFERENCES

- Amita, H., Kawamori, A., Matsushima, T. (2009) Social influences of competition on impulsive choices in domestic chicks. *Biol. Lett.* 6 : 183-186.
- Barnard, C.J. (1980) Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Animal Behaviour*. 28: 295-309.
- Beauchamp, G. (1998) The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 73 : 449-472.
- Beauchamp, G. (2008) What is the magnitude of the group size effect on vigilance? *Behavioural Ecology*. 19: 1361-1368.

- Bednekoff, P.A., Lima, S.L. (1998) Re-examining safety in numbers: interactions between risk dilution and collective detection depend upon predator targeting behaviour. *Phil. Trans. R. Soc. Lond (B)*. 265: 2021-2026.
- Bertram, B.C.R. (1980) Vigilance and group size in ostriches. *Animal Behaviour*, 28: 278-286.
- Chamberlain, D.E., Crick, H.Q.P. (1999) Population declines and reproductive performance of skylarks *Alauda arvensis* in different regions and habitats of the United Kingdom. *Ibis*, 141, 38-51.
- Cramp, S. (1980) *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
- Crawley, M.J. (1993) *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cresswell, W. (1994) Flocking is an affective anti-predation strategy in redshank, *Tringa tetanus*. *Animal Behaviour*. 47: 433-442.
- Dolman, P.M. (1995) The intensity of interference varies with resource density: evidence from a field study with snow buntings, *Plectrophenax nivalis*. *Oecologia*. 102: 511-514.
- Elgar, M.A. (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds : a critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev.* 64: 13-33.
- Fernandez-Jurici, E., Siller, S., Kacelnik, A. (2004) Flock density, social foraging and scanning : an experiment with starlings. *Behavioral Ecology*. 15: 371-379.
- 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.
- Gillings, S., Fuller, R. (2001) Habitat selection by skylarks *Alauda arvensis* wintering in Britain in 1997/98. *Bird Study*. 48: 293-307.
- Krause, J., Ruxton, G.D. (2002) *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Krebs, J.R., Davies, N.B. (1996) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 4th edn, Oxford, UK: Blackwell Science.
- Lima, S.L. (1990) The influence of models on the interpretation of vigilance. In : *Interpretation and Explanation in the study of Animal Behaviour* : vol.2. Explanation, Evolution and Adaptation (Ed. By M.Bekoff and D. Jamieson), pp. 246-267. Boulder, Colorado : Westview Press.
- Lima, S.L. (1995) Back to the basis of anti-predatory vigilance : the group-size effect. *Animal Behaviour*. 49: 11-20.
- Moorcroft, D., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B. Wilson, J.D. (2002) The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *J. Appl. Ecol.* 39: 535-547.
- Morgan T, Fernández-Juricic E. (2007) The effects of predation risk, food abundance, and population size on group size of brownheaded cowbirds (*Molothrus ater*). *Ethology* 113:1173-1184.
- Otoni, E. B. (1996) *Etholog 1.0 : Ethological transcription tool for Windows*. Behavior Research Methods, Instruments and Computers. 28: 472-473.
- Proctor, C.J., Broom M., Ruxton, G.D. (2006) Antipredator vigilance in birds: modelling the “edge” effect. *Math. Biosci* 199: 79-96.
- Pulliam, H.R. (1973) On the advantages of flocking. *J. Theor. Biol.* 38: 419-422.
- Roberts, G. (1995) A real-time response of vigilance behaviour to changes in group size. *Animal Behaviour*. 50: 1371-1374.
- Roberts, G. (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*. 51: 1077-1086.

- Robinson, R.A., Sutherland W.J. (1999) The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography*. 22: 447-454.
- Sansom A., Cresswell W., Minderman J., Lind J. (2008) Vigilance benefits and competition costs in groups : do individual redshanks gain an overall foraging benefit? *Animal Behaviour*. 75: 1869-1875.
- Schoener, T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Stephens PA, Freckleton RP, Watkinson AR, Sutherland WJ (2003) Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *J Appl Ecol* 40:970–983
- Stillman , R.A., Goss-Custard, J., Caldow, R.W.G. (1997) Modelling interference from basic foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*. 66: 692-703.
- Triplet, P. (1994) Stratégie alimentaire de l'huitrier-pie (*Haematopus ostralegus*) en Baie de Somme. *Gibier faune sauvage, Game Wildl.* 11 : 235-248.
- 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.
- Valone, T.J., Templeton, J.J. (2002) Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Phil. Trans. R. Soc. Lond (B)*. 357: 1549-1557.
- Whittingham, M.J., Markland, H.M. (2002) The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. *Oecologia*. 130: 637-644.
- Wilson, J.D., Evans, J., Browne, S.J., King, J.R. (1997) Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology*, 34: 1462-1478.

a)



b)

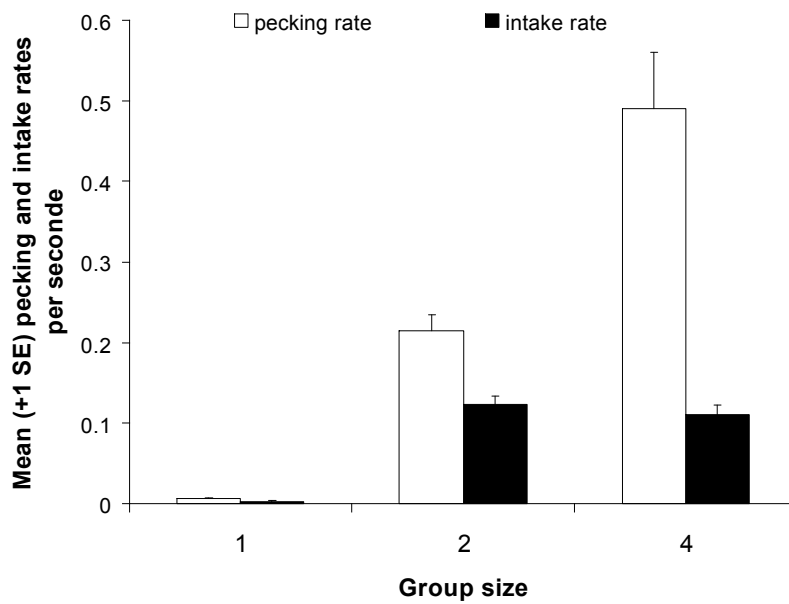


Figure 1: a) Changes in Skylark time budgets (black: foraging; white: vigilance) with different group sizes. (1) Single bird; (2) 1 focal bird and 1 conspecific; (4) 1 focal bird and 3 conspecifics. b) Mean pecking (open bars, pecks/s) and intake (filled bars, seeds ingested/s) rates depending on Skylark group sizes. Vertical bars show standard errors.

Table 1: Results from Generalized Linear Mixed models testing the effects of group size, date, fasting duration and body condition on time spent foraging, pecking and intake rates in Skylark. Group size was included as a fixed factor into the models. Models were fitted with bird identity as a random factor. Results from the full models are provided. A backward selection procedure was used, with least significant variables being removed sequentially, until a minimum adequate model was reached in which all variables were retained at $p=0.05$.

| Dependent variable | Fixed Factor | df | F | P | r² |
|---------------------------|---------------------|-----------|--------------|-------------------|----------------------|
| Foraging time | Group size | 2 | 44.9 | < 0.001 | 0.75 |
| | Date | 1 | 0.18 | 0.68 | |
| | Fasting period | 1 | 0 | 1 | |
| | Body condition | 1 | 0.23 | 0.64 | |
| Pecking rate | Group size | 2 | 21.3 | < 0.001 | 0.48 |
| | Date | 1 | 0.5 | 0.49 | |
| | Fasting period | 1 | 0.21 | 0.65 | |
| | Body condition | 1 | 0.05 | 0.81 | |
| Intake rate | Group size | 2 | 17.13 | < 0.001 | 0.60 |
| | Date | 1 | 0.00046 | 0.98 | |
| | Fasting period | 1 | 1.34 | 0.27 | |
| | Body condition | 1 | 0.37 | 0.55 | |

ANNEXE III

Sex-related differences in the trade-off between foraging and vigilance in granivorous foragers

Powolny Thibaut, Bretagnolle Vincent, Aguilar Astrid and Eraud Cyril

Functional response provides foundations of models that predict the distribution of organisms, across a range of resource densities. This response is directly dependent upon the searching rate, handling, and vigilant times. While several functional response models incorporate vigilance, the role of environmental factors directly involved in anti-predator behaviour remains unclear. We examined the combined effects of different scenarios of predation risk and food density on time allocation and mechanisms related to foraging and anti-predator vigilance of a granivorous species. We housed Skylarks, submitting them to various cover heights and seed densities, while testing individual time budget and pecking and intake rates. Our results indicated that time devoted to different activities varied mainly as a function of seed density and cover height. Foraging time increased with food density for all cover heights, but an increased predation risk consistently affected time-budget through increasing vigilance and resulted in a concomitant decreased foraging time. These adjustments in time-budget were equivalent for males and females. However, and contrary to males, the decreased proportion of time spent foraging does not appear to translate into a foraging disadvantage for females. When predation risk was higher, females maintained similar pecking and intake rates compared to intermediate predation risk levels, while males consistently decreased their energy gain. Moreover, for a comparative probability of detecting predators, foraging strategy adopted by females appeared to be more energetically effective than males. Thus, increased predation risk can generate behavioural variations between sexes and further models of functional response should consider these aspects of species ecology. This study has several important implications for the conservation of declining granivorous farmland species. Our view is that a mechanistic understanding of such intra-specific variations in behaviour is critical to the development of new adequate models and may have relevance for management and conservation effects as well.

Submitted Manuscript.

INTRODUCTION

The relationship between intake rate and food density provides the foundation for models that predict the spatiotemporal distribution of organisms across a range of resource densities [1]. It has been previously demonstrated that the relationship between food density and feeding rate (*i.e.* functional response) results from differential time allocation between competing activities, such as searching, handling, and anti-predator vigilance [2]. Because anti-predator behaviour may require a large amount of the total time for foraging [3, 4], anti-predator vigilance is generally regarded as an important factor limiting feeding rate, and ultimately affecting the functional response. However, though much work has been devoted to investigating individuals' responses to varying resource densities and predation risk independently [5, 6], only a few studies have experimentally examined the combined effects of these factors on foraging time-budget and energy gain [7]. Food availability should also impact patch selection by influencing both intake rate, predator detection, and avoidance.

Changes in vigilance behaviour have been attributed to variation in predation risk, which is itself dependent on environmental factors including group-size for social or aggregative species [8, 9, 10, 11], predator type and/or abundance [12], distance to safe refuges [13], or predator detectability [14, 15]. Concerning the latter factor, many prey organisms can assess predation risk through cues signalling the presence of predators either auditory [16], chemosensory [17] or visual [18]. For species that depend on sight for detecting predators, vegetation structure may influence the perceived predation risk [9] and is therefore likely to affect foraging habitat selection [19] as well as anti-predator strategies, and thus ultimately the functional response. However, the effect of vegetation structure on vigilance is mixed, since reduced visibility caused by

vegetation may increase vigilance [12, 14, 15, 20], or not [21]. Similarly, patches with complex vegetation structure may increase [6, 14, 22] or lower the perceived risk of predation [23, 24] depending on the prey species and the anti-predator strategies.

Besides environmental factors, individual phenotypes can also modulate the foraging time-budget [8]. For instance, individuals in poor body condition were shown to have lower anti-predator vigilance and prioritize energy gain [25]. Sex is also expected as one crucial source of inter-individual variation in the optimization of foraging time-budget. Indeed, predator's preferences and foraging tactics may result in sex-selective predation with profound consequences on sex-specific anti-predator strategies [26, 27, 28]. In many prey species, sexes differ in behaviour, physiology or appearance. For instance, during the reproductive season, sexual dimorphism in size or behaviour could make individuals of one sex more conspicuous and thus may promote differences in anti-predation tactics [27]. As expected, several studies have found sex differences in the time allocated to anti-predator vigilance [29, 30]. However, the influence of sex on individual response to varying food resources and predation risk has been poorly studied, especially in avian models. Among birds, ground seed-eating species such as many farmland birds are particularly exposed to predation, since they live in open habitats that increase the distance to safe refuges. In addition, although habitat use and diet in the breeding season have received considerable attention [31, 32], habitat use and foraging behaviours during winter are well less investigated [19, 33, 34].

In this study, we use an experimental approach to examine foraging behaviour of a small ground seed eating farmland bird, the Skylark (*Alauda arvensis*) on artificial stubble substrates. Stubble fields are the primary foraging habitat for many farmland granivorous bird species wintering in

Europe [31, 33], but little is known about the effects of habitat structure on foraging and anti-predator strategies of these species [6, 7, 34]. Although vigilant time is strongly impacted by predation risk [35], only few studies have directly investigated the combined effects of resource density and predation risk on functional response [7]. In order to investigate how the trade-off between foraging and vigilance is altered, we experimentally increased the visual obstruction from predators by exposing birds to three different vegetation heights. In addition to the predation effect, we manipulated resource availability on experimental patches. Theory predicts a differential response in terms of vigilance under contrasted resource availability, and several additional confounding factors involved in time allocation influence negatively this relationships (competition, scrounging [36]). In many farmland birds, male survival rates are usually higher than female survival rates [37]. We may thus expect that males and females behave differently with regard to the degree of exposure to predation in relation to their differential survival prospects. We predicted that with increased visual obstruction, birds should increase their vigilance, and that this relationship should further depend on resource density and sex. By increasing vigilant time, the time allocated to foraging could be decrease and birds may be more constraint by foraging time when predation risk is high.

METHODS

Ethics Statement

This work was performed with governmental authorizations from the Préfecture des Deux-Sèvres (Niort, France, no.79-219). All experiments were carried out in compliance with French legal requirements and with the permission of the National Conservation Authority (no.79349). Bird capture and blood sampling were performed under permit

from the National Hunting and Wildlife Agency to TP (N°2009-014). Animal experiments were conform to the guidelines for the treatments and use of animals in behavioural research and teaching as published by the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB 2012).

Study species

The skylark *Alauda arvensis* is a common species of open farmland habitats throughout Europe [61] that suffers a sustained and often severe decline in relation to changes in agricultural practices in the last few decades [62]. Being strongly territorial and feeding on insects in spring and summer, the species shows a marked gregarious behaviour on migratory stop-over and wintering quarters where birds live in groups of various sizes. Outside the breeding season, the species mainly feeds on seeds gleaned on the ground and vegetative parts of plants. Also, skylarks show a slight sexual dimorphism, with males being on average larger than females [61].

Bird capture and maintenance

We caught skylarks along to the French Atlantic coast during the post-nuptial migration, between October and November 2010. Upon capture, the birds were colour ringed, weighed ($\pm 0.1g$) and their tarsus and maximum wing chords were measured. Blood samples were taken, and their sex was obtained genetically [see 63 for details]. Thereafter, birds were randomly assigned to groups of 10 to 12 individuals and acclimatized for two months in 4*3*2m (L*1*h) outdoor aviaries at the Centre d'Etudes Biologiques of Chizé (CEBC-CNRS, Western France). Birds were fed *ad libitum* with a commercial seed mixture, grit, green material (i.e. oilseed rape) and tap water. Food was dispensed on a 2m² synthetic green turf (height: 1cm; density: 12 blades/cm²) to accustom individuals to the experimental set-up. Birds showing any sign of sickness were removed prior to the experiment. all birds

were released into the wild in the middle of March for pre-nuptial migration.

General Experimental Procedures

All experiments were conducted from the 7th February to 4th March 2011. The night before each trial, all focal birds were weighed and deprived from food until the next morning. Trials were only performed from 8:00 to 12:00 am in order to avoid long fasting periods. We did not conduct experiments on rainy or excessively windy days, as these extreme weather conditions would likely affect visibility and foraging behaviour. All trials were carried out in a separate outdoor aviary, showing identical proportions and layout to the housing aviaries.

We experimentally exposed birds to contrasting seed densities (3 levels) and vegetation heights (3 levels). 20 focal birds were exposed to all of the 9 treatment combinations in a random order during the experiment. The experimental arena consisted of a 50 x 50 x 40 cm wire cage (mesh size: 1 x 1 cm) enabling visual contact amongst birds. The cage was placed over an artificial green turf substrate surrounded by stubble. To mimic natural stubble habitat, we attached cereal straw to a brown polystyrene board. The straw was arranged in rows 12cm apart at a density of 110 straws/m, which was equivalent to the density measured in natural stubble fields around the station (mean \pm SE; 12.4 ± 2.21 cm; 110 ± 7 straws/m). To investigate the influence of the visual obstruction on foraging activities, we used three different stubble heights: 0cm (no stubble), 15 cm (comparable to the height measured in 20 randomly selected patches in 5 stubble fields (mean \pm SE = 15.2 ± 1.87 cm; range 9.8-17.3) and finally 35 cm in height. To investigate the influence of seed density on foraging activities, we used millet seeds (*Panicum miliaceum*) owing to their homogeneity in both colour (white) and size (mass = $0.007 \text{ g} \pm 0.0003$). Birds were exposed to three different seeds densities (i.e. 100, 400 and 1600 seeds/m²) randomly

scattered on the artificial green turf substrate. All these densities fell within the range of seed densities recorded in arable fields [64, 65].

Among the 90 birds captured during the post-reproductive period, 10 females and 10 males were randomly selected and tested for all treatment combinations (vegetation height x seed density). Each of the 20 birds selected for experiments was therefore tested under 9 conditions, without any replicates per bird (3 vegetation heights x 3 seed densities). During winter, skylarks adopt particular aggregative strategies and restrict foraging behaviour in the absence of conspecifics [39]. Hence, one non-focal bird was randomly assigned to each trial, and individually kept in identical wire mesh cages at a distance of 1 m from the focal individual. To avoid synchrony in behaviour [66], non-focal birds were not provided with food during tests. Group composition, including one focal individual and one conspecific (non-focal bird) thus varied randomly from test to test to avoid systematic association between partner birds and experimental treatments or conditions. There were between *six and eight* trials per day, but neither the focal nor the non-focal birds experienced more than one trial in any one day. *Ten* minutes before each trial, the birds were placed in their respective cages so that they became accustomed to the device. Each trial lasted *five* minutes, starting when the first peck was recorded. Focal birds were video-recorded using a camcorder set 1 m above the ground and about 1 m from the focal bird.

Data collection and analysis

Videos were analysed using EthoLog 2.2 software [67] and the number of pecks and time devoted to foraging and vigilance (in seconds) were quantified. A bird was considered to be vigilant when its head was above a horizontal line made by its body, and not orientated towards the ground. Conversely, birds were considered as foraging when their head was below the

horizontal line and they were either actively scanning the ground or pecking [68]. The handling time - which represents the time needed to consume one food item - and vigilance could not be separated given that skylarks do not handle millet seeds and often adopt a vigilant posture when handling seeds [39]. Although the millet seeds have a husk, we found no empty husks after the tests, suggesting that skylarks minimise the handling of seeds before ingestion. Accordingly, handling time was assumed to be partly combined with vigilance. However, although head down posture is associated to foraging behaviour, this position may still allow vigilance [69]. Thus, we added an opaque band of 5 cm high around the bottom of the cage forbidding any vigilance while foraging. So, given that vigilance and foraging are considered as two mutually exclusive activities in our case study, only the time spent foraging was considered in analyses. Additionally, we quantified the time spent in movement with the head-up posture for two levels of vegetation height (0cm and 35 cm) for each seed density. Skylarks were considered moving when they performed a minimum of three steps with head up, suggesting no research for food.

The use of green turf allowed us to collect all remaining seeds. At the end of each trial, seeds remaining on the green turf were counted by hand by only one person without information about trials condition (sex, seed density or vegetation height). The corresponding values were used to calculate food intake rate (expressed as the number of seeds consumed per second during the 5 minutes of trial).

We used General Linear Mixed Models (GLMMs) to test for differences in time spent foraging and intake rate (dependent variables) between sexes at different levels of food density and predation risk (independent factors). Because focal individuals were tested for each treatment combination, models were fitted with bird

identity as a random factor. We began with a global model including all available explanatory variables (Table 1). Our initial models also included the following confounding covariates: date, minimum nightly temperature taken the night before each trial, body mass and fasting duration (expressed in minutes, to account for the time of the morning at which each bird was tested). The sex of the focal-bird, the sex of the conspecifics (non-focal individual), the seed densities and vegetation heights were considered as factors. We started from complete models to obtain the minimally adequate model [70] and we followed a backward stepwise model selection, where non-significant terms at $P=0.05$ were gradually removed (see Table S1). Backward selections were only performed on confounding variables (date, food deprivation, minimum temperature and bird body mass). Four interaction terms were considered to be potentially explanatory variables: seed density \times vegetation height, non-focal bird sex \times focal bird sex, focal bird sex \times seed density and focal bird sex \times vegetation height. Wherever an interaction term was included in a model, the two corresponding variables were also included as main effects. Post-hoc comparisons were performed using Tukey's HSD tests.

Similar complete models were tested to investigate intake rate. Foraging time was log-transformed and intake and pecking rates were square-root transformed to ensure normality and homoscedasticity assumptions. Concerning the comparisons of the time spent in movement, non-parametric statistical tests (Kruskal-Wallis tests) on untransformed data were used. To test for habituation, GLMM were performed on pecking and intake rates and foraging time using trial number. Results did not show any evidence for habituation (pecking rate: $F=1.633$, $df=1, 135$, $p=0.204$; intake rate: $F=0.048$, $df=1, 173$, $p=0.827$; foraging time: $F=0.548$, $df=1, 173$, $p=0.862$). All analyses were performed

using SPSS 17.0 software. Means are expressed \pm SE.

RESULTS

We found no evidence that the foraging behaviour of birds varied according to date, the fasting duration and body mass since these covariates were systematically removed during the model selection process (Table 2). Conversely, an effect of the ambient temperature experienced the night that preceded the trials suggested varying individuals' needs in relation to environmental conditions: the time spent in foraging, the number of pecks and ultimately intake rate, all increased as the minimum nightly temperature decreased (Table 1).

Effects of seed density and cover height

As expected, all dependent variables describing foraging behaviour and performance enhanced with increasing seed density (Table 2). Individuals foraging in a patch with an initial seed density of 100 m⁻² spent the shortest time in foraging and had the lowest pecking and intake rates. Conversely, skylarks foraging in the richest patch (1 600 seeds.m⁻²) spent the longest time in foraging and had both the highest pecking and intake rates (Figure 1). Intermediate values were recorded at medium initial seed density (i.e. 400.m⁻²). However, this pattern was reversed as stubble height increased (Table 2). Skylarks foraging in a patch not surrounded by vegetation spent longer time foraging and had higher pecking and intake rates than those foraging in the highest cover height (i.e 35 cm, Fig. 2). Intermediate values were found at medium cover heights (i.e. 15 cm), except for pecking rate (Figure 2B). The interaction term between seed density and cover height was systematically removed during the model selection process (Table 2) indicating that these two factors impacted foraging behaviour and performance in an additive way.

Sex-related differences

We found evidence that the effect of vegetation height on time spent foraging, pecking and intake rates differed significantly between the sexes. The interaction term between sex and cover height was retained in all final models (Table 2). The main component of this interaction was the greater sensitivity of males to the increase in vegetation height. With respect to the time budget, males reduced significantly their time spent foraging at 35 cm in comparison to a cover height of 0 cm (*post-hoc HSD Tukey*: $p=0.001$). Conversely, females allocated a similar amount of time at 35 cm and 15 cm (*post-hoc HSD Tukey*: $p=0.13$; Figure 3A) but reduced marginally their foraging time between 0 and 35 cm (*post-hoc HSD Tukey*: $p=0.112$; Figure 3A). A similar pattern was observed for pecking rate: males reduced their pecking rate when the vegetation height dropped from 0 to 35 cm (*post-hoc HSD Tukey*: $p=0.03$; Figure 3B), whereas females preserved an almost identical pecking rate (*post-hoc HSD Tukey*: $p=0.970$; Figure 3B). Interestingly, male behaviour changed markedly when the vegetation increased from 15 to 35 cm: they showed a strong increase in the time spent in movement (while adopting a vigilant posture). Such a change was not detected in females (Figure 4). This was most apparent also when resource density was high (difference between 400 and 1600 seed/m²: Kruskal-Wallis test: $H=9.45$, $df=2$, $p=0.009$; Figure 4), and again this was not detected in females ($H=0.19$, $df=2$, $p=0.94$). Males were actually moving more than females for two cover heights only (0cm: $H=0.227$; $df=2$; $p=0.82$; 15cm: $H=30.2$; $df=2$, $p=0.002$; 35cm: $H=3.33$, $df=2$, $p<0.001$).

As a consequence, only male intake rate, but not female, was significantly penalized at 35 cm (*post-hoc HSD Tukey*: respectively: $p=0.003$ and $p=0.271$; Figure 3C). Seed density and sex also interacted significantly in determining the allocation of

time spent foraging (Table 2), but did not differ with respect to sex. Both sexes spent the shortest time foraging at low seed density and the longest time at the highest seed density (*LSmeans* (\pm SE); females: 21.87 ± 1.20 vs. 42.66 ± 1.20 ; males: 23.99 ± 1.20 vs. 33.11 ± 1.20).

In addition, we found that the foraging behaviour of the focal birds depended on whether the conspecific non-focal bird was a male or a female (Table 2). For instance, pecking rate was significantly higher when conspecifics were males (*LSmeans* (\pm SE); males: 46.37 ± 4.69 vs. females: 32.41 ± 6.07). Even more surprisingly, there was a significant interaction between the sex of focal and non-focal birds on the time devoted to foraging (Table 2) indicating that males reduced their time spent foraging when conspecifics were females (*LSmeans* (\pm SE); female non-focal bird: 19.05 ± 1.23 vs. male non-focal bird: 37.15 ± 1.17) while females were insensitive to the sex of conspecifics (*LSmeans* (\pm SE); female non-focal bird: 33.88 ± 1.23 vs. male non-focal bird: 30.2 ± 1.17). Conversely, the sex of conspecifics had no significant effect on intake rate.

DISCUSSION

In this study, we experimentally examined how resource availability and predation risk affected time budget, pecking rate and seed intake in skylarks. As expected, our results indicated that time devoted to different activities varied both as a function of seed density and vegetation height. An increase in vegetation height consistently affected time-budget in skylarks through increasing vigilance and resulted in a concomitant decrease of foraging time. The high proportion of vigilant time of skylarks at the maximum vegetation height indicated that vegetation is perceived as a high predation risk for this species, despite its obvious protective nature. Many studies have reported similar changes in time budget in obstructive habitat [8, 14, 15, 20], attesting that predation risk was

increased in our obstructive treatment. This result is in accordance with Verdolin [38] who suggested that habitat cues may significantly increase an animal's perceived predation risk, and thus have a great effect on overall foraging behaviour.

Natural vegetation and sometimes foraging substrate combine both protective and obstructive properties [24, 39], depending on the predator type and anti-predator strategies adopted by a species [24]. Increased vigilance under high cover height can also be explained by the very additional utility of scanning when the view is obstructed. This anti-predator response can be related to the group-living strategy developed by this species outside the breeding season. Skylarks are highly social during winter and migration, hence vigilant time in skylarks is unsurprisingly related to group-size [40]. Possible benefits of group-living include the "many eyes effect" [12], which was one of the hypotheses formulated to explain group formation. However, the "many eyes effect" implies communication between individuals. Therefore, vegetation height may have different impacts on birds, first by directly reducing predator detection and second by decreasing visual communication between group members.

There was a positive relationship between foraging time and seed density independently of experimental level of predation risk, indicating that for each tested cover height, birds were less vigilant at high resource density. However, the benefits linked to the high seed density were balanced by the vegetation height, with a similar percentage of time spent foraging at a density of 100 seed/m² without vegetation and at a density of 1600 seed/m² with a vegetation height of 35 cm. This latter result is in accordance with/that of Butler et al. [7] who investigated pecking rate in chaffinches, another seed eating bird. The relationship between food density and vigilant time showed that skylarks spent less time vigilant at low

resource densities, in agreement with previous studies on granivorous birds [40, 41]. However, the prediction that vigilance should decrease with food density does not appear to support in all species. In his review regarding the effect of food density on vigilance in bird species, Beauchamp [36] reported a positive relationship between food density and vigilance time in 30% cases, negative in 26% and with non-significant effect in 44% cases. These contrasted results are probably due to several ecological factors modulating the effect of food density on vigilance such as spatial distribution of group, group size, handling posture or competition [36].

In skylarks, vigilance in both sexes increased markedly in more risky situations, but male and female vigilance differed at a cover height of 35 cm. While female skylarks maintained equal vigilant time between a cover height of 15 and 35 cm, males exhibited an increase in vigilant time under the same conditions. Several studies have shown that sex is an important correlate of individual vigilance levels [43, 44], reflecting differences in vulnerability to predation [45] and in the social factors that motivate scanning behaviour [46]. However, the gender which is more vigilant varies [8], and in some cases, sex has no effect on vigilance behaviour (domestic sheep: [47], muskox *Ovibos moschatus*: [48]) or is implied in complex interactions with reproductive status, social rank or group size [49; 50]. In investigations which showed a higher vigilance in males than females, the difference between sexes could be attributed reproductive status or competition for mates [51] and hence vigilance behaviour seems to be related to males searching for mates and looking out for competitors as well as predators. Given those contradictory results, further experiments, especially outside the breeding season, are required to confirm the results of the present study.

In addition to resource availability and predation risk, two others factors impacted

foraging time allocation in skylarks. First, the minimum temperature during the night affected the time spent under foraging activities. Minimum temperature impacts energy expenditure, especially by an increased demand for thermoregulation, resulting in a high proportion of foraging time. This result is consistent with studies demonstrating the relationships between the maintenance of body mass and the increased food intake in response to thermal stress [52]. Second, the sex of the conspecific individual significantly explained variation in foraging time and pecking rate. This result is in accordance with study suggesting that vigilance time may be influenced by the sexual composition of the group for aggregative species [53]. Particularly, when conspecific are males, the pecking rate of focal bird increased but there was no effect on intake rate. This surprising result may highlight a decrease in foraging success (intake rate/pecking rate) especially when focal and non-focal birds are males suggesting possible foraging competition by interference [40].

Concerning foraging gain, we observed intake differences between sexes in response to increased predation risk. For males, the decreased foraging time with predation risk was followed by a decrease in the number of seeds consumed. Surprisingly, female skylarks did not show any change in intake rate. Females were able to maintain their intake despite the decreased vigilant time and the increased vegetation height. For a comparable probability of detecting a predator, foraging strategy adopted by females appeared to be more energetically efficient. For a resource density equal to 1600 seed/m², females showed a significant reduction in locomotive activities with an increased predation risk, whereas males increased their time spent in movement, especially under vigilant posture (Figure 3). The difference in behavioural anti-predator responses of male and female skylarks

suggests that there are two strategies when resource density is high: a hiding strategy shown by females, and an escape strategy shown by males. Thus, males seem to prefer leave a risky-area, whereas females stay when resource density is high, suggesting a sexual difference in the food-safety trade-off. Food–safety trade-off results from the fact that animals may be distributed across habitats proportional to food availability [54]. However, as predation risk varies among habitats, animals may not necessarily select habitats based solely on energetic return. Consequently, individuals are likely to accept lower energetic benefits in order to forage in more safe habitats [55]. Several field observational studies have also shown food-safety trade-offs and differences between individual classes were observed [56]. Heithaus and Dill [57] suggested that juvenile male dolphins are more willing to accept higher predation risk to obtain higher energy intake rates. A similar age class difference in risk-taking behaviour while foraging has been found in the redshank where juveniles attempt to maximize energy intake by foraging in high-risk areas [58]. Our results suggest that female skylarks may also gain fitness benefits from risk-taking. Foraging in the energetically profitable habitats may increase long-term survival while males tend to maximize escape and consequently immediate survival. Further experiments involving patch choices between males and females would be appropriate, e.g. following an experimental set-up proposed by Butler et al. [7]. For instance, we may suppose that females should spend more time in a risky-environment than males if the energetic return can be important. In summary, our study showed that lower vegetation enhanced foraging intake rates. However, it has been demonstrated [59] that predation risk can alter habitat choice, which has been shown to influence survival and community structure [60]. Thus, habitat structure appears to be a major

component of population dynamics, especially for community living in homogenous landscapes, such as farmland birds. Our results highlight that phenotypic traits such as sex, can generate variations in behavioural responses outside the breeding season, independently of body condition. However, most functional response models do not take into account sexual variations. A mechanistic understanding of such intraspecific variations in behaviour is critical to develop adequate models and may be relevant for management and conservation efforts as well.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank V. Rocheteau for assistance during fieldwork, N. Guillon, X. Duchemin and C. Collas for caring for the birds while in captivity. We also thank M. Guillemain and O. Pays for valued comments on experiments and S. Yeo and J. Henniecke for English language editing. Two anonymous reviewers made extensive and very helpful comments.

REFERENCES

1. Sutherland WJ (1996) From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press, Oxford.
2. Baker DJ, Stillman RA, Smith BM, Bullock JM, Norris KJ (2010). Vigilance and the functional response of granivorous foragers. *Funct Ecol* 24: 1281-1290.
3. Treves A (2000) Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Anim Behav*, 60: 711-722.
4. Fernandez-Juricic E, Beauchamp G (2008) An experimental analysis of spatial position effects on foraging and vigilance in brown-headed cowbirds flock. *Ethology* 114: 105-114.
5. Bednekoff PA, Lima SL (2005). Testing for peripheral vigilance: do birds value what they

- see when not overtly vigilant? *Anim Behav* 69: 1165-1171.
6. Devereux CL, Whittingham MJ, Fernandez-Juricic E, Vickery JA, Krebs JR (2006) Predator detection and avoidance by starlings under differing scenarios of predation risk. *Behav Ecol* 17: 303-309.
 7. Butler SJ, Whittingham MJ, Quinn JL, Cresswell W (2005) Quantifying the interaction between food density and habitat structure in determining patch selection. *Anim Behav* 69: 337-343.
 8. Elgar MA (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol Review* 64: 13-33.
 9. Lima SL, Dill LM (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation. A review and prospectus. *Can J Zool* 68: 619-640.
 10. Lima SL (1990) The influence of models on the interpretation of vigilance. In : *Interpretation and Explanation in the study of Animal Behaviour* : vol.2. Explanation, Evolution and Adaptation (Ed. By M.Bekoff and D. Jamieson), pp. 246-267. Boulder, Colorado : Westview Press.
 11. Krause J, Ruxton GD (2002) *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.
 12. Cresswell W (1994a) Flocking is an affective anti-predation strategy in redshank, *Tringa tetanus*. *Anim Behav* 47: 433-442.
 13. Frid A (1997) Vigilance by female Dall's sheep: interactions between predation risk factors. *Anim Behav* 53: 799-808.
 14. Metcalfe NB (1984) The effect of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Anim Behav* 32: 981-985.
 15. Arenz CL, Leger CW (1997a) Artificial visual obstruction, antipredator vigilance, and predator detection in the thirteen-lined ground squirrel (*Spermophilus tridecemlineatus*). *Behaviour* 134: 1101-1114.
 16. Berger J (1999) Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. *Proc R Soc Lond B* 266: 2261-2267.
 17. Van Buskirk J, McCollum SA (1999) Plasticity and selection explain variation in tadpole phenotype between ponds with different predator composition. *Oikos* 85 31-39.
 18. McGowan KJ, Woolfenden GE (1989) A sentinel system in the Florida Scrub Jay. *Anim Behav* 37: 1000-1006.
 19. Butler SJ, Bradbury RB, Whittingham MJ (2005) Stubble height affects the use of stubble fields by farmland birds. *J Appl Ecol* 42: 469-476.
 20. Arenz CL, Leger CW (1997b) The antipredator vigilance of adult and juvenile thirteen-lined ground squirrels (*Sciuridae: Spermophilus tridecemlineatus*): Visual obstruction and simulated hawk attacks. *Ethology* 103: 945-953.
 21. Lazarus, Symond M (1992) Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Anim Behav* 43: 519-521.
 22. Sharpe PB, van Horne B (1998) Influence of habitat on behaviour of Townsend's ground squirrels (*Spermophilus townsendii*). *J Mammal* 79: 906-918.
 23. Ekman J (1987) Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Anim Behav* 35: 445-452.
 24. Lima SL (1987) Vigilance while feeding and its relation to the risk of predation. *J Theor Biol* 124: 303-316.
 25. Arenz CL, Leger CW (2000) Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of nutritional need. *Anim Behav* 59: 535-541.

26. Magnhagen, C. (1991) Predation risk as a cost of reproduction. *Trends Ecol Evol*, 6:183–186.
27. De Roos AM, Persson L, McCauley E (2003) The influence of size-dependent life history traits on the structure and the dynamics of populations and communities. *Ecol Lett* 6: 473-487.
28. Boukal DS, Berec L, Krivan V (2008) Does Sex-Selective Predation Stabilize or destabilize predator-prey dynamics? *PLoS ONE* 3,7,e2687.doi:10.1371/journal.pone.0002687.
29. Steenbeek R, Piek RC, van Buul B, van Hooft ARAM (1999) Vigilance in wild Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): the importance of infanticide risk. *Behav Ecol Sociobiol* 45:137-150.
30. Burger J, Safina C, Gochfeld M (2000) Factors affecting vigilance in springbok: importance of vegetative cover, location in herd, and herd size. *Acta Ethol* 2: 97–104.
31. Wilson JD, Evans J, Browne SJ, King JR (1997) Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *J Appl Ecol* 34: 1462-1478.
32. Chamberlain DE, Wilson AM, Browne SJ, Vickery JA (1999) Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *J Appl Ecol* 36: 856-870.
33. Donald PF, Green RE, Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc R Soc Lond B* 268: 25–29.
34. Whittingham MJ, Devereux CL, Evans AD, Bradbury RB (2006) Altering perceived predation risk and food availability: management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. *J Appl Ecol* 43: 640–650.
35. Roberts G (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim Behav* 51: 1077-1086.
36. Beauchamp G (2009) How does food density influence vigilance in birds and mammals? *Anim Behav* 78: 223-231.
37. Siriwardena GM, Baillie SR, Wilson JD (1998) Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird study* 45: 276-292.
38. Verdolin JL (2006) Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behav Ecol Sociobiol* 60: 457-464.
39. Lima S L (1992) Vigilance and foraging substrate – antipredatory considerations in a nonstandart environment. *Behav Ecol Sociobiol* 30: 283-289.
40. Powolny T, Eraud C, Bretagnolle V (2012) Group size modulates time budget and foraging efficiency in captive Skylarks, *Alauda arvensis*. *JOrnithol* 153: 485-490.
41. Smart SM, Stillman RA, Norris KJ (2008) Measuring the functional responses of farmland birds: an example of a declining seed-feeding bunting. *J Anim Ecol* 77: 687-695.
42. Baker DJ, Stillman RA, Bullock JM (2009). The effect of habitat complexity on functional response of a seed-eating passerine. *Ibis* 151: 547-558.
43. Cameron E, Du Toit JT (2005) Social influences on vigilance behaviour in giraffes, *Giraffa camelopardalis*. *Anim Behav* 69: 1337-1344.
44. Ginnett TF, Demment MW (1997) Sex differences in giraffe foraging behavior at two spatial scale. *Oecologia* 110: 291-300.
45. Fitzgibbon CD (1990) Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? *Anim Behav* 40: 837–845.
46. Reboreda JC, Fernandez GJ (1997) Sexual, seasonal and group size differences in the allocation of time between vigilance and

- feeding in the greater rhea *Rhea americana*. *Ethology* 103: 198–207.
47. Michelena P, Noel S, Gautrais J, Gerard JF, Deneubourg JL, Bon R. (2006) Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia* 148: 170-180.
 48. Cote SD, Schaefer JA, Messier F (1997) Time budgets and synchrony of activities in muskoxen: the influence of sex, age and season. *Can J Zool* 75: 1628-1635.
 49. Li C, Jiang Z, Li Z, Fang H, Li C, Beauchamp G (2012) Effects of reproductive status, social rank, sex and group size on vigilance patterns in Przewalski's gazelle. *PlosONE* 7(2):e32607.doi:10.1371/journal.pone.0032607.
 50. Winnie J, Creed S (2007) Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Anim Behav* 73:215-225.
 51. Portugal S J, Guillemain M (2011) Vigilance patterns of wintering Eurasian Wigeon: female benefits from male low-cost behaviour. *JOrnithol* 152: 661-668.
 52. Pravosudov VV, Grubb TC (1995) Vigilance in the tufted titmouse varies independently with air temperature and conspecific group size. *Condor* 97: 1064-1067.
 53. Meldrum GE, Ruckstuhl KE (2009) Mixed-sex group formation by bighorn sheep in winter: trading costs of synchrony for benefits of group living. *Anim Behav* 77: 919-929.
 54. Oksanen T, Power ME, Oksanen L (1995) Ideal free habitat selection and consumer-resource dynamics. *Am Nat* 146 565-585.
 55. McNamara JM, Houston A I (1990) State-dependent ideal free distributions. *Evol Ecol* 4: 298-311.
 56. Mills GL, Gorman ML (1997) Factors affecting the density and distribution of wild dogs in the Kruger national park. *Cons Biol* 11: 1397-1406.
 57. Heithaus MR, Dill L M (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology* 83: 480-491.
 58. Cresswell W (1994b) Age-dependent choice of redshank (*Tringa tetanus*) feeding location: profitability or risk? *J Anim Ecol* 63: 589-600.
 59. Lima SL (1998) Non-lethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48: 25-34.
 60. Brabrand A, Faafeng B (1993) Habitat shift in roach (*Rutilus rutilus*) induced by pikeperch (*Stozestion lucioperca*) introduction: predation risk versus pelagic behaviour. *Oecologia* 95: 38-46.
 61. Cramp S (1980) *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
 62. Chamberlain DE, Crick HQP (1999) Population declines and reproductive performance of skylarks *Alauda arvensis* in different regions and habitats of the United Kingdom. *Ibis* 141: 38-51.
 63. Eraud C, Lallemand J, Lormee H (2006) Sex-ratio of skylark *Alauda arvensis* in relation to timing of breeding: capsule earlier broods tend to be more male biased than later broods. *Bird Study* 53: 319-322.
 64. Robinson RA, Sutherland WJ (1999) The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography* 22: 447-454.
 65. Moorcroft D, Whittingham MJ, Bradbury RB, Wilson JD (2002) The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *J Appl Ecol* 39: 535–547.
 66. Fernandez-Juricic E, Kacelnik A (2004) Information transfer and gain in flocks : the effects of quality and quantity of social

- information at different neighbour distances. *Behav Ecol Sociobiol* 55: 502-511.
67. Ottoni EB (1996) Etholog 1.0: Ethological transcription tool for Windows. *Behavior Research Methods, Instruments and Computers* 28: 472-473.
68. Whittingham MJ, Markland HM (2002) The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. *Oecologia* 130: 637-644.
69. Fernandez-Juricic E, Siller S, Kacelnik A (2004) Flock density, social foraging and scanning: an experiment with starlings. *Behav Ecol* 15: 371-379.
70. Crawley MJ (1993) *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

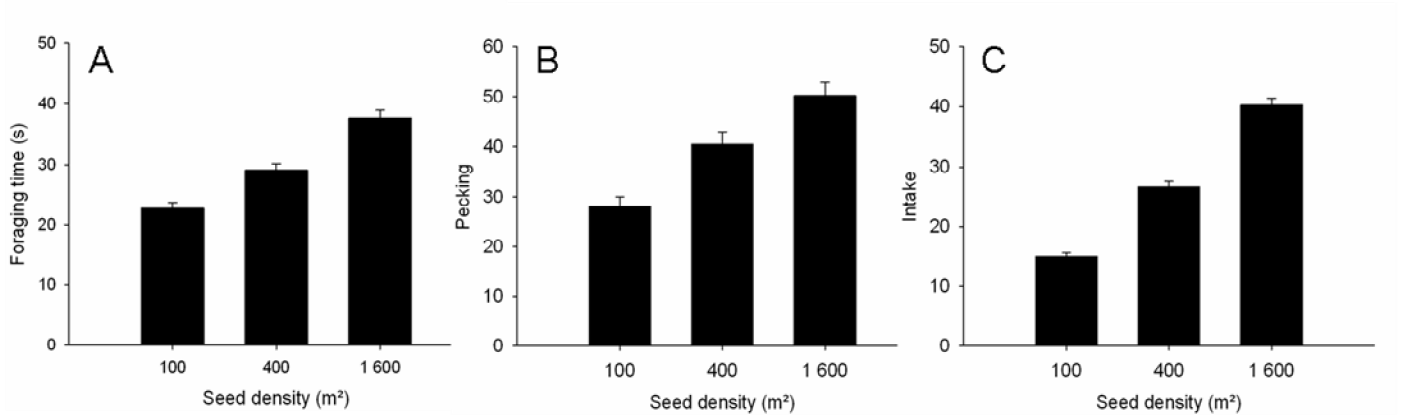


Figure 1: Effect of seed density on foraging time (A), pecking rate (B) and intake rate (C). The represented effect of seed density was controlled for co-variables. Estimates from GLMM were back transformed according to prior transformation.

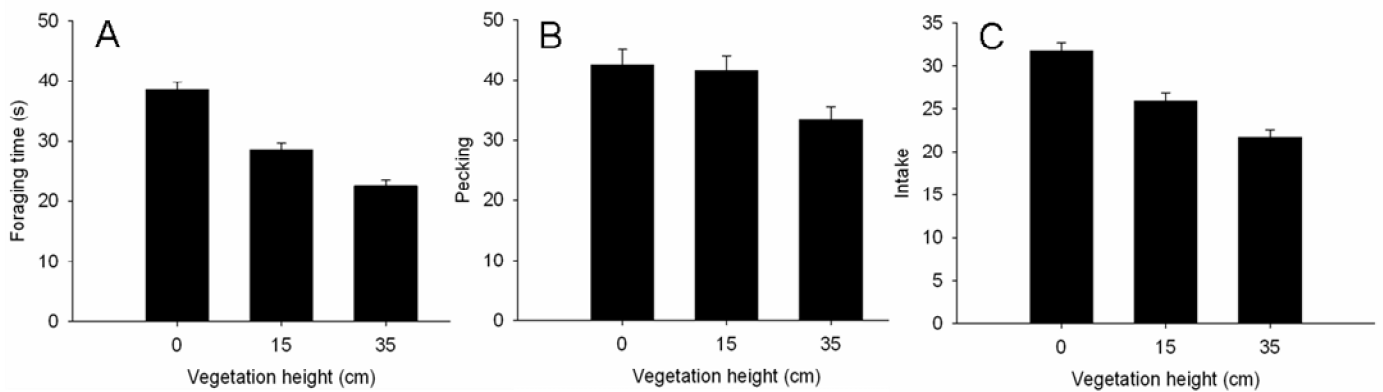


Figure 2: Effect of cover height on foraging time (A), pecking rate (B) and intake rate (C). The represented effect of vegetation height was controlled for co-variables. Estimates from GLMM were back transformed according to prior transformation.

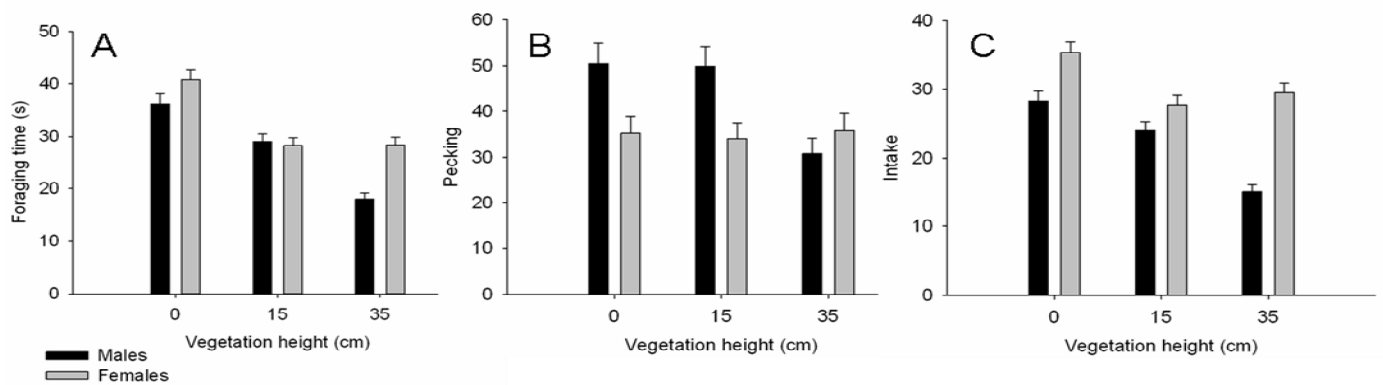


Figure 3: Cover height effect on foraging time (A), pecking rate (B) and intake rate (C). The represented effect of vegetation height was controlled for co-variables. Black histograms represent males and white histograms represent females. Estimates from GLMM were back transformed according to prior transformation.

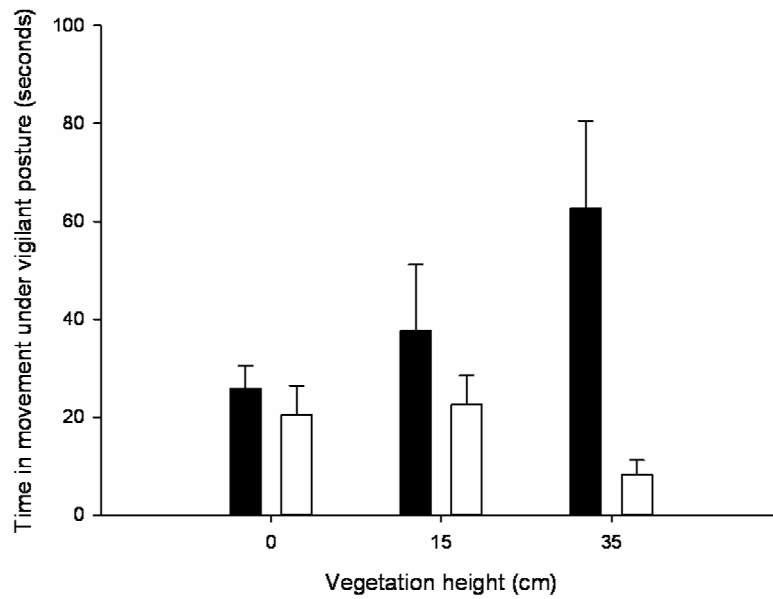


Figure 4: Average time spent in movement under vigilance at different vegetation heights. Only results obtained for a seed density of 1600 seed/m² were representing. Black histograms represent males and white histograms represent females. Vertical bars show standard errors.

TABLE 1: Explanatory variables entered into models for the foraging time, intake and pecking rates studies. Foraging and vigilant times were considered as states and pecking as events for videos analyzes. Intake rate was not obtained by videos analysed but was calculated after trials (number of seed proposed – total seed remaining after trial). Repeatability was calculated using re-analyzes from 28 different trials (between 2 and 4 times) for the time budget and from 25 (between 2 and 5 times) for the pecking rate. Repeatability coefficient were obtained for the pecking rate ($r=0.99$) and foraging time ($r=0.98$).

| Variable | Factor / covariate | Notes |
|---------------------|--------------------|---|
| Date | co-variate | julian date (1 for 1st January) |
| Minimum temperature | co-variate | minimum temperature the night before being tested |
| Body mass | co-variate | body mass the night before being tested |
| Focal bird sex | factor | male or female |
| Conspecific sex | factor | male or female |
| Food deprivation | co-variate | in minutes |
| Seed density | factor | 100; 400 or 1600 seeds/m ² |
| Cover height | factor | 0; 15 or 35 cm |
| Foraging time | | focal bird searching for food (based on head position); in secondes |
| Intake rate | | number of seeds consumed during test |
| Pecking rate | | number of pecks during test |

TABLE 2 Fixed effects explaining variation in time allocated to foraging, pecking and intake rates. A minimal model was backward-selected using a linear mixed effect model with individual identity as a random effect. Sex (female, *male*), vegetation height (0, 15, 35) and seed density (100, 400, 1600) were categorical (the classes used as references are italicised in the legends). Estimates were given for main terms.

| Dependent variable | Fixed effect | Estimates | Df/DfDen | F values | P |
|----------------------------------|----------------------------------|--|----------|----------|----------|
| Foraging time | intercept | 1.54 | 1, 35 | 767.24 | < 0.0001 |
| | minimum temperature | -0.17 | 1, 146 | 6.564 | 0.011 |
| | focal bird sex | <i>female</i> : 0.06 | 1, 25 | 0.717 | 0.405 |
| | conspecific sex | <i>female</i> : -0.29 | 1, 148 | 4.829 | 0.03 |
| | seed density | <i>100</i> : -0.155 <i>400</i> : -0.126 | 2, 145 | 14.363 | < 0.0001 |
| | cover height | <i>0</i> : 0.3 <i>15</i> : 0.21 | 2, 145 | 16.016 | < 0.0001 |
| | focal bird sex x cover height | | 2, 145 | 3.455 | 0.034 |
| | focal bird sex x seed density | | 2, 145 | 3.51 | 0.032 |
| | focal bird sex x conspecific sex | | 1, 148 | 10.689 | 0.001 |
| | seed density x cover height | | 4, 145 | 1.021 | 0.398 |
| | Pecking rate | intercept | 6.81 | 1, 32 | 326.52 |
| minimum temperature | | -0.12 | 1, 146 | 8.949 | 0.003 |
| focal bird sex | | <i>female</i> : 1.65 | 1, 24 | 3.085 | 0.092 |
| conspecific sex | | <i>female</i> : -1.93 | 1, 148 | 14.106 | < 0.0001 |
| seed density | | <i>100</i> : -1.55 <i>400</i> : -1.08 | 2, 145 | 25.335 | < 0.0001 |
| cover height | | <i>0</i> : 1.55 <i>15</i> : 1.17 | 2, 145 | 5.093 | 0.007 |
| focal bird sex x cover height | | | 2, 145 | 6.524 | 0.002 |
| focal bird sex x seed density | | | 2, 145 | 3.134 | 0.046 |
| focal bird sex x conspecific sex | | | 1, 148 | 4.074 | 0.045 |
| seed density x cover height | | | 4, 145 | 0.733 | 0.571 |
| Intake rate | | intercept | 5.49 | 1, 38 | 744.85 |
| | minimum temperature | -0.12 | 1, 146 | 22.557 | < 0.0001 |
| | focal bird sex | <i>female</i> : 1.31 | 1, 26 | 8.303 | 0.008 |
| | conspecific sex | <i>female</i> : -0.4 | 1, 149 | 0.563 | 0.454 |
| | seed density | <i>100</i> : -2.46 <i>400</i> : -1.19 | 2, 145 | 125.936 | < 0.0001 |
| | cover height | <i>0</i> : 1.68 <i>15</i> : 1.02 | 2, 145 | 19.56 | < 0.0001 |
| | focal bird sex x cover height | | 2, 145 | 8.189 | < 0.0001 |
| | focal bird sex x seed density | | 2, 145 | 0.848 | 0.431 |
| | focal bird sex x conspecific sex | | 1, 148 | 1.496 | 0.223 |
| | seed density x cover height | | 4, 145 | 0.712 | 0.585 |

SUPPORTING INFORMATION TABLE S1: Overall effects of variables and 6 interactions between factors on forging time, pecking and intake rates. Variables were tested using a linear mixed model. Parameters of fixed effects are given when variables were eliminated from models.

| Dependent variable | Fixed effect | Df/DfDen | F values | P |
|----------------------------------|----------------------------------|----------|----------|--------------------|
| Foraging time | date | 1, 150 | 0.526 | 0.469 |
| | minimum temperature | 1, 146 | 6.564 | 0.011 |
| | body mass | 1, 76 | 3.516 | 0.065 |
| | focal bird sex | 1, 25 | 0.717 | 0.405 |
| | conspecific sex | 1, 148 | 4.829 | 0.03 |
| | food deprivation | 1, 147 | 0.024 | 0.876 |
| | seed density | 2, 145 | 14.363 | < 0.0001 |
| | cover height | 2, 145 | 16.016 | < 0.0001 |
| | focal bird sex x cover height | 2, 145 | 3.455 | 0.034 |
| | focal bird sex x seed density | 2, 145 | 3.51 | 0.032 |
| | focal bird sex x conspecific sex | 1, 148 | 10.689 | 0.001 |
| | seed density x cover height | 4, 145 | 1.021 | 0.398 |
| | Pecking rate | date | 1, 149 | 2.531 |
| minimum temperature | | 1, 146 | 8.949 | 0.003 |
| body mass | | 1, 88 | 3.47 | 0.066 |
| focal bird sex | | 1, 24 | 3.085 | 0.092 |
| conspecific sex | | 1, 148 | 14.106 | < 0.0001 |
| food deprivation | | 1, 146 | 0.361 | 0.549 |
| seed density | | 2, 145 | 25.335 | < 0.0001 |
| cover height | | 2, 145 | 5.093 | 0.007 |
| focal bird sex x cover height | | 2, 145 | 6.524 | 0.002 |
| focal bird sex x seed density | | 2, 145 | 3.134 | 0.046 |
| focal bird sex x conspecific sex | | 1, 148 | 4.074 | 0.045 |
| seed density x cover height | | 4, 145 | 0.733 | 0.571 |
| Intake rate | | date | 1, 151 | 0.003 |
| | minimum temperature | 1, 146 | 22.557 | < 0.0001 |
| | body mass | 1, 56 | 0.184 | 0.67 |
| | focal bird sex | 1, 26 | 8.303 | 0.008 |
| | conspecific sex | 1, 149 | 0.563 | 0.454 |
| | food deprivation | 1, 149 | 1.979 | 0.162 |
| | seed density | 2, 145 | 125.936 | < 0.0001 |
| | cover height | 2, 145 | 19.56 | < 0.0001 |
| | focal bird sex x cover height | 2, 145 | 8.189 | < 0.0001 |
| | focal bird sex x seed density | 2, 145 | 0.848 | 0.431 |
| | focal bird sex x conspecific sex | 1, 148 | 1.496 | 0.223 |
| | seed density x cover height | 4, 145 | 0.712 | 0.585 |

ANNEXE IV

Cold tolerance and sex-related hypothermia explain winter sexual segregation in farmland bird

Powolny Thibaut, Bretagnolle Vincent, Dupoué Andréaz, Lourdais Olivier and Eraud Cyril

Migration is an important event in the life history of many animals, but there is considerable variation within populations in the timing and final destination. A common form of sexual segregation in migratory birds is differential migration whereby males usually spend winter farther north than females. However, why sexes segregate during winter remain to be clarified. One hypothesis (i.e. *body size* or *cold tolerance hypothesis*) predicted that body size dimorphism provides metabolic differences under cold climate. We explored this hypothesis by experimentally tested the impacts of low temperature on metabolic rates and internal body temperature in Eurasian Skylark (*Alauda arvensis*). We also investigated whether thermal conditions affected males and females thermoregulatory costs and body temperature reduction as energy saving mechanisms. Firstly, we found evidence for a differential migration strategy in skylark populations with a male-biased sex-ratio decreasing towards southern latitudes in France. Secondly, experimental treatments resulted in a significant increase in metabolic rate when ambient temperature decreases from thermo-neutral (20°C) to -5°C but contrary to predictions, we found no difference between sexes on energy expenditure. However, investigations on internal body temperature revealed sex-related hypothermia. While males maintained identical body temperatures between thermal treatments, females strongly reduced their body temperature and consequently energy expenditure when environmental conditions become thermally binding. This experiment provided strong results on functional mechanisms involved in latitudinal segregation and supports the body size hypothesis in skylark. Our novel findings of sex-specific physiological strategies could be related to these life history differences between sexes

Manuscript in preparation

INTRODUCTION

The phenomenon of differential migration describes how, within a population, individuals of different sex or age class differ in their migration with respect to timing, distance, or both (Terril & Abele 1988). When spatial segregation between sex/age classes occurs in a population during the non-breeding season, sub-populations occupying different non-breeding sites may be subjected therefore to different food regimes, predation risk, competition level or climate conditions, all of which may affect survivorship and ultimately, population dynamics (Cristol et al. 1999). There is increasing evidence that differential migration and sex habitat segregation during the non breeding season are widespread phenomena in birds (Myers 1981; Sherry and Holmes 1996). For instance, Cristol et al. (1999) found that 91% of the 160 studied species from North America and Europe showed differential migration. However, despite differential migration is common, its underlying mechanisms and consequences are still poorly understood, and understanding the factors responsible for the evolution and maintenance of differential migration remains a major challenge (Cristol et al. 1999; Berthold 2001; Jenkins & Cristol 2002). At least three different, not mutually exclusive hypotheses have been proposed. Firstly, the *arrival-time hypothesis* predicts that individuals of one sex migrates earlier than the other sex and overwinters closer to the breeding grounds, thus conferring a reproductive advantage upon the individuals, usually males, that winter closer to the breeding ground because they can arrive earlier in the breeding season to secure high quality territories (Myers 1981). Secondly, the *dominance hierarchy hypothesis*, whereby the competition for winter resources leads the dominant sex to exclude the subordinate sex (Gauthreaux 1978). Subordinate individuals are forced to move to areas further away from the breeding grounds by dominant ones, which

tend to move shorter distances or remain sedentary. Finally, the *body size hypothesis* or *physiological limitations hypothesis* (Ketterson & Nolan 1976; Myers 1981) postulates that larger individuals can withstand longer periods of fasting. They are therefore better suited to survive the colder and less predictable climates at higher latitudes, conversely to smaller individuals. Under this latter hypothesis, differences in cold temperature tolerance may be expected to coincide with patterns of differential migration in sexually dimorphic species. Many species exhibiting sexual body size dimorphism migrate at different latitudes according to sex (Cristol et al. 1999; Newton 2010). The variations observed in the migration patterns between male and female are then often interpreted as a by-product of variations in the body size (Bennett & Owens 2002; Catry et al. 2005).

Disentangling the three mechanisms is not always easy however, because they are based on some extant similar mechanisms. For instance, social competition and cold tolerance hypotheses both predict that the large individuals would make shorter migratory routes and would spend the winter at higher latitudes. While it is useful to use latitude to analyse geographic variation in size, it is necessary to examine the mechanisms that generate these patterns to understand broad-scale geographic variation in body size. Because temperature changes systematically with latitude, a gradient in temperature is assumed to create the increase in body size with increasing latitude (Meiri & Thomas 2007), following Bergmann's rule, which is based on differential allometric relationships between surface and volume (Bergmann 1847). By selecting winter habitat that minimizes thermoregulatory costs, small animals may reduce their energy requirements and may reallocate time or energy to other vital processes (Webb & Rogers 1988). Energetic constraints are commonly invoked to explain the

distributional patterns of small and large endotherms (Johnston and Bennett 1996). However, when environmental temperature is extremely low and/or food resource is scarce, small endotherms may reduce their metabolic and body temperature on a daily or seasonal basis (Reinertsen 1996). These physiological mechanisms have evolved independently throughout the avian phylogeny, in species ranging in body mass from 3 grams to 6.5 kg, and constitute an important proximate response to increased energetic demands (McKechnie & Lovegrove 2002). Hummingbirds for example, reduce their body temperature few days before migration to save fat reserves (Carpenter & Hixon 1988) and pigeons become progressively hypothermic at night if they are deprived from food (Graf et al. 1989). This decrease in body temperature which is called facultative hypothermia or torpor (Prinzinger et al. 1991; Reinertsen 1996) reduce energetic expenditure and can be misleading in interpreting metabolic rates at low temperature. Overall therefore, combined measurements of metabolic expenditure and body temperature when thermoregulatory costs are higher, are necessary to evaluate the relationship between energetic cost, ambient temperature and body size. Although many studies have investigated the link between species distribution and metabolism along a latitudinal gradient (Root 1988a, 1988b; Zuckerberg et al. 2011), few have tested whether inter-individual variation in thermal tolerance within a species affects its distribution. In addition, the body size hypothesis remains rarely tested in literature (Guillemain et al. 2009). Yet, the physiological response to variation in ambient temperature can provide insights into how individuals are adapted to different environments.

The skylark *Alauda arvensis* is one of the most abundant and well-studied farmland birds in Europe (Donald et al. 2001). Despite this, relatively little is known about the age/sex structure of wintering

populations. This species, which is common in Western Europe is sedentary at mid latitudes (south of northern Germany) and winters in west and south Europe each autumn in large numbers (Hegemann et al. 2010). The skylark exhibits a slight sexual body-size dimorphism, with males larger than females with respect to most body measures (Cramp 1980; Appendix A). Skylark is known to display differential migration (Senk et al. 1972; Cramp 1988), and among the different hypotheses evoked to explain differential migration in skylark, only the arrival time hypothesis has received some empirical support (Hargues et al. 2007). However, although males and females show small difference in fall migration dates (Hargues et al. 2007), the sole arrival time hypothesis may be insufficient to explain differential migration by sex in this species. Since differences in body size are often associated with differences in metabolic rate at low temperatures, differences in energy expenditure during winter may be expected to coincide with patterns of differential migration in sexually dimorphic species. Here we test this latter hypothesis using the Eurasian skylark as our model organism. We first test empirically whether sexual segregation under a latitudinal gradient in France occurs, and then we experimentally expose captive male and female skylarks at varying ambient temperature to test for sexual difference in metabolic rates and body temperature under different thermal treatment tests. We predict that smaller bird, i.e. females, will pay higher energetic cost at cold temperatures in comparison to males. We also test this prediction irrespective of sex, using individual body condition.

MATERIALS AND METHODES

Latitudinal variation in sex-ratio

The sex-ratio of over-wintering populations of skylarks was obtained by analysing hunting bags from regional hunters along a

latitudinal gradient in France. The sex of each bird was determined by molecular analyses following Eraud et al. (2006) or by post-mortem dissection. A total of 528 individuals (138 females and 390 males) was analysed during the winters of 2000-2001, 2009-2010, 2010-2011 and 2011-2012. To ensure that birds were wintering individuals and not transients, sampling were performed only from early December to late January. Neither sound nor visual decoy was used by hunters suggesting that sampling were random, at least with regard to sex.

Bird capture and maintenance

For laboratory experiments, we caught skylarks along the French Atlantic coast during the fall migration, between October and November 2011. Each birds were colour ringed, weighed ($\pm 0.1\text{g}$), and their tarsus and their maximum wing chord were measured. Thereafter, birds were randomly assigned to groups of 10 to 12 individuals and acclimatized for two months in $4*3*2\text{m}$ ($L*I*H$) outdoor aviaries at the Centre d'Etudes Biologiques of Chizé (CEBC-CNRS, Western France). Birds were fed *ad libitum* with a commercial seed mixture, grit, green material (i.e. oilseed rape) and tap water. Birds showing any sign of sickness were removed from the experiment. To limit the time spent under captive conditions all birds were released into the wild in the middle of March, during the pre-nuptial migration.

Metabolic rate (MR)

We measured basal metabolic rate of adult Skylarks using multichannel open-circuit respirometry (Sables System, Las Vegas, USA). Measurements were performed on ten males ($BM = 38.51 \pm 1.65\text{ g}$) and ten females ($BM = 33.45 \pm 1.09\text{ g}$) in February 2012. Each individuals was tested at three temperatures (-5 ; 6 or 20°C) in a climatic chamber ($\pm 1^\circ\text{C}$) (#400 DG LMS Ltd, Sevenoaks, Kent, UK). While the first two temperatures reflect environmental constraints, 20°C lies within the thermo-

neutral zone for Skylarks (Tieleman et al. 2002). The sequence in trial temperatures was randomized for each individual. Skylarks were capture from outdoor aviaries in late afternoon and then transported to the laboratory at 17.00 and acclimated for 2hours. Birds were food deprived for two hours before measurements. For a given session, seven individuals were weighed ($\pm 0.1\text{g}$) and then placed individually in an opaque test box (internal volume 1870 ml) in the climatic chamber set at target temperature. One test chamber was left empty to provide baseline sample. Birds were kept in total darkness to measure overnight oxygen consumption. Outside air was supplied by a Bioblock Scientific 55l air pump to a mass-flow controller ($\pm 1\text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$) (FlowBar-8, Sable Systems, Las Vegas, USA) with a pump (Bioblock Scientific 55 l) that provided a constant flow ($415.5 \pm 8.9\text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$) to each chambers. The effluent air of each test chamber was then sequentially sampled with a gas flow switcher (RM-Multiplexer, Sable Systems, Las Vegas, USA). Air was then stripped of water by passing it through Drierite (W. A. Hammond Drierite Co., Xenia, OH) and then sent to an oxygen analyser (FC10A, Sable Systems, Las Vegas, USA). Measurements were carried overnight and trials duration was 10 hours (from 20.00 to 6.00 the following morning). During that time, each test chamber was sequentially sampled for 300 seconds leading to 10 replicates per individuals per trials. Hardware outputs were simultaneously recorded with a specific interface (UI-2, Sable Systems, Las Vegas, USA). We used respirometry equations ($\dot{V}O_2 = [\text{O}_2 (\%) / 100] \times [1850 / 300]$) to calculate absolute and mass-specific rate of oxygen consumption ($\dot{V}O_2$ in ml h^{-1}). Values derived by averaging replicate collected for each individual.

Body temperature profile

To test for changes in body temperatures (T_b) with ambient temperature (T_a) we recorded rectal body temperature at two

different T_a : -5°C and 20°C . Twenty birds (10 males and 10 females) were used in this experimental set-up. For each measure, a Type T thermocouple was inserted 1.2 cm deep into the cloaca and maintained until a stable value was collected during 30 seconds. T_b was recorded within 60 seconds of handling using 21X data logger (Campbell Scientific instruments, Logan, UT, U.S.A). All body temperature were taken by one person (TP) to minimize variations. Skylarks were captured from outdoor aviaries in late afternoon and transported to a nearby laboratory at 17.00 and then placed into box (internal volume 1870 ml). Birds were first exposed to thermo-neutral ambient temperature (approximately 20°C) for 1h. At 20.00 the individual was removed from the box and initial T_b was recorded. The animal was placed back in the box in thermo-controlled chamber. One hour after the first measurements, the light was turned off and the birds were kept in total darkness. For birds tested at low temperature, the temperature was gradually (within two hours) reduced to -5°C . The chamber was set at 20°C for the warm treatment. A second reading of temperature was taken during the night, at 2.00, approximately 6 hours after being placed under target temperature. Finally, a third and last T_b recording was performed at 8.00. Potential disturbances inflicted by handling birds and measuring their T_b 4 to 5 hours prior to a second T_b sampling does not change the hyperthermic response (Nord et al. 2011).

Statistical analysis

We investigated sex-ratio variation at 9 different locations from a total of 528 individuals according to latitude by fitting general linear models (Table 1). GLM were fitted with the proportion of females present at each latitude as the response variable using logit link and a binomial error distribution (Hardy 2002). We used General Linear Mixed Models (GLMMs) to investigate whether oxygen consumption, body mass changes and body temperature

was affected by sex and ambient temperature. Ambient temperature was included as a fixed factor into the models and bird identity as a random factor for each model. We started from complete models to obtain the minimally adequate model (Crawley 1993), following a backward stepwise model selection procedure where the non-significant terms at $p=0.05$ were sequentially removed. $\dot{V}\text{O}_2$ was log-transformed to ensure normality and homoscedasticity assumptions. All analyses were performed using SPSS 17.0 software and means are reported with their standard errors (mean \pm SE).

RESULTS

Effect of latitudinal gradient on skylarks' sex ratio

Males skylark predominated in our sample with 390 males and 138 females (Table 1). Skylark sex-ratio varied significantly with latitude (Figure 1; $F_{1,49} = 20.25$; $p < 0.0001$). More specifically, the probability of being a female decrease from 0.35 in southern France to a probability inferior to 0.1 at northern latitude (Figure 1). Despite the 4 winters sampled, we observed no effect of year on sex-ratio variations ($F_{1,50} = 0.89$; $p = 0.344$).

Metabolic rate (MR)

As expected, oxygen consumption significant increased as ambient temperature decreased (Figure 2; see Table 2 for statistical result of the full model with temperature and sex as independent variables). Individuals placed under warm conditions ($T_a = 20^{\circ}\text{C}$) had the lowest $\dot{V}\text{O}_2$ (mean 0.042 ± 0.002 ml/min/g). Conversely, skylarks placed under cold conditions ($T_a = -5^{\circ}\text{C}$) presented the higher levels of oxygen consumption (mean 0.071 ± 0.006 ml/min/g; Figure 2). We observed no statistical effect of sex on $\dot{V}\text{O}_2$ variation between thermal treatments (Table 2).

Body temperature profile

General patterns of body temperature profiles revealed that birds decreased their

body temperature during the night, independently of the ambient temperature or sex (Figure 3A; 3B). However, the effect of ambient temperature on body temperature differed significantly between the sexes, since the interaction term between sex and T_a was retained in final model (see Table 2, Fig. 3). The main component of this interaction was the greater sensitivity of females to the decrease in ambient temperature. With respect to the T_b , males and females reduced significantly their body temperature under warm condition during the night (t-test between T_b at 20.00 and 02.00, $t = 7.839$, $df=19$, $p<0.0001$). At 08.00, we observed an increase in Skylarks T_b to obtained a body temperature not significantly different from the initial T_b (t-test between T_b at 20.00 and 08.00, $t = 0.274$, $df=19$, $p=0.787$, Figure 3A). At 20°C, we observed no statistical differences between males and females, and both sexes decreased their T_b by $2.8 \pm 1.6^\circ\text{C}$ (means: $2.6 \pm 1.6^\circ\text{C}$ for males and $3.03 \pm 1.7^\circ\text{C}$ for females; t-test, $t = 0.736$, $df=18$, $p=0.471$). However and unlike to the males which maintained a similar variation in T_b between thermal treatments, females decreased significantly their T_b below the body temperature of males under cold condition (t-test between T_b of male and female at 02.00, $t = -6.988$, $df=18$, $p<0.0001$, Figure 3B). Finally, we observed a significant relationship between the amplitude of the decrease of the body temperature and body mass loss (Table 2; $F= 8.46$, $p=0.006$).

DISCUSSION

This study provides strong evidence of spatial segregation between wintering males and females skylark at a large scale (*i.e.* from northern to southern France). We observed a strongly biased male sex-ratio at high latitudes, and a more balanced sex ratio in the south. Assuming that there is no latitudinal difference between sexes on

breeding grounds, our results confirm that females migrate farther than males, supporting earlier reports of differential migration in skylarks, in southern France (Hargues et al. 2007) and Italy (Scebba 2001).

Analyses of morphological measurements from skylarks have shown that males are larger than females (Cramp 1980, Appendix A). Two hypotheses that consider allometric relationships as the biological basis of sex-related variation in migratory behaviour (*i.e.* body size and social dominance hypothesis) predict that individuals of the smaller sex should migrate further south. According to the body-size hypothesis, patterns of latitudinal segregation in body size are usually interpreted with the framework of Bergmann's rules (1847), which predicts larger individuals winter at higher latitudes because of their better ability to withstand low temperatures and food shortage (Cristol et al. 1999, Katti & Price 2003). For animals that remain active all year long, winters in temperate or arctic regions are critical periods and impose important energetic constraints and metabolic adjustments (Marsh & Dawson 1989). Cumulative effects of declining temperatures, increased energy costs of thermoregulation (Jackson et al. 2001) and declines in food availability may generate numerous structural, behavioural or physiological adaptations that enhance winter survival. At high latitudes in winter, birds must deal with limitations on access to food imposed by short photoperiods, but also prolonged overnight fasts. Among environmental factors impacting energy expenditure, temperature is one of the major modifiers of metabolic level in endothermic animals (McNab 2002). For species wintering under temperate climate, birds are faced with marked seasonal changes in cold exposure and thermoregulatory costs (Wiersma & Piersma 1994) and low temperature contribute to make wintering periods

energetically costly. In skylark and independently of sex, we observed an increasing consumption of oxygen with a decrease of ambient temperature. Because wintering elevations of metabolic rate (MR) in small birds are often correlated with improvements in cold tolerance (Liknes et al. 2002; Liknes & Swanson 1996), this suggests that changes in MR are functionally correlated with changes in cold tolerance. However, Dawson and O'Connor (1996) suggested that an elevation of metabolic rate in winter appears unnecessary and energetically expensive for cold defence given the substantial capacity of birds for regulatory thermogenesis. They proposed two possibilities by which winter increases in metabolic rate could benefit cold tolerance in birds directly. First, winter increases in MR could serve as an emergency response for protection of peripheral tissues from cold injury. Second, an elevation of MR could lower the threshold temperature for initiation of shivering, thus decreasing energetic costs of thermoregulation. Using three different thermal treatments, we showed no sexual difference in response to a decreasing ambient temperature on metabolism. Females and males showed similar patterns, suggesting no supplementary energetic costs at cold temperature for females.

Passerine birds typically maintain T_b between 39°C and 44°C, which, in terms of metabolic energy is considered as expensive (Prinzinger et al. 1991). However, when faced with unfavourable environmental conditions, many bird species decrease their rest-phase body temperature (T_b) significantly below normothermic values. This state, depending on its depth is called rest-phase hypothermia (T_b lowered by 3-10°C) or torpor (T_b lowered by more than 10°C) (McKechnie & Lovegrove 2002), though the distinction between rest-phase hypothermia and torpor remains controversial (Prinzinger et al. 1991). This latter author and Reinertsen (1996) suggest

that torpor describes state of inactivity and reduced responsiveness to external stimuli, whereas in rest-phase hypothermia, the body temperature drops by only a few degrees and can be readily restored to the normal level. Our results show that both males and females decreased their body temperature during the night, and they did so in higher amplitude when with lower ambient temperature (T_a), indicating therefore that body temperature reduction is a mechanism for reducing energy expenditure when thermoregulatory costs are high (Cooper & Gessaman 2005). By minimizing the $T_a - T_b$ difference, the demand for metabolic heat production will be reduced (McNab 2002). However, T_a alone may not fully explain the use of hypothermia and torpor (McKechnie & Lovegrove 2003) and body reserves are linked to a decreased T_b (Hohtola et al. 1991).

At very low T_a (-5°C), a significant sex difference in body temperature reduction appeared, with females decreasing their body temperature for more than 4 degrees, in contrast to males which maintained their T_b close to that observed at 20°C, thus suggesting that costs imposed by the low T_a were greater for females than for males. Female skylarks reduce sufficiently their internal temperature to enter in rest-phase hypothermia, while males maintain a high body temperature. Moreover, we observed a negative relationship between the magnitude of body temperature decrease (ΔT_b) and body mass loss (ΔT_m) in skylarks, suggesting that decreasing T_b allowed the maintenance of body condition when environment becomes thermally costly. Also and contrary to males, females skylark showed physiological adaptation to low temperature, in response to thermal environmental changes. However, although hypothermia are used by animals to save reserves and minimize energy expenditure, the relative decrease in T_b commonly associated with low T_a are potentially costly (Boyles et al. 2007, Nord et al.

2009). The decrease in internal temperature might also compromise physiological fitness-related processes which are temperature-dependent such as immune function (Martin et al. 2008, Canale & Henry 2011) or somatic repair (Larkin and Heller 1999). Such physiological costs may be further amplified by ecological costs, such as increased predation risk (Pravosudov & Lucas 2000, Laurila & Hohtola 2005) or failure to retrieve cached food (Palchykova et al. 2006). In addition, rewarming was identified as energetically costly (Pavey & Geiser 2008). However, previous studies demonstrated that passive rewarming either by the increase in ambient temperature or by basking in the sun appears to be common in hetero-thermic mammals and birds (Geiser & Drury 2003). Over France in winter, the solar energy reaching the ground increases southward, and it is thus possible that female distribution during winter reflects potential passive rewarming or basking due to increase in T_a in the morning (Geiser and Pavey 2007) allowing a decrease in the cost of hypothermia.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank V. Rocheteau for assistance during fieldwork, N. Guillon, and X. Duchemin for caring for the birds while in captivity and S. Dano for genetic sexing. We are very grateful for French hunters who allowed us to analyse their hunting bags. T. Powolny is funded by a student grant provided by ONCFS. This work was performed with governmental authorizations from the Préfecture des Deux-Sèvres (Niort, France, no.79-219). All experiments were carried out in compliance with French legal requirements and with the permission of the National Conservation Authority (no.79349). Bird captures for metabolic experiments were performed under permit from the National

Hunting and Wildlife Agency to TP (N°2009-014).

REFERENCES

- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gott. Stud.*, 1, 595–708.
- Berthold, P. (2001) *Bird migration—a general survey*, 2nd edn. Oxford University Press.
- Boyles, J.G., Dunbar, M.B., Storm, J.J., Brack, V.J. (2007) Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *Journal of Experimental Biology*, 210, 4345–4350.
- Canale, C.I. & Henry, P.Y. (2011) Energetic costs of the immune response and torpor use in a primate. *Functional Ecology*, 25, 557–565.
- Catry, P., Lecoq, M., Araujo, A., Conway, G., Felgueiras, M., King, J.M.B., Rumsey, S., Salima, H., Tenreiro, P. (2005) Differential migration of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P. ibericus* in Europe and Africa. *Journal of Avian Biology*, 36, 184–190.
- Cooper, S.J. & Gessaman, J.A. (2005) Nocturnal hypothermia in seasonally acclimatized Mountain Chickadees and Juniper Titmice. *Condor*, 107, 151–155.
- Cramp, S. (1980) *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (1988) *Handbook of the Birds of Europe, the Middle east and the North Africa: the Birds of the western Palearctic*, vol. 5, Oxford University Press, New York.
- Crawley, M.J. (1993) *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cristol, D. A., M. B. Baker, and C. Carbone. (1999) Differential migration revisited: latitudinal segregation by age and sex class. *Current Ornithology*, 15,33–88.

- Donald PF, Green RE, Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B*, 268, 25–29.
- Dawson, W. R., & O'Connor, T.P. (1996). Energetic features of avian thermoregulatory responses. D. 85-124. In C. Carey led.1, Avian energetics; Chapman and Hall, New York.
- Eraud C, Lallemand J, Lormee H (2006) Sex-ratio of skylark *Alauda arvensis* in relation to timing of breeding: capsule earlier broods tend to be more male biased than later broods. *Bird Study*, 53, 319-322.
- Gauthreaux, S.A.J. (1978) The ecological significance of behavioral dominance, p. 17-54. In P.P.G. Bateson and P.H. Klopfer, Perspective in ethology, vol. 3, Plenum Press, New York.
- Geiser, F. & Drury, R.L. (2003) Radiant heat affects thermoregulation and energy expenditure during rewarming from torpor. *Journal of Comparative Biology B*, 173, 55-60.
- Geiser, F. & Pavey, C. R. (2007) Basking and torpor in a rock-dwelling desert marsupial: survival strategies in a resource poor-environment. *Journal of Comparative Biology B*, 177, 885-892.
- Guillemain, M., Hearn, R., King, R., Gauthier-Clerc, M., Simon, G., Caizergues, A. (2009) Differential migration of the sexes cannot be explained by the body size hypothesis in Teal. *Journal of Ornithology*, 150, 685-689.
- Hardy, I.C.W. (2002) Sex ratio. Concepts and research methods. Cambridge Univ. Press, U.K.
- Hargues, R., Girardot, P., Ibanez, F., Mourguirt, P., Recarte, J. (2007) Migration of the skylark *Alauda arvensis* along the southern French atlantic coast. *Wildlife Biology in Practice*, 3, 93-104.
- Hegemann, A., Van der Jeugd, H.P., de Graaf, M., Oostebriink, L.L., Tieleman, B.I. (2010) Are Dutch skylarks partial migrants? Ring recovery data and radio-telemetry suggest local co-existence of contrasting migration strategies. *Ardea*, 98, 135-143.
- Hohtola, E., Hissar, R., Pyornila, A., Rintamaki, H., Saarela, S. (1991) Nocturnal hypothermia in fasting Japanese quail. The effect of ambient temperature. *Physiology and Behaviour*, 43, 563-567.
- Jackson, D.M., Trayhurn, P. & Speakman, J.R. (2001) Associations between energetics and over-winter survival in the short-tailed field vole *Microtus agrestis*. *Journal of Animal Ecology*, 70, 633-640.
- Jenkins, K.D. & Cristol, D.A. (2002) Evidence of differential migration by sex in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *The Auk*, 119, 539–543.
- Johnston, I.A. & Bennett, A.F. (1996) Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation. Society for Experimental Biology, Seminar Series 59. Cambridge University Press, Cambridge.
- Katti, M. & Price, T.D. (2003) Latitudinal trends in body size among over-wintering leaf warblers (genus *Phylloscopus*). *Ecography*, 26, 69-79.
- Ketterson, E.D. & Nolan, V. Jr. (1976) Geographic variation and its climatic correlates in sex-ratio of eastern wintering dark-eyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). *Ecology*, 57, 679–693.
- Larkin, J.E. & Heller, H.C. (1999) Sleep after arousal from hibernation is not homeostatically regulated. *American Journal of Physiology*, 276, 522-529.
- Laurila, M. & Hohtola, E. (2005) The effect of ambient temperature and simulated predation risk on fasting-induced nocturnal hypothermia in pigeons in outdoor conditions. *Journal of Thermal Biology*, 30, 392-399.

- Liknes, E.T. & Swanson, D.L. (1996) Seasonal variation in cold tolerance, basal metabolic rate, and maximum capacity of thermogenesis in White breasted Nuthatches *Sitta carolinensis* and Downy Wood peckers *Picoides pubescens*, two unrelated arboreal temperate residents. *Journal of Avian Biology*, 27, 179-288.
- Liknes, E.T., Scott, S.M., Swanson, D.L. (2002) Seasonal acclimatization in the American goldfinch revisited: to what extent do metabolic rates vary seasonally? *Condor*, 104, 548-557.
- Marsh, R. L. & Dawson, W. R. (1989) Avian adjustments to cold. In *Advances in Comparative and Environmental Physiology* (ed. L. C. H. Wang), pp. 205–253. Berlin: Springer-Verlag.
- Martin, L.B., Weil, Z. M., Nelson, R.J. (2008) Fever and sickness behaviour vary among congeneric rodents. *Functional Ecology*, 22, 68-77.
- McKechnie, A.E. & Lovegrove, B.G. (2002) Avian facultative hypothermic response: a review. *Condor*, 104, 705-724.
- McNab, B.K., 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Meiri, S. & Thomas, G.H. (2007) The geography of body size-challenges of the interspecific approach. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 689-693.
- Nord, A., Nilsson, J., F., Sandell, M.I., Nilsson, J., A. (2009) Patterns and dynamics of rest-phase hypothermia in wild and captive blue tits during winter. *Journal of Comparative Biology B*, 179, 737-745.
- Nord, A., Nilsson, J., F. & Nilsson, J., A. (2011) Nocturnal body temperature in wintering blue tits is affected by roost-site temperature and body reserves. *Oecologia*, 167, 21-25.
- Palchykova, S., Crestani, F., Meerlo, P., Tobler, I. (2006) Sleep deprivation and daily torpor impair object recognition in Djungarian hamsters. *Physiology and Behavior*, 87, 144-153.
- Pavey, C. R. & Geiser, F. (2008) Basking and diurnal foraging in the dasyurid marsupial *Pseudantechinus macdonnellensis*. *Australian Journal of Zoology*, 56, 129-135.
- Pravosudov, W. & Lucas, J.R. (2001) Daily patterns of energy storage in food-catching birds under variable daily predation risk: a dynamic state variable model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50, 239-250.
- Prinzinger, R., Pressmar, A. & Schleucher, E. (1991) Body temperature in birds. *Journal of Comparative Physiology A*, 99, 499-506.
- Root, T. (1988a) Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, 69, 330-339.
- Root, T (1988b) Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, 15, 489-505.
- Scebba, S. (2001) Biometrics and sex ratios of skylarks *Alauda arvensis* during migration in southern Italy. *Ringing and Migration*, 20, 364-370.
- Senk, R., Senk, A. & Wörmer, H. (1972) Zur Frage: überwintern nur männliche Feldlerchen (*Alauda arvensis*) in Westdeutschland ? Die Vogelwarte, 26, 314.
- Sherry, Thomas W., & R.T. Holmes. (1996) Winter Habitat Quality, Population Limitation, and Conservation of Neotropical-Nearctic Migrant Birds. *Ecology*, 77, 36–48.
- Terrill, S. B. & K. P. Abele. (1988) Bird migration terminology. *The Auk*, 105, 205–208.
- Myers, J. P. (1981) A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. *Canadian Journal of Zoology*, 59, 1527–1534.

Tieleman, I.R., Williams, J.B. & Buschur, M.E. (2002) Physiological adjustments to arid and mesic environments in larks (*Alaudidea*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 75, 305-313.

Weeb, D. R. & Rogers, C. M. (1988) Nocturnal energy expenditure of dark-eyed juncos roosting in Indiana during winter. *Condor*, 90, 107-112.

Wiersma, P. & Piersma, T. (1994) Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory

goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. *Condor*, 96, 257-279.

Zuckerberg, B. Bonter, D.N., Hochachka, W.M., Koenig, W.D., DeGaetano, A.T., Dickinson, J.L. (2011) Climatic constraints on wintering bird distribution are modified by urbanisation and weather. *Journal of Animal Ecology*, 80, 403-413.

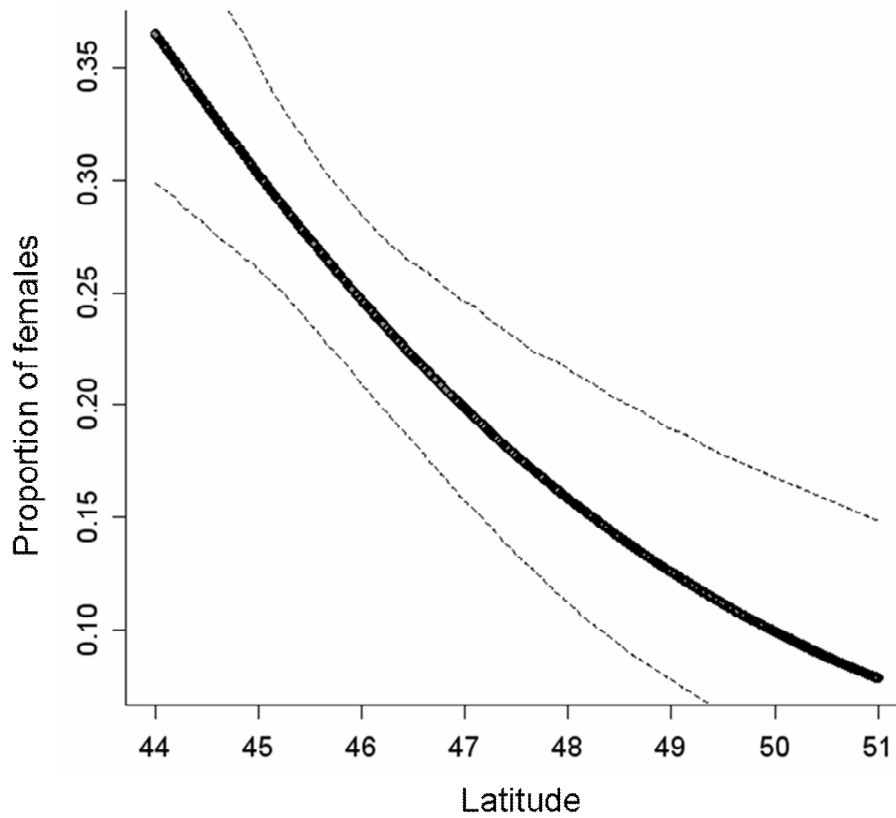


Figure 1: Estimated proportion of female in relation to latitudinal gradient in France. Lines represent the estimations produced by GLM with 95% confidence interval.

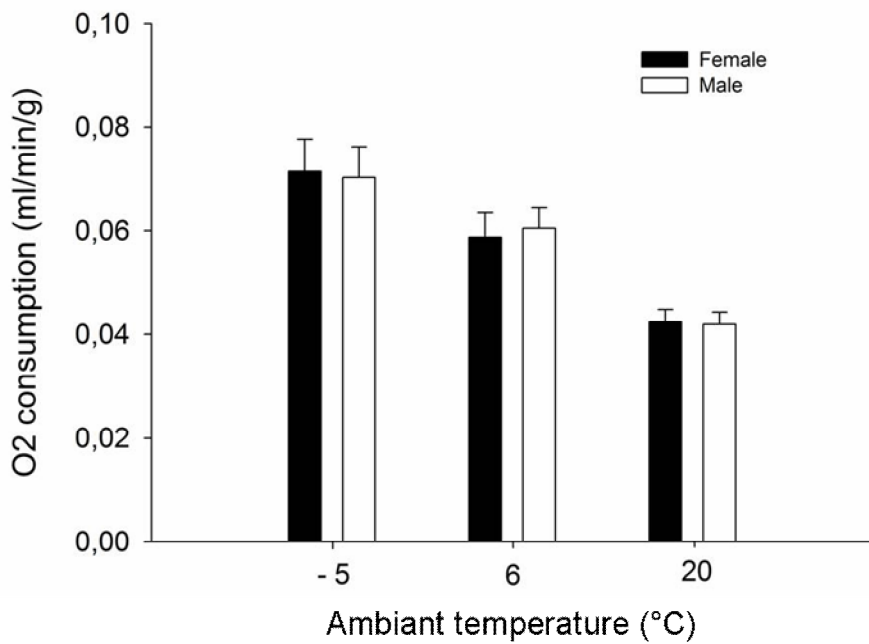


Figure 2: Changes in Skylark $\dot{V}O_2$ controlled for body mass (black: females; white: males) with different ambient temperature (T_a). Vertical bars show standard errors.

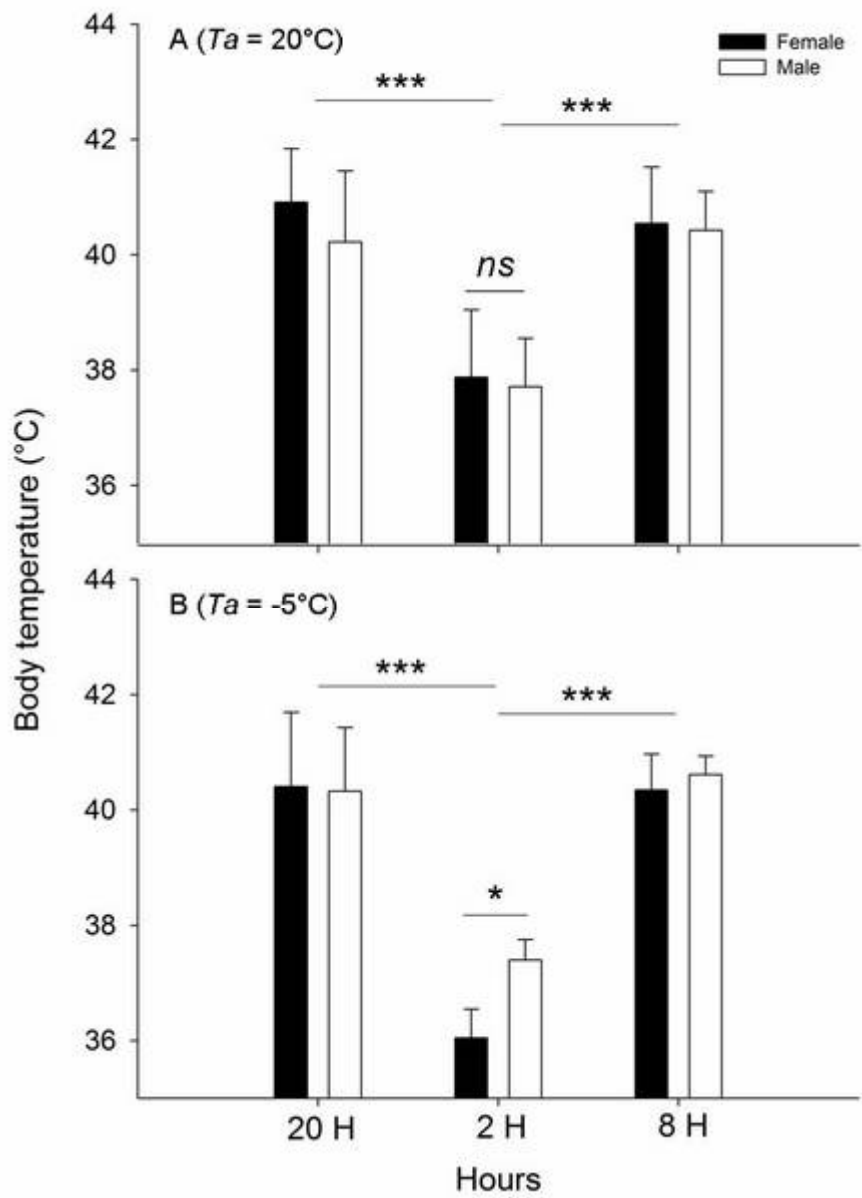


Figure 3: Change in body temperature (T_b) of skylark *Alauda arvensis* with time for the various ambient temperatures (T_a): A. $T_a = 20^\circ\text{C}$; B. $T_a = -5^\circ\text{C}$.

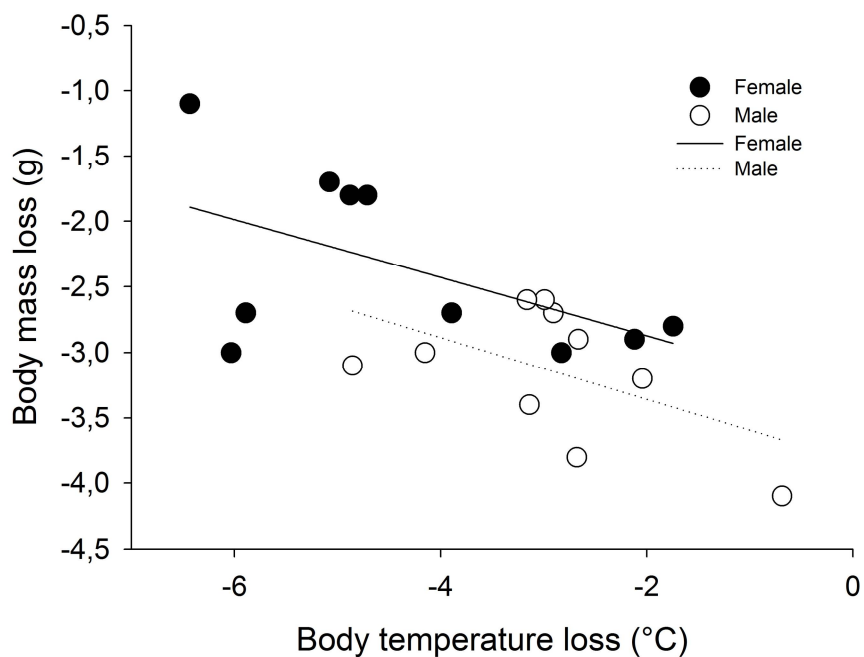


Figure 4: The influence of body temperature loss on the body mass change during experimental measurements (-5°C) for captive skylarks. Lines represent the least-square regression slope and 95% confidence interval ($F= 15.81$, $r^2=0.29$, $p=0.0003$).

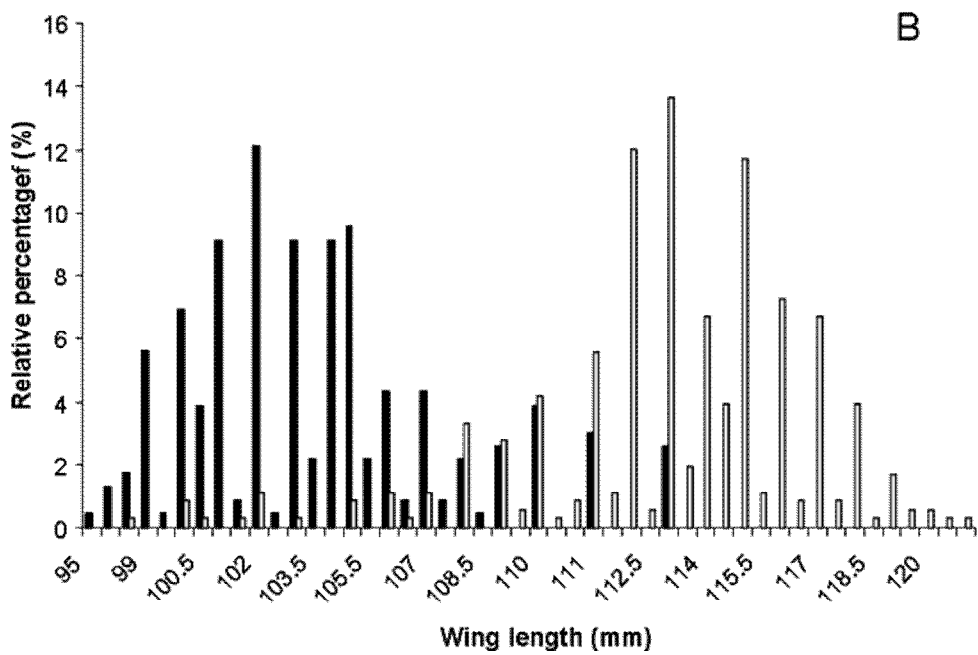
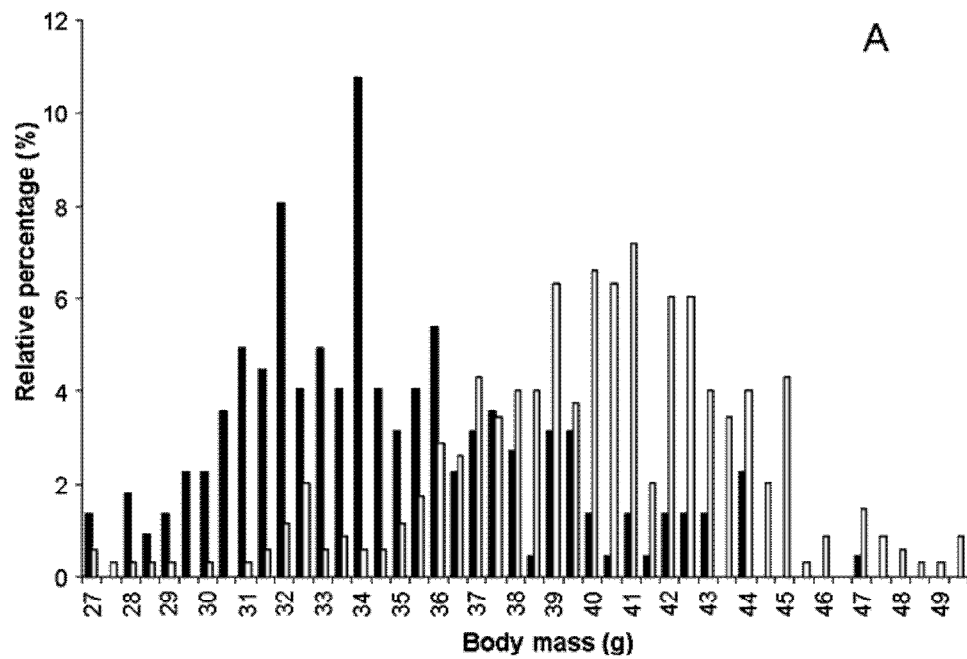
Table 1: Samples of males and females of skylarks collected in France within December and January every point locality.

| Region | Number of female | Number of male | Total | Latitude |
|-------------------|------------------|----------------|-------|----------|
| Nord | 0 | 8 | 8 | 50.60 |
| Oise | 1 | 19 | 20 | 49.50 |
| Indre-et-Loire | 5 | 41 | 46 | 47.32 |
| Indre | 1 | 17 | 18 | 47.21 |
| Deux-Sèvres | 46 | 152 | 198 | 46.23 |
| Charente-Maritime | 38 | 56 | 94 | 46.05 |
| Lot-et-Garonne | 3 | 3 | 6 | 44.37 |
| Tarn et Garonne | 43 | 89 | 132 | 43.83 |

Table 2: Results from Generalized Linear Mixed models of oxygen consumption, body temperature and body mass changes in Skylark. Ambient temperature and sex were included as fixed factors into the models. Models were fitted with bird identity as a random factor. Results from the full models are provided. A backward selection procedure was used, with least significant variables being removed sequentially, until a minimum adequate model was reached in which all variables were retained at $p=0.05$.

| Dependent variable | Fixed factor | Estimates | df | F | P |
|--------------------|---------------------------------|------------------|-------|--------|--------------------|
| Oxygen consumption | intercept | 0.02 | 1, 42 | 350.1 | < 0.0001 |
| | date | < 0.0001 | 1, 38 | 0.054 | 0.818 |
| | sex | female : - 0.001 | 2, 18 | 0.001 | 0.989 |
| | ambient temperature | -5°C : 0.004 | 2, 35 | 271.9 | < 0.0001 |
| | | 20°C : - 0.008 | | | |
| | sex x ambient temperature | | 1, 35 | 0.824 | 0.447 |
| Body temperature | intercept | 37.711 | 1, 18 | 868.6 | < 0.0001 |
| | date | -0.255 | 1, 33 | 1.15 | 0.291 |
| | initial body temperature | -0.121 | 1, 32 | 1.24 | 0.273 |
| | mass | 0.072 | 1, 22 | 2.01 | 0.171 |
| | sex | female : 0.164 | 1, 18 | 5.53 | 0.03 |
| | ambient temperature | -5°C : -0.314 | 1, 18 | 19.88 | < 0.0001 |
| | sex X ambient temperature | | 1, 18 | 9.94 | 0.005 |
| | sex X mass | | 1, 34 | 3.92 | 0.056 |
| Δ Body mass | intercept | -0.202 | 1, 25 | 0.041 | 0.842 |
| | date | 0.255 | 1, 18 | 3.990 | 0.061 |
| | sex | female : - 0.179 | 1, 18 | 0.482 | 0.496 |
| | ambient temperature | -5°C : 0.075 | 1, 18 | 0.284 | 0.600 |
| | initial body mass | 0.093 | 1, 22 | 13.156 | 0.001 |
| | Δ body temperature | -0.133 | 1, 37 | 6.471 | 0.015 |
| | Δ body temperature X sex | | 1, 33 | 0.975 | 0.331 |

Appendix A: Relative percentage of male (white) and female (black) skylarks (n=584) in function of two morphological body measures, (A) body mass (g) and (B) wing length (mm). Mean comparisons confirmed sexual differences for body mass (t test, $t = -17.07$, $df=584$, $p < 0.0001$) and wing length (t test, $t = -30.33$, $df=584$, $p < 0.0001$).



ANNEXE V

Seed quality traits affect their predation by granivorous birds: skylarks trade size and energy content in weed seeds

Collas Claire, Powolny Thibaut, Bretagnolle, François, Bretagnolle, Vincent and Gaba Sabrina

Agricultural intensification led to profound changes in cropland management that led to a significant depletion in habitat food resources such as weeds. It seems that these changes are responsible for the winter decline of farmland birds observed since the 1970s, including the skylark *Alauda arvensis*. To better understand how this species is impacted by resources depletion this study focused on two traits of weed seeds which determine food supply strategies of the skylark: size/weight and oil content. Due to the large variability of these traits within weed communities it is justified to assume that they could influence seed selection by predators. Multiple- and simple-offer experiments were realized and showed a clear preference for small seeds while lipids maximization is just observed in term of oil biomass ingested and seems to be rather a resultant of this first choice. There is a negative correlation between seed oil content and weight regarding the most common weeds in farmland which could explain the preference for small seeds generally richer in fat.

Manuscript in preparation

INTRODUCTION

Seed production is a critical stage in the life history of plants, since seeds are the units of reproduction and contribute to dispersal, allowing the colonization of new habitats (Hulme, 1998). In annual plants, the seed stage is determinant for population inter-annual persistence, which depends upon successful regeneration by seeds from the soil seed bank. The soil seed bank further enables plants to buffer populations against environmental temporal variation and protect population from demographic effects of reproductive failure (Venable & Brown, 1988; Clauss & Venable, 2000). Seed bank composition not only results from plant fecundity and mortality rates, but also from biotic processes such as seed predation which has indeed been recognized as a central process that can affect the structure and the dynamics of plant communities (Crawley, 1992; 2000; Hulme, 1998). In plant communities dominated by annual species, pre- and post-dispersal seed predation have therefore a considerable influence on the soil seed bank composition (Westerman et al. 2003). Pre-dispersal seed predation characterizes the predation on immature seeds, whereas post-dispersal seed predation relates to the predation of the seed already dispersed. Although pre- and post-dispersal predation affect the plant population and community dynamics, these two processes involve different plant defence strategies as well as different predators using different foraging strategies (Janzen, 1971; Crawley, 1992; 2000). Most pre-dispersal seed predators are small specialist insects whereas post-dispersal predators tend to be larger generalist granivorous such as rodents or birds (Crawley, 2000). From the plant point of view, post dispersal defences must all be borne by the seed, hence generating intense trade-offs between dispersal capacities, persistence, seedling germination and defence against predators.

Granivorous birds are among the most pervasive seed predators; conversely to

rodents for which an abundant literature exists (e.g. Munoz & Bonal, 2008), bird effects on the dynamics and distribution of plant populations is poorly documented (Marone et al., 2008). In particular, whether seed traits govern, or not, the foraging decision by granivorous birds is not known. Seed defence against post-dispersal predators bears trade-offs among seed traits, especially related to seed coat, endosperm and embryo, which has resulted in a variety of traits and sophisticated defence strategies. Seed predators exert strong selective pressure on seed traits through their feeding preferences, including in particular quantitative and qualitative traits related to the resources stored in the seed, i.e. lipids, glucids or proteins. Lipids are a fundamental dietary component for granivorous birds in winter because they constitute fatty supplies that are mobilized to resist to cold temperatures (Blem, 1990; Krams et al. 2010). Moreover, seeds with high oil content may provide a more valuable source of metabolic water for birds (Frank, 1988). For instance Carrillo et al. (2007) found that the trumpeter finches (*Bucanetes githagineus*) selectively feed on seeds with high amounts of metabolic water as well as sufficient amounts of energy. Lipids are also essential for migratory birds since they can rapidly mobilize and oxidize them during physical efforts (McCue et al. 2009).

Seed selection by granivores is also influenced by physical seed traits (be these traits related or not to seed lipid content), in particular its size. The optimal foraging theory (Krebs 1980) predicts that the organisms should maximize their net energy intake. Therefore, granivores should maximize the consumption of seeds with highest caloric content while minimizing searching and handling times to minimize both predation risk and the cost of prospection. Hence, granivores should choose seeds according to their size and energetic quality. Seed size seems to be a major trait for seed selection by insects due

to handling easiness (Thompson et al. 1987; Heredia and Detrain 2005), and a few studies suggested that predators prefer small seeds since they offer a high encounter probability/rate (Lortie et al. 2000, Barrette & Giraldeau 2008). Indeed, small granivores show preferences for small seeds, but with sufficient nutritive value, to limit mechanical handling constraints (Diaz 1996; Kaspari 1996). Large seeds are in general attractive for granivores due to their high nutritive and energetic values which compensate for the cost of transport and consumption time (Anhalzer et al. 2010; Celis-Diez et al. 2004; Martínez et al. 2006). However, seed size and lipid or caloric content are not necessarily correlated. In addition, while energetic value of a seed is positively correlated with its mass, other constraints act on seed selection by granivores, such as the presence of secondary metabolites (Kelrick et al. 1986; Diaz, 1996). Plants indeed also store secondary metabolites (PSM) in their seeds, some of which can be toxic or reduce digestibility for granivores (Kerley & Erasmus 1991; Anhalzer et al. 2010; Ramírez & Traveset 2010). Overall therefore, the traits under selection, as well as the proxy granivorous birds may use to select their preferred seeds with regard to energetic content, remain a puzzle.

The aim of the present study was the analysis of seed preferences of the skylark (*Alauda arvensis*), a farmland specialist passerine bird, in relation to seed traits variation. This species was selected because it is one of the commonest farmland birds in winter, mainly feeding on seeds, and therefore can be regarded as one of the main seed predators in European farmland landscapes in winter (Donald, 2004; Boatman et al. 2010). We used an experimental approach to identify seed trait candidates that may be used by skylarks to select their food. Our experiments particularly focused on the possible trade-off between seed lipid content and seed mass/size. Available weed seeds (more than

200 species in typical winter wheat stubbles: Fried et al. 2009, Gaba et al. 2010) are highly variable with regard to seed size and lipid/energy content, both traits strongly influencing seed nutritive value. Our experimental design consisted in disentangling the two traits, and choosing weed seed species in trials that decorrelate these two traits. First, we test whether skylarks seed selection is influenced by seed mass/size. We predicted that skylarks will prefer small seeds since they require less energy to be eaten and digested than large seeds (Thompson et al. 1987). Second, we test whether skylarks seed selection is influenced by seed lipid content. We predicted that skylarks will prefer high lipid content seeds since they would be more energetic than high protein or high carbohydrates seeds (Anhalzer et al. 2010; Celis-Diez et al. 2004; Martínez et al. 2006). Third, by using choice tests with pairs of seeds showing uncorrelated mass and lipid content, we test whether skylarks trade mass against lipid content, and which trait is preferred in the trade off.

MATERIAL AND METHODS

Capture and housing conditions of skylarks

Wild Skylarks were trapped by mist-netting along the French Atlantic coast during post-nuptial migration (October and November 2010). They were colour ringed, weighed ($\pm 0.1g$), measured (maximum wing chord and tarsus) and the sex of each individual was determined by genetic analysis (Eraud et al. 2006). Random groups of 10 individuals were constituted and acclimatized for three months into 4 x 3 x 2 m (L x l x h) outdoor aviaries. Birds were fed *ad libitum* with a commercial seed mix, grit, oilseed rape and tap water (see Powolny et al. 2012 for further details). Only birds that did not show any sign of weakness were used for the experiments. Skylarks were released into the wild in March 2011 during the pre-nuptial

migration. This work was performed with governmental authorizations from the Préfecture des Deux-Sèvres (Niort, France, no.79-219). All experiments were carried out in compliance with French legal requirements and with the permission of the National Conservation Authority (no.79349). Bird capture and blood sampling were performed under permit from the National Hunting and Wildlife Agency to TP (N°2009-014).

General experimental design

Experiments were performed from 7th February to 9th March 2011 at the Centre d'Etudes Biologiques of Chizé (West of France). Birds were weighed the evening before each trial and placed into an outdoor aviary without any food until the beginning of the trial the next morning to avoid satiety. Trials were only performed under clear weather conditions and from 9:00 am to 12:00 am. All trials were carried out in a separate outdoor aviary, showing identical proportions and layout to the housing aviaries. Skylarks were placed in individual wire mesh cages (50 x 50 x 50 cm; mesh size: 1 x 1 cm) enabling visual contact among birds. Each cage was placed on a shaven green fitted carpet. This kind of substrate was chosen to help the remaining seeds recuperation without cancel the foraging time of the bird. During winter, skylarks adopt particular aggregative strategies and sharply restrict its foraging behaviour in the absence of conspecifics (Powolny et al. 2012). Hence, one non-focal bird was randomly assigned to each trial, and individually kept in identical and separated wire mesh cages at a distance of 15cm from the focal individual. To avoid synchrony in behaviour (Fernández-Juricic et al. 2004), non-focal birds were not provided with food during tests. Group composition, i.e. the focal individual and one conspecific (non-focal bird) varied systematically from test to test to avoid stable association between partner birds and experimental treatments or conditions.

100 seeds were manually and randomly scattered on the 0.25 m² of the fitted carpet surface, in order to reach a density of 400 seeds/m² which lies within the range of seed densities recorded in arable fields (Moorcroft et al. 2002). Each focal observation lasted 5 minutes, starting when the first peck was recorded, or 2 minutes after the introduction of bird into the cage when it did not show any pecking behaviours. At the end of each trial, seeds remaining on the green turf were collected and counted by hand by only one person. The corresponding values were used to calculate food intake rate (expressed as the number of seeds consumed per second during the 5 minutes of trial).

Selection and origin of weed seed species

A parallel study of skylark diet (T. Powolny et al., unpublished data) was carried out using gizzards analysis skylarks shot for hunting purpose, which allowed identifying the spectrum of ingested seeds. Among this species list, we chose 10 weed species for our experiments based on seed size, seed oil content and their relative abundance in diet (Table 1). Among the 10 seed chosen, there was no significant correlation between mass and lipid ($r_s=-0.21$, $p=0.56$, $n=10$) nor energy ($r_s=-0.32$, $p=0.37$, $n=10$) contents. Seed colour was not tested, and kept constant: all seeds were dark. All the seeds used were obtained from the Herbiseed company, Twyford, Berkshire, UK.

Single-choice trials

Among the 10 seeds, we chose four of them representing particular combinations of size and lipid content, while accounting for taxonomic affinity and presence in skylark diet. The four species were *Chenopodium album* and *Polygonum aviculare* because there are among the most abundant in the skylark diet (Powolny et al., unpublished data), and *Chenopodium polygonum* and *Polygonum lapathifolium* in order to get pair of species from the

same genus. The aim of this preliminary experiment was to test feeding preferences of the birds by estimating the number of seeds, from the 100 proposed, eaten by one bird during 5 minutes when only one weed species was proposed. A total of 80 trials (20 trials x 4 species) were performed in a random order. 61 birds (12 females and 49 males) were used among which 19 birds were used twice. There was no bird duplication with the same seed species.

Multiple-choice trials

Multiple-choice trials consisted in proposing a pair of two seed species to a skylark during 5 minutes. Seed species of a same pair, usually from the same plant family, were associated in a manner to be similar with respect to their colour, shape and wall ornamentation, but to differ by only one trait attribute (size or lipid content; see Table 1 for pairs tested). Pairs 1, 2, 5 and 6 showed crossed effects between mass and lipid content while pairs 3 and 4 effects of the two traits were additive. A total of 120 tests were realized; the 20 replications for each pair were randomly distributed during the time of the experiment. We used 69 individuals (12 females and 57 males) for this experiment among which 51 individuals were tested twice with different seed pairs. A total of 100 seeds were used in each seed mix with 50 seeds for each species.

Statistical analyses

We compare seed intake in the single choice trials between the four species with a Kruskal-Wallis non parametric test. A post-hoc procedure was applied to detect differences between pairs of species. Similarly, we compared the intake of seed biomass (i.e. the product of the number of eaten seeds and of seed mass), lipid biomass (i.e. the product of seed biomass and seed lipid content) and total energy ingested (see Table 1 for seed individual values).

The effects of the sex and body condition of the bird on the total seed intake were

investigated with a generalized linear mixed model (GLMM) with Poisson error with the individual bird as random effect. Body condition was estimated using the residuals of a Skylark mass-size linear regression (Green, 2001; Schulte-Hostedde, 2005). The size was estimated with tarsus measurements.

For the multiple choice trials, we used the Manly's α preference index (Manly, 1974) to quantify, for each replicate of each pair, the differential intake rates between the two seed species. Following Seppälä et al. (2004), we used the equation:

$$\alpha = \frac{\ln((n_i - r_i)/n_i)}{\ln((n_i - r_i)/n_i) + \ln((n_c - r_c)/n_c)}$$

where n_i and n_c are the number of seeds of the two species available at the beginning of the experiment (i.e. 50 seeds per species) and r_i and r_c the number of seeds of each species consumed at the end of the experiment, i.e. after 5 minutes. Manly's α preference index can varies from 0 (seed c selected) to 1 (seed i selected) and is symmetric for the pair, therefore seed species i was chosen according to the tested criterion: it was the species with the smallest seed while testing size effect (α_n^S) and the species with the richest seed while testing for the effect of lipid content (α_n^L). Manly's α were also computed to investigate a selective predation on seed lipid biomass (α_b^S / α_b^L) and energy intake (α_e^S / α_e^L). In that case, we used the lipid biomass or the energy at the beginning of the experiment and at the end instead of the number of seeds. The observed values of Manly's α were compared to a situation with no preference on seed intake ($\alpha = 0.5$) using a two-tailed nonparametric sign test.

We applied a GLMM with normal error distribution with the individual bird as a random effect to analyse bird preference on seed intake, seed lipid biomass intake and seed energy intake for each seed traits in the multiple-choice trial based on seed mass (seed lipid content) preference using

Manly's α computed with seed intake (α_n^S (α_n^L)), seed biomass (α_b^S (α_b^L)) or seed energy content (α_e^S (α_e^L)). The main effects were the differences in seed mass, lipid and energy content between the two species of a pair, the interaction between seed mass and seed lipid content, the interaction between seed mass and seed energy content and the sex and body condition of the bird. In order to take into account that a similar difference, e.g. in size, may occur between pairs of large or small size seeds, the difference was calculated as the difference between the log values.

All the data analyses were performed using R software (v 2.13.0).

RESULTS

Simple-choice trials

Ranked according to their total seed, biomass, lipid, or energy intakes all showed a quadratic relationship with seed mass, with significant differences among seeds (Kruskal-Wallis tests, $X^2=19.6$; $df=3$; $p = 0.0002$). The second seed in mass (*C. album*) was always the most preferred, with either the lightest or heaviest being least preferred (upper panel of Fig. 1). However, choice often proved not significant when using Mann-Witney post-hoc paired-tests between seeds (Fig. 1a-d). In particular the number of seeds eaten by skylarks was significantly different between the four seed species (Fig. 1a), and there was a trend for a higher seed intake of smaller seeds on average, although only seed intake of the largest seed i.e. *P. lapathifolium* was significantly lower (Fig. 1a).

Conversely, when seeds were ranked according to their lipid content, there was no trend, either linear or quadratic (Fig. 1e-h). Seed intake (in number) was however higher for the richest seeds (Fig. 1e). In particular, the significant difference observed between the seed intake of *P. lapathifolium* and the other three species was no more observed when comparing energy intake indicating that seed intake in

the four trials provided a similar resource of energy for Skylarks in average.

Altogether, these preliminary results suggested that skylark neither selected linearly for either mass or lipid content, but that these two traits were traded against each other.

Multiple-choice trials

A total of 1926 seeds were eaten by 69 skylarks in the multi-choice trials with in average 16.05 seeds per trial. Highest predation rates were observed on seeds of the couples 1 (*C. album* and *C. polyspermum*; in average 31.85 seeds/trial \pm 31.58) and 2 (*F. officinalis* and *P. rhoas* in average 22.1 seeds/trial \pm 19.49). The lowest predation rates were noticed for the couple 4 (*P. lapathifolium* and *P. aviculare*; in average 7.45 seeds/trial \pm 6.57). There was a strong effect of pair identity on total number of consumed seeds (GLMM, with bird identity as a random factor, $var=0.642$, $sd=0.801$), but in addition, the sex and body condition of the skylarks tested had significant effects (but not their interaction: z -value=0.442, $p = 0.66$). Seed intake was higher for males (estimate =0.330 (\pm 0.07), z -value=2.017, $p = 0.04$) and lower when birds were in good condition (estimate =-0.271 (\pm 0.07), z -value= -3.971, $p<0.0001$). As a consequence, we kept these two factors in the following analysis.

We then analysed Manly's preference index for each trial ($n=120$). Nine different models were run (according to whether Manly index was calculated for seed intake, total lipid content ingested, and total energy acquired with a focus on mass, lipid content or energy content per seed as the selective criteria). In each model, explanatory variables were seed mass, seed lipid content and seed energy content, as well as the two second-order interactions, body condition and sex as fixed effects, and individual identity of the bird as a random effect. All results are summarised in Table 2. According to the number of seed ingested, selective predation towards

smaller seeds was significantly and positively related to the difference between the three seed traits, indicating that the highest the differences in seed mass/size, lipid and energy content between the two seeds within the pair, the highest the preference for the smallest seed of the pair will be. Our results also revealed a significant negative effect of the two-way interactions on seed predation towards smaller seeds (Table 2a). The opposite sign of the simple fixed effects (always positive) and the interaction coefficients (always negative) revealed a trade-off in the weed seed choice of Skylark. The two major effects on selective predation were the interaction between seed mass and seed energy content differences and the difference between seed energy content. Similar results were observed for a selective predation towards seeds rich in energy for which the three seed traits had a significant positive effect and the two interactions a significant negative one. In contrast, the number of seeds ingested was negatively and significantly affected by three seed traits when the selection operated on seeds with high lipid content, and the two interactions had a positive and significant effect. Similar outputs were obtained with the three models run for the Manly index calculated with the total energy ingested (Table 2 or Appendix). Conversely, the analysis of the selective predation based on the total lipid ingested did not show any significant effect of any traits when selection for seed mass was the criteria. When the selection criteria was the seed lipid content, selective predation towards a higher lipid biomass was negatively and significantly driven by the differences in lipid and energy contents between the two seeds of the pair. Here again, we observed a trade-off revealed by the significant but opposite (positive) effect of both interaction. Finally, only the difference in lipid contents and the interaction between the difference in seed mass and the difference in lipid content had

a positive and negative significant effect on predation, respectively.

Seed preference according to pair identity was studied by the same Manly's preference index on seed intake according to the three seed traits. Selective predation on the number of seeds eaten according to the difference in size between the two seeds of the pair was apparent only when difference was large and seed size small (Fig. 2a). When the difference was highest (i.e. a pair containing a very large and a very small seed), selection ratio was highest towards the smaller seed (Fig. 2a, upper right side). When the difference was intermediate (a pair of small seeds), skylarks still showed preference toward the smaller seed or no preference. Conversely, when the size difference was minimal, i.e. the seeds were of similar size and both seeds were large (in this case traits were additive), skylark chose the seed which had the highest lipid content (Fig. 2a, bottom left). By contrast, such selection was not revealed when seed pairs were ranked according to difference in lipid content (Figure 2b), or energy content (Fig. 2c). Manly's preference index on total lipid and energy intake showed that whatever the traits, skylarks usually showed a preference toward richest seed either in lipid (Fig. 2def) or in energy (Fig. 2 ghi), but with no clearer trend for a selective predation on seed lipid or energy with seed lipid or energy difference.

DISCUSSION

In both types of tests, skylarks showed preference for smaller seeds. Results of simple-offer experiments are consistent with gizzard analysis (Powolny et al. unpublished data) since *Chenopodium* (in particular *C. album*) and *Polygonum* (in particular *P. aviculare*) are two weed genus preponderant in skylark gizzards analysed so far. We thus suggest that seed size is a putative trait for selection by the skylark which seems to prefer small seeds in general. When seeds are both large in

size and poor in lipid content (*Polygonum* sp. seeds), i.e. there is an additive effect of size and content, no or few selection for seeds were observed. These large and low oil content seeds combine two potentially prejudicial features for bird predation since they impose high handling costs not offset by their nutritional provision. Conversely, when both seeds were small in size and rich in lipid content (*Papaver*, *Fumaria*), small seeds were strongly selected. However, when size was traded against lipid content (i.e., interactive effect between size and lipid content), smaller seeds were still preferred if present, but if only a pair of large seed was tested, relatively larger seeds were selected. Indeed, seed intake was significantly influenced by lipid content only when its effect was considered within size-lipid content interaction. Seed lipid content could thus indirectly mediate seed selection via seed size. For two species with similar lipid content (high or low) but contrasting with regard to their size, we observed a significant preference for small seeds highlighting that size is a preponderant choice criterion for seed selection. This significant relation supports the hypothesis that farmland birds choose small seeds. However, seed size alone cannot explain the seed selectivity of these granivores. Our results indicate that relating seed size and granivore selectivity might take into account the potentially confounding influences of the nutritional characteristics of the seeds. Small seeds could be potentially richer in lipid and/or energy, hence seed selection could be indirectly determined by seed lipid and/or energy content.

Several studies have already demonstrated that the amount of calories by seed was positively correlated with seed mass (Kelrick et al. 1986), suggesting that seed nutritive and/or energetic global value increases with size (Anhalzer et al. 2010; Celis-Diez et al. 2004; Martínez et al. 2006). However, large seeds can contain higher levels of carbohydrates or proteins

than of lipids and be less attractive for birds in winter. Moreover, large seeds are more likely to contain toxic secondary metabolites (Díaz 1996). Mason et al. (1991) found that the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) was able to discriminate between sunflower seeds of various oil contents when difference was at least of 15% (or 5% in one case). Various fatty acid profiles are found in bird diets, and influence their metabolic performances as their growth rate, aerobic capacity or enzymatic activity. It has been suggested therefore that birds may choose their food according to these fatty acid profiles (McCue et al. 2009). Long-chain unsaturated fatty acids are more valuable for migratory birds, such as skylark, during periods of fat storage since they may be more efficiently absorbed in the fat stores of birds than saturated fatty acids (McWilliams et al. 2002) and are more digestible. Within unsaturated fatty acids, poly-unsaturated fatty acids (with several double bonds) are even more interesting for birds than mono-unsaturated fatty acids. In our trials however, the two seed species (per pair) had about the same amount of total fatty acids (poly-unsaturated, mono-unsaturated and saturated fatty acids; data not shown).

Body condition had a negligible influence on seed selection by individuals in our experiments (Brown and Sherry 2006). Sex also had a negligible influence on seed selection, though significant. Body size differences, particularly beak length, between males and females skylarks might be too small to affect significantly their seed preferences. Females showed shorter bills than males in our sample test. A sexual difference in beak length may lead to segregation of seed size preferences between males and females according to their different abilities to uptake seeds (Avery 1996). Indeed, beak size may influence foraging strategies because beak depth is related to the maximal compression force that mandibles can apply

without risks of skull injuries (Díaz 1994). Mason et al. (1991) suggested that others factors may influence seed discrimination as training, sensory or visual cues. Indeed, seed colour is a potential factor influencing seed selection by birds since it can favour seed detection contrasting with substrate or creating signal of toxicity. It would be interesting in further studies to take into account tegument thickness since it may be a criterion influencing seed selection by granivorous, especially birds. Finally, seed selection by granivorous is likely to depend on seed availability, which varies with season and weed species (Molokwu et al. 2011).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank ANR ADVHERB (led by Sandrine Petit) for funding support. Annick Matejcek, Emilie Cadet and Cyril Eraud are warmly thanked for their help during field work. TP is supported by a PhD grant from ONCFS.

REFERENCES

- Anhalzer, G., Fournier, M., O'Connor, T., Stevenson, L. & Yglesias, M. (2010). Traits for predator selection on *Pentaclethra maculosa* seeds. *American Journal of Undergraduate Research*, 8, 1–8.
- Avery M. L. (1996) Food avoidance by adult house finches, *Carpodacus mexicanus*, affects seed preferences of offspring. *Anim. Behav.* 51, 1279–83.
- Barrette, S., and L. A. Giraldeau. 2008. Evidence against maximization of gross rate of seed delivery to the burrow in foodhoarding eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* 75:655–661.
- Blate, G.M., Peart, D.R. and Leighton, M. (1998) Postdispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82, 522–538.
- Blem, C.R. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*, vol.7 (ed. D.M. Power), pp. 59-113. Plenum, New York.
- Boatman P.V., Pietravalle S., Parry H.R., Crocker J., Irving P.V., Turley D.B., Mills J., Dwyer J.C. (2010). Agricultural land use and skylark *Alauda arvensis*: a case study linking a habitat association model to spatially explicit change scenarios. *Ibis*, 152, 63-76.
- Boren, B. & Waniska, R. D. (1992). Sorghum Seed Color as an Indicator of Tannin Content. *Journal of Applied Poultry Research*, 1, 117–121.
- Brown, D. R. & Sherry, T. W. (2006) Food supply controls the body condition of a migrant bird wintering in the tropics. *Oecologia*, 149, 22–32.
- Carrillo CM, Moreno E, Valera F, Barbosa A. (2007) Seed selection by the trumpeter finch *Bucanetes githagineus*. What currency does this arid land species value? *Ann Zool Fenn.* 44:377–386.
- Celis-Diez, J. L., Bustamante, R. O. & Vásquez, R. A. 2004. Assessing frequency-dependent seed size selection: a field experiment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81, 307–312.
- Clauss, M. J. & Venable, D. L. (2000). Seed germination in desert annuals: An empirical test of adaptive bet hedging. *The American Naturalist*, 155, 168–186.
- Crawley, M.J., ed. (1992) *Natural Enemies, the Population Biology of Predators, Parasites and Diseases*, Blackwell
- Crawley, M. (2000). *Seed Predators and Plant Population Dynamics*, In Fenner Eds *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing.
- Díaz, M. (1994) Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability, and ecological plasticity. *Oecologia*, 99, 1–6.

- Díaz, M. (1996) Food Choice by Seed-Eating Birds in Relation to Seed Chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 113, 239–246.
- Donald P. F. 2004. The skylark. London : T & A D Poyser.
- Eraud, C., Lallemand, J. and Lormee, H. (2006) Sex-ratio of skylark *Alauda arvensis* in relation to timing of breeding: capsule earlier broods tend to be more male biased than later broods. *Bird Study*, 53: 319-322.
- Fernandez-Juricic E, Siller S, Kacelnik A (2004) Flock density, social foraging and scanning: an experiment with starlings. *Behav Ecol* 15: 371-379.
- Frank C. L. (1988) Diet selection by a heteromyid rodent: Role of net metabolic water production. *Ecology* 69, 1943–51.
- Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V., Petit, S. (2010) Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 138, 318–323.
- Green, A. J. (2001). Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, 82, 1473–1483.
- Heredia, A. & Detrain, C. (2005) Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. *Behavioural Processes*, 70, 289–300.
- Hulme, P.E. (1998) Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic*, 1: 32-46
- Janzen, D. H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Kaspari, M. (1996) Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia*, 105, 397–404.
- Karasov, W. H. (1996) Digestive Plasticity in Avian Energetics and Feeding Ecology. In: *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (Ed. by Carey, C.), pp. 61–84. New-York: Chapman and Hall.
- Kelrick, M. I., MacMahon, J. A., Parmenter, R. R. & Sisson, D. V. (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationship of seed attributes and seed use. *Oecologia*, 68, 327–337.
- Kelt, D. A., Meserve, P. R., Forister, M. L., Nabors, L. K. & Gutiérrez, J. R. (2004) Seed predation by birds and small mammals in semiarid Chile. *Oikos*, 104, 133–141.
- Kerley, G. I. H. & Erasmus, T. (1991) What do mice select for in seeds. *Oecologia*, 86, 261–267.
- Krams I., Cirule D., Suraka V., Krama T., Tantalala M., Ramey G. (2010) Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. *Functional Ecology*, 24, 172-177.
- Krebs, J. R. (1980) Optimal foraging, predation risk and territory defense. *Ardea*, 68, 83–90.
- Lortie, C. J., Ganey, D. T. & Kotler, B. P. (2000) The effects of gerbil foraging on the natural seedbank and consequences on the annual plant community. *Oikos*, 90, 399–407.
- McCue, M. D., Amitai, O., Khozin-Goldberg, I., McWilliams, S. R. & Pinshowa, B. (2009) Effect of dietary fatty acid composition on fatty acid profiles of polar and neutral lipid tissue fractions in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 154, 165–172.
- McWilliams, S. R., Kearney, S. and Karasov, W. H. (2002) Dietary preferences of warblers for specific fatty acids in relation to nutritional requirements and digestive capabilities. *J. Avian Biol.* 33, 167-174.
- Manly, B. F. J. (1974) A model for certain types of selection experiments. *Biometrics* 30, 281–294.

- Marone, L., Lopez de Casenave, J., Milesi, F. A. and Cueto, V. R. (2008) Can seed-eating birds exert top-down effects on grasses of the Monte desert?. *Oikos*, 117: 611–619.
- Martínez, I., García, D. & Obeso, J. R. (2006) Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size. *Evolutionary Ecology*, 21, 517–533.
- Mason, J. R., G. Nuechterlein, G. Linz, R. A. Dolbeer, and D. L. Otis. 1991. Oil concentration difference among sunflower achenes and feeding preference of red-winged blackbirds. *Crop Protection* 10:299–304.
- Molokwo, M.N., Nilsson, J.A. & Olsson, O. (2011) Diet selection in birds: trade-off between energetic content and digestibility of seeds. *Behavioral Ecology*, 22, 639–647.
- Moorcroft, D., Whittingham, M. J., Bradbury, R. B. & Wilson, J. D. (2002) The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *Journal of Applied Ecology*, 39, 535–547.
- Munoz, A. and Bonal, R. (2008) Are you strong enough to carry that seeds? Seed/size ratios influence seed choices by rodents. *Anim. Behav.*, 76, 709–715.
- Powolny, T., Eraud, C. and Bretagnolle, V. (2012) Group size modulates time budget and foraging efficiency in captive Skylarks, *Alauda arvensis*. *Journal of Ornithology*, 153: 485–490.
- Ramírez, N. & Traveset, A. (2010) Predispersal seed-predation by insects in the Venezuelan Central Plain: Overall patterns and traits that influence its biology and taxonomic groups. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 193–209.
- Schulte-Hostedde, A. I., Zinner, B., Millar, J. S. & Hickling, G. J. (2005) Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology*, 86, 155–163.
- Seppala, O., Karvonen, A. & Valtonen, E. T. (2004) Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke fish interaction. *Anim. Behav. ur.*, 68, 257–263.
- Thompson, D. B., Tomback, D. F., Cunningham, M. A. & Baker, M. C. (1987) Seed selection by dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*): optimal foraging with nutrient constraints? *Oecologia*, 74, 106–111.
- Venable, D. L. & Brown, J. S. (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risks in variable environments. *American Naturalist*, 131, 360–384.
- Westerman, P.R., Wes, J.S., Kropff, M.J. & Van der Werf, W. (2003) Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 40, 824–836.

Table 1: List of the ten weed species used for the multiple-offer experiments including the four species used for the simple-offer experiments (*).

| Species | Family | Seed mass (in mg) | Lipid content (in %) | Energy ⁴ (in J/g) | Pair |
|----------------------------------|-----------------|----------------------|----------------------------|---------------------------------|------|
| <i>Chenopodium album</i> * | Chenopodiaceae | 0.60 ² | 9.40 ⁵ | 22138 | 1 |
| <i>Chenopodium polyspermum</i> * | Chenopodiaceae | 0.30 ² | 15.22 ⁴ | 24011 | 1 |
| <i>Fumaria officinalis</i> | Papaveraceae | 3.17 ² | 29.56 ⁴ | 26882 | 2 |
| <i>Geranium molle</i> | Geraniaceae | 1.09 ² | 19.53 ⁴ | 27560 | 3 |
| <i>Geranium robertianum</i> | Geraniaceae | 1.50 ² | 24.82 ⁴ | 19487 | 3 |
| <i>Papaver rhoas</i> | Papaveraceae | 0.20 ² | 43.47 ² | 28289 | 2, 6 |
| <i>Polygonum aviculare</i> * | Polygonaceae | 1.30 ² | 4.20 ⁵ | 20651 | 4 |
| <i>Polygonum lapathifolium</i> * | Polygonaceae | 2.20 ² | 5.50 ⁵ | 18711 | 4 |
| <i>Stellaria holostea</i> | Caryophyllaceae | 2.70 ² | 2.29 ³ | 18487 | 5 |
| <i>Stellaria media</i> | Caryophyllaceae | 0.48 ² | 5.28 ⁴ | 18202 | 5, 6 |

1. Kühn, I., Durka, W., Klotz, S., 2004. BiolFlor — a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* 10, 363-365.

2. Royal Botanic Gardens Kew. (2008) Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: <http://data.kew.org/sid/>

3. *J Amer Oil Chem Soc* (2004) 81:559-561

4. UMR1347 Agroecology, personal data base

5. Gardarin, A., Daurr, C., Colbach, N., 2011. Prediction of germination rates of weed species: Relationships between germination speed parameters and species traits. *Ecological Modelling* 222, 626-636.

Table 2: Results of the three models run for α Manly index calculated on seed intake with the selective criteria being the mass, lipid and energy content of a seed.

| | α Manly - Mass | | | | | α Manly - Lipid | | | | | α Manly - Energy | | | | |
|---|-----------------------|-----------|----|---------|---------------|------------------------|-----------|----|---------|---------------|-------------------------|-----------|----|---------|---------------|
| | Value | Std.Error | DF | t-value | p-value | Value | Std.Error | DF | t-value | p-value | Value | Std.Error | DF | t-value | p-value |
| (Intercept) | -0.6542 | 0.2839 | 67 | -2.3046 | 0.0243 | 1.9035 | 0.2903 | 67 | 6.5579 | 0.0000 | -0.9954 | 0.2892 | 67 | -3.4423 | 0.0010 |
| size difference (log) | 1.0116 | 0.2960 | 45 | 3.4181 | 0.0013 | -1.3114 | 0.3047 | 45 | -4.3034 | 0.0001 | 1.5038 | 0.3021 | 45 | 4.9777 | 0.0000 |
| lipid difference (log) | 1.7626 | 0.6608 | 45 | 2.6672 | 0.0106 | -3.0803 | 0.6816 | 45 | -4.5193 | 0.0000 | 2.7732 | 0.6748 | 45 | 4.1095 | 0.0002 |
| energy difference (log) | 3.7841 | 0.9187 | 45 | 4.1188 | 0.0002 | -4.2775 | 0.9472 | 45 | -4.5159 | 0.0000 | 3.9785 | 0.9381 | 45 | 4.2408 | 0.0001 |
| sexe (M) | 0.0789 | 0.0727 | 67 | 1.0852 | 0.2817 | -0.0266 | 0.0664 | 67 | -0.4002 | 0.6903 | -0.0099 | 0.0717 | 67 | -0.1377 | 0.8909 |
| body condition | -0.0022 | 0.0104 | 45 | -0.2149 | 0.8308 | -0.0140 | 0.0099 | 45 | -1.4057 | 0.1667 | 0.0077 | 0.0104 | 45 | 0.7405 | 0.4628 |
| interaction size difference:lipid | | | | | | | | | | | | | | | |
| difference | -1.1564 | 0.5128 | 45 | -2.2549 | 0.0291 | 2.4085 | 0.5284 | 45 | 4.5579 | 0.0000 | -2.4264 | 0.5235 | 45 | -4.6345 | 0.0000 |
| interaction size difference:energy | | | | | | | | | | | | | | | |
| difference | -7.6992 | 2.1404 | 45 | -3.5971 | 0.0008 | 9.6529 | 2.2127 | 45 | 4.3626 | 0.0001 | -7.4188 | 2.1871 | 45 | -3.3921 | 0.0015 |

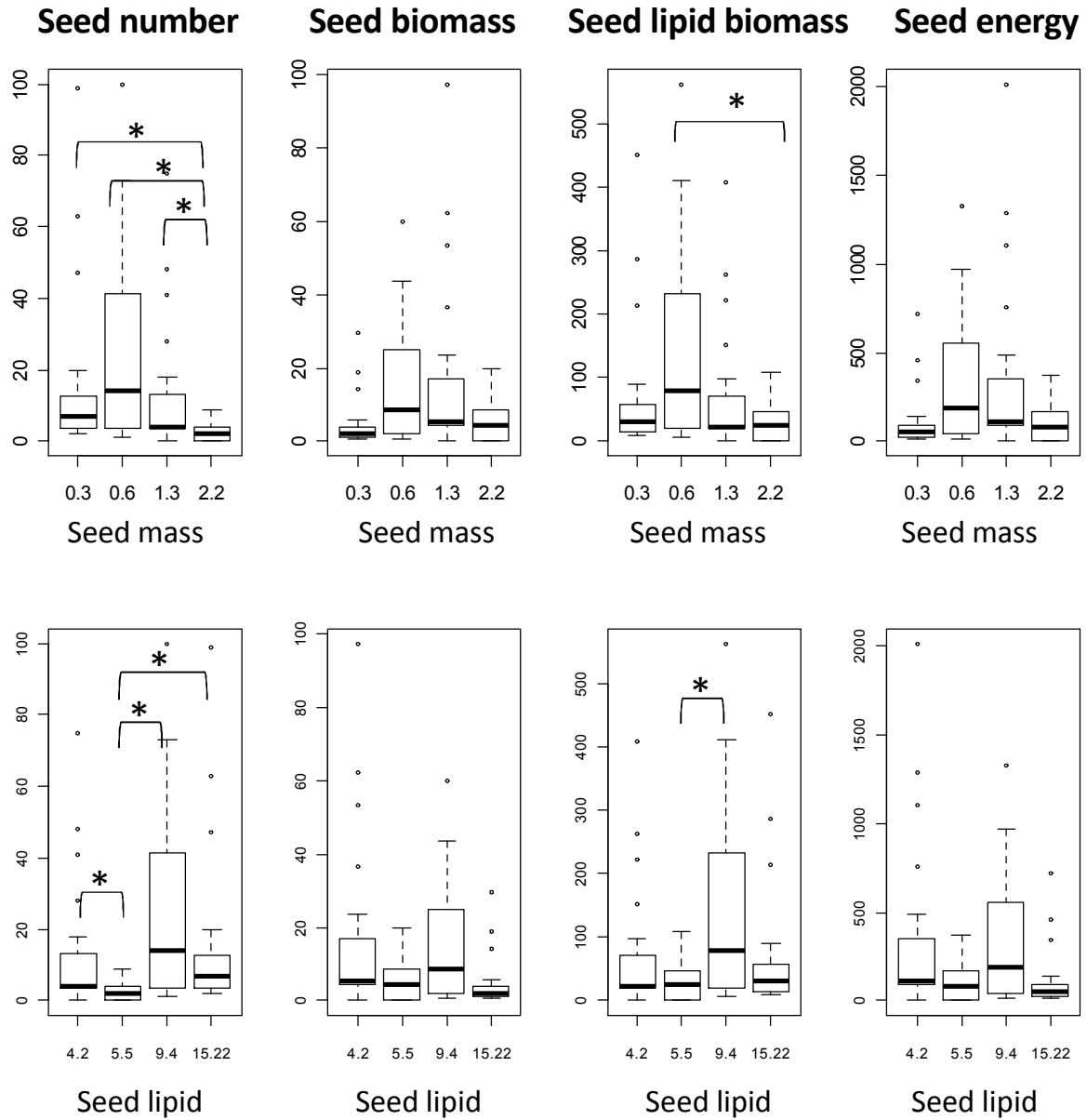


Figure 1: Boxplot indicating median and variation of the predation, expressed in (a) number of seeds, (b) total biomass and (c) lipid biomass for the four seed species used during the simple-offer experiments.

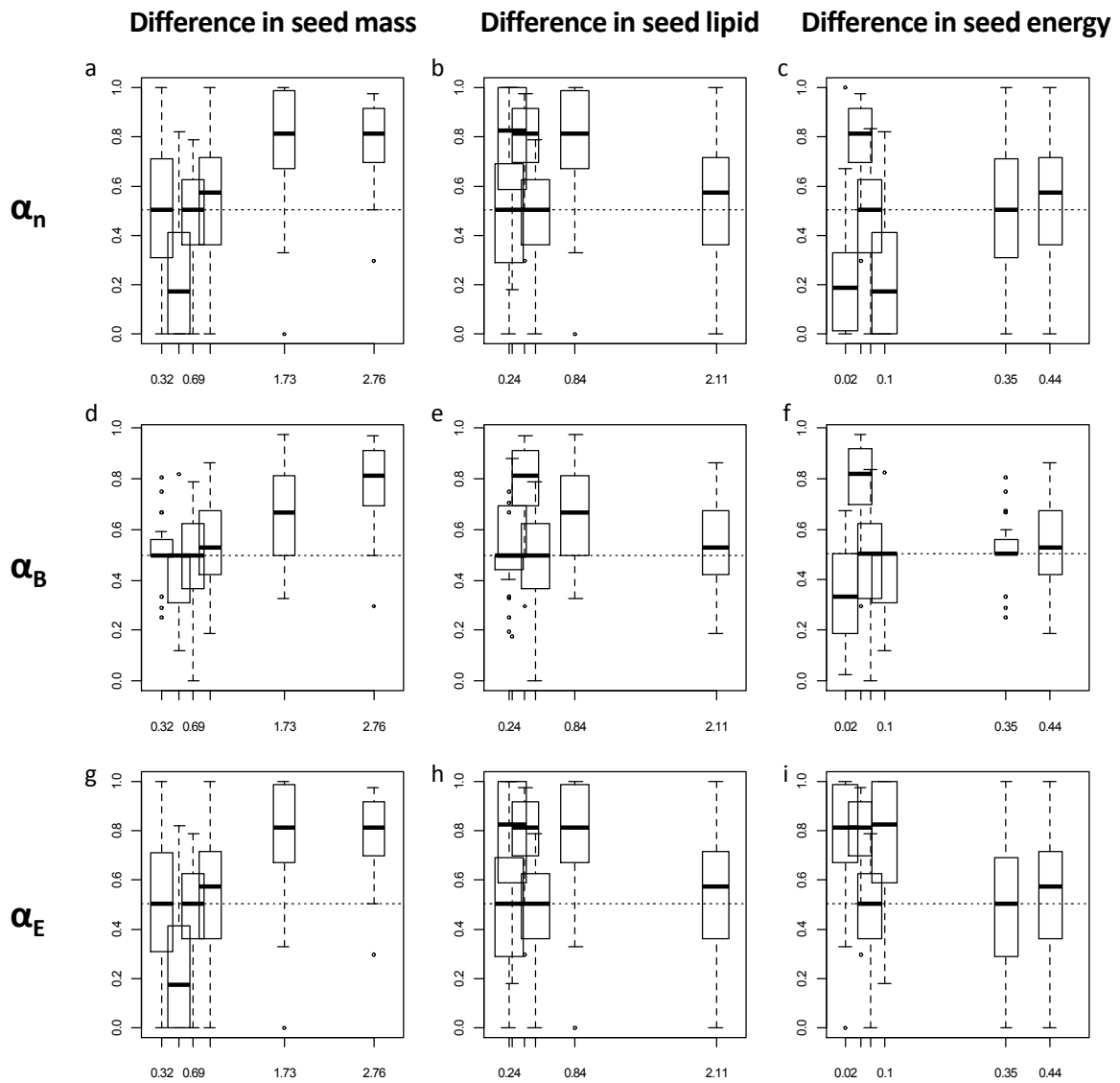


Figure 2: Variation of Manly's α with seed mass (first column), seed lipid (second column) or energy (third column) difference. Manly's α preference index was computed with seed intake (α_n), lipid biomass (α_B) and energy (α_E). For each of them, species i was the smallest seed, the richest in lipid or energy, respectively. * indicates a significant selective predation following non-parametric Sign test.

Résumé - Abstract

Résumé:

La quantité et la qualité de la ressource alimentaire varient dans le temps et dans l'espace sous l'influence des conditions environnementales. Il est à présent reconnu qu'une diminution de cette ressource est à l'origine d'un déclin pour bon nombre d'espèces granivores inféodées aux milieux cultivés. Face à cette hétérogénéité, les individus mettent en place différentes stratégies individuelles ou collectives pour garantir leurs besoins énergétiques. Dans ce contexte, ce travail s'est attaché à comprendre les stratégies mise en place chez une espèce aviaire caractéristique des agrosystèmes. L'étude expérimentale du compromis alimentation/prédation révèle l'importance de variables environnementales, liées à la ressource, à la taille du groupe ou encore au risque de prédation sur leurs gains énergétiques des individus. Plus étonnamment, nos résultats ont mis en évidence des différences sexuelles dans les stratégies d'acquisitions d'énergie. Les choix effectués par les individus dans la réalisons de ce compromis ont des conséquences sur la sélection de l'habitat. L'étude de la réponse agrégative a ainsi souligné l'impact du type de culture ou de variables paysagères dans l'utilisation de l'habitat. Enfin, une étude sur le sex-ratio en fonction de la latitude en France a pu mettre en évidence une ségrégation spatiale entre les sexes, avec une forte proportion de mâles au nord, et un rééquilibrage vers le sud. Cette ségrégation sexuelle a pu être mise en relation avec des capacités physiologiques différentes (dépenses énergétiques et hypothermie), soulignant une plus forte tolérance des mâles aux faibles températures hivernales rencontrées dans les latitudes plus élevées.

Abstract:

Both quantity and quality of food vary in time and space under the influence of environmental conditions. It is now recognized that a decrease of food is involving in a decline for many species of seed-eating farmland birds. According to this heterogeneity, individuals promote strategies to ensure individual and collective energy needs. In this context, this work has focused on understanding the strategies developed in an avian species characteristic of farmland. The experimental study of the trade-off between foraging and predation reveals the importance of environmental variables related to the resource, the group-size and group density, or the predation risk on the intake rate of individuals. More surprisingly, our results have shown sexual differences in energy acquisition strategies. The choices made by individuals under this trade-off have strong consequences on habitat selection. The study of the aggregative response has highlighted the impact crop type and different landscape variables in habitat use, more specially for foraging habitat. Finally, a study on the sex ratio in relationships with latitude in France has been able to demonstrate a spatial segregation between the sexes, with a high proportion of males in the north. This sexual segregation could be related with different physiological capabilities (energy expenditure and hypothermia), emphasizing a greater tolerance of males at low winter temperatures encountered in the higher latitudes during wintering period.