

EFFETS DES VARIATIONS D'ABONDANCE DE NOURRITURE
SUR LA REPRODUCTION DE LA MÉSANGE BLEUE,
EN CORSE

par
Isabelle Tremblay

Thèse en cotutelle en vue
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE, FACULTÉ DES SCIENCES,
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE
et
ÉCOLE DOCTORALE DE BIOLOGIE INTERACTIVE, BIOLOGIE DES
POPULATIONS ET ÉCOLOGIE,
UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER II

Sherbrooke, Québec, Décembre 2003

III - 1563



Library and
Archives Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Published Heritage
Branch

Direction du
Patrimoine de l'édition

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

ISBN: 0-612-94957-5

Our file Notre référence

ISBN: 0-612-94957-5

The author has granted a non-exclusive license allowing the Library and Archives Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

Canada

SOMMAIRE

Durant la période de reproduction, les oiseaux nidicoles font face à des conditions très variables en terme de quantité de nourriture disponible pour alimenter leurs poussins. Ces variations d'origines spatiales et/ou temporelles peuvent directement affecter le comportement des oiseaux et leur succès reproducteur. Afin de mieux comprendre la relation entre l'abondance de nourriture disponible et le succès reproducteur, la présente recherche porte sur l'effet des variations dans la disponibilité des chenilles sur la reproduction de la mésange bleue (*Parus caeruleus*) durant la période d'alimentation des poussins. Non seulement la reproduction des mésanges bleues nichant dans deux habitats très différents (un pauvre et un riche) a été suivie, mais l'abondance de chenilles disponible dans le milieu a également été répertoriée. Dans un premier temps, une analyse statistique basée sur des données à long terme provenant des deux populations révèle que la relation entre l'abondance de nourriture et le succès reproducteur des mésanges n'est pas linéaire, mais suit plutôt une courbe de saturation. Lorsque les chenilles se retrouvent en faibles abondances, le nombre et la masse des poussins à l'envol sont directement reliés à la quantité de nourriture disponible dans le milieu. Toutefois, passé un certain seuil, la relation entre ces deux variables disparaît. Dans un deuxième volet de l'étude, l'expérimentation a permis de confirmer et de partiellement expliquer cette relation entre le succès reproducteur et l'abondance de chenilles. Dans un premier temps, le suivi télémétrique des adultes alimentant leurs poussins, ainsi que la quantification des proies approvisionnées aux poussins permet de relier l'abondance de nourriture avec le comportement et le succès de chasse des adultes. Les adultes nichant dans le milieu pauvre parcourent une plus grande distance, à chaque voyage d'alimentation, comparativement aux oiseaux nichant dans le milieu riche. Toutefois, puisque la fréquence d'alimentation est plus faible dans cet habitat pauvre, la distance totale parcourue par les adultes, durant une heure, est semblable d'un site à l'autre. De plus, les proies étant de plus grande taille dans le milieu pauvre, les poussins des deux habitats reçoivent un volume de chenilles similaire. Conséquemment, les mésanges adultes nichant dans le milieu pauvre montrent une certaine capacité à compenser pour la faible

abondance de chenilles dans leur habitat. Dans un deuxième temps, cette capacité de compensation des adultes est observée lorsque l'on modifie la charge reproductrice, c'est-à-dire le nombre de poussins au nid. En effet, une manipulation de la taille de nichée lorsque les poussins sont âgés de 10 jours a permis de comparer la quantité et la qualité des proies approvisionnées, avant et après l'ajout de trois poussins au nid. Les résultats d'enregistrements vidéo montrent que, le rythme d'alimentation, le volume moyen des proies et la proportion de chenilles apportées au nid sont constants, indépendamment de la manipulation. Toutefois, la masse légèrement inférieure des poussins à l'envol suppose que cette compensation des adultes n'est pas suffisante pour assurer le maintien de la croissance. De plus, cette augmentation de l'effort parental, c'est-à-dire un accroissement de la fréquence d'alimentation, entraîne des conséquences négatives pour les adultes, telles que mesurées par une réduction de leur masse corporelle. Finalement, la quantification des dépenses énergétiques et l'évaluation de la variation de la masse corporelle des adultes durant la période d'alimentation des poussins permettent également de montrer les différences entre les deux sites. Dans le milieu riche, les dépenses énergétiques des adultes sont indépendantes de la charge reproductrice, c'est-à-dire du nombre de poussins à alimenter, et semblent plutôt influencées par d'autres comportements tels la défense du territoire ou les comportements anti-prédateurs. À l'opposé, dans le milieu pauvre, non seulement les dépenses énergétiques augmentent avec l'accroissement du nombre de poussins au nid, mais la perte de masse corporelle des adultes augmente également avec l'accroissement de la charge reproductrice. Cette constatation suggère la présence d'une relation étroite entre le nombre de poussins à alimenter, l'effort des adultes et les coûts encourus par les adultes nichant dans un milieu pauvre.

REMERCIEMENTS

Cette étude doctorale n'aurait pas été possible sans la contribution de nombreuses personnes. Je tiens donc à les remercier individuellement.

Je remercie les membres du jury d'évaluation de la thèse pour le temps qu'ils me consacrent. Conséquemment, je remercie Gilles Gauthier, Marc Bélisle et Jacques Blondel. De plus, je remercie tout particulièrement mes deux directeurs de recherche, Donald Thomas et Marcel Lambrechts, pour leur encadrement et leurs conseils judicieux tout au long de ma thèse.

Je remercie le FCAR et le CRSNG pour leur soutien financier durant mes recherches. De plus, je remercie le gouvernement français et le gouvernement du Québec, pour leur support financier dans le cadre du programme de cotutelle France-Québec.

Je tiens à remercier tous les assistants de terrain qui ont participé de près ou de loin à la collecte de données ou à leur analyse. Ainsi, un gros merci à Murray Humpfries, Claude Poulin, Daniel Munro, Patrice Bourgault, Sébastien Rouleau, Katrine Turgeon, Claudie Latendresse, Francis Galland et Nathalie Pelletier pour leur patience et leur dévouement, tout particulièrement lors des longues heures de télémétrie, d'analyse des enregistrements vidéo ou des tris de copros. Un remerciement tout particulier à Philippe Perret pour son soutien technique et moral, tant dans la préparation des expériences que dans l'assistance sur le terrain. Je tiens également à remercier Kate Oddie pour m'avoir accueillie dans sa maison, à St-Jean-de-Cuculle et pour son support moral et académique.

Le soutien de ma famille tout au long de ce périple académique a été un atout non négligeable. Je tiens donc à remercier Steve Millington, Céline Mercier, Gaétan Tremblay, Mélanie Tremblay, Philippe Vaillancourt et toute la famille éloignée pour leurs encouragements et leur soutien.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	xi
INTRODUCTION	1
Problématique générale	1
Objectifs	3
Déroulement de la thèse	5
La mésange bleue	6
La mésange de la Corse	9
Sites d'étude	12
Vallée de Muro	14
Vallée de Pirio	14
CHAPITRE 1 – VARIATION IN BLUE TIT BREEDING PERFORMANCE ACROSS GRADIENTS IN HABITAT RICHNESS	16
Abstract	17
Introduction	18
Methods	25

Results	29
Discussion	36
Acknowledgements	40
Literature cited	41

CHAPITRE 2 – THE EFFECT OF HABITAT QUALITY ON FORAGING PATTERNS, PROVISIONING RATE AND NESTLING GROWTH IN CORSICAN BLUE TITS (*Parus caeruleus*)

Abstract	46
Introduction	46
Methods	49
Results	52
Discussion	57
Acknowledgements	61
Literature cited	62

CHAPITRE 3 – ACCROISSEMENT DE L’EFFORT PARENTAL SUITE À UNE MANIPULATION DE LA TAILLE DE LA NICHÉE CHEZ LA MÉSANGE BLEUE (*Parus caeruleus*)

Résumé	66
Introduction	66
Méthodes	70
Résultats	72
Discussion	77

CHAPITRE 4 – DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES DES MÉSANGES BLEUES ADULTES DURANT L’ÉLEVAGE DES POUSSINS AU NID : EFFETS DE L’ABONDANCE DE NOURRITURE ET DE LA TAILLE DE NICHÉE

Résumé	83
Introduction	84
Méthodes	87
Résultats	89
Discussion	92
 DISCUSSION GÉNÉRALE	 97
 CONCLUSION	 103
 BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	 105

LISTE DES TABLEAUX

Tableau tiré de l'introduction

Tableau I.1 Principaux traits d'histoire de vie des mésanges bleues de la Corse (moyennes et écarts types), dans deux types d'habitats (tiré de Blondel et al. 1999).	11
---	----

Tableaux tirés du chapitre 1

Table 1.1 Mean peak caterpillar frass fall abundance (mg/m ² /d) reported for different habitats used by breeding Great and Blue Tits in Europe.	24
Table 1.2 Reproductive traits and caterpillar abundance in rich Downy oak forest (Deciduous Muro) and poor Holm oak forest (Evergreen Pirio) in Corsica. Sample sizes are in parentheses.	30
Table 1.3 Multiple regression models testing the effects of variation in food supply, clutch size, and offset on fledging mass and fledging success in rich Downy oak forest (Deciduous Muro) and poor Holm oak forest (Evergreen Pirio) in Corsica.	32
Table 1.4 Results of brood size manipulation experiments for Blue Tits nesting in three habitats: (a) Deciduous Muro, (b) Evergreen Muro, and (c) Evergreen Pirio. Superscripts indicate groups that differ significantly based on Comparisons are based on Tukey's post-hoc test with P<0.05. Broods were experimentally	

enlarged or reduced at 10 d of age and mass gain was measured from age 10-14 d following the treatment.

35

Tableaux tirés du chapitre 2

Table 2.1 Breeding parameters (± 1 SD) for Blue Tits nesting in one rich and one poor habitat in 2000, 2001, 2002 (data group by year, $n=3$). P indicates the significance level of an ANOVA comparing nests at the two sites.

53

Table 2.2 Mean foraging distances and proportion of observation within a 50 meters radius around the nest (± 1 SD), in one rich and one poor habitat, based on radio-tracking made in 2001 and 2002. P indicates the significance levels for ANOVA comparisons between the two habitats.

54

Table 2.3 Proportion of caterpillars and provisioning rates at nests (± 1 SD) in one rich and one poor habitat based on video recordings made in 2000, 2001 and 2002. Recordings were made when chicks were 9 - 13 days of age. P indicates the significance levels for ANOVA comparisons between the two habitats. NS indicates not significant.

56

Tableaux tirés du chapitre 3

Tableau 3.1 Résultats de la manipulation de la taille de nichée, en 2001 et 2002; présentés sous forme de moyenne ± 1 écart type. Les nichées ont été agrandies ou réduites de trois poussins lorsque ceux-ci étaient âgés de 10 jours et le gain de

masse est mesuré entre les 10^e et 14^e jours. Les exposants indiquent des groupes qui diffèrent significativement (pour une même variable), en se basant sur des test post-hoc de Tukey ($P > 0,05$).

73

Tableau 3.2 Comparaison de l'apport alimentaire disponible pour la croissance des poussins, avant ($n=8$) et après ($n=8$) l'ajout de trois poussins dans le nid (au 10^e jours), en se basant sur des enregistrements vidéo réalisés en 2001 et 2002. Les données sont présentées sous forme de moyenne $\pm$ 1 écart type La différence entre avant et après la manipulation peut être significative (* = $P < 0,05$) ou non significative (NS = $P > 0,05$).

75

LISTE DES FIGURES

Figures tirées de l'introduction

- Figure I.1 Mésange bleue (*Parus caeruleus*) 6
- Figure I.2 Nichoir artificiel en béton, dans lequel la mésange bleue accepte volontier de nicher. 9
- Figure I.3 Sites d'étude de la Corse (carte de la Corse tirée du guide Michelin 1988 p.12). 13
- Figure I.4 Forêt de chêne blancs (*Quercus pubescens*) de Muro. 14
- Figure I.5 Forêt de chêne verts (*Quercus ilex*) de Pirio. 15

Figures tirées du chapitre 1

- Figure 1.1 A schema showing how varying amplitude and breadth of the peak in food supply may affect breeding performance and the width of the temporal window allowing successful breeding. A. Three hypothetical curves of variation in food supply over time. The broad low-amplitude curve might exemplify a moist tropical region, while the narrow curves of varying amplitude might correspond with poor and rich temperate habitats. The vertical arrow indicates the timing of peak

demand and τ , which has a value of one unit. **B.** If the arrow indicating peak demand shifts either to earlier or later datestiming of peak demand varies, the ratio of supply to peak demand supply-demand ratio will follow the same shape as in A, declining slowly or rapidly with increasing offset between supply and demand. τ , depending on the offset between supply and peak demand. **C.** Breeding performance (measured as growth rate, fledging mass, or fledging success and scaled as the proportion of maximal performance) should vary as a diminishing returns function of the supply-demand ratio, saturating at some level of supply-demand. **D.** Due to the diminishing return of performance on supply-demand, breeding performance will decline as the offset between supply and demand deviates from zero. The degree of decline in breeding performance will depend on both amplitude and shape (breadth) of the supply curve. Habitats and regions offering either a brief but high-amplitude peak or a low amplitude but broad peak in food supply will retain high breeding performance over longer periods. **E.** This will result in a widening of the temporal window allowing successful breeding as either amplitude or breadth of the supply curve increase.

20-21

Figure 1.2 Variation in mean caterpillar frass fall abundance between 1990 and 2000 for Deciduous Muro and Evergreen Pirio habitats. Mean ($\pm$ SD) caterpillar abundance for each site is indicated to the right of each curve.

29-30

Figure 1.3 Variation of mean annual fledging success (**A**) and mean annual fledging mass (**B**) with increasing food supply (left panel) or with increasing supply/demand ratio (right panel) for Deciduous Muro (o) and Evergreen Pirio (●) habitats. Curves indicate saturation functions fitted to the combined data for Evergreen Pirio and Deciduous Muro (see methods). In both A and B, the intersection of linear regressions through data for Pirio and Muro are used to estimate the level

of caterpillar abundance that saturates growth and survival. In B, one data point (X) for Pirio (1991) was identified as an extreme outlier and was excluded from the regression.

33-34

Figures tirées du chapitre 2

Figure 2.1 Variation of mean fledging success (A) and mean annual fledging mass (B) with increasing caterpillar frass abundance, for blue tits breeding in an evergreen and a deciduous forest in Corsica. Full circles represent data for years that cover this study (2000, 2001, 2002) and curves indicate saturation function (Michaelis-Menton) fitted to the data (fledging mass, $R^2 = 0.68$; and fledging success, $R^2 = 0.82$). This figure is an updated version (data for 2001 and 2002 added) of fig 3 presented in Tremblay et al. 2003)

48-49

Figure 2.2 Seasonal variations in caterpillar frass abundance in Muro (dotted line) and Pirio (lines) for 2000 (red) 2001 (black) and 2002 (blue). Circles represent peak demand of breeding blue tits in each habitat for the three study years (estimated as 23 days after laying date to allow for 13 day incubation and growth to 10 day of age).

53

Figure 2.3 An example of the spatial distribution of positions of foraging blue tits at Muro (A) and Pirio (B) based on radio-telemetry. Each point represents a bird's position determined by triangulation when foraging to provision chicks of 9 – 13 days of age.

55

Figures tirées du chapitre 3

Figure 3.1 Pourcentage de variation de la masse des adultes entre le 4^e et 14^e jours (âge des poussins) de nichée agrandies (n=6), réduites (n=4) et témoins (n=6). Les lignes verticales représentent les écarts types. Les lettres indiquent des groupes significativement différents ($P > 0,05$), en se basant sur des tests post-hoc de Tukey.

76

Figure 3.2 Variation de la masse des adultes entre le 4^e et le 14^e jours de croissance des poussins, selon le type de traitement appliqué à leur nichée. Les lignes verticales représentent les écarts types.

77

Figures tirées du chapitre 4

Figure 4.1 Dépenses énergétiques des mâles et des femelles en 2002. Les triangles correspondent à des observations réalisées dans le milieu pauvre (Pirio), alors que les carrés représentent des observations réalisées dans le milieu riche (Muro). La droite indique la relation entre les dépenses énergétiques des mâles et des femelles, selon une régression linéaire ($n=10$; $R^2=0,62$).

90

Figure 4.2 Dépenses énergétiques des adultes en fonction de la taille de la nichée en 2002, pour un site pauvre (triangles) et un site riche (carrés). Pour le site pauvre (Pirio), la droite continue indique la relation significative entre ces deux variables ($n=11$; $R^2=0,35$), alors que dans le site riche (Muro), il n'y a pas de relation significative ($P > 0,05$) et la droite hachurée montre la moyenne des dépenses énergétiques associée à ce site.

Figure 4.3 Variation de la masse des adultes entre le 4^e et le 14^e jour de croissance des poussins, en fonction de la taille de la nichée, dans un habitat pauvre (triangles) et un habitat riche (carrés) en 2001 et 2002. Pour le site pauvre (Pirio), la droite continue indique la relation significative entre ces deux variables ($n=16$; $R^2=0,40$), alors que dans le site riche (Muro), il n'y a pas de relation significative ($P>0,05$) et la droite hachurée montre la moyenne de ce site.

INTRODUCTION

Problématique générale

Chez les oiseaux nidicoles, l'effort fourni par les parents pour alimenter leurs poussins est très important puisqu'il détermine la survie et la croissance de leurs progénitures. En effet, les poussins sont totalement dépendants et vulnérables durant leur développement post-natal et les parents doivent assurer leur alimentation au nid durant cette période critique. La qualité et la quantité de jeunes produits dépendent donc directement de la capacité des parents à "capturer" et à rapporter suffisamment de ressource alimentaire au nid. Par contre, la quantité et la qualité de nourriture rapportée au nid dépendent non seulement de l'effort et du succès de chasse des parents, mais également de la quantité et de la qualité de nourriture disponible dans l'habitat. Par conséquent, l'abondance de nourriture disponible dans le milieu, durant la période d'alimentation des jeunes, constitue probablement un facteur important pouvant influencer le succès reproducteur des oiseaux.

L'importance de la ressource alimentaire dans la détermination des traits d'histoire de vie a été montrée par plusieurs études (par exemple : Lack 1954, 1968, Perrins 1970, Martin 1987). Des aspects clés de la reproduction des oiseaux, tels la date de ponte et la taille de couvée sont directement liés à la disponibilité de ressource alimentaire (Perrins 1970, Drent et Daan 1980, Martin 1987, Perrins et McCleery 1989, Henrich-Gebhardt 1990, Zandt et al. 1990). La nourriture est même considérée comme étant le principal facteur ultime dans l'évolution de la date de ponte et de la taille de couvée (Lack 1950, Perrins 1970, Immelmann 1971, Martin 1987, Perrins et McCleery 1989). Des expériences d'augmentation de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible pour les femelles pondeuses supportent cet effet limitant de la ressource alimentaire. En effet, les femelles pondent plus tôt, de plus gros œufs et/ou de plus grosses couvées lorsque la nourriture est abondante (Ramsay et

Houston 1997, Korpimäki et Wiehn 1998). Nilsson et Svensson (1996) montrent également un effet négatif associé au retard de la reproduction sur la survie des adultes. Les parents retardataires dépensent environ 15% plus d'énergie en thermorégulation l'hiver subséquent.

Toutefois, les oiseaux doivent faire face à d'importantes variations temporelles et spatiales dans la disponibilité de la ressource alimentaire, ce qui devrait directement affecter leur comportement et leur succès reproducteur. En effet, dans les milieux tempérés, la nourriture se retrouve en forte abondance seulement durant une courte période de temps. Conséquemment, les oiseaux doivent synchroniser leur reproduction avec le pic d'abondance de la ressource dans le milieu afin d'optimiser le nombre et la qualité des poussins produits. Verboven et Visser (1998) montrent effectivement l'importance de pondre tôt en saison puisque les poussins précoces ont accès à une plus grande quantité de nourriture. Dans le même sens, de nombreuses études montrent une synchronisation entre la reproduction des oiseaux et le pic d'abondance de nourriture dans leur habitat (Gibb 1950, van Balen 1973, Perrins 1979, Henrich-Gebhardt 1990, Perrins 1991, Blondel et al. 1993, Banbura et al. 1994, Dias 1996, Dias et Blondel 1996b). En plus de cette variation temporelle de la ressource alimentaire, les oiseaux doivent faire face à une variation spatiale de la qualité et de la quantité de nourriture disponible. En effet, il n'est pas rare d'observer différentes populations de la même espèce nicher sous des conditions très différentes en terme d'abondance de nourriture. Conséquemment, la capacité productive (qualité) de l'habitat peut également influencer la qualité et la quantité de poussins produits.

Cette étroite association entre la quantité de nourriture disponible dans l'habitat et le succès reproducteur des oiseaux devient particulièrement notable lorsque l'on considère la masse des poussins à l'envol. En effet, chez les oiseaux nidicoles, la masse finale à l'envol, dépend directement de la quantité de nourriture disponible durant leur croissance (Boag 1987, van Noordwijk et al. 1988, Dias et Blondel 1996a, Merilä et Wiggins 1997). Cette masse finale est également un bon indicateur de la survie des poussins et reflète le *fitness* des parents (Garnett 1981, Nur 1984b, 1987, Smith et al. 1989, Smith 1993). Des recherches ont

effectivement montré une relation entre la masse à l'envol et la qualité des poussins, c'est-à-dire leurs chances de recapture les années subséquentes et leur survie (Nur 1984b, Tinbergen et Boerlijst 1990, Linden et al. 1992, Gebhardt-Henrich et van Noordwijk 1994, Verboven et Visser 1998). Conséquemment, la masse d'un individu est un indicateur de sa condition corporelle et la masse des poussins à l'envol reflète les conditions alimentaires durant leur croissance (Zach 1988).

L'état actuel des recherches sur la reproduction des oiseaux suggère fortement un effet de la qualité de l'habitat sur le succès reproducteur des oiseaux à différents niveaux (Perrins 1970, Drent et Daan 1980, Martin 1987). Toutefois, les études antérieures se sont plutôt attardées aux conséquences ultimes associées à la disponibilité de nourriture et aux comparaisons entre les habitats. Les mécanismes fins agissant au niveau de l'individu restent inconnus. La présente recherche propose donc d'étudier les effets directs de l'abondance de nourriture sur le succès reproducteur des oiseaux, durant la période d'alimentation des poussins au nid.

Objectifs

La présente étude comportera un volet comparatif et un volet expérimental. Dans le but de faire ressortir l'impact de la qualité de l'habitat, l'approche comparative sera effectivement favorisée. Dans ce sens, cette recherche porte sur la reproduction de la mésange bleue (*Parus caeruleus*) nichant dans deux milieux différents, l'un étant considéré comme riche et l'autre pauvre. De plus, un volet expérimental sera également mis de l'avant afin de manipuler la quantité de nourriture disponible pour les poussins, ainsi que l'effort exigé de la part des parents. Finalement, les différentes expériences seront répétées dans les deux habitats, ce qui devrait permettre de faire le lien entre ces deux volets de l'étude.

L'objectif général de la présente recherche sera d'utiliser l'expérimentation et la comparaison d'habitat afin de faire ressortir l'effet de l'abondance de nourriture sur la reproduction de la mésange bleue. Toutefois, il faut préciser que cette recherche porte uniquement sur la période durant laquelle les adultes alimentent leurs poussins au nid. Bien que l'abondance de nourriture puisse affecter la reproduction des oiseaux durant d'autres stades critiques tels la ponte, la couvaison, ou l'alimentation des poussins après l'envol, cette recherche ne s'attardera pas sur ces aspects. Chaque chapitre de cette étude traite de la relation entre l'abondance de nourriture et un ou plusieurs aspects de la reproduction durant la période d'alimentation des jeunes. Conséquemment, les différents chapitres possèdent des objectifs qui leurs sont propres.

Chapitre 1 :

- Déterminer la relation entre l'abondance de nourriture dans l'habitat et le succès reproducteur de la mésange bleue (nombre et masse des poussins à l'envol).
- Vérifier les constatations faites à partir de relations statistiques en utilisant les résultats de croissance de poussins suite à une manipulation de la taille de nichée.

Chapitre 2 :

- Répertorier les déplacements des adultes lors de l'alimentation des poussins au nid, en fonction de l'abondance de nourriture disponible dans l'habitat.
- Identifier les proies approvisionnées aux poussins, en fonction de la qualité de l'habitat.

Chapitre 3 :

- Déterminer la capacité de compensation des adultes face à une augmentation de la charge reproductrice (nombre de poussins à alimenter) dans le milieu

pauvre, en quantifiant la nourriture approvisionnée avant et après la manipulation de la taille de nichée.

Relier cette capacité de compensation comportementale des adultes et la croissance de poussins dans les nichées contenant des poussins supplémentaires.

Chapitre 4 :

- Évaluer l'effet de la charge reproductrice (nombre de poussins à alimenter) sur les dépenses énergétiques des adultes.
- Déterminer l'effet de la qualité du milieu sur la relation entre les dépenses énergétiques et la charge reproductrice.

Déroulement de la thèse

Avant de s'attarder plus attentivement sur chacun de ces objectifs spécifiques contenus dans les différents chapitres de cette recherche, je désire prendre quelques lignes pour introduire plus en détails notre modèle biologique, la mésange bleue. La situation particulière prévalente dans chacun de nos deux sites d'étude sera également élaborée. Par la suite, le développement de la thèse comportera quatre chapitres présentés sous forme d'articles. Dans les deux premiers cas, ces articles ont été soumis à une revue scientifique. Conséquemment, les chapitres 1 et 2 sont présentés en anglais, langue de la publication. Par contre, les deux derniers chapitres sont présentés en français et seront traduits ultérieurement pour soumission à des revues scientifiques. Finalement, une discussion générale fait la synthèse des conclusions tirées des quatre chapitres et permet une vue d'ensemble de la contribution scientifique de cette thèse.

La mésange bleue

La mésange bleue (Figure I.1) est un petit oiseau nidicole, appartenant à la famille des Paridés (genre *Parus*). Sa taille moyenne se situe autour de 120 millimètres et sa masse moyenne autour de 10 à 12 grammes (Cramp et Perrins 1993, Harrap et Quinn 1995). Il existe un léger dimorphisme sexuel chez cette espèce. Les mâles sont légèrement plus gros et la couleur de leur plumage est plus brillante (Cramp et Perrins 1993).



Figure I.1 Mésange bleue (*Parus caeruleus*)

La reproduction de cette espèce a fait l'objet de plusieurs études, permettant d'établir les caractéristiques écologiques des différentes étapes de son cycle vital. L'appariement des couples survient vers la fin de l'hiver et la cour du mâle se déroule environ en même temps que la construction du nid. Au printemps, la femelle pond de 8 à 13 œufs, au rythme de 1 œuf par jour (Cramp et Perrins 1993, Harrap et Quinn 1995). La période d'incubation est de 12 à 16 jours et la femelle s'acquittera seule de cette tâche. La participation du mâle consiste à alimenter la femelle durant la ponte et l'incubation, période durant laquelle elle ne peut quitter le nid (Harrap et Quinn 1995). Krebs (1970) montre l'importance, pour la femelle, de

l'alimentation par le mâle durant la période de ponte puisqu'il lui procure des aliments riches en nutriments et en protéines, essentiels pour la formation des œufs. À l'éclosion, les poussins pèsent un peu moins de 1 gramme et sont complètement nus. Leur développement au nid durera de 16 à 23 jours. Durant la période de 1 à 10 jours, l'acquisition de masse des poussins est très importante, au rythme de 1 gramme par jour. Les demandes alimentaires des poussins sont donc très élevées et les deux parents participent à leur alimentation (Cramp et Perrins 1993, Harrap et Quinn 1995). La demande en nourriture est maximale lorsque les poussins ont de 9 à 10 jours (Perrins 1991). Après l'envol (entre 21 et 23 jours), le développement des poussins se poursuit, sous la protection des parents qui continueront à les alimenter. L'émancipation des poussins survient lorsqu'ils ont entre 30 et 35 jours (Perrins 1979). En Europe continentale, les parents vont fréquemment répéter ce processus avec une deuxième couvée, mais cela est très rare, voire inexistant en Corse, en Angleterre et au Maroc (Blondel 1985, Cramp et Perrins 1993, Harrap et Quinn 1995).

Tout comme la majorité des mésanges, cette espèce est cavernicole, c'est-à-dire qu'elle niche dans des cavités, qu'elles soient naturelles (arbres ou orifices de mur) (Perrins 1979) ou artificielles. On la retrouve donc dans une grande variété d'habitats, en autant qu'il y ait des cavités adéquates pour nicher. Par contre, dans la région méditerranéenne, son habitat de prédilection est la forêt décidue puisqu'elle y retrouve une plus grande quantité de ressources alimentaires (Partridge 1976, Perrins 1979, Cramps et Perrins 1993, Harrap et Quinn 1995).

Durant la période de reproduction, l'alimentation de la mésange bleue est principalement composée d'insectes et d'arachnides (araignées). Les jeunes sont nourris majoritairement de chenilles (Lépidoptères), mais également d'araignées (Arachnides) et de sauterelles (Orthoptères) (Blondel et al. 1991, Banbura et al. 1994 et 1999). Plusieurs études ont montré que les chenilles constituent la nourriture préférée et optimale pour les mésanges bleues puisque leur morphologie et leur comportement sont adaptés pour manipuler efficacement ces proies (Perrins 1979, Blondel et al. 1991, Perrins 1991, Cramp et Perrins 1993, Nour et al. 1998, Banbura et al. 1994 et 1999). Dans ce sens, l'étude de Banbura et al. (1999) sur le

temps de manipulation et sur l'efficacité d'ingestion des proies par les poussins de mésanges bleues montre que les poussins ont une meilleure assimilation (réduction du temps de manipulation) des chenilles comparativement aux araignées et aux sauterelles. De plus, la synchronisation de la reproduction des mésanges avec le pic d'abondance de chenilles dans le milieu suggère effectivement que cette ressource est très importante lors de l'alimentation des jeunes (Zandt et al. 1990, Clamens et al. 1991, Blondel et al. 1993, Chabi et al. 1995, Lambrechts et al. 1997a, Blondel et al. 1999, Grieco et al. 2002).

La distribution géographique de cette espèce est très étendue, allant du nord de l'Europe (Norvège, Suède, Finlande) jusqu'au nord de l'Afrique (Tunisie, Algérie, Maroc) et s'étendant à l'est jusqu'en Asie (Israël, Liban) (Harrap et Quinn 1995). Cette espèce a été très étudiée sur presque l'ensemble de sa distribution, et les caractéristiques de sa reproduction sont assez bien connues. Les principaux traits reproducteurs de l'espèce (date de ponte et taille de couvée) varient considérablement selon la situation géographique des populations (gradient nord-sud) (voir Blondel et al. 1993, Cramp et Perrins 1993, Harrap et Quinn 1995, pour une revue de la littérature à ce sujet).

La mésange bleue constitue un modèle idéal pour l'étude de l'effet de la qualité de l'habitat pour plusieurs raisons. Premièrement, elle accepte de nicher dans les nichoirs artificiels (Figure I.2), ce qui facilite grandement le suivi de sa reproduction. En effet, non seulement les poussins sont accessibles et peuvent être manipulés sans trop affecter le comportement des adultes, mais la capture des adultes peut également se faire assez facilement puisqu'ils retournent fréquemment au nid pour nourrir les poussins. Deuxièmement, cette espèce fait fréquemment face à une forte variabilité dans l'abondance de sa ressource alimentaire et semble adapter les caractéristiques de sa reproduction selon le type d'habitat (Perrins 1991, Blondel et al. 1999).



Figure I.2 Nichoir artificiel en béton, dans lequel la mésange bleue accepte volontier de nicher.

La mésange de la Corse

Petite île française située dans la méditerranée, la Corse est un milieu exceptionnel pour l'étude de l'écologie de la reproduction de la mésange bleue. La distance la séparant du continent (83 kilomètres), empêche la migration des individus entre les populations insulaires et continentales. Ainsi, les populations aviaires corses suivent les caractéristiques des milieux insulaires, c'est-à-dire une augmentation de la densité des individus et une diminution de la diversité spécifique (Blondel et al. 1988). De plus, les populations de mésanges bleues de la Corse appartiennent à une sous-espèce (*Parus caeruleus ogliastreae*) et sont considérées comme étant isolées génétiquement des populations continentales (Blondel et al. 1990, Harrap et Quinn 1995, Dias et Blondel 1996b). Cette sous-espèce est

effectivement 15% plus petite à l'âge adulte que sa cousine continentale (Blondel 1985) et possède des traits d'histoire de vie particulièrement adaptés aux milieux corses (Harrap et Quinn 1995, Dias et Blondel 1996b).

Les populations de mésanges bleues corses et continentales font l'objet, depuis plusieurs années, d'études comparatives sur leurs traits d'histoire de vie. Ces recherches ont permis l'observation d'importantes différences dans les dates de pontes et les tailles de couvée entre les populations insulaires et continentales. La mésange corse pond 3 à 4 semaines plus tard et les couvées sont de 30 à 40 % plus petites (Blondel 1985, Blondel et al. 1991, Blondel et al. 1993, Dias et al. 1994). De plus, une deuxième ponte est fréquente sur le continent, mais extrêmement rare en Corse (Blondel 1985, Cramp et Perrins 1993, Harrap et Quinn 1995). Des expériences en volières réalisées avec des mésanges continentales provenant du sud de la France et des mésanges insulaires de la Corse confirment cette hypothèse de l'isolement génétique. Les individus issus de chaque population conservent leurs traits reproducteurs même lorsqu'ils sont élevés dans des conditions identiques (Blondel et al. 1987, Blondel et al. 1990). Ces différences entre les populations sont généralement expliquées par l'adaptation des populations à la quantité de nourriture disponible dans chacun des habitats (Blondel et al. 1987, Zandt et al. 1990, Banbura et al. 1994).

Toutefois, ces études comparatives ne présentent pas une vision exhaustive de la situation en Corse puisqu'elles portent uniquement sur des mésanges bleues nichant dans un seul type d'habitat : la forêt de chênes verts (*Quercus ilex*). En fait, bien que ce type d'habitat soit le plus fréquent en Corse, les mésanges utilisent également la forêt de chênes blancs (*Quercus pubescens*). Conséquemment, les chercheurs se sont récemment intéressés à la comparaison de ces deux milieux en Corse (forêt de chênes verts de la vallée de Pirio et forêt de chênes blancs de la vallée de Muro) (Dias et Blondel 1996b, Lambrechts et al. 1997a, Blondel et al. 1999). Ces recherches ont permis l'observation d'importantes différences dans les dates de pontes et les tailles de couvées selon le type d'habitat de la Corse. En effet, les oiseaux nichant dans la forêt de chênes blancs pondent environ 4 semaines avant ceux de la forêt de

chênes verts, produisent un plus grand nombre de poussins et ont un meilleur succès reproducteur (Tableau I.1).

Tableau I.1 Principaux traits d'histoire de vie des mésanges bleues de la Corse (moyennes et écarts types), dans deux types d'habitats (tiré de Blondel et al. 1999).

Site	Date de ponte (1 ^{er} mars)	Taille de la ponte (nb d'œufs)	Succès reproducteur (nb de poussins à l'envol / nb d'œufs pondus)	Masse moyenne à l'envol (grammes)
Chêne blanc	41 ± 13,8	8,3 ± 1,73	0,82 ± 0,04	10,4 ± 0,53
Chêne vert	75 ± 5,5	6,3 ± 1,24	0,52 ± 0,13	9,3 ± 0,83

Ces variations dans les traits d'histoire de vie entre ces deux sites sont principalement expliquées par la quantité de nourriture disponible dans l'habitat (Dervieux et al. 1990, Dias et Blondel 1996b, Blondel et al. 1999). Il existe effectivement d'importantes différences dans la phénologie des espèces d'arbres dominants, ce qui influence l'abondance de chenilles que l'on retrouve dans le milieu. Le chêne blanc, une espèce à feuillage décadu, renouvelle la totalité de son feuillage au printemps (Blondel et al. 1992). À l'opposé, le chêne vert est une espèce sclérophylle dont les feuilles ont une activité photosynthétique de plusieurs années (rotation de 3 ans). Ainsi, au printemps, seulement 30 % de son feuillage est renouvelé (Blondel et al. 1992). Ces particularités des espèces sclérophylles, comparativement aux espèces décidues ont des conséquences sur l'écologie des mésanges bleues : 1) la production de nouvelles feuilles se fait plus tard au printemps et se déroule plus lentement; et 2) les feuilles de plus d'un an n'étant pas digestibles pour les insectes phytophages (tannins et

autres produits biochimiques répulsifs), on trouve beaucoup moins de chenilles dans le milieu sclérophylle (Blondel et al. 1992).

Sites d'étude

La topographie très accidentée de la Corse procure, non seulement de superbes paysages, mais entraîne également l'isolement géographique des populations à très petite échelle, ce qui réduit la dispersion des populations sur cette île. En effet, malgré la proximité des deux sites d'étude, l'un dans la vallée de Pirio et l'autre dans la vallée de Muro (distance de 25 kilomètres à vol d'oiseau)(Figure I.3), les échanges d'individus entre les populations sont des phénomènes très rares, voire inexistants. L'étude de Blondel et al. (1999) rapporte effectivement que sur 1297 poussins bagués à Muro et 1276 poussins bagués à Pirio, aucun échange entre les sites n'a été observé en six ans. De plus, il existe un décalage d'environ 1 mois entre les saisons de reproduction des mésanges sur les deux sites (Blondel et al. 1999). En comparaison, la reproduction des mésanges sur deux sites expérimentaux similaires sur le continent montre un décalage de seulement 10 jours (Blondel et al. 1993) et l'hypothèse d'un échange génétique (source-puits) entre les milieux est fortement supportée par certains auteurs (Dias 1996, Dias et Blondel 1996b). Par contre, en Corse, les deux populations de mésanges étudiées montrent des signes d'adaptation à leur milieu respectif (voir Tableau I.1 et Blondel et al. 1999).

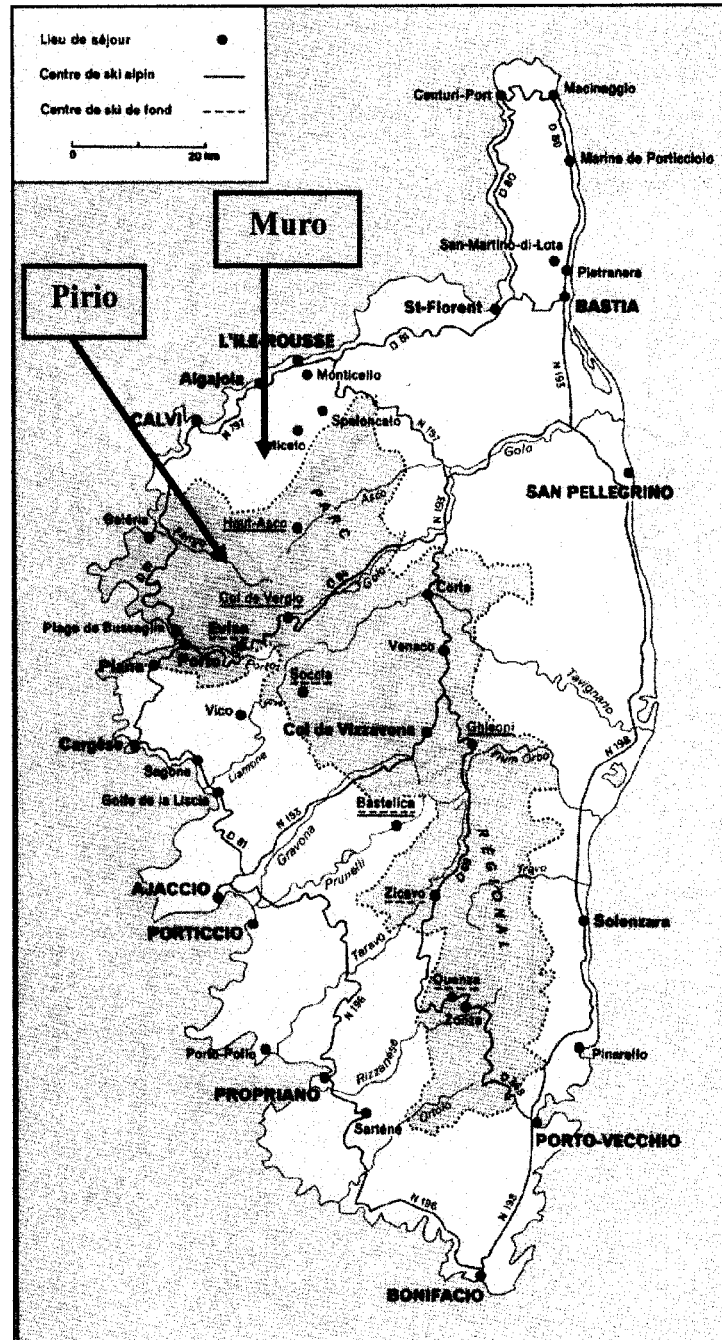


Figure I.3 Sites d'étude de la Corse (carte de la Corse tirée du guide Michelin 1988 p.12)

Vallée de Muro

La vallée de Muro (42° 33' N; 08° 54' E; altitude de 300 mètres) (Lambrechts et al. 1997a) est caractérisée par un paysage agricole montagneux. La forêt est relativement jeune et pousse sur d'anciennes terres agricoles abandonnées (terrasses de culture). Il persiste tout de même une certaine activité agricole : pâturage pour le bétail, quelques vieux oliviers et des vignes. De façon générale, le paysage est typique du maquis corse, c'est-à-dire un couvert arbustif très dense. Dans cette vallée, la forêt de chênes blancs constitue l'habitat le plus fréquent, mais on y rencontre également quelques parcelles isolées de chênes verts.



Figure I.4 Forêt de chêne blancs (*Quercus pubescens*) de Muro

Vallée de Pirio

La vallée de Pirio (42° 24' N; 08° 44' E; altitude de 200 mètres) (Lambrechts et al. 1997a) est constituée, presque exclusivement, de forêts dominées par le chêne vert. Une vaste partie de ce territoire longeant le Fango (petit fleuve) et englobant notre site d'étude est gérée par

l'Office National des Forêts (ONF). Les peuplements forestiers sont donc assez âgés et les arbres peuvent atteindre 20 mètres de haut. L'activité agricole dans ce secteur est réduite à des pâturages de vaches semi-sauvages et ce broutage constant réduit le couvert arbustif.



Figure I.5 Forêt de chêne blancs (*Quercus ilex*) de Pirio

CHAPITRE 1

« VARIATION IN BLUE TIT BREEDING PERFORMANCE ACROSS GRADIENTS IN HABITAT RICHNESS »

Isabelle Tremblay, Don Thomas , Marcel M. Lambrechts, Jacques Blondel & Philippe Perret

- Cet article a été soumis et accepté pour publication dans la revue Ecology (Numéro 84(11) pages 3033-3043). Le manuscrit présenté ici correspond à la version finale acceptée par le comité d'évaluation. Toutefois, dans un souci de conformité avec l'ensemble de la thèse, certaines modifications ont été effectuées au niveau de la présentation des figures, des tableaux et des références dans le texte.
- La participation de Isabelle Tremblay à la rédaction de cet article a été significative et majoritaire.

Cet article porte sur les relations entre le succès reproducteur des mésanges bleues, défini comme le nombre et la masse des poussins à l'envol, et l'abondance de nourriture disponible dans l'habitat. Un suivi à long terme de deux populations de mésanges bleues de la Corse a permis de répertorier les caractéristiques de leur reproduction, selon le type d'habitat. De plus l'abondance de chenilles dans chaque site a également été mesurée durant de nombreuses années, permettant d'évaluer la disponibilité de nourriture dans les deux milieux. L'étude combinée de ces habitats très différents permet d'obtenir une vaste étendue de conditions et d'y associer la réponse des mésanges en terme de succès reproducteur. Le modèle proposé et supporté par les données montre que le succès reproducteur dépend de la quantité de nourriture disponible, à faible abondance de chenilles mais que, passé un certain seuil, cette relation disparaît.

Abstract

Food supply is widely considered a major factor in determining life history traits and reproductive performance of birds. However, large spatial and temporal variation in natural available food supply is not always paralleled by proportional changes in energy demand by breeding birds. This necessarily results in variation in the supply-demand ratio and the amount of food available per unit mass of nestling. Because reproductive performance should respond to increases in available supply as a saturation curve, reaching a plateau above a certain threshold of food supply, we predict that variation in supply should change the intensity of selection on reproductive traits. We first tested this prediction using long term data on nestling growth and survival in Blue Tits (*Parus caeruleus*) breeding over a gradient of habitat richness in Corsica, France. This long term data analysis evaluates the effect of variation in food supply available to breeding tits using three surrogate variables: inter-annual variation in peak caterpillar abundance (caterpillar frass fall), offset between breeding date and peak caterpillar abundance, and natural variation in clutch size. We also used a experimental brood size manipulation (+ or – 3 chicks) to test the effect of varying brood demand on nestling growth. Results of the long term data analysis, show that all three variables affect fledging mass and fledging success in poor habitats while only fledging mass is affected by variation in offset in rich habitats. Moreover, mean annual fledging success and fledging mass is strongly affected by annual variation in peak caterpillar abundance at low levels of abundance, but these effects disappear when food becomes abundant (saturation threshold level of 373 and 560 mg frass/m²/d for fledging success and fledging mass, respectively). Brood size manipulations confirm these results. In rich habitats, breeding birds can raise three extra chicks without any apparent consequences on chick growth, while in poor habitats, chick growth is significantly reduced with brood enlargement. Our study shows that although food limitation can play an important role, it may not always be the primary force shaping life history traits.

Introduction

For small passerine birds, the timing of breeding is thought to be shaped by seasonal changes in food supply, such that the period of peak food demand during the nestling phase broadly coincides with peak supply (Lack 1954, 1968). In highly seasonal temperate regions where food supply shows a transient pulse of varying amplitude in spring, breeding tends to be highly synchronized within populations and the nestling phase occurs only during a narrow temporal window centered on the peak in food supply (Marshall 1951, Perrins 1970). In moist tropical regions where the amplitude of seasonal cycles in food supply is low, some species show large variation in breeding date (see Immelmann 1971 for review). In these environments, breeding can be initiated over periods extending from weeks to months and in some cases breeding occurs throughout the entire year (Moreau 1950, Betts 1952, Murton and Westwood 1977).

The precise timing of breeding within a narrow or broad temporal window is probably set by endocrine and photoperiod responses that are shaped by selection imposed by energetic or nutrient constraints (Farner 1964, Lofts and Murton 1968, Immelmann 1971). Energy or nutrient constraints affect chick growth and survival to independence (Siikamäki 1998, Sanz and Tinbergen 1999, Perrins and McCleery 2001) and possibly body condition and survival of breeding adults (Johnston 1993, Merilä and Wiggins 1997, Thomas *et al.* 2001a). The selective advantage of timing can therefore be considered in terms of supply and demand. Here, *supply* refers to the amount of food truly available to breeding individuals as they forage and so incorporates the effects of competing caterpillar predators and variation in breeding density. *Demand* refers to the food and energy that parents must harvest from the local environment to meet the growth requirements of their dependent young. Individuals that time breeding in a way that the period of peak nestling demand closely coincides with peak food supply benefit from a relative abundance of food in their local environment. This abundance may reduce the energetic load of parental foraging (Thomas *et al.* 2001a) and

increase not only the quantity but also the quality of food provided to growing nestlings (Banbura *et al.* 1994, 1999). In other words, these breeders and their nestlings benefit from the highest supply-demand ratio that a given breeding environment can offer.

Unless demand, estimated by the product of nestling number and size in a given breeding attempt, changes substantially through the breeding season, any offset between peak supply and peak demand necessarily results in a decline in both absolute food abundance and the supply-demand ratio (Fig. 1.1A and 1.1B). *How much* the supply-demand ratio falls and the consequences of this change depend partly on the shape and amplitude of seasonal changes in food supply and partly on how nestling growth and survival relate to the supply-demand ratio. When food is limiting, nestling growth and survival are presumably positively correlated with the supply-demand ratio such that both are maximized at the highest ratio of supply to demand. However, nestling growth and survival should respond to increases in the supply-demand ratio as a diminishing returns or saturation curve, similar in form to the functional response of predators with increasing prey density (Holling 1959). Both growth and survival should level off (saturate) when the supply-demand ratio rises above some value (Fig. 1.1C). In this situation, food can be viewed as superabundant.

In environments offering broad peaks in food supply, deviations from the optimal breeding date only result in a small decline in the supply-demand ratio and a minor fall-off in reproductive performance and fitness (measured as nestling growth and survival). These relatively stable environments should thus permit breeding over a relatively wide temporal window. However, when food is available as a transient pulse, the supply-demand ratio

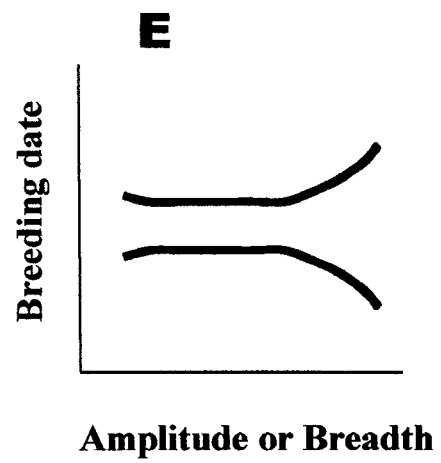
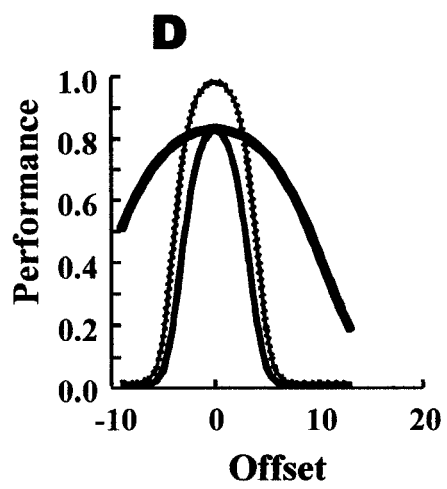
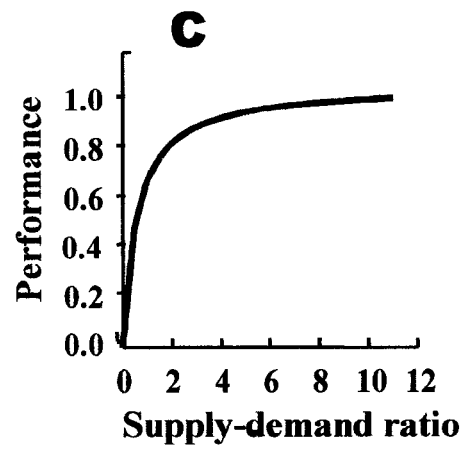
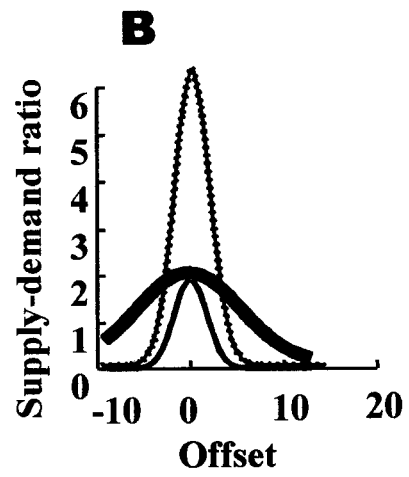
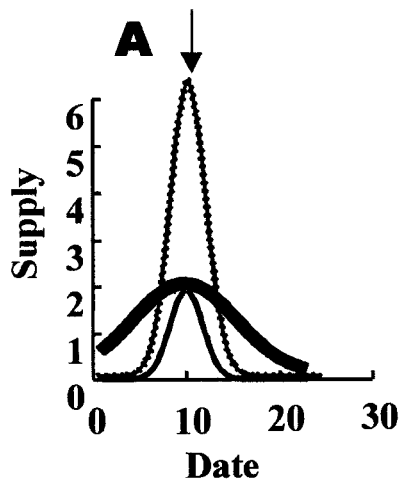


Figure 1.1 A schema showing how varying amplitude and breadth of the peak in food supply may affect breeding performance and the width of the temporal window allowing successful breeding. **A.** Three hypothetical curves of variation in food supply over time. The broad low-amplitude curve might exemplify a moist tropical region, while the narrow curves of varying amplitude might correspond with poor and rich temperate habitats. The vertical arrow indicates the timing of peak demand and has a value of one unit. **B.** If the arrow indicating peak demand shifts either to earlier or later dates, the ratio of supply to peak demand will follow the same shape as in A, declining slowly or rapidly with increasing offset between supply and demand. **C.** Breeding performance (measured as growth rate, fledging mass, or fledging success and scaled as the proportion of maximal performance) should vary as a diminishing returns function of the supply-demand ratio, saturating at some level of supply-demand. **D.** Due to the diminishing return of performance on supply-demand, breeding performance will decline as the offset between supply and demand deviates from zero. The degree of decline in breeding performance will depend on both amplitude and shape (breadth) of the supply curve. Habitats and regions offering either a brief but high-amplitude peak or a low amplitude but broad peak in food supply will retain high breeding performance over longer periods. **E.** This will result in a widening of the temporal window allowing successful breeding as either amplitude or breadth of the supply curve increase.

declines rapidly with increasing offset. The impact of this decline on reproductive performance depends on the amplitude of the pulse in supply. In poor environments where food is limiting and the supply-demand ratio is low, one would expect nestling growth and survival to decline rapidly with increasing offset (Fig. 1.1D). However, in rich environments where the supply-demand ratio is high, one might expect no or only a slight decline in

growth and survival over a range of offsets, simply because food is superabundant. Thus, along an axis of increasing habitat richness, a single optimal breeding date in poor habitats should expand to a broad optimal window in rich habitats (Fig. 1.1E).

This argues that over the geographic range of a given species where spatial variation in demand (nestling number and size) is relatively low, increases in supply will have profound effects on the temporal pattern of reproductive costs and performance, as well as on the selection pressures that shape the timing of reproduction. Thus, although Thomas *et al.* (2001a) found that parental foraging costs were strongly affected by the offset between nesting date and the peak in food supply in Blue Tits breeding in poor habitats, Verhulst and Tinbergen (2001) found no such effect in rich habitats. Thomas *et al.* (2001b) argued that the increase in the supply-demand ratio in rich habitats eliminated the energetic consequences of an offset between the timing of supply and demand, opening a broader temporal window for breeding.

The implicit assumption underlying this argument is that populations do not always closely track changes in productivity across habitats by strong and proportional compensatory changes in breeding density. If density increased proportionally with increasing food production across habitats, then supply, measured as the food truly available to foraging individuals, would show little variation across gradients of productivity because increased density would compensate for increased food production. However, as we show below, supply *does* vary strongly between habitats, indicating that population density does not accurately track changes in productivity, at least during the breeding season.

This situation may be best exemplified in birds by the relation between tits (*Parus* spp.) and their caterpillar prey. Both Blue Tits (*P. caeruleus*) and Great Tits (*P. major*) tend to synchronize breeding such that the period of peak nestling demand, which occurs at 10-11 d of age (Perrins 1965), coincides with the spring peak in caterpillar production (Gibb 1950, van Balen 1973, Blondel *et al.* 1999, Naef-Daenzer and Keller 1999). Selection on the

timing of reproduction is thought to act through the effects of varying caterpillar abundance on reproductive performance and ultimately fitness. Pairs that breed too early or too late relative to the peak in caterpillar abundance suffer a decline in food supply relative to demand that compromises reproductive performance and fitness (Clamens *et al.* 1991, Perrins 1991, Verboven *et al.* 2001). Although reproductive performance in Tits should respond over a certain range of values in the supply-demand ratio, it should not respond over *all* values if performance varies as a saturation function of the supply-demand ratio.

Breeding pairs face extreme variation in caterpillar biomass (indirectly measured as frass production) even over short geographical distances due to variation in the species composition of forests and to differences in the production of young tender leaves in spring between evergreen and deciduous tree species (Blondel *et al.* 1992). For example, Blue Tit pairs breeding in deciduous Downy oak forest (*Quercus pubescens*) in Corsica raise their young on a peak caterpillar biomass roughly 10 times higher than that available to pairs breeding in evergreen Holm oak forest (*Q. ilex*) only 24 km away (Downy oak: 1394 mg frass/m²/d; Holm oak: 92 mg frass/m²/d; Blondel *et al.* 1999). Although peak brood biomass increases from 59 g in poor Holm oak habitat (6.3 chicks x 9.3 g, Blondel *et al.* 1999) to 86 g in rich Downy oak habitat (8.3 chicks x 10.4 g, Blondel *et al.* 1999), the supply-demand ratio increases from 1.6 mg frass/m²/d/g chick to 16.2 mg frass/m²/d/g chick over the same gradient. This variation in food supply is not unique to Corsica. Similar variation in available supply for breeding tits can be found in other regions and other populations (Table 1.1). If reproductive performance is in fact a diminishing returns function of the supply-demand ratio, then we argue that the large variation in supply reported over tit breeding ranges will have a profound consequence for the temporal patterning of reproductive performance.

Table 1.1 Mean peak caterpillar frass fall reported for different habitats used by breeding Great and Blue Tits in Europe.

Study site	Habitat type	Peak frass fall (mg/m ² /d)	Source
Muro, Corsica, France (Deciduous Muro)	Downy Oak forest	1474	Blondel et al. 1999, this study
Pirio, Corsica, France (Evergreen Pirio)	Holm Oak forest	147	Blondel et al. 1999, this study
Rouvière (France)	Downy Oak forest	61	Unpublished data
Puechabon (France)	Holm Oak forest	92	Thomas et al. 2001a
Basel (Switzerland)	Oaks only	615	Naef-Daenzer, pers. com.
Basel (Switzerland)	All trees	395	Naef-Daenzer pers. com.
Basel and Sempach (Switzerland)	Oakwood	277	Zandt 1994
Hoge Veluwe (Netherlands)	Oakwood	2154	van Balen 1973
Liesbos (Netherlands)	Oakwood	970	van Balen 1973
Hoge Veluwe (Netherlands)	Pinewood	29	van Balen 1973
Imbosch (Netherlands)	Pinewood	18	van Balen 1973

In this paper, we combine correlation analyses with experimentation to test the effect of varying habitat productivity on reproductive performance of Blue Tits. First, we analyze long-term data on nestling growth and survival in Blue Tit populations breeding in poor Holm oak habitat and rich Downy oak habitat to test the effect of changing supply-demand ratio on reproductive performance. Second, we use brood size manipulation to experimentally test conclusions based on the long-term study. We stress that it is not our goal to examine how population density and dynamics respond to food supply and so change the supply-demand ratio, but rather to examine the consequences of varying supply-demand ratio on life history traits. Specifically, we test the predictions that: 1) inter-annual variation in food supply will have a strong effect on nestling growth and survival in poor Holm oak forest while inter-annual variation in food supply will have a weak effect in rich Downy oak habitat, 2) both nestling growth and survival to fledging will be negatively correlated with offset between breeding date and peak caterpillar abundance in Holm oak forest where supply-demand ratio is low, but that the effect of offset will disappear in Downy oak forest offering a high supply-demand ratio, 3) reproductive performance will be significantly affected by variation in clutch size (demand) in poor Holm oak forest, but unaffected by variation in clutch size in rich Downy oak forest, and 4) brood enlargement will significantly decrease chick growth in poor Holm oak forest, but will have no effect on chicks reared in the rich Downy oak forest.

Methods

Long-term data

Data for this study were collected as part of a >25-year study on Blue Tit populations on the Mediterranean island of Corsica, France. We compare breeding performance in relation to caterpillar prey abundance for two sites. One site (Muro) is dominated by deciduous Downy

oak forest (hereafter referred to as Deciduous Muro: 42° 33' N; 08° 54' E; 350m elevation). The other site (Pirio in the Fango Valley) is located 24 km south-west over a mountain range and is dominated by evergreen Holm oak forest (hereafter referred to as Evergreen Pirio: 42° 34' N; 08° 44' E; 200 m elevation). Our analyses are based on years where data for both reproductive traits of Blue Tits and caterpillar prey abundance were available and represent 11 years for Evergreen Pirio (1990- 2000) and 8 years for Deciduous Muro (1993-2000).

Data were collected according to the protocols established by Blondel (1985) and Blondel *et al.* (1987) for long term studies in the Mediterranean region where Blue Tits nest in concrete nest-boxes. In both Deciduous Muro and Evergreen Pirio habitats 100-200 nest-boxes scattered through the study plots were occupied by 50-100 breeding pairs each year. Densities of pairs breeding in nest-boxes and natural cavities were estimated as 0.9-1.5 pairs/ha for Evergreen Pirio and about 1.5-4 pairs/ha for Deciduous Muro where stone walls offered many alternate nesting sites (Lambrechts *et al.*, 1997a, unpublished data). Beginning early in the breeding season, nest-boxes were visited 1-3 times per week to identify the initiation of nest construction, the onset of egg-laying, clutch size, and hatching date. When chicks were 15-d old, they were individually weighed to ± 0.1 g. This value was used as fledging mass because nestling tits reach asymptotic body mass prior to 15-d of age (van Balen 1973). Survival to fledging was recorded as the number of chicks surviving to 15 d, corrected for any nestlings found dead in the nest once fledging had occurred. Fledging success was expressed as the proportion of eggs that resulted in fledged nestlings in each clutch. The date of peak demand was estimated as 23 d after clutch completion to allow for 13 d incubation and growth to 10 d of age. Because second clutches occur in the rich but never in the poor habitat, and because there is an important decline in reproductive performance with repeat clutches, we only included data from known first clutches in our analysis.

Because the proportion of caterpillars in nestlings' diet is positively correlated with frass fall (with parents providing proportionally more caterpillars when frass is abundant), there is good evidence that frass is a reliable indicator of the caterpillar abundance perceived by birds (Banbura et al. 1994, 1999). It is important to understand that frass is only produced by caterpillars that have so far escaped predation, so incorporates the effects of competing caterpillar predators and represents a measure of the abundance of caterpillars truly available for foraging birds. For this reason, we monitored changes in caterpillar abundance through the breeding season by collecting frass on 15-20 0.25 m² collectors placed under the canopy (Zandt *et al.* 1990). Samples collected twice weekly were dried and then separated from debris. Frass dry weights were measured to 0.1 mg precision and used to evaluate frass production (mg/m²/d). The date of peak caterpillar abundance was identified as the day of maximal abundance of frass for each site. We use this value of maximal abundance as an indicator of available food supply for each year. Offset between supply and demand was calculated as peak demand date minus peak frass date.

To test the effect of varying food supply on growth and survival of nestling, we used a step-wise multiple regression model including mean fledging mass per nest or fledging success (arcsine transformed) as dependent variables and peak caterpillar abundance (mg frass/m²/d), offset, and clutch size as main effects. In this model, peak caterpillar abundance reflects variation in food supply, clutch size reflects increasing demand, and offset reflects a decreasing supply-demand ratio. We fitted a Michaelis-Menton (saturation) function of fledging mass or fledging success vs peak caterpillar abundance to illustrate the saturating effect of increasing supply using non-linear curve fitting in Systat 9.0 (Systat 9.0, Systat Software Inc. Richmond, Ca). This function is described as:

$$Y = \frac{Y_{\max} (1/kX)}{K_m + (1/kX)}$$

where Y is fledging mass or fledging success, $Y_{\max}$ is the asymptotic value of Y , k is an analytical constant, K_m is the half-saturation constant, and X is food supply or supply-demand ratio.

Brood size manipulations

We manipulated brood size to experimentally test the effects of variation in available food supply on nestling growth. In 2001 and 2002, nests with similar laying date and clutch size were randomly assigned to one of three treatments (enlarged, reduced, or control broods). Chicks were allowed to grow in their natal nest until 10 d of age, at which time they were banded and weighed (± 0.1 g). Three chicks were then randomly chosen in the reduced nest and transferred to the enlarged nest. In control nests, three chicks were removed from the nest for an equivalent time (5-20 min) and replaced in their natal nest. We subsequently weighed chicks at 14 d of age and calculated mean mass gain for the period of 10-14 d. We ran these experiments at the two sites (Deciduous Muro and Evergreen Pirio) where the long-term study was conducted. To complement these data, we included an additional patch of evergreen Holm oak surrounded by deciduous Downy oak habitat near the Muro site, offering a habitat of intermediate productivity. We refer to this site as Evergreen Muro. We tested for effects of treatment, year, site, and the interaction treatment*site using a 4-way ANOVA model (Systat 9.0, Systat Software Inc. Richmond, Ca). We subsequently tested the effect of brood size manipulation on mass gain at each of the three sites using a one way ANOVA model and Tukey's post-hoc test.

Results

Analyses of long-term data

In terms of timing, caterpillar abundance, and predictability, Deciduous Muro and Evergreen Pirio habitats offer two entirely different environments for raising young. In deciduous forest, peak caterpillar abundance occurs significantly earlier than in evergreen forest (March dates: Deciduous Muro: 60.38 ± 7.19 ; Evergreen Pirio: 98.82 ± 6.21 ; ANOVA; $F_{1,17} = 155.67$; $P < 0.0001$). Peak caterpillar abundance is on average 10 times higher in the deciduous than in the evergreen forest (Deciduous Muro: 1473.85 ± 562.42 mg/m²/d; Evergreen Pirio: 147.49 ± 130.64 mg/m²/d; ANOVA: $F_{1,17} = 59.68$; $P < 0.0001$, Fig. 1.2) and inter-annual variance in peak caterpillar abundance is 29 times greater in deciduous than in evergreen forest (variance: 316,316.3 mg/m²/d in Deciduous Muro vs 10,683.3 mg/m²/d in Evergreen Pirio; $F_{1,17} = 29.6$; $P < 0.0001$).

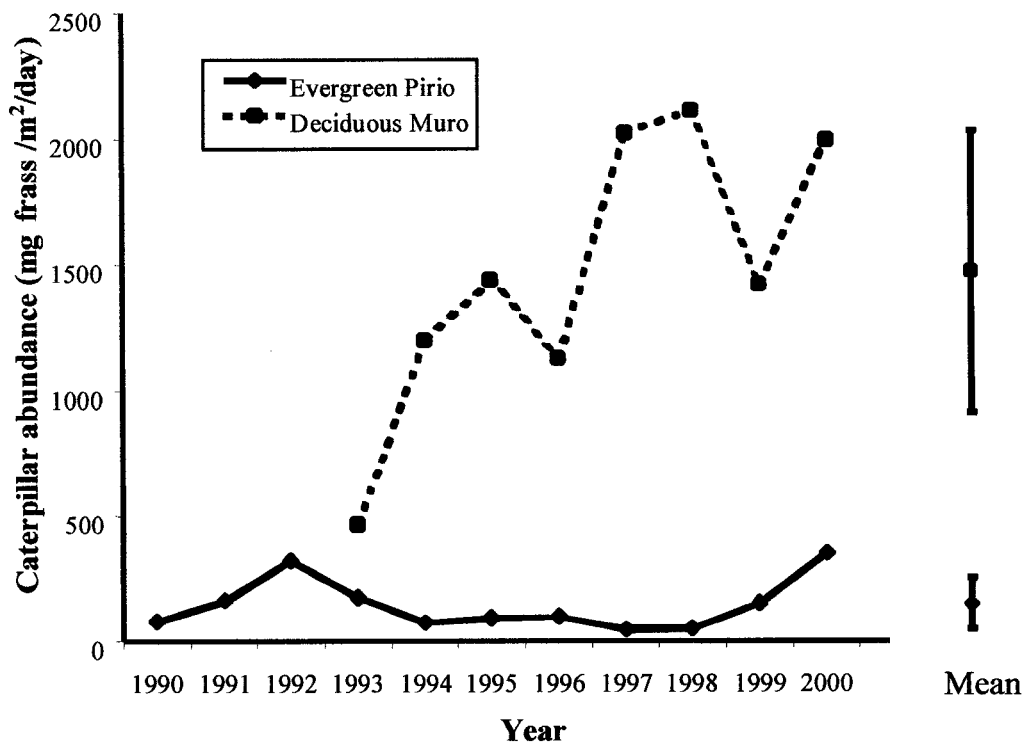


Figure 1.2 Variation in mean caterpillar frass fall between 1990 and 2000 for Deciduous Muro and Evergreen Pirio habitats. Mean (± 1 SD) caterpillar abundance for each site is indicated to the right of each curve.

Breeding parameters, as well as the timing and peak of caterpillar abundance, were so dramatically different between the two breeding sites that all contrasts were highly significant ($P < 0.0001$ in all cases, Table 1.2). On average, pairs in rich deciduous forest breed 36 days earlier, produce larger clutches by 2.2 eggs, raise nestlings to 0.8 g larger asymptotic mass, and fledge 11% more nestlings than pairs in poor evergreen forest.

Table 1.2 Reproductive traits and caterpillar abundance in rich Downy oak forest (Deciduous Muro, 8 years) and poor Holm oak forest (Evergreen Pirio, 11 years) in Corsica. Data are mean ± 1 SD.

	Deciduous Muro	Evergreen Pirio	Difference
Reproductive traits			
Laying date (March date: 1 = March 1 st)	38.65 $\pm$ 7.81	73.32 $\pm$ 3.94	34.67 ***
Offset (Peak frass date – peak demand date)	9.75 $\pm$ 2.07	3.94 $\pm$ 4.15	5.81 ***
Clutch size	8.47 $\pm$ 0.56	6.43 $\pm$ 0.37	2.04 ***
Fledging mass (g)	10.28 $\pm$ 0.15	9.53 $\pm$ 0.49	0.75 ***
Fledging success	0.95 $\pm$ 0.04	0.84 $\pm$ 0.07	0.11 ***
Caterpillar abundance			
Peak frass date (March date)	60.38	98.82	39.17 ***
Variance	51.70	38.56	21.82
Peak abundance (mg frass/m ² /d)	1473.85	147.49	1326.36 ***
Variance	316316.26	10683.29	305632.97 ***

*** indicates $P < 0.0001$ (ANOVA, repeated measures)

The factors that determine reproductive performance, measured as fledging mass and the proportion of nestlings that survive to fledging, varied markedly between sites (Table 1.3). In evergreen forest, both fledging mass and fledging success were strongly and positively correlated with caterpillar abundance and negatively correlated with both clutch size and offset (overall model $r^2=0.10$, $P<0.0001$ in both cases). Thus, high offset and large clutches result in lower fledging mass and lower fledging success in this poor habitat. In deciduous forest, however, only fledging mass was negatively correlated with offset (overall model: fledging success: $r^2=0.01$, $P=0.10$; fledging mass: $r^2=0.09$, $P<0.001$). Neither caterpillar abundance nor clutch size had any effect on fledging mass or survival. The effect of increasing caterpillar supply on fledging mass and fledging success can best be appreciated by examining the relation between the two, using annual means for each site. Inspection of Fig. 1.3a and 1.3b show that both fledging mass and survival to fledging level off with increasing caterpillar abundance or increasing supply/demand ratios, and are best described by a saturation model (mass: $r^2= 0.71$ and $r^2= 0.75$; success: $r^2= 0.82$ and $r^2= 0.77$, for caterpillar abundance and supply/demand ratios, respectively). Both fledging mass and fledging success increase steeply with increasing caterpillar abundance in evergreen forest, where inter-annual caterpillar abundance ranges from only 47.0 - 354.6 mg frass/m²/d (Table 1.3; Fig. 1.3). However, in deciduous forest, where caterpillar abundance ranges from 464.1 - 2112.6 mg frass/m²/d, fledging mass and fledging success level off and are independent of caterpillar abundance (Table 1.3; Fig 1.3). A positive-slope regression fitted to data for evergreen forest (success = $0.75 + 0.00051 \cdot \text{frass fall}$; $r^2=0.60$, $n=11$, $P=0.005$) reaches the mean fledging success for deciduous forest (0.94 fledglings/egg) at a caterpillar abundance of 372.6 mg frass/m²/d. A similar regression fitted to data for fledging mass in evergreen habitat is marginally significant (mass = $9.13 + 0.0051 \cdot \text{frass fall}$; $r^2=0.32$, $n=10$, $P=0.051$) and reaches the mean fledging mass of the deciduous habitat (10.25 g) at a caterpillar abundance of 560.0 mg frass/m²/d. These values of 372.6 and 560.0 mg frass/m²/d provide estimates for the level of caterpillar supply that first allow for maximal survival and then maximal growth.

Table 1.3 Multiple regression models testing the effects of variation in food supply, clutch size, and offset on fledging mass and fledging success in rich Downy oak forest (Deciduous Muro) and poor Holm oak forest (Evergreen Pirio) in Corsica.

Factors	Deciduous Muro		Evergreen Pirió	
	F (df)	Slope	F (df)	slope
Fledging success				
Offset	Ns	Ns	4.26 (1)*	-0.00341
Clutch size	Ns	Ns	13.23 (1)***	-0.03325
Caterpillar abundance	Ns	Ns	33.99 (1)***	0.00061
Model	R ² =0.01, F _{1,216} =2.68, P=0.1		R ² =0.10, F _{3,391} =13.77, P<0.0001	
Fledging mass				
Offset	18.69 (1)***	-0.02402	4.11 (1)*	-0.01403
Clutch size	Ns	Ns	8.25 (1)**	-.010420
Caterpillar abundance	Ns (1)	Ns	33.89 (1)***	0.00244
Model	R ² =0.09, F _{2,206} =10.53, P<0.0001		R ² =0.10, F _{3,364} =12.79, P<0.0001	

Ns signifies not significant; *, **, and *** indicate $P < 0.05$, 0.01, and 0.001, respectively.

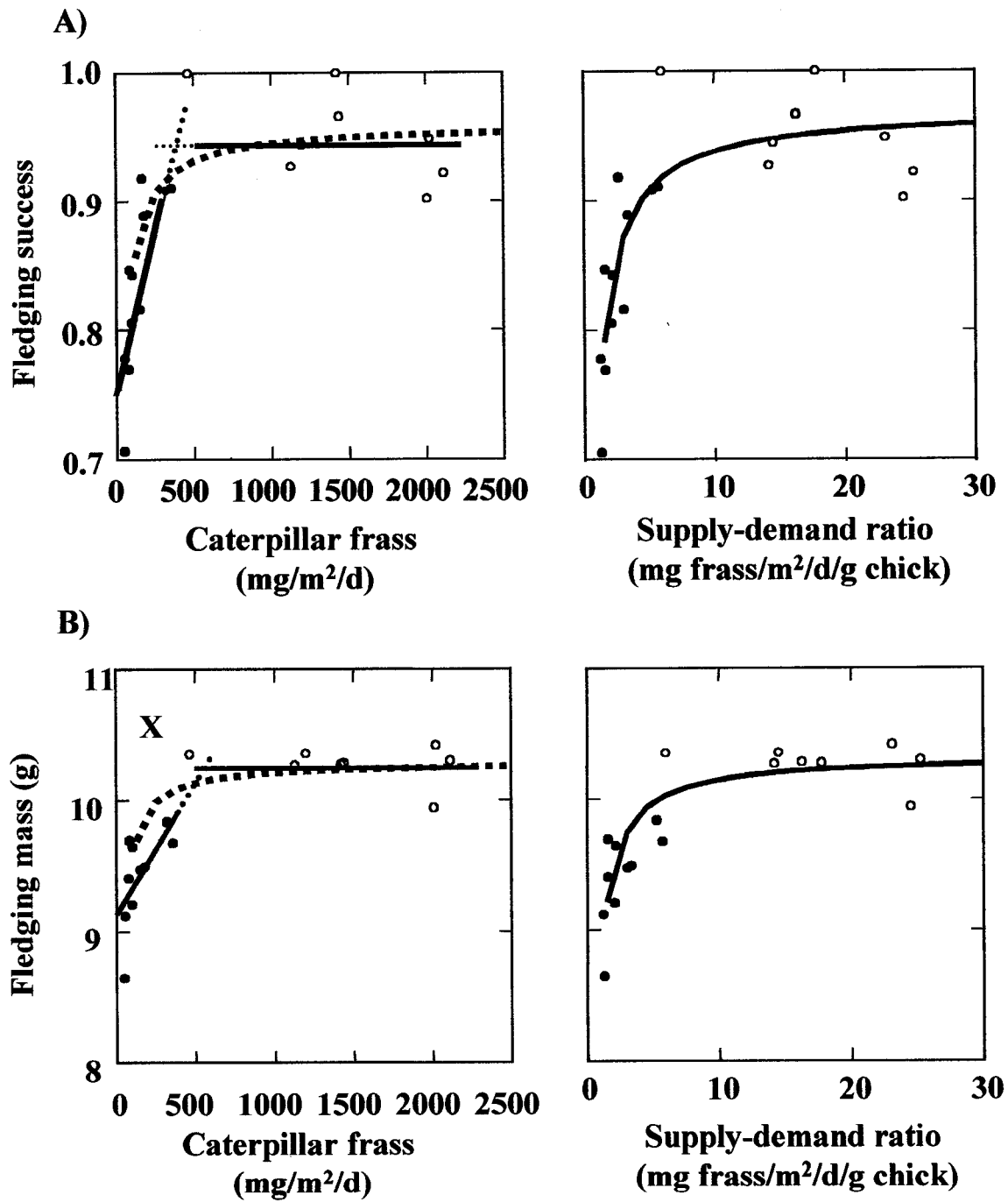


Figure 1.3 Variation of mean annual fledging success (A) and mean annual fledging mass (B) with increasing food supply (left panel) or with increasing supply/demand ratio (right panel) for Deciduous Muro (o) and Evergreen Pirio (●) habitats. Curves indicate saturation functions fitted to the combined data for Evergreen Pirio and Deciduous Muro (see methods). In both A and B, the intersection of linear regressions through data for Pirio and Muro are used to estimate the level of caterpillar abundance that saturates growth and survival. In B, one data point (X) for Pirio (1991) was identified as an extreme outlier and was excluded from the regression.

Brood size manipulations

Experimental manipulation of brood size confirmed results based on long-term data. There was no significant difference in either brood size or mean nestling mass between nests allocated to control, reduced, and enlarged treatments within a habitat type prior to brood manipulation ($P > 0.05$ in all cases; Table 1.4). Following brood size manipulations, mass change was strongly dependent on treatment ($F_{2,63} = 19.25$, $P < 0.0001$) and treatment*site interaction ($F_{4,63} = 6.93$, $P = 0.0001$). Neither year nor site affected mass gain after brood manipulation (year: $F_{1,63} = 1.46$, $P = 0.2$; site: $F_{2,63} = 0.82$; $P = 0.4$). In deciduous habitat (Deciduous Muro), treatment had no significant effect on mass gain of chicks (Table 1.4 a; ANOVA; $F_{2,16} = 1.38$; $P > 0.05$). In both evergreen habitats, brood size manipulation had significant effects on chick growth (Table 1.4 b-c; Evergreen Muro: ANOVA; $F_{2,17} = 22.63$; $P < 0.0001$; Evergreen Pirio: ANOVA; $F_{2,30} = 4.89$; $P = 0.01$). Chicks reared in enlarged nests in the Evergreen Pirio site suffered lower mass gain than control or reduced nests (enlarged: 0.2 ± 0.6 g; reduced and control : 0.8 ± 0.5 g; Table 2.4). In the Evergreen Muro site, chicks reared in enlarged nests showed mass loss during the experiment (-0.4 ± 0.6 g), while chicks in reduced broods had significantly higher mass gain than chicks in control nests (reduced: 1.7 ± 0.7 g; control: 0.4 ± 0.5 g).

Table 1.4 Results of brood size manipulation experiments for Blue Tits nesting in three habitats: Deciduous Muro, Evergreen Muro, and Evergreen Pirio; data are mean $\pm$ 1 SD. Superscripts indicate groups that differ significantly based on Tukey's post-hoc test with $P < 0.05$. Broods were experimentally enlarged or reduced at 10 d of age and mass gain was measured from age 10-14 d following the treatment.

Site	Reduced	Control	Enlarged
A) Deciduous Muro			
Number of broods	7	4	8
Original brood size (10d)	8.0 ± 1.1^a	8.0 ± 0.8^a	7.6 ± 1.3^a
Experimental brood size	5.0 ± 1.2^a	8.0 ± 0.8^b	10.6 ± 1.3^c
Nestling mass (10d)	9.3 ± 0.6^a	9.6 ± 0.3^a	9.6 ± 0.3^a
Nestling mass gain (10-14 d)	1.0 ± 0.4^a	0.7 ± 0.4^a	0.7 ± 0.2^a
B) Evergreen Muro			
Number of broods	7	6	7
Original brood size (10d)	5.9 ± 1.2^a	5.8 ± 1.7^a	6.3 ± 1.4^a
Experimental brood size	2.7 ± 1.0^a	5.7 ± 1.5^b	9.3 ± 1.4^c
Nestling mass (10d)	7.8 ± 1.6^a	9.0 ± 0.4^a	8.6 ± 0.8^a
Nestling mass gain (10-14 d)	1.7 ± 0.7^a	0.4 ± 0.5^b	-0.4 ± 0.6^c
C) Evergreen Pirio			
Number of broods	12	9	12
Original brood size (10d)	6.7 ± 1.2^a	5.6 ± 1.0^a	6.2 ± 0.9^a
Experimental brood size	3.7 ± 1.2^a	5.6 ± 1.0^b	9.2 ± 0.9^c
Nestling mass (10d)	8.5 ± 1.2^a	9.0 ± 0.6^a	8.9 ± 0.6^a
Nestling mass gain (10-14 d)	0.8 ± 0.6^a	0.8 ± 0.5^a	0.2 ± 0.6^b

Discussion

Because growth and survival of nestlings should logically scale with increasing food supply and increasing supply-demand ratio as a saturating function (Fig.1.1) and because food abundance varies dramatically between sites and habitat types (Table 1.1), we predicted that reproductive performance in Blue Tits should differ between poor and rich habitats. Specifically, we predicted that variation in available food supply would have a strong effect on both nestling growth and survival to fledging in evergreen forest where the supply-demand ratio is low, but that this effect would disappear in deciduous forest which offers a far higher supply-demand ratio. To measure the effect of variation in food available to parents while provisioning offspring, we used three surrogate variables. The first (peak in caterpillar frass production) measures yearly variation in maximal food abundance and so scales both sites and years from poor to rich. The second (offset) measures the interaction between food supply and peak nestling demand, with the supply-demand ratio falling as the demand curve shifts progressively out of phase with the supply curve. Finally, the third (clutch size) incorporates a measure of the demand placed on foraging parents and the level of competition among nestling for food brought to the nest.

Long term data analyses

Our analyses of long-term data for Blue Tits confirm most but not all predictions. In evergreen forest, where caterpillar abundance was consistently below 360 mg frass/m²/d in all years, all three sources of variation in food supply affected fledging mass and fledging success. The remarkably steep slope of fledging mass and fledging success with increasing caterpillar abundance (Fig. 1.3) show that both mass and success are extremely sensitive to even small changes in food supply, when supply is low. Between-year variation in caterpillar abundance is sufficiently large in poor evergreen forest that in some years food supply will

result in maximal survival and near-maximal growth. This means that we cannot expect to detect effects of brood size and offset in all years, even in poor habitats. The deciduous forest, where caterpillar abundance varied from 464 to 2113 mg frass/m²/d over the study years, provided an extreme contrast with evergreen forest. Here, although fledging mass was affected by variation in offset, no other measure of food abundance affected either mass or fledging success.

Our results, summarised in Fig. 1.3, argue that reproductive performance does scale as a diminishing returns curve with increasing food supply and supply-demand ratio over the range of food supplies normally encountered by breeding tits (Table 1.1). In poor habitats, increasing food supply and supply-demand ratio enhance fledging success until this saturates at a threshold supply level of about 373 mg frass/m²/d. Further increases in supply enhance growth and fledging mass until these saturate at a threshold of about 560 mg frass/m²/d. Beyond this level, reproductive performance is independent of food supply. Obviously, the supply values associated with the saturation of reproductive performance are specific to breeding Blue Tits which specialize on caterpillars during the nestling period. However, they show that reproductive performance and fitness are not necessarily tightly coupled with food supply at any given site.

Our results show that offset significantly affects nestling growth in deciduous forest even when the peak in caterpillar abundance is considerably higher than the threshold value of about 560 mg frass/m²/d (Fig. 1.3). This effect could possibly be attributed to two factors, an extrinsic effect of varying caterpillar supply or an intrinsic effect of parental or nestling quality. According to the first hypothesis, early-breeding pairs might benefit from higher quantity and/or quality of food supply and produce larger offspring than later-breeding birds. However, caterpillar abundance is so high in the rich habitat that abundance usually exceeds the threshold for maximal growth (560 mg frass/m²/d) throughout the period spanning from early- to late-breeders (see Fig. 1 in Blondel *et al.* 1999). We thus find it difficult to attribute the offset effect to food limitation. If food limitation was responsible for this effect, then we

would expect clutch size to also have a negative effect and inter-annual variation in caterpillar abundance to have a positive effect on fledging mass, which was not the case.

Although not conclusive, our data indicate that the offset effect is not due to food limitation, suggesting that early-breeding birds are intrinsically different from late-breeders and that this difference leads to the production of larger, and possibly higher quality, offspring. A decline in clutch size with advancing breeding date (a calendar effect), accompanied by a parallel decline in nestling mass, is common in bird populations (Perrins 1965, 1970, Klomp 1970, Rowe *et al.* 1994, Hendricks 1997, Siikamäki 1998) and has been attributed to changes in female body condition with advancing season (Price *et al.* 1988, Price and Liou 1989), and variation in genetic quality between early- and late-breeders (Hipfner 1997, Lambrechts *et al.* 1997b, Sokman and Schwabl 2001). Our data do not allow us to differentiate between these hypotheses; however, they do suggest that intrinsic factors rather than declining food supply underlie this offset effect.

Brood size manipulations

It could be argued that although our analyses of long-term data identify correlations between habitat productivity and measures of reproductive performance, they cannot establish causation. Correlation analyses must be interpreted with caution due to the potentially confounding effects of other unmeasured variables. For this reason, we conducted experimental manipulations of brood size to test the causal nature of this relationship. We performed our manipulations of brood size between the ages of 10-14 d in order to reduce the risk of unpredictable cold periods or heavy rains which could have depressed growth rate or increased pre-fledging mortality independently of habitat type and caterpillar abundance, the variables of interest.

If growth and survival of chicks are constrained by food abundance in poor but not in rich habitats in conformance with our saturation model and our correlation analyses, then we

predicted that an experimental increase in brood size would depress chick growth in poor evergreen habitats only. Our results, presented in Table 4, confirm our predictions and suggest that variation in food abundance between habitats does indeed affect reproductive performance.

In a review of the effects of clutch- and brood-size manipulations on nestling quality for 33 bird species, Stearns (1992) reported similarly mixed results. In 68 % of studies, increasing intra-brood competition for food by increasing brood size resulted in reduced fledging mass. However, in a full 32 % of studies, no equivalent effect was reported. Stearns (1992, P.157) suggested that these results might be attributed to an effect of breeding density. Populations that achieve high breeding densities might face severe food constraints, resulting in a depression in nestling growth and fledging mass. Populations that achieved lower breeding densities, as might occur when appropriate nesting sites are limiting, may escape (or at least face less severe) food constraints and so not show any depression in nestling mass when broods are experimentally increased. Stearns' (1992) interpretation of these data can be reformulated in terms of supply (food abundance) and demand (brood size) and applied to our results. We found that the outcome of brood manipulations within a single species depends on food availability and habitat productivity. In high productivity environments, food abundance does not constrain reproductive performance and brood enlargement has no effect. In low productivity environments, however, nestling quality declines as experimental brood size increases. This pattern presumably occurs because the density of breeding Blue Tits (and competing caterpillar predators) does not increase proportionately with increasing caterpillar production between habitats, leaving a large unexploited food supply in rich habitats. Two studies on House martins (*Delichon urbica*) conducted in different habitats demonstrate that within-species variation in the outcome of brood size manipulations is not unique to our study. Bryant and Westerterp (1983) showed a strong negative effect of experimental brood enlargement on body mass at fledging, while Bryant (1975) reported no significant effect in a separate population. Although food availability at both study sites was not documented, making it impossible to distinguish between a population effect and a

productivity effect, we suggest that varying habitat productivity resulting in changes in the supply-demand ratio may underlie these apparently contradictory results.

Our results have broad implications for the study of the timing of reproductive events and the evolution of life history traits. Before we can understand how fitness varies with breeding date, clutch size, mono- or bi-parental care, energy expenditure, or other reproductive traits or strategies, we must know whether nestling growth and survival are indeed limited by food supply, and so subject to selection. Data for our rich deciduous wood and at least some other sites (eg. Hoge Veluwe in the Netherlands, see Thomas et al. 2001b) show that food limitation during the nestling period may not always be the primary force shaping reproductive traits.

Acknowledgements

Too many people have been involved with data collection over the years to allow us to thank them all. We would, however, like to express our sincere appreciation to the residents of Muro, Feliceto, and the Fango Valley, most of whom have left strange-looking nestboxes in place and intact over the years. We thank Dr. Naef-Daenzer for sharing unpublished data on frass fall in Switzerland. This research was funded by NSERC grants to DWT, CNRS and European Commission (EKV2-ct-1999-0017) grants to ML and JB, and an NSERC and FCAR scholarship to IT. This is publication 157 of the Groupe de recherche en écologie, nutrition et énergétique.

Literature cited

- van Balen, J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the great tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* **61**: 1-93.
- Banbura, J., J. Blondel, H. De Wilde-Lambrechts, M. J. Galan, and M. Maistre. 1994. Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus* - Effects of years, territories and individuals. *Oecologia* **100**: 413-420.
- Banbura, J., M. M. Lambrechts, J. Blondel, P. Perret, and M. Cartan-Son. 1999. Food handling time of blue tit chicks: constraints and adaptation to different prey types. *Journal of Avian Biology* **30**: 263-270.
- Betts, F. N. 1952. The breeding seasons of birds in the hills of south India. *Ibis* **94**: 621-628.
- Blondel, J. 1985. Breeding strategies of the blue tit and coal tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. *Journal of Animal Ecology* **54**: 531-556.
- Blondel, J., P. Clamens, P. Cramm, H. Gaubert, and P. Isenmann. 1987. Population studies on tits in the mediterranean region. *Ardea* **75**: 21-34.
- Blondel, J., J. Isenmann, M. Maistre, and P. Perret. 1992. What are the consequences of being a downy oak (*Quercus pubescens*) or a holm oak (*Q. ilex*) for breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *Vegetatio* **99-100**: 129-136.
- Blondel, J., P. C. Dias, P. Perret, M. Maistre, and M. M. Lambrechts. 1999. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* **285**: 1399-1402.
- Bryant, D. M. 1975. Breeding biology of House martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis* **117**: 180-216.
- Bryant, D. M. and K. R. Westerterp. 1983. Time and energy limits to brood size in House martins (*Delichon urbica*). *Journal of Animal Ecology* **52**: 905-925.
- Clamens, A., P. Motxilla, and J. L. Martin. 1991. Laying date in Mediterranean blue tits: effect of habitat type and geographic isolation. *Ornis Scandinavica* **22**: 401-403.
- Farner, D. 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds. *American Scientist* **52**: 137-156.

- Gibb, J. 1950. The breeding biology of the great and blue titmice. *Ibis* **92**: 507-539.
- Hendricks, P. 1997. Geographical trends in clutch size: A range-wide relationship with laying date in American Pipits. *The Auk* **114**: 773-778.
- Hipfner, J. M. 1997. The effects of parental quality and timing of breeding on the growth of nestling thick-billed murrelets. *The Condor* **99**: 353-360.
- Holling, S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly. *Canadian Entomologist* **91**: 293-320.
- Immelmann, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. Pages 341-389 in D. S. Farner and J. R. King, editors. *Avian biology*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Johnston, R. 1993. The effect of direct supplementary feeding of nestlings on weight loss in female great tits *Parus major*. *Ibis* **135**: 311-314.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds: A review. *Ardea* **58**: 1-124.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of population numbers*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for breeding in birds*. Methuen, London, UK.
- Lambrechts, M. M., J. Blondel, S. Hurlbert-Boussès, M. Maistre, and P. Perret. 1997a. A adaptive inter-population differences in blue tit life-history traits on Corsica. *Evolutionary Ecology* **5**: 599-612.
- Lambrechts, M. M., J. Blondel, M. Maistre, and P. Perret. 1997b. A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a birds laying date. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**: 5153-5155.
- Lofts, B., and R. K. Murton. 1968. Photoperiodic and physiological adaptations regulating avian breeding cycles and their ecological significance. *Journal of Zoology* **155**: 327-394.
- Marshall, A. J. 1951. Food availability as a timing factor in sexual cycle of birds. *The Emu* **50**: 267-282.
- Merilä, J., and D. A. Wiggins. 1997. Mass loss in breeding blue tits - the role of energetic stress. *Journal of Animal Ecology* **66**: 452-460.

- Moreau, R. E. 1950. The breeding seasons of African birds - 1. Land birds. *Ibis* **92**: 223-267.
- Murton, R. K., and N. J. Westwood. 1977. Avian breeding cycles. Clarendon, Oxford, UK.
- Naef-Daenzer, B., and L. F. Keller. 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* **68**: 708-718.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology* **34**: 601-647.
- Perrins, C. M.. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* **112**: 242-255.
- Perrins, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* **33**: 49-54.
- Perrins, C. M., and R. H. McCleery. 2001. The effect of fledging mass on the lives of great tits (*Parus major*). *Ardea* **89**: 135-142.
- Price, T., M. Kirkpatrick, and S. J. Arnold. 1988. Directional selection and evolution of breeding date in birds. *Science* **24**: 798-799.
- Price, T., and L. Liou. 1989. Selection on clutch size in birds. *The American naturalist* **134**: 950-959.
- Rowe, L., D. Ludwig, and D. Schluter. 1994. Time, condition, and seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist* **143**: 698-722.
- Sanz, J. J., and J. M. Tinbergen. 1999. Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology* **10**: 598-606.
- Siikamäki, P. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. *Ecology* **79**: 1789-1796.
- Sokman, K. W., and H. Schwabl. 2001. Covariation of clutch size, laying date, and incubation tendency in the american kestrel. *The Condor* **103**: 570-578.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, New York, USA.

- Thomas, D. W., J. Blondel, P. Perret, M. M. Lambrechts, and J. R. Speakman. 2001a. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* **291**: 2598-2600.
- Thomas, D. W. 2001b. Variation in food supply, time of breeding, and energy expenditure in birds - Response. *Science* **294**: 471.
- Verboven, N., J. M. Tinbergen, and S. Verhulst. 2001. Food, reproductive success and multiple breeding in the great tit *Parus major*. *Ardea* **89**: 387-405.
- Verhulst, S., and J. M. Tinbergen. 2001. Variation in food supply, time of breeding, and energy expenditure in birds. *Science* **294**: 471.
- Zandt, H. S. 1994. A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillar in trees. *Oecologia* **97**: 399-406.
- Zandt, H. S., A. M. Strijkstra, J. Blondel, and H. van Balen. 1990. Two mediterranean blue tit populations: are differences in the timing of breeding associated with caterpillar availability. Pages 145-155 in J. Blondel, A. Gosler, J.-D. Lebreton and R. McCleery, editors. *Population biology of passerine birds*. Springer-Verlag / NATO Scientific Affairs Division, New York, New York, USA.

CHAPITRE 2

« THE EFFECT OF HABITAT QUALITY ON FORAGING PATTERNS, PROVISIONING RATE AND NESTLING GROWTH IN CORSICAN BLUE TITS (*Parus caeruleus*) »

Isabelle Tremblay, Don Thomas, Marcel Lambrechts, Jacques Blondel & Philippe Perret

- Cet article a été soumis pour publication dans la revue Ibis (juillet 2003) et fait présentement l'objet d'une évaluation par un comité de pairs. La version présentée ici correspond à celle soumise au comité d'évaluation. Toutefois, dans un souci de conformité avec l'ensemble de la thèse, certaines modifications ont été effectuées au niveau de la présentation des figures, des tableaux et des références dans le texte.
- La participation de Isabelle Tremblay à la rédaction de cet article a été significative et majoritaire.

Cet article présente les résultats obtenus suite au suivi télémétrique des mésanges bleues adultes durant la période d'alimentation des poussins au nid. De plus, la taille et le type de proie approvisionnées ont été inventoriés à l'aide d'enregistrement vidéo. Ces différentes manipulations ont été répétées dans deux habitats différents en terme d'abondance de chenilles disponible. Conséquemment, cet article permet de faire le lien entre l'abondance de nourriture dans le milieu et le comportement de chasse des adultes. De plus, puisque les proies ont été mesurées individuellement, il est possible de relier l'apport alimentaire fourni aux poussins à leur croissance. Finalement, cet article montre la capacité de compensation comportementale des adultes faisant face à de faibles abondances de chenilles dans le milieu.

Abstract

Many bird species face seasonal and spatial variations in the availability of their preferred food required to rear chicks. Caterpillar availability is often identified as the most important factor determining chick quality and breeding success in forest birds, like tits (*Parus* sp.) Parents are assumed to play a mediation role between the environment and the chicks. A reduction in prey availability should thus result in increased foraging effort to maintain the amount of food required for optimal chick development. To investigate the capacity of adults to compensate for a reduction in food supply, we compared the foraging behaviour of blue tits breeding in rich and poor habitat on the island of Corsica. We monitored the foraging effort of adults, using radio-telemetry. We also identified and quantified prey items provisioned to nestlings, using a video camera mounted on the nest. We found that the mean travelling distance of adults was twice as long in the poor than in the rich habitat. However these marked differences in individual foraging distances were associated with reduced feeding rate, resulting in a very similar commuting distances at the two sites. Also, the proportion of optimal prey (caterpillars) in the diet of the chicks and the total biomass per hour per chick did not differ between the two habitats. We finally argue that relationships between habitat richness, offspring quality, and breeding success cannot be adequately understood without quantifying parental effort.

Introduction

Like most bird species, blue tits (*Parus caeruleus*) face considerable spatial and temporal variation in food abundance. Caterpillars, the preferred prey of tits during the breeding season (Blondel et al. 1991, Perrins 1991, Banbura et al. 1994 and 1999), are abundant only during a brief seasonal peak in any one habitat and their overall abundance varies

considerably between habitats (Tremblay et al. 2003b). For tits, temporal and spatial variation in caterpillar abundance influences many traits related to reproduction, such as the onset of egg laying (Perrins 1970, Zandt 1994, Svensson & Nilsson 1995), clutch size (Nour et al. 1998, Blondel et al. 1999), chick growth and development (Keller & van Noordwijk 1994, Tremblay et al. 2003b), chick survival until fledging (Tremblay et al. 2003b), and can also directly effect adult body condition (Merilä & Wiggins 1997) and the energetic cost of parental care (Thomas et al. 2001a, Tinbergen & Dietz 1994).

We previously showed that the relationship between breeding success of blue tits (fledging mass and success of nestlings) and food abundance is not linear, but rather follows a saturation curve with both fledging mass and survival reaching a plateau above a certain level of food abundance (see fig. 2.1, an updated version of fig 3 presented in Tremblay et al. 2003b). The form of this relationship implies that at relatively high levels of caterpillar abundance (>500 mg caterpillar frass/m²/d) adults are able to compensate for changes in local food supply. However, at caterpillar abundance <500 mg/m²/d adults appear to be unable to adjust foraging sufficiently to maintain maximal chick growth and survival to fledging. This non-linear relationship between breeding performance and caterpillar abundance indicates that adults play a crucial role in mediating the interaction between the local environment and the nestlings.

During the rearing period, foraging adults continuously have to return to a central point (the nest) and are consequently considered central place foragers (Grieco 1999). Birds start by exploiting patches closest to the nest and they progressively increase their foraging distances to exploit new and more distant patches as resources near the nest become depleted (Naef-Daenzer et al. 2000). Because food patches closest to the nest should become depleted faster in poor than in rich habitats, one would expect that adults would have to compensate for the decline in local food abundance by increasing their foraging range when nesting in habitats of low productivity. Thus, along a gradient from rich to poor habitats, one might expect foraging distances around the nest to increase, particularly in the late nestling period when

local food resources would already have been depleted. However, this expansion in foraging range is probably limited by the increased time and energy demands associated with extended flight distances (Andersson 1978, Bryant 1997).

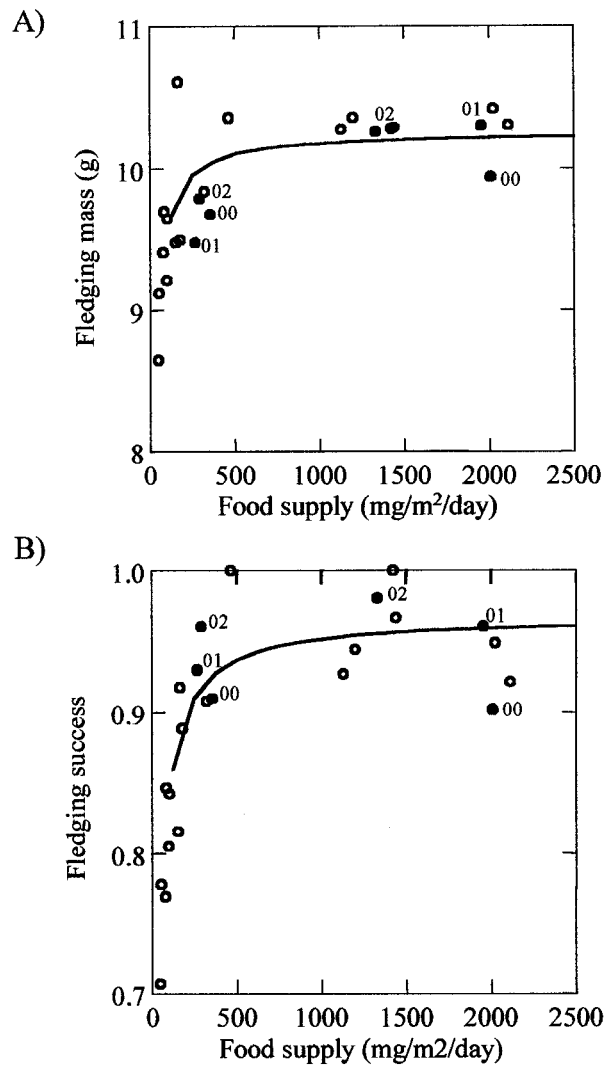


Figure 2.1 Variation of mean fledging success (A) and mean annual fledging mass (B) with increasing caterpillar frass abundance, for blue tits breeding in an evergreen and a deciduous forest in Corsica. Full circles represent data for years that cover this study (2000, 2001, 2002) and curves indicate saturation function (Michaelis-

Menton) fitted to the data (fledging mass, $R^2 = 0.68$; and fledging success, $R^2 = 0.82$). This figure is an updated version (data for 2001 and 2002 added) of fig 3 presented in Tremblay et al. 2003)

In this study, our objective was to examine how differences in caterpillar abundance between two habitats affect the foraging distances and provisioning rates of breeding blue tits on the Mediterranean island of Corsica (Blondel et al. 1999, Lambrechts et al. 1997a, Tremblay et al. 2003b). One habitat, Muro in the Balagne, offers an extremely high spring peak in caterpillar abundance which allows breeding blue tits to maximise nestling growth and survival whatever inter-annual variation in caterpillar abundance (Blondel et al. 1999, Tremblay et al. 2003b). The other habitat, Pirio in the Fango valley, offers a far lower spring peak in caterpillar abundance, on average amounting to only 10% of that found at Muro (see Blondel et al. 1999, Tremblay et al. 2003b). In this habitat, nestling growth and survival show a strong positive response to variation in caterpillar abundance (Tremblay et al. 2003b). We predicted that reduce caterpillar abundance in the habitat would result in an increase in the distance at which parents foraged around the nest. We also predicted that provisioning rates for nestlings would decline as foraging distances and search times increase.

Methods

We conducted this study over the breeding seasons of 2000-2002 in two valleys separated by 25 km in northern Corsica, France. One valley (Muro; 42° 33' N; 08° 54' E; 350m elevation) is dominated by deciduous Downy oak forest (*Quercus pubescens*) where blue tits typically hatch and raise chicks in April/May. The other valley (Pirio; 42° 34' N; 08° 44' E; 200 m elevation) is dominated by evergreen Holm oak forest (*Q. ilex*) where blue tits typically hatch and raise chicks in May/June. For detailed descriptions of study sites and breeding phenology see Lambrechts et al. (1997a) and Tremblay et al. (2003b). At both

sites, 100-150 concrete nestboxes spaced at roughly 50-m intervals offered artificial breeding sites for blue tits. Beginning in March (Muro) or April (Pirio), nestboxes were visited at weekly to daily intervals to monitor nest construction, date of first egg, and hatching date. Nestlings were banded at 6-d of age and weighed at 14-15 d when they had reached asymptotic mass (Perrins 1991).

We monitored differences in caterpillar abundance between sites and changes in caterpillar abundance through the breeding season by monitoring frass fall on 15, 0.25 m² collectors placed under the forest canopy (see Zandt et al. (1994) for a review of the technique). We collected samples twice weekly, separated frass from debris, and weighed the dried frass to 0.1 mg precision. We used these measures of daily frass production (mg/m²/d) to construct the curves of caterpillar abundance through the breeding season which allowed us to measure peak caterpillar abundance at each site.

In all three years, we used a small video camera (Panasonic model KS 152) mounted in the nestbox to quantify parental provisioning visits and to identify and measure prey items brought to nestlings when they were 9 - 13 d of age. The camera was mounted in the rear of the nestbox facing the entrance hole early in the morning and all visits to the nest were recorded on a digital VHS recorder for a period of 6-8 h. We later analyzed recordings to count provisioning trips and to identify approximately 85% of the prey brought to the nest over the recording period. We classed prey as either caterpillars and pupae, the preferred prey of breeding blue tits (Banbura et al. 1999, Perrins 1991) or “other” prey which included spiders and a wide range of small insects (Banbura et al. 1994, 1999). For caterpillars and pupae, we measured total length and mean width using the diameter of the nest hole as a reference. These measures allowed us to calculate a volume index for each caterpillar using the formula $(\pi/4) * L * W^2$ (Blondel et al. 1991). We made recordings at 8 nests at Muro and 18 nests at Pirio and identified over 1200 prey for each site.

In 2001 and 2002, we used radio-telemetry to measure the foraging distances of one of the two parents at 5 nests at Muro and at 8 nests at Pirio. When chicks were 9 d of age, we captured one adult at the nestbox. After weighing the bird, we fitted a radio-transmitter (Holohil Systems Ltd, BD-2A) using a figure-8 harness made of monofilament fishing line to position the transmitter in the interscapular region without gluing to the skin. The final weight of the transmitter and harness package was <0.65 g, which represented 6-7% of the birds' mass and was within the load limits suggested by Caccamise & Hedin (1985). After release, birds were left one day to habituate to the transmitter package. Over the following 2-5 d, we located birds using triangulation during two 30-min periods in the morning and afternoon of each day. To locate the radio-tagged individual at a given nest, we stationed 2 observers, each equipped with a directional 3-element Yagi antenna and a radio receiver (Communication Specialists model R1000, 148-174 MHz), at 50-75 m to each side of the nest. At roughly 1-min intervals, the two observers took a bearing on the radio-tagged bird, synchronizing their bearings by walkie-talkie. We later used the Locate II program (version 1.82, Nova Scotia, Canada) to calculate the bird's position at each fix, based on the bearings and the UTM positions for the observers which were measured using a GPS (Garmin model GPS48, 12 channel). We calibrated the accuracy of the calculated positions by moving a transmitter between known positions. Accuracy of the x-y coordinates ranged from ± 6 m to ± 55 m (mean=26.4 m) depending on the intersection angle for the bearings.

Since it is widely reported that breeding tits invest more than 90% of their active time foraging for their young (Gibb 1950, Smith & Sweatman 1974, van Balen 1973), we assumed that each position reflected a possible feeding site. The distance between that point and the nest was calculated and was used as an estimate of foraging distance. The range of our transmitter was evaluated at approximately 600m and fixes exceeding this distance were considered to be outliers and were excluded from the analysis (less than 1% of observations).

To test the effect of habitat quality on the foraging performance of blue tits, we used a one-way Anova including foraging distance, visiting rate, provisioning rate, proportion of

caterpillars and mean volume indices as dependent variables, and site as main effect. Breeding parameters (brood size and fledging mass) for each site, were calculated using unmanipulated nests in 2000, 2001 and 2002, grouped by year and compared using a oneway Anova (site as main effect).

Results

Caterpillar Abundance, Timing of Reproduction, and Clutch and Nestling Size

Over the 3 study years, the peak in caterpillar abundance averaged 303.4 ± 45.9 mg frass/m²/d at Pirio and 1763.3 ± 376.3 mg frass/m²/d at Muro (Fig. 2.2). At both sites, blue tits timed breeding such that the nestling period was synchronised with the peak in caterpillar abundance. Brood size differed significantly between the two sites (ANOVA, $F_{1,4}=16.05$, $P=0.02$; table 2.1). Nestling mass at 15 d also differed significantly between sites (ANOVA, $F_{1,4}=23.69$, $P=0.008$). Parents at Muro thus had to provision more chick biomass ($7.6 * 10.2$ g = 77.5g) than parents at Pirio ($5.8 * 9.6$ g = 55.7g). Although chick biomass was 39% higher at Muro, the 581% increase in peak caterpillar abundance resulted in a substantially higher supply-demand ratio at Muro than at Pirio. At Muro, parents foraged in an environment that offered 22.8 mg frass/m²/d per gram of chick, while at Pirio parents confronted only 5.4 mg frass/m²/d per gram of chick.

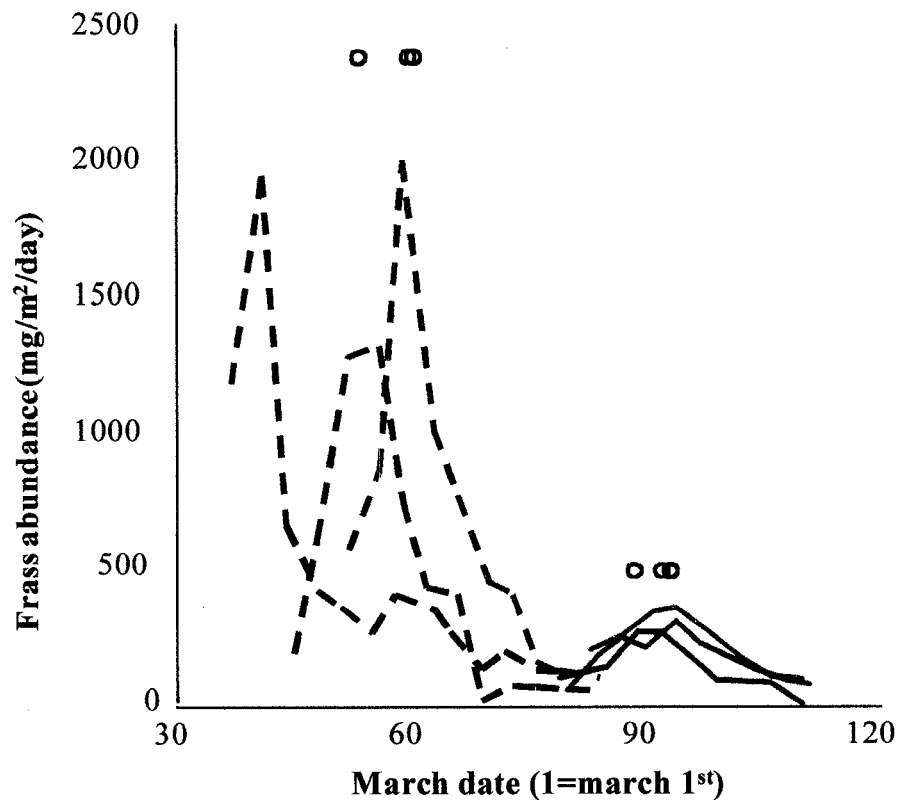


Figure 2.2 Seasonal variations in caterpillar frass abundance in Muro (dotted line) and Pirio (lines) for 2000 (red) 2001 (black) and 2002 (blue). Circles represent peak demand in each habitat for the three study years (estimated as 23 days after laying date to allow for 13 day incubation and growth to 10 day of age).

Table 2.1 Breeding parameters (± 1 SD) for Blue Tits nesting in one rich and one poor habitat in 2000, 2001, 2002 (data group by year, $n=3$). P indicates the significance level of an ANOVA comparing nests at the two sites.

	Rich (Muro)	Poor (Pirio)	P
Brood size	7.6 ± 0.7	5.8 ± 0.4	<0.05
Fledging mass	10.2 ± 0.2	9.6 ± 0.1	<0.01

Foraging Distances

The foraging behaviour of one female (at Muro) and 12 males (4 at Muro, 8 at Pirio) was successfully recorded.

Table 2.2 Mean foraging distances and proportion of observation within a 50 meters radius around the nest (± 1 SD), in one rich and one poor habitat, based on radio-tracking made in 2001 and 2002. P indicates the significance levels for ANOVA comparisons between the two habitats.

	Rich (Muro)	Poor (Pirio)	P
Number of bird	5	8	
Mean distance from the nest	25.2 ± 12.3	53.2 ± 22.9	<0.05
% of time at the nest (<50m)	93.2 ± 6.8	70.0 ± 14.2	<0.01

The use of space around the nest by foraging parents differed dramatically between Muro and Pirio (mean travelling distances, ANOVA, $F_{1,11} = 6.19$, $P = 0.03$; Table 2.2). Figure 2.3 shows the distribution of positions around a typical nest for each site. At Muro, parents foraged at a mean distance of only 25.2 ± 12.3 m from the nest and commuted to distances greater than 50 m from the nest in only 7% of foraging trips. Birds were rarely detected foraging at distances greater than 200 m from the nest. At Pirio, parents foraged at a mean distance of 53.2 ± 22.9 m from the nest and commuted to beyond 50 m from the nest in a full 30% of foraging trips. Birds often commuted out to 500-600 m from the nest at which distance they were normally lost from detection, so these data underestimate the mean foraging distances at Pirio.

The commuting that parents must undertake while feeding their young is set by the number of provisioning trips and the mean commuting distance. Although parents foraged closer in to the nest at Muro, they made more provisioning trips than at Pirio (see below). This resulted in a very similar commuting distances at the two sites, with parents commuting a mean of 1840 m/h at Muro and 1809 m/h at Pirio.

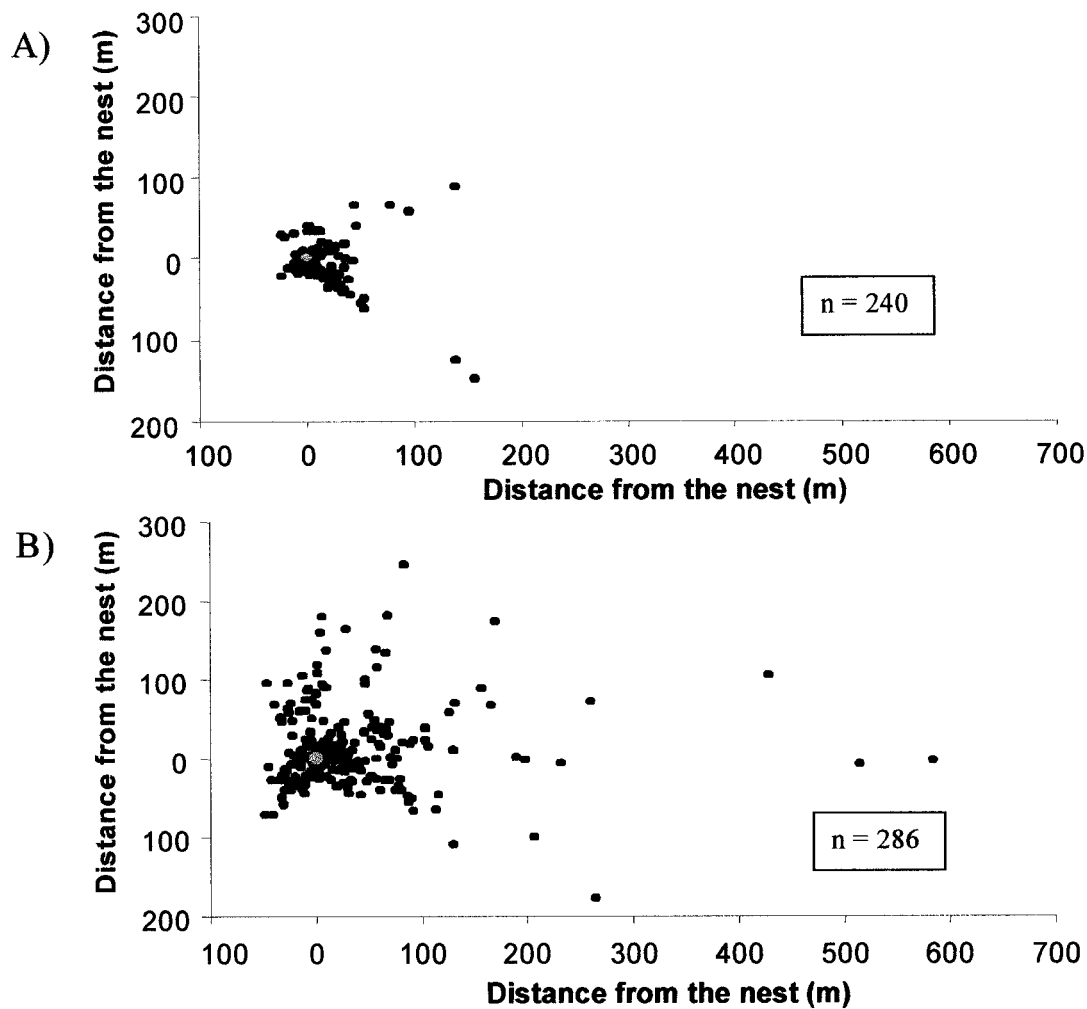


Figure 2.3 An example of the spatial distribution of positions of foraging blue tits at Muro (A) and Pirio (B) based on radio-telemetry. Each point represents a bird's position determined by triangulation when foraging to provision chicks of 9 – 13 days of age.

Parental Provisioning Rate and Caterpillar Biomass

Caterpillars constituted by far the greatest proportion of prey provided to chicks at both Muro and Pirio and there was no difference in their prevalence between the two sites (arcsine transformed ANOVA, $F_{1,24} = 1.98$, $P = 0.17$). Despite the equivalent proportion of caterpillars in their diet, chicks reared in Pirio received larger prey items than chicks reared at Muro (ANOVA, $F_{1,24} = 18.31$, $P = 0.0003$; table 2.3).

Table 2.3 Proportion of caterpillars and provisioning rates at nests (± 1 SD) in one rich and one poor habitat based on video recordings made in 2000, 2001 and 2002. Recordings were made when chicks were 9 - 13 days of age. P indicates the significance levels for ANOVA comparisons between the two habitats. NS indicates not significant.

	Rich (Muro)	Poor (Pirio)	P
Number of nests observed	8	18	
% of Caterpillars	82.4 ± 9.9	73.6 ± 16.2	NS
Visiting rate (visits/h)	36.5 ± 10.5	17.0 ± 4.5	<0.001
Feeding rate (visits/h/chick)	5.0 ± 2.0	3.3 ± 1.3	<0.05
Mean prey volume (cm³)	0.11 ± 0.04	0.19 ± 0.05	<0.001
Caterpillar provisioning rate (cm³/h/chick)	0.36 ± 0.12	0.39 ± 0.09	NS

Parental visiting rate was significantly higher at Muro than at Pirio (ANOVA, $F_{1,24} = 45.48$, $P < 0.0001$) and this difference was maintained when provisioning rate was considered on a per-chick basis (ANOVA, $F_{1,24} = 6.56$, $P = 0.017$).

The quantity of caterpillars that chicks receive is a function of the provisioning rate per chick and the mean caterpillar size provided by parents at each site. Although chicks received 34% lower provisioning rate at Pirio, this was offset by the increase in mean caterpillar size. Chicks received approximately the same biomass of caterpillars at the two sites (ANOVA, $F_{1,24} = 0.34$, $P = 0.57$; table 2.3).

Discussion

Our results show clear habitat-related differences in the foraging distances and provisioning rates of breeding blue tits that are probably related to the abundance of caterpillars available in the vicinity of the nest. At Pirio, where caterpillar abundance is substantially lower than at Muro, parents expand their foraging radius by a factor of two (50 m vs 25 m), thus covering approximately 4x the surface area (7854 m² at Pirio vs 1963 m² at Muro). The increase in foraging area roughly parallels the difference in caterpillar density between the two sites (5.81 greater caterpillar density at Muro than at Pirio), suggesting that parents seek to maintain access to approximately the same absolute quantity of caterpillars despite substantial variation in density. This confirms the idea that adult tits adjust their foraging behaviour on the basis of caterpillars because they are the preferred food for growing nestlings (Blondel et al. 1991, Perrins 1991). Caterpillars require lower handling time, are easier to ingest compared to other types of insects (spiders, grasshoppers, ants ...)(Banbura et al. 1999), contain more water (85% for caterpillars, and 73% for spiders (Edney 1977)) and, in as much allows maximal chick growth (Banbura et al. 1999). It should also be noted that, during our three study years, the peak abundance of caterpillars at Pirio was much higher

than the mean generally observed for this poor habitat (Tremblay et al. 2003b). Consequently, the high abundance of caterpillars probably allowed parents to maximise their use of this preferred food item, as opposed to years of lower caterpillar abundance (Blondel et al. 1991, Banbura et al. 1994).

The price that parents pay for foraging over a greater area is an increase in the round-trip distance of individual foraging bouts and a decrease in the provisioning rate for chicks in the nest. The lower feeding rate at Pirio compared to Muro (3.3 visits/chick/h at Pirio vs 5.0 visits/chick/h at Muro) may partly be due to an increase in traveling time, but it probably also reflects an increase in search times associated with lower caterpillar density at Pirio. If parents did not adjust prey size, a decline in provisioning rate would result in a decline in the overall biomass of prey delivered to growing nestling with a concurrent fall off in growth rate, fledging mass, and possibly survival to fledging. However, our data indicate that parents brought 73% larger caterpillar prey to the nest at Pirio compared with Muro, thus offsetting the decline in provisioning rate. Nestlings at Pirio received the same caterpillar biomass ($0.39 \text{ cm}^3/\text{h}/\text{chick}$) as at Muro ($0.36 \text{ cm}^3/\text{h}/\text{chick}$). Because we have no direct measures of the size distribution of caterpillars at either of our sites, we cannot be sure that the greater size of prey brought to nests at Pirio reflects greater selectivity on the part of the parents or simply larger overall caterpillar size at Pirio. Because the peak in caterpillar abundance occurs about 4 weeks later at Pirio than at Muro (Blondel et al. 1999, Lambrechts et al. 1997a, Tremblay et al. 2003b), mean temperatures are 2-4°C higher during the caterpillar growth period (based on data from Meteo-France for Calvi). For this reason, we would expect caterpillar growth rates to be faster at Pirio which might increase the mean size of caterpillars available to foraging blue tits when their nestlings reach 10-15 d of age.

It remains to be tested whether tits preferably select small prey when caterpillars are abundant and large prey when caterpillar density declines. However, because preparation time of adults (Barba et al. 1996) and handling time of chicks (Banbura et al. 1999) increases with prey size, it may be that the most efficient provisioning strategy for parents is to provide

many small prey rather than fewer larger prey (but see Grieco 1999). Otherwise, under conditions of low caterpillar availability, larger prey may become more obvious targets, perhaps even more so in our evergreen forest where tree canopy is closed and less light is available for foraging blue tits. Also, for foraging adults, larger prey may be more profitable, considering the high commuting distances that each foraging trip represent. Finally, larger prey contain more water, which could be important during the drier and hotter climate experience by chicks raised in Pirio.

Although our results confirm our prediction that foraging distances would increase as caterpillar density declined, we also anticipated that the greater than four-fold difference in caterpillar density between Pirio and Muro would result in an increase in total commuting distances at Pirio, measured in meters per hour. This, however, was not the case. Although the distance of individual foraging bouts did increase, this was offset by the decrease in the number of foraging bouts per hour, to the point where parents travelled equivalent distances in the two habitats (1809 m/h at Pirio vs 1840 m/h at Muro). By foraging over greater distances to harvest larger prey for their chicks, but at a lower rate, parents could theoretically ensure near-maximal chick growth without increasing their overall commuting distances. The fact that the biomass provided to nestlings remains constant due to the increase in prey size suggests that foraging parents actively increased their selectivity as caterpillar abundance declined. If they had attempted to provide a constant biomass to nestlings without adjusting prey size, at Pirio parents would be forced to maintain provisioning rates equal to that found at Muro, covering distances of 2740 m/h rather than the observed distance of 1809 m/h. However, by investing more time in search of larger prey, it may be that parents may trade off search time against commuting costs. We presume that within-tree movements associated with searching are less energetically costly than flight (Pennycuik 1989, Goldstein 1990), so by increasing prey size (and hence search time) foraging parents are able to hold commuting costs constant while still providing adequate caterpillar biomass to their nestlings.

Because overall commuting distances remained constant, we would not expect to see an increase in the energetic cost of chick provisioning over the range of caterpillar abundance experienced over the three years of this study. This is in marked contrast with Thomas *et al.*'s (2001a) results which showed a dramatic increase in foraging costs at low caterpillar densities, but agrees with Verhulst and Tinbergen's (2001) observations that daily energy expenditure of breeding great tits (*Parus major*) did not vary with the timing of breeding and caterpillar abundance. Our telemetry data confirm that over a considerable range of caterpillar abundance, parents are able to adjust foraging so as to maximise chick growth and survival, representing the plateau of the saturation curve (Fig 2.1). As we have pointed out elsewhere (Thomas *et al.* 2001b, Tremblay *et al.* 2003b) when caterpillar abundance are extremely low, parents are unable to fully compensate for the decrease in food supply, which explain the steep slope observed in the relationship between food supply and either breeding success or metabolic rates. In fact, Banbura *et al.* (1994) results suggest that, when caterpillars abundances are low (peak frass abundance of 165 mg/m²/d), adults blue tits diversify prey items brought to the nest, increasing the proportion of spiders up to 50% and decreasing the proportion of caterpillars (less than 30%) in their nestling diet. Moreover, when the mean caterpillar volume is smaller than that of spiders, the great tits opts for the latter, apparently preferring size over type of prey (caterpillars or others). Spiders can also represent more than 75% of nestling diet, early in the season, before the emergence of caterpillars. As spiders are less digestible than caterpillars (Banbura *et al.* 1999), this reduction in prey quality brought to the nest could explain the decrease in breeding success (number and mass of fledglings) when caterpillar resources become extremely scarce (Tremblay *et al.* 2003b).

According to our results of equal caterpillar provisioning rates and of similar proportion of caterpillars in the nestling diet, we expected that nestlings reared in the poor habitat would reach a comparable fledging mass to those reared in a rich environment. However, this was not the case. As parental care was similar in both sites, this discrepancy in chick fledging mass could either reflect that growing conditions are worse in Pirio than in Muro or that the

smaller size of birds in this poor habitat is an adaptive response to low food supply, allowing a reduction of reproductive costs (Blondel et al. 2002). Although our results do not allow us to differentiate between these two hypothesis, we suspect that variation in infestation rate of blood sucking parasites (*Protocalliphora*) plays an important role in the observed fluctuations. In our poor habitat, nestling suffer an extremely high infestation rate, whereas parasites are almost inexistent in our rich site (Hurtrez-Boussès *et al.* 1997). This increase in parasitic load creates an increase in nestling energetic demand which thereafter reduces the mass at fledging (Hurtrez-Boussès *et al.* 1997). Consequently, we suggest that the increased parasitic loads are probably responsible for the slightly reduced mass at fledging observed in this study. Thus, it would be of great interest to make the same measure of parental care in the absence of these parasites to verify this supposition.

Acknowledgements

We thank P. Bourgault, S. Rouleau, K. Turgeon, F. Gallant and N. Pelletier for field assistance. This study was supported by a Natural Sciences and Engineering Research Council grant to DWT, and grant EKV2-ct-1999-0017 from the European Commission to ML and JB. Isabelle Tremblay was supported by a scholarship from FCAR and NSERC.

Literature cited

- Andersson, M. 1978. Optimal foraging area: size and allocation of search effort. *Theoretical population biology* **13**, 397-409.
- Banbura, J., Blondel, J., De Wilde Lambrechts, H., Galan, M. J. & Maistre, M. 1994. Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus* - Effects of years, territories and individuals. *Oecologia* **100**, 413-420.
- Banbura, J., Lambrechts, M. M., Blondel, J., Perret, P. & Cartan-Son, M. 1999. Food handling time of blue tit chicks: constraints and adaptation to different prey types. *Journal of Avian Biology* **30**, 263-270.
- Barba, E., Lopez, J. A. & Gidelgado, J. A. 1996. Prey preparation by adult great tits *Parus major* feeding nestlings. *Ibis* **138**: 532-538.
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M. & Perret, P. 1991. Feeding ecology and life history variation of blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* **88**, 9-14.
- Blondel, J., Dias, P. C., Perret, P., Maistre, M. & Lambrechts, M. M. 1999. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* **285**, 1399-1402.
- Blondel, J., P. Perret, M. C. Anstett, & Thebaud, C. 2002. Evolution of sexual size dimorphism in birds: test of hypotheses using blue tits in contrasted Mediterranean habitats. *Journal of Evolutionary Biology* **15**: 440-450.
- Bryant, D. M. 1997. Energy expenditure in wild birds. *Proceedings of the Nutrition Society* **56**, 1025-1039.
- Caccamise, D. F. & Hedin, R. S. 1985. An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bulletin* **97**, 306-318.
- Drent, R. H. & Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* **68**, 225-252.
- Edney, E. B. 1977. Water balance in land arthropods. Springer-Verlag, New York.
- Gibb, J. 1950. The breeding biology of the great and blue titmice. *Ibis* **92**, 507-539.

- Goldstein, D. L. 1990. Energetics of activity and free living in birds. In Morrison, M. L., Ralph, C. J., Verner, J. & Jehl, J. R. editors. Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in avian biology No 13, pp. 423-426.
- Grieco, F. 1999. Prey selection in blue tits *Parus caeruleus* as a response to food levels. *Acta Ornithologica* **34**, 199-203.
- Grieco, F. 2002. How different provisioning strategies result in equal rates of food delivery: an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Avian Biology* **33**, 331-341.
- Lambrechts, M. M., Blondel, J., Hurtrezbousses, S., Maistre, M. & Perret, P. 1997. Adaptive inter-population differences in blue tit life-history traits on Corsica. *Evolutionary Ecology* **11**, 599-612.
- Merilä, J. & Wiggins, D. A. 1997. Mass loss in breeding blue tits - the role of energetic stress. *Journal of Animal Ecology* **66**, 452-460.
- Naef-Daenzer, B. & Keller, L. F. 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P-caerulens*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* **68**, 708-718.
- Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B. & Nager, R. G. 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology* **31**, 206-214.
- Nour, N., Currie, D., Matthysen, E., Vandamme, R. & Dhondt, A. A. 1998. Effects of Habitat Fragmentation On Provisioning Rates, Diet and Breeding Success in Two Species of Tit (Great Tit and Blue Tit). *Oecologia* **114**, 522-530.
- Pennycuik, C. J. 1989. Bird flight performance - a practical calculation manual. Oxford University Press, Oxford.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* **112**, 242-255.
- Perrins, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* **33**, 49-54.
- Smith, J. N. M. & Sweatman, H. P. A. 1974. Food-searching behavior of titmice in patchy environments. *Ecology* **55**, 1216-1232.
- Svensson, E. & Nilsson, J. A. 1995. Food supply, territory quality, and reproductive timing in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Ecology* **76**, 1804-1812.

- Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M. M. & Speakman, J. R. 2001. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* **291**, 2598-2600.
- Tinbergen, J. M. & Dietz, M. W. 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Functional Ecology* **8**, 563-572.
- Tremblay, I., Thomas, D., Lambrechts, M. M., Blondel, J. & Perret, P. 2003b. Variation in blue tit breeding performance. *Ecology* **84**, 3033-3043.
- Van Balen, J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the great tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* **61**, 1-93.
- Verhulst, S. & Tinbergen, J. M. 2001. Variation in food supply, time of breeding, and energy expenditure in birds. *Science* **294**, 471.
- Zandt, H. S. 1994. A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillar in trees. *Oecologia* **97**, 399-406.

CHAPITRE 3

ACCROISSEMENT DE L'EFFORT PARENTAL SUITE À UNE MANIPULATION DE LA TAILLE DE NICHÉE CHEZ LA MÉSANGE BLEUE (*Parus caeruleus*)

Résumé

La relation entre la taille de la nichée et l'effort parental a fait l'objet de nombreuses études et a motivé l'élaboration de plusieurs hypothèses. Selon l'hypothèse de coûts et bénéfices, les adultes ajustent leur effort reproducteur de façon à maximiser la différence entre les coûts (réduction de la survie ou de la fécondité future) et les bénéfices (amélioration de la survie des poussins). Dans le but d'étudier cette relation entre les coûts et les bénéfices, nous avons suivi le comportement d'alimentation des mésanges bleues (*Parus caeruleus*) adultes, ainsi que les variations de masse des adultes et des poussins, suite à une augmentation artificielle de la taille de nichée. Trois poussins, âgés de 10 jours, ont ainsi été transférés d'un nichoir à un autre afin de créer des nichées agrandies et réduites. La fréquence d'alimentation au nid, ainsi que la taille et le type de proie apportée aux poussins ont été mesurés, avant (9 jours) et après (11 jours) la manipulation. Les résultats montrent une compensation des adultes, c'est-à-dire une augmentation de leur effort reproducteur permettant de conserver un rythme constant d'alimentation par poussin. Malgré cette accélération du rythme total, la qualité et la quantité de proie approvisionnée aux poussins demeure inchangée. Toutefois, cette modification du comportement des adultes entraîne des coûts reproducteurs, mesurés par une réduction de leur masse corporelle et un ralentissement de la croissance des poussins. La comparaison de ces résultats avec ceux d'études précédentes permet de mettre en évidence un effet annuel important, déterminant la capacité de compensation des adultes.

Introduction

De nombreuses études se sont penchées sur la relation entre la taille de la nichée et l'effort parental, généralement estimé à l'aide de la fréquence d'alimentation, afin d'expliquer les contraintes sur la taille de la nichée des oiseaux nidicoles (voir Nur (1987) pour une revue

des hypothèses proposées). Lack (1954), proposa un modèle selon lequel les adultes ont une taille de nichée correspondant au nombre de poussins qu'ils sont capables d'élever adéquatement. Il stipule également que la taille de nichée optimale correspond à la taille de nichée la plus fréquemment observée dans la population (nichée modale). Conséquemment, cette hypothèse d'optimisation de la taille de la nichée prédit que le rythme d'alimentation au nid devrait augmenter pour les nichées naturelles de grande taille. Toutefois, cette augmentation du rythme total n'étant pas proportionnelle à l'accroissement du nombre de poussins, cela entraînerait une diminution du rythme d'alimentation par poussin. Ainsi, la diminution de la masse des poussins à l'envol de nichée plus grande que la moyenne reflèterait l'incapacité des adultes à alimenter adéquatement leurs poussins. Cette diminution de l'effort parental pourrait provenir d'une fatigue des adultes reflétant leur incapacité à augmenter leur effort reproducteur ou d'une restriction volontaire leur permettant de conserver leur condition corporelle et ainsi assurer leur survie et leur probabilité de reproduction future.

Toutefois, les résultats d'études sur des populations naturelles contredisent les prédictions émises par Lack, en affirmant que la taille de nichée modale observée dans une population est inférieure (Klomp 1970, Alatalo et Lundberg 1989, Tremblay et al. 2003b) ou supérieure (Blondel et al. 1998) à la taille de nichée optimale. De plus, le modèle de Lack néglige de considérer les effets de la présente période de reproduction sur les probabilités de reproduction future des adultes. En effet, l'accroissement de l'effort reproducteur fourni par les adultes peut non seulement diminuer leur condition corporelle et ainsi affecter leur survie (Askenmo 1979, Nur 1984a, Dijkstra et al. 1990), mais cela peut également se répercuter sur leur fécondité future (Hegner et Wingfield 1987, Tinbergen 1987, Nur 1988).

Ces divergences entre les prédictions de Lack et les observations réalisées sur le terrain ont mené à l'élaboration d'un modèle basé sur les coûts et les bénéfices (Williams 1966, Charnov et Krebs 1974, Nur 1984c, 1987). Ainsi, l'effort reproducteur, généralement quantifié par l'entremise de la fréquence d'alimentation, correspondrait à un équilibre entre

les coûts et les bénéfices. Les adultes tenteraient d'obtenir la plus grande différence possible entre les coûts engendrés et les bénéfices atteints, de façon à obtenir un fitness maximal. Les coûts peuvent être définis comme étant la réduction de leur chance de survie jusqu'à la prochaine période de reproduction et/ou une réduction de leur fécondité future. Les bénéfices sont comptabilisés comme étant l'augmentation des chances de survie de leur progéniture jusqu'à leur première période de reproduction. Ces définitions de coûts et de bénéfices étant basées sur des facteurs ultimes, ils sont difficilement quantifiables. Toutefois, la masse des adultes et des poussins à la fin de la période de reproduction représente une bonne estimation de leur chances de survie (Perrins 1965, Garnett 1981, Nur 1984a, b) et de leur fécondité future (Nur 1988, Blondel et al. 1998) et peut, conséquemment, être utilisée pour estimer les coûts et bénéfices.

La manipulation de la taille de nichée constitue un moyen efficace de mettre en valeur la relation entre les coûts et les bénéfices puisqu'elle permet de contrôler un effet potentiel de la qualité des parents. Ainsi, suite à une série d'expérience de manipulation de la taille de nichée chez la mésange bleue (*Parus caeruleus*), Nur (1984a, b, c, 1986, 1987, 1988) conclut que le modèle de coûts/bénéfices peut adéquatement expliquer les variations de taille de nichée, pour cette espèce. Toutefois, ce type de validation comporte deux faiblesses. Premièrement, l'estimation de l'effort parental repose uniquement sur le rythme d'alimentation des adultes. Bien que cette variable soit corrélée avec la croissance des poussins (Nur 1987), elle ne tient pas compte de la qualité et de la quantité de proies apportées à chaque visite, ce qui peut causer des faiblesses dans l'interprétation des résultats. Par exemple, Nur 1984c observe un plafonnement du rythme d'alimentation par poussin pour des tailles de nichée supérieures à la moyenne, alors que la masse des poussins continue de décroître. Il explique ces différents patrons par une diminution de la qualité des proies, sans toutefois pouvoir la quantifier puisque cette variable n'a pas été mesurée. La qualité des proies apportées au nichoir peut effectivement varier en fonction de plusieurs facteurs tels la qualité de l'habitat (Blondel et al. 1991, Banbura et al. 1994) et/ou la période de l'année (Naef-Daenzer et Keller 1999). Puisque ces variations affectent directement la croissance

des poussins de mésanges bleues (Blondel et al. 1991, Banbura et al. 1994, Tremblay et al. 2003a), il serait important d'inclure ce paramètre dans l'étude de l'effort parental. Deuxièmement, plusieurs études de manipulation de la taille de nichée constatent un effet inter-annuel important, lequel est généralement attribué à des variations dans la disponibilité de nourriture d'une année à l'autre (Nur 1984a, b, Torok 1985, Orell et Koivula 1990, Blondel et al. 1998). Malheureusement, l'évaluation de la disponibilité en nourriture dans l'habitat est rarement incluse dans les études sur les coûts reproducteurs, obligeant ainsi les auteurs à spéculer sur l'effet réel de ce facteur.

Dans cette étude, nous tenterons de valider le modèle de coûts et bénéfices, par une manipulation de la taille de nichée de la mésange bleue. Toutefois, le dispositif expérimental prévoit de quantifier, non seulement les fréquences d'alimentation au nid, mais également la qualité des proies apportées (type et taille). De plus, nos manipulations sont effectuées dans un habitat où la disponibilité en nourriture est répertoriée, ce qui nous permet de replacer nos résultats dans un contexte global. En effet, depuis 1987, non seulement la biologie de la reproduction de la mésange bleue fait l'objet d'un suivi sur notre site expérimental, mais également la disponibilité de nourriture dans l'habitat. Cette étude à long terme nous permet d'affirmer qu'il s'agit d'un site généralement pauvre, c'est-à-dire contraignant en terme de la disponibilité des chenilles, le type de proie privilégié par les mésanges durant la période d'alimentation des jeunes. Effectivement, toute variation dans la disponibilité des chenilles entraîne une réponse au niveau du succès reproducteur des mésanges (nombre de poussins à l'envol et masse des poussins à l'envol)(Tremblay et al. 2003b). La présence de ces contraintes alimentaires devrait favoriser l'observation de coûts reproducteurs comparativement à un habitat riche, où les contraintes alimentaires sont très faibles, voir inexistantes durant la période d'alimentation des jeunes (Tremblay et al. 2003b).

Méthodes

La collecte de données pour cette étude s'est déroulée durant les saisons de reproduction (mai-juin) de 2001 et 2002, dans la vallée de Pirio en Corse (42° 34' N; 08° 44' E). Elle s'inscrit dans le cadre général des études de suivi à long terme de cette population (Lambrechts et al. 1997, Blondel et al. 1999, Tremblay et al. 2003b). Après l'occupation des nichoirs et la construction des nids, les nichoirs ont été visités 1 à 2 fois par semaine, afin de déterminer la date d'initiation de la ponte, la taille de la ponte, la date d'éclosion du premier œuf et le nombre de poussins éclos. Les nichoirs ont ensuite été regroupés afin d'obtenir des triplets possédant la même date d'éclosion (± 1 jour) et la même taille de nichée (± 1 poussin). Les différents traitements (augmentation, réduction ou témoin) ont ensuite été attribués aléatoirement entre les différents nichoirs. Lorsque les poussins ont atteint l'âge de 6 jours, ils ont été bagués individuellement. À l'âge de 10 jours, les poussins ont été pesés afin de déterminer ce que nous définissons comme la masse initiale, c'est-à-dire la masse avant la manipulation de la taille de nichée. Trois poussins ont ensuite été choisis aléatoirement dans chaque nichée. Dans les nichées réduites (-3), ces trois poussins ont été prélevés du nichoir et transportés dans les nichées agrandies (+3) correspondantes. Dans les nichées prédéfinies comme témoins, trois poussins ont également été baladés pour la même durée de temps, afin de répliquer les manipulations (moins de 15 minutes, dans tout les cas). En 2001, ces manipulations ont mené à la création de 4 nichées agrandies, 4 réduites et 3 témoins, alors qu'en 2002, ces manipulations ont permis de créer 8 nichées agrandies, 8 réduites et 6 témoins. Pour ces trois types de traitement, lorsque les poussins ont atteint l'âge de 14 jours, ils ont été pesés individuellement afin d'obtenir ce que nous définissons comme la masse finale. Pour chaque poussin, l'effet de la manipulation est quantifié en utilisant la différence entre la masse à 10 jours (initiale) et la masse à 14 jours (finale).

Dans le but d'étudier l'effet de l'ajout de trois poussins sur la qualité et la quantité de nourriture apportée au nichoir, nous avons utilisé un système d'enregistrement vidéo

permettant d'identifier et de mesurer chacune des proies. Puisque la manipulation de la taille de nichée se déroulait lorsque les poussins étaient âgés de 10 jours, nous avons été en mesure d'effectuer les enregistrements avant (à 9 jours) et après (11 jours) l'augmentation du nombre de poussins. Pour les nichoirs prédéfinis comme agrandis, un nichoir spécial (possédant une ouverture supplémentaire pour la caméra) était installé au matin du 8^e jour de croissance des poussins. Ensuite, au 9^e et 11^e jours de croissance des poussins, une caméra vidéo (Panasonic modèle KS 152) placée face à l'ouverture du nichoir était installée le matin. Les enregistrements ont été réalisés durant le reste de la journée, pour une durée moyenne de 5,5 heures par nichoirs (variation de 3 à 9 heures). Par la suite, un visionnement des bandes vidéo nous a permis d'identifier le type de proie apportée et de les classer en deux catégories : 1) les lépidoptères immatures, comprenant les chenilles et les pupes et 2) les insectes et arachnides autres. De plus, la largeur et la longueur de toutes les chenilles et les pupes ont été mesurées en utilisant la taille de l'ouverture du nichoir comme référence. À l'aide de ces mesures, le volume de chaque lépidoptère immature a été calculé en utilisant la formule d'un cylindre ($\text{volume} = (\pi/4) * (\text{Longueur}) * (\text{Largeur})^2$). Pour des raisons de logistique et de disponibilité du matériel, ces enregistrements ont été réalisés uniquement sur les nichées agrandies.

Les coûts potentiellement associés à l'augmentation du nombre de poussins ont été évalués à l'aide d'un indicateur de la variation de masse corporelle des adultes. Dans un premier temps, certains adultes ont été capturés lorsque les poussins étaient âgés de 4 jours. Afin de minimiser l'impact négatif de telles captures sur des poussins en bas âge, elles ont été effectuées à l'extérieur du nichoir, à l'aide d'un filet japonais et d'un appelant. Une fois capturés, les oiseaux ont rapidement été identifiés ou bagués, pesés à l'aide d'une balance de type « Pesola » ($\pm 0,1\text{g}$), puis relâchés. Dans un deuxième temps, au 14^e jour de croissance des poussins, les adultes ont été capturés de nouveau et leur masse corporelle fut enregistrée une seconde fois. Ces deux valeurs de masse nous permettent de calculer un indice de variation de la masse corporelle selon l'équation :

$$\text{Variation de la masse (\%)} = \frac{\text{Masse 14 jours} - \text{Masse 4 jours}}{\text{Masse 4 jours}} \times 100$$

En plus de ces mesures sur les adultes et les poussins de mésanges bleues, l'étude comportait un volet concernant l'abondance de nourriture dans l'habitat. Chaque année, les déjections de chenilles (copros) ont été récoltées 2 fois par semaine, sur 15 toiles de 0,25 m² placées sous les arbres. Une fois séchés et débarrassés des débris, les échantillons de chaque journée de récolte ont été pesés individuellement ($\pm 0,1$ mg). Grâce à ces données, nous obtenons une courbe de distribution de l'abondance de chenilles en fonction du temps, ce qui nous permet de déterminer la valeur du pic d'abondance de chenilles. Cette valeur a ensuite été utilisée comme indicateur de la qualité de l'habitat pour chacune de nos années d'étude.

L'effet de la manipulation de la taille de nichée sur la croissance des poussins et sur la variation de la masse corporelle des adultes a été analysé à l'aide d'une analyse de la variance (ANOVA), en utilisant le type de traitement comme effet principal. Afin de discerner les différents groupes, des tests de Tukey's ont été utilisés, a posteriori. Finalement, les données récoltées à partir des enregistrements vidéo ont été analysées à l'aide d'une analyse de la variance (ANOVA) à un critère, en utilisant l'âge des poussins comme effet principal. Tous les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du programme JMPin version 3.2 (SAS institute Inc. 1996).

Résultats

Dans un premier temps, les données de pic d'abondance de copros montrent que, pour nos deux années d'étude, la disponibilité en chenilles est supérieure à la moyenne généralement observée pour cet habitat (moyenne 1987-2000 = 170,6 mg/m²/jour (tiré de Tremblay et al. 2003b), 2001 = 265,8 mg/m²/jour ; 2002 = 289,8 mg/m²/jour). Bien que l'on observe une

légère variation dans la valeur des pics d'abondance de chenilles pour nos deux années d'étude (2001-2002), aucun effet annuel n'affecte significativement nos résultats ($P>0,05$, dans tout les cas).

Tableau 3.1 Résultats de la manipulation de la taille de nichée, en 2001 et 2002; présentés sous forme de moyenne $\pm$ 1 écart type. Les nichées ont été agrandies ou réduites de trois poussins lorsque ceux-ci étaient âgés de 10 jours et le gain de masse est mesuré entre les 10^e et 14^e jours. Les exposants indiquent des groupes qui diffèrent significativement (pour une même variable), en se basant sur des test post-hoc de Tukey ($P>0,05$).

	Réduites	Témoins	Agrandies
Nombre de nichée	12	9	12
Taille de nichée à l'origine	6,7 $\pm$ 1,2 ^a	5,6 $\pm$ 1,0 ^a	6,2 $\pm$ 0,9 ^a
Date d'éclosion	86,1 $\pm$ 3,3 ^a	86,9 $\pm$ 5,6 ^a	86,1 $\pm$ 3,3 ^a
Taille de nichée expérimentale	3,7 $\pm$ 1,2 ^a	5,6 $\pm$ 1,0 ^b	9,2 $\pm$ 0,9 ^c
Masse des poussins à l'origine	8,5 $\pm$ 1,2 ^a	9,0 $\pm$ 0,6 ^a	8,9 $\pm$ 0,6 ^a
Gain de masse des poussins (14 j – 10 j)	0,8 $\pm$ 0,6 ^a	0,8 $\pm$ 0,5 ^a	0,2 $\pm$ 0,6 ^b

Le tableau 3.1, montre que nos suppositions de départ, c'est-à-dire des tailles de nichée et des dates d'éclosion identiques à l'origine ($P>0,05$, dans les deux cas) sont confirmées. De plus, la masse moyenne des poussins à l'origine (à 10 jours) est indépendante du traitement ($P>0,05$). Toutefois, suite au transfert des poussins, les tailles de nichées expérimentales sont significativement différentes les unes des autres (ANOVA : $F_{2,30}=78,05$; $P<0,0001$). Ces

différences entre les traitements se répercutent sur la croissance des poussins (ANOVA : $F_{2,30}=4,89$; $P=0,01$). Les tests post-hoc révèlent effectivement que, dans les nichées agrandies, la croissance des poussins est ralentie, comparativement aux deux autres groupes indistincts.

Nous constatons que, suite à l'augmentation de la taille de nichée, le rythme d'alimentation des parents augmente de 39,2% (ANOVA : $F_{1,14} = 4,56$; $P=0,05$; tableau 3.2). Cette augmentation du nombre total de visites au nichoir permet d'assurer un rythme d'alimentation constant pour chaque poussin (ANOVA : $F_{1,14} = 0,19$; $P>0,05$). De plus, la qualité des proies, représentée par le pourcentage et le volume moyen de lépidoptère, est constante (pourcentage de lépidoptère, ANOVA (transformation arcsin des proportions) : $F_{1,14} = 0,41$; $P=0,5$; volume moyen, ANOVA : $F_{1,14} = 0,18$; $P=0,7$). Conséquemment, chaque poussin reçoit le même apport alimentaire, indépendamment de l'ajout de trois poussins au nid (ANOVA : $F_{1,14} = 0,01$; $P=0,9$). Toutefois, la manipulation de la taille de nichée réduit de moitié (50%) le temps moyen passé au nichoir à chaque visite des parents (ANOVA : $F_{1,14} = 7,70$; $P=0,01$).

Tableau 3.2 Comparaison de l'apport alimentaire disponible pour la croissance des poussins, avant (n=8) et après (n=8) l'ajout de trois poussins dans le nid (au 10^e jours), en se basant sur des enregistrements vidéo réalisés en 2001 et 2002. Les données sont présentées sous forme de moyenne $\pm$ 1 écart type La différence entre avant et après la manipulation peut être significative (* = $P < 0,05$) ou non significative (NS = $P > 0,05$).

	Avant (9 jours)	Après (11 jours)	Différence
Rythme des visites (nb visites/h)	19,4 $\pm$ 5,5	27,0 $\pm$ 8,4	*
Rythme d'alimentation (nb visites/h/poussin)	3,19 $\pm$ 1,11	2,95 $\pm$ 1,05	NS
Proportion de lépidoptère (chenilles et pupes) dans l'alimentation (%)	75,4 $\pm$ 15,7	80,3 $\pm$ 11,9	NS
Volume moyen des proies (cm ³)	0,18 $\pm$ 0,05	0,19 $\pm$ 0,04	NS
Apport moyen de lépidoptère (cm ³ /h/poussin)	0,36 $\pm$ 0,12	0,36 $\pm$ 0,11	NS
Temps moyen au nichoir par visite (s)	55,4 $\pm$ 27,0	27,7 $\pm$ 8,3	*

La variation de la masse des adultes montre également un effet de la manipulation de la taille de nichée (ANOVA ; $F_{2,13} = 4,18$; $P = 0,04$; Figure 3.2). En effet, les adultes alimentant des nichées agrandies subissent une perte de masse de $5,4 \pm 1,9$ %, alors que les adultes alimentant des nichées réduites perdent uniquement $1,4 \pm 2,5$ % de leur masse corporelle. Bien que ces deux extrêmes soient significativement différents l'un de l'autre, tout deux ne diffèrent pas de la valeur associée aux nichées témoins ($P > 0,05$, pour les comparaisons réduites vs témoins et agrandies vs témoins). De plus, même si la masse des adultes à l'origine, n'est pas significativement différente entre les traitements ($P > 0,05$), la figure 3.3

montre que seulement la pente de la courbe représentant les parents de nichées agrandies est significative (pente ($\pm$ erreur standard) = $-0,052 (\pm 0,01)$, ANOVA ; $F_{1,10} = 17,86$; $P=0,002$).

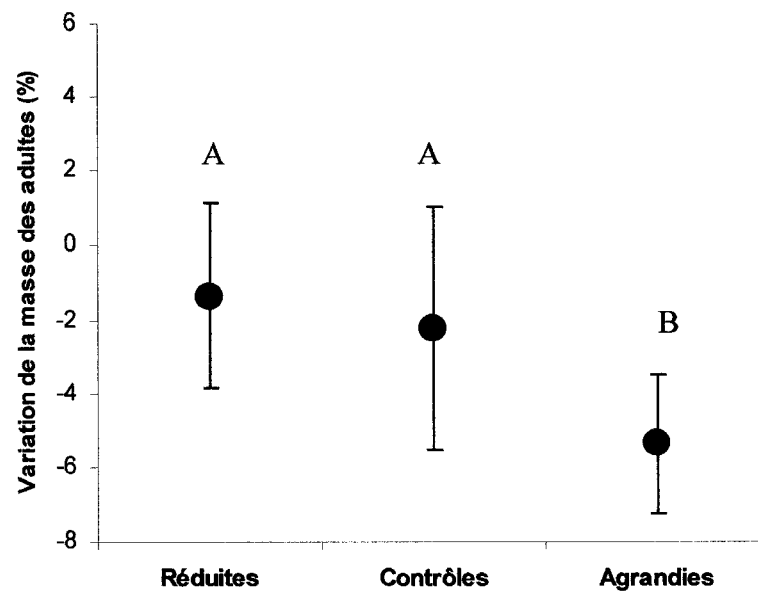


Figure 3.1 Pourcentage de variation de la masse des adultes entre le 4^e et 14^e jours (âge des poussins) de nichée agrandies (n=6), réduites (n=4) et témoins (n=6). Les lignes verticales représentent les écarts types. Les lettres indiquent des groupes significativement différents ($P > 0,05$), en se basant sur des tests post-hoc de Tukey.

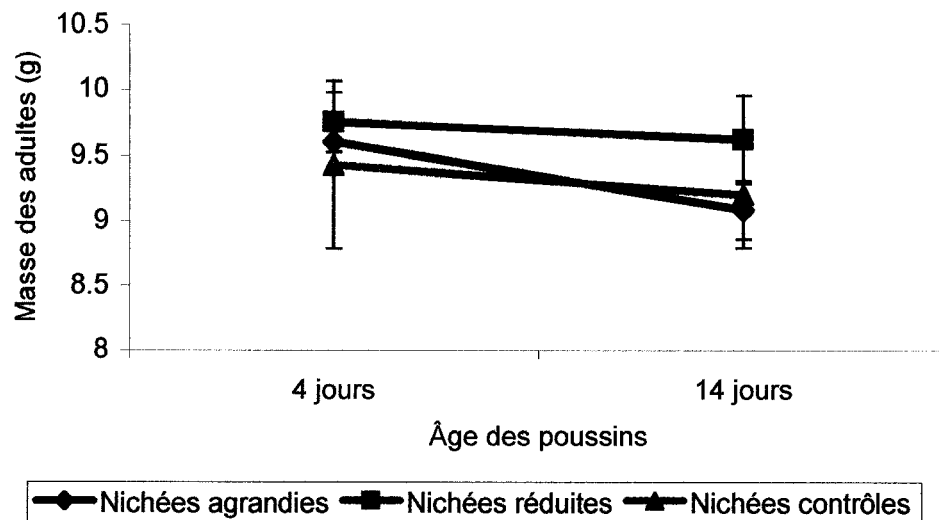


Figure 3.2 Variation de la masse des adultes entre le 4^e et le 14^e jours de croissance des poussins, selon le type de traitement appliqué à leur nichée. Les lignes verticales représentent les écarts types.

Discussion

Les résultats de cette étude concordent avec les prédictions émises selon l'hypothèse de coûts/bénéfices puisque, suite à l'augmentation du nombre de poussins au nid, nous notons la présence de coûts reproducteurs accrus. De plus, ces coûts reproducteurs sont associés à une augmentation du rythme d'alimentation total, permettant ainsi d'assurer un rythme constant d'alimentation par poussin. Toutefois, malgré un apport alimentaire (mg de chenille/poussin/heure) similaire avant et après l'ajout de trois poussins, la croissance de ces derniers semble légèrement ralentie. Ainsi, la compensation des adultes serait imparfaite.

Les adultes des trois groupes expérimentaux montrent une réduction de leur masse corporelle durant la période d'alimentation des jeunes (entre le 4^e et le 14^e jour de croissance des

poussins). Toutefois, les adultes alimentant des nichées agrandies subissent une dégradation plus importante de leur condition corporelle, suggérant des coûts reproducteurs accrus. Bien que ces résultats ne montrent pas de coûts directs, tels que la diminution de la survie et/ou de la fécondité, ils suggèrent leur présence. En effet, chez cette espèce, la diminution de la masse corporelle correspondrait à une réponse au stress causé par la reproduction et non à une adaptation permettant de réduire les coûts de vol (Merilä et Wiggins 1997). Une réduction de la masse corporelle des adultes à la fin de la période de reproduction, serait donc associée à une réduction de leur survie et de leur fécondité future (Nur 1984a, b, 1988). De plus, nous notons des différences significatives dans la variation de la masse des adultes entre le 4^e et le 14^e jour de la croissance des poussins, alors que la manipulation est survenue lorsque que les poussins étaient âgés de 10 jours. Cela suggère que l'effet pourrait être encore plus important que ce qui est rapporté ici. Conséquemment, l'augmentation de l'effort parental afin de répondre à l'accroissement de la demande créée par l'ajout de poussins engendre des coûts reproducteurs quantifiables pour les adultes.

Ces coûts reproducteurs sont probablement dus à une modification du comportement d'alimentation des adultes. D'un point de vue comportemental, l'augmentation du nombre de poussins au nid se traduit probablement par un accroissement subit des cris d'appel des poussins (« begging calls »). En effet, lors de leur transfert, la masse moyenne des poussins oscillait entre 8,5 et 9,0 grammes, ce qui témoigne de leur bonne condition corporelle, et conséquemment de leur vitalité. Les adultes ont réagi à cette demande accrue par une accélération du rythme d'alimentation global, préservant ainsi un rythme constant d'alimentation par poussin. Plusieurs études ont effectivement confirmé cette relation entre la demande, c'est-à-dire les signaux de faim des poussins, et l'offre des parents, c'est-à-dire l'approvisionnement en nourriture, chez de nombreuses espèces d'oiseaux nidicoles (par exemple, *Tachycineta bicolor* : Hussell 1988, *Oceanodroma leucorhoa*: Ricklefs et al. 1985, *Parus major* : Bengtsson et Ryden 1981). Dans un article précédent, nous avons également montré que les mésanges bleues adultes ont la capacité de compenser pour les variations d'abondance de nourriture dans l'habitat par une modification de leur

comportement d'alimentation (Tremblay et al. 2003a). Ainsi, que ce soit suite à une réduction de la disponibilité en nourriture ou à une augmentation des demandes des poussins, les adultes sont capables d'offrir une compensation et, ainsi, maintenir un apport alimentaire constant.

Puisque nous avons inventorié la taille et le type de proies apportées à chaque visite au nichoir, nous sommes en mesure d'affirmer que l'augmentation du rythme d'alimentation n'affecte pas la qualité et/ou la quantité de chenilles approvisionnées aux poussins. Ces résultats semblent surprenants, compte tenu des spéculations généralement émises dans plusieurs études qui suggèrent qu'une augmentation du rythme d'alimentation est associée à une réduction de la qualité et/ou de la quantité de proies apportées au nichoir, à chaque visite (Royama 1966, Nur 1984c). Toutefois, ces différences peuvent probablement s'expliquer par des variations au niveau de la disponibilité en chenilles, tel que suggéré par Tremblay et al. (2003b).

La comparaison des résultats de plusieurs expériences de manipulation de la taille de nichée chez la mésange bleue permet de visualiser cet effet potentiel de la disponibilité en nourriture dans l'habitat. En effet, en comparant nos résultats avec ceux provenant d'expériences de manipulations de la taille de nichées semblables à celle-ci, mais dans des sites différents, il est possible de mettre en évidence l'importance de la quantité de chenilles disponibles sur les résultats. Dans un habitat riche, l'augmentation de la taille de nichée n'affecte pas la croissance des poussins (site « Muro deciduous » dans Tremblay et al. (2003b). À l'opposé, dans un milieu jugé encore plus contraignant que celui de la présente étude (site « Muro evergreen » dans Tremblay et al. (2003b), l'ajout de trois poussins entraîne une perte de masse corporelle des poussins.

Suite à l'observation de ces différences, nous suggérons que la capacité de compensation des adultes dépend de la qualité de l'habitat. Dans des conditions pauvres, les coûts associés à l'augmentation de l'effort sont beaucoup plus importants que dans des conditions favorables

(forte abondance de chenilles). En effet, lorsque la disponibilité en nourriture est faible, les adultes ont, non seulement plus de difficulté à trouver des proies pour leurs jeunes, mais on peut également supposer que leur propre alimentation est plus difficile. Si l'on considère que les adultes prennent leur décision en fonction d'un équilibre entre les coûts et bénéfices, on peut comprendre que les coûts plus importants dans des conditions pauvres ne permettent pas de rentabiliser les bénéfices. À l'opposé, sous de bonnes conditions, les coûts étant beaucoup moins importants, les adultes sont en mesure d'augmenter leur effort reproducteur et de compenser pour l'augmentation du nombre de poussins.

En comparaison avec les deux autres sites mentionnés ci haut, notre site d'étude, durant nos deux années de recherche, pourrait être qualifié d'intermédiaire. En effet, les adultes offrent une certaine compensation comportementale permettant d'assurer un apport alimentaire constant, mais cela ne semble pas suffisant puisque la croissance des poussins est ralentie (sans toutefois être négative). En effet, les poussins élevés dans des nichées agrandies ont un gain de masse de 0,6 g inférieur à ceux élevés dans des nichées réduites ou témoins. Plusieurs hypothèses peuvent être émises afin d'expliquer cette différence de croissance. Premièrement, le rythme d'alimentation par poussin demeure constant, alors que nous pourrions supposer que le rythme devrait augmenter en fonction de l'âge des poussins, afin de répondre à l'accroissement de la demande pour leur croissance (Nur 1987). Malheureusement, nos observations ne nous permettent pas de comparer l'alimentation des poussins de nichées agrandies avec celles de nichées témoins ou réduites. Bien que la manipulation de la taille de nichée ait créé des nichoirs agrandis, réduits et témoins, ces deux derniers traitements n'ont pas fait l'objet d'une quantification précise de l'alimentation des poussins. En effet, puisque ce type de manipulation implique toujours trois nichoirs synchronisés, des limites au niveau de la disponibilité du matériel vidéo a fait en sorte qu'il a seulement été possible d'observer les nichées agrandies. Toutefois, on pourrait s'attendre à une augmentation du rythme de visites et de l'apport alimentaire, en fonction de l'âge des poussins, dans ces nichées. Cette absence d'augmentation pour les nichées agrandies pourrait expliquer la réduction de la masse des poussins à l'envol. Deuxièmement, la

réduction du gain de masse pourrait s'expliquer par une diminution significative des soins parentaux, exprimée sous forme de soin sanitaire au nid. En effet, suite à l'ajout de trois poussins, le temps moyen au nid est réduit de 50%. Puisque le contrôle anti-parasitaire est fonction du comportement sanitaire des adultes (Hurtrez-Boussès et Renaud 2000), nous pouvons supposer que la réduction de cette activité entraîne une augmentation des coûts associés au parasitisme, tout particulièrement dans cette population fortement parasitée par des larves de *Protocalliphora* spp. Une troisième hypothèse pouvant expliquer la réduction du gain de masse fait référence aux proies non identifiées dans cette étude. Que ce soit avant ou après la manipulation de la taille de nichée, de 20 à 25 % des proies ne faisaient pas partie de la catégorie « chenille » ou « pupe » et n'ont pas été mesurées. Ainsi, la qualité et la taille de ce 20 à 25 % de proies pourraient expliquer la légère différence dans le gain de masse. Malheureusement, nos résultats ne nous permettent pas de distinguer parmi ces différentes possibilités. De plus, il est fort possible qu'un ou plusieurs de ces facteurs contribuent conjointement au ralentissement de la croissance des poussins, malgré la compensation des adultes.

En conclusion, nos résultats confirment les prédictions émises par le modèle de coûts/bénéfices, puisque nous constatons que l'augmentation de la charge parentale (ajout de 3 poussins) provoque une augmentation des coûts reproducteurs. Toutefois, notre étude met en évidence l'importance des conditions environnementales sur la capacité de compensation des adultes. Des conditions favorables permettent de réduire les coûts engendrés par l'augmentation de la charge reproductrice et les adultes sont en mesure de maintenir un apport alimentaire constant, permettant une certaine croissance des poussins. Toutefois, lorsque les conditions sont défavorables, les coûts importants ne permettent pas aux adultes de compenser adéquatement. En conséquence, les études tentant de montrer la présence de coûts reproducteurs devraient toujours tenir compte de l'abondance de nourriture disponible dans l'habitat, lors de l'interprétation des résultats.

CHAPITRE 4

DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES DES MÉSANGES BLEUES ADULTES DURANT L'ÉLEVAGE DES POUSSINS AU NID : EFFETS DE L'ABONDANCE DE NOURRITURE ET DE LA TAILLE DE NICHÉE

Résumé

L'alimentation des poussins d'oiseaux nidicoles constitue une activité très exigeante pour les parents. En effet, le vol étant un mode de locomotion relativement coûteux, l'alimentation des poussins exige probablement des dépenses énergétiques élevées. Durant cette période, les adultes doivent, non seulement maintenir leur propre condition corporelle, mais également subvenir aux besoins des poussins de leur nichée. Nous supposons que la quantité de nourriture disponible dans l'habitat affecte la relation entre la taille de la nichée et les dépenses énergétiques des adultes. Dans cette étude, nous désirons évaluer les dépenses énergétiques des mésanges bleues (*Parus caeruleus*) adultes alimentant des nichées de tailles variées et dans deux habitats différents. Un premier site est considéré comme riche, en terme d'abondance de chenilles disponibles, alors que le second est considéré comme pauvre. Dans ces deux habitats, l'évaluation des dépenses énergétiques a été réalisée à l'aide de l'eau doublement marquée (le deutérium et l'oxygène-18). Les résultats, présentés sous forme de ratio entre les dépenses énergétiques journalières et le taux métabolique basal calculé, montrent effectivement l'importance de la qualité de l'habitat. Dans le milieu pauvre, une augmentation de la taille de nichée est associée à des dépenses énergétiques accrues. De plus, l'augmentation de la taille de la nichée provoque une réduction de la masse des adultes, suggérant un effet négatif de l'accroissement des dépenses énergétiques. À l'opposé, dans le site riche, les dépenses énergétiques et la variation de la masse des adultes ne dépendent pas de la taille de nichée. Toutefois, dans ce milieu, les dépenses énergétiques sont plus élevées que dans le milieu pauvre. Les résultats de cette étude mettent en évidence l'effet de la qualité de l'habitat sur la relation entre les dépenses énergétiques et la charge reproductrice (nombre de poussins à alimenter). Conséquemment, l'abondance de nourriture disponible dans l'habitat devrait être considérée lors de l'interprétation de ce type de résultats.

Introduction

Pour les oiseaux nidicoles, l'alimentation des poussins représente une période d'activité très exigeante du point de vue du temps et de l'énergie qui lui sont consacrés. En effet, pour répondre aux besoins de leurs poussins, les adultes doivent trouver un grand nombre de proies et doivent continuellement retourner à un point central pour les approvisionner. Le vol étant un mode de locomotion relativement coûteux (Tucker 1970, Goldstein 1990), l'augmentation du rythme d'alimentation est généralement associée à des dépenses énergétiques accrues (Hails et Bryant 1979, Williams 1988, Bryant 1997). De plus, durant cette période d'activité stressante énergétiquement, les adultes doivent, non seulement assurer l'alimentation de leurs poussins, mais également répondre à leurs propres besoins alimentaires.

Puisque la condition corporelle des adultes et des poussins dépend de la qualité nutritive et de la quantité de proies qu'ils ingèrent, et puisque ces paramètres peuvent varier en fonction du milieu, on peut supposer que la qualité de l'habitat affecte la condition corporelle des oiseaux. De nombreuses recherches sur des populations naturelles montrent effectivement une relation entre la quantité de nourriture disponible et la croissance ou la survie des poussins (Keller et van Noordwijk 1994, Siikamäki 1998, Sanz et Tinbergen 1999, Perrins et McCleery 2001, Tremblay et al. 2003a), ainsi que la condition corporelle ou la survie des adultes (Bryant 1979, Johnston 1993, Merilä et Wiggins 1997, Tinbergen et Verhulst 2000). Dans le même sens, la distribution des proies dans l'habitat peut dépendre de la qualité du milieu, et ainsi affecter le comportement de chasse et la capacité d'acquisition des proies par les adultes. En effet, la quantité de nourriture disponible dans l'habitat influence directement le rythme d'alimentation des adultes, la taille des proies apportées, le type de proies apportées et la distance de déplacement des adultes (Smith et Sweatman 1974, Banbura et al. 1994, Grieco 1999, Naef-Daenzer et Keller 1999, Tremblay et al. 2003a). Conséquemment, puisque les dépenses énergétiques des adultes sont reliées à leur activité d'alimentation, il

n'est pas surprenant de constater qu'elles varient en fonction de la disponibilité de nourriture dans le milieu (Tinbergen et Dietz (1994) et voir Bryant et Tatner (1991) pour une synthèse des effets chez 28 espèces d'oiseaux).

Le nombre de poussins que les adultes doivent alimenter constitue également un facteur pouvant directement affecter leurs dépenses énergétiques. Chez de nombreuses espèces d'oiseaux nidicoles, il existe effectivement une corrélation entre le nombre de poussins au nid (taille de nichée naturelle) et les dépenses énergétiques des adultes (Hails et Bryant 1979, Bryant et Westerterp 1983, Moreno et al. 1995). Cette relation s'explique par le fait que, pour un couple reproducteur, la présence de poussins supplémentaires dans le nid exige un rythme d'alimentation accru, ainsi qu'un apport alimentaire élevé (voir Chapitre 3). Conséquemment, les couples alimentant des nichées de grande taille devraient accroître leurs dépenses énergétiques afin de répondre aux besoins de tous leurs poussins.

Toutefois, cette relation entre la taille de la nichée et les dépenses énergétiques devrait dépendre de la disponibilité en nourriture. Par exemple, nous avons montré que, chez la mésange bleue (*Parus caeruleus*), la manipulation de la taille de nichée affecte la masse des poussins à l'envol, uniquement lorsque les oiseaux se retrouvent dans des conditions pauvres. Dans un habitat riche, la variation de la taille de la nichée n'affecte pas la croissance des poussins, ce qui suggère une certaine capacité des parents à jouer un rôle de médiateur entre l'environnement et les besoins de leur nichée (Tremblay et al. 2003a, Tremblay et al. 2003b). À l'opposé, dans un milieu pauvre, les adultes ne sont que partiellement capables de compenser pour l'ajout de trois poussins, comme en témoigne la masse réduite des poussins à l'envol (Chapitre 3). De plus, sous ces conditions difficiles, les adultes montrent une réduction significative de leur masse corporelle, suggérant que cette compensation comportementale engendre une augmentation des coûts reproducteurs (Chapitre 3). Conséquemment, ces résultats supposent la présence d'une interrelation entre la disponibilité de nourriture dans l'habitat et la capacité de compensation des adultes, suivant une manipulation de la taille de nichée.

En supposant que cette compensation des adultes affecte leurs dépenses énergétiques, nous suggérons que la disponibilité en nourriture dans l'habitat modifie la relation entre les dépenses énergétiques des adultes et la taille de leur nichée. La présente recherche tentera donc de montrer cet effet de la qualité de l'habitat. Afin d'amplifier l'effet des variations de la taille de nichée sur les dépenses énergétiques des adultes, nous avons procédé à une manipulation de la taille de nichée sur des mésanges bleues (même manipulation que celle des résultats discutés précédemment). Cette manipulation a été répétée dans deux sites très différents au niveau de la disponibilité de chenilles, le type de proie privilégié par les mésanges pour alimenter leurs poussins (Banbura et al. 1999). Un premier habitat offre de très bonnes conditions durant la période d'élevage des jeunes, permettant aux adultes de maximiser la croissance de leurs poussins. À l'opposé, les mésanges nichant dans le deuxième site montrent des signes suggérant la présence de contraintes alimentaires, c'est-à-dire un succès reproducteur réduit et variable en fonction de la disponibilité de nourriture (Tremblay et al. 2003b). Dans chacun de ces habitats, les dépenses énergétiques des adultes alimentant des poussins de 14 jours ont été mesurées en utilisant l'eau doublement marquée. Cette méthode permet de quantifier la production de CO₂ durant un intervalle de 24 heures, et ainsi évaluer les dépenses énergétiques journalières (DEJ) dans des conditions naturelles. Ce dispositif expérimental, comprenant deux sites d'études distincts, ainsi que des tailles de nichée variables (manipulées), devrait nous permettre de répondre aux questions suivantes :

- 1) Est-ce que les mésanges bleues adultes montrent des dépenses énergétiques différentes en fonction du nombre de poussins à alimenter dans leur nid ?
- 2) Est-ce que la relation entre la taille de la nichée et les dépenses énergétiques diffèrent en fonction de la qualité de l'habitat, c'est-à-dire la quantité de chenilles disponibles ?
- 3) Est-ce que l'augmentation des dépenses énergétiques affecte la condition corporelle des mésanges bleues adultes ?

Méthodes

Cette étude s'est déroulée en Corse, à l'été 2001 et 2002, dans deux sites très différents en terme de disponibilité de la ressource alimentaire (Blondel et al. 1999, Tremblay et al. 2003b). Des études antérieures ont effectivement montré qu'un de ces sites est riche (Muro : 42° 33' N; 08° 54' E ; élévation de 350 mètres), alors que l'autre est considéré comme pauvre (Pirio : 42° 34' N; 08° 44' E; élévation de 200 mètres) (Blondel et al. 1999, Tremblay et al. 2003b). Dans chacun de ces sites, les nichoirs ont été visités deux fois par semaine, afin de déterminer la date d'initiation de la ponte, ainsi que la taille de la ponte.

En 2002, les deux adultes de chaque nichoir ont été capturés, au 14^e jour de croissance des poussins, et injectés avec une dose de 60 µl d'eau doublement marquée par des isotopes stables, le deutérium ($^2\text{H}_2$) et l'oxygène-18 (^{18}O). Les oiseaux ont ensuite été pesés, puis déposés dans un sac opaque pour une période de 30 minutes afin de permettre la diffusion des isotopes dans le corps. Une fois le temps de diffusion écoulé, une première prise de sang a été prélevée dans la veine brachiale (30 à 50 µl), avant de relâcher l'oiseau. Exactement 24 heures ($\pm$ 30 minutes) après cette première prise de sang, les adultes ont été recapturés, pesés, et une deuxième prise de sang a été prélevée, soit dans la veine brachiale de l'autre aile ou dans la carotide (30 à 50 µl).

Les échantillons de sang contenus dans des capillaires héparinés ont ensuite été scellés sous la flamme et envoyés à l'Université d'Aberdeen (Écosse) pour les analyses physico-chimiques. Les concentrations de $^2\text{H}_2$ et ^{18}O ont été déterminées par l'estimation des ratios d'isotopes à l'aide de la technique de spectrométrie de masse (voir Speakman (1997) pour l'explication de la méthodologie et des applications de la technique). Des échantillons de sang prélevés sur des oiseaux non injectés ont également été analysés afin de déterminer la quantité d'isotope naturellement présente dans chacune des populations (*background*). Les

calculs permettant de déterminer la quantité d'oxygène consommé sont basés sur un récipient (single pool) et sont calculés selon l'équation 7.17 de Speakman (1997). Ces valeurs de consommation d'oxygène sont considérées comme un estimé des DEJ sur le terrain. Toutefois, nos analyses de taux métaboliques font référence au ratio entre ces DEJ mesurées sur le terrain et le taux métabolique basal (que nous appellerons TMB). Cette valeur de TMB est calculée à partir d'une équation allométrique tirée des résultats de recherches antérieures (Thomas et al. 2001a, Thomas et al. 2001b)

$$\text{TMB} = -1,0754 + 1,63556 (\pm 0,05) * \text{masse corporelle}$$

En 2001 et 2002, la condition corporelle des adultes a également été évaluée à l'aide d'un indicateur de la variation de masse corporelle. Dans un premier temps, les oiseaux ont été capturés lorsque les poussins étaient âgés de 4 jours. Afin de minimiser l'impact négatif de telles captures sur des poussins en bas âge, elles ont été effectuées à l'extérieur du nichoir, à l'aide d'un filet japonais et d'un appelant. Une fois capturés, les oiseaux ont rapidement été identifiés ou bagués, pesés à l'aide d'une balance de type « Pesola » ($\pm 0.1\text{g}$), puis relâchés. Dans un deuxième temps, au 14^e jour de croissance des poussins, les adultes ont été capturés de nouveau et leur masse corporelle fut enregistrée une seconde fois. Ces deux valeurs de masse nous permettent de calculer un indice de variation de la masse corporelle selon l'équation :

$$\text{Variation de la masse (\%)} = \frac{\text{Masse 14 jours} - \text{Masse 4 jours}}{\text{Masse 4 jours}} \times 100$$

Les manipulations permettant d'évaluer les DEJ sur le terrain et la condition corporelle des adultes ont été réalisées sur des mésanges adultes alimentant des nichées non manipulées (tailles de nichée normales), ainsi que sur des adultes alimentant des nichées dont la taille a été agrandie ou réduite de trois poussins (à 10 jours)(voir Chapitre 3 pour une méthodologie détaillée). Conséquemment, nos données représentent une vaste étendue de tailles de nichée, ce qui devrait nous aider à mettre en valeur l'effet de la taille de nichée. Les dépenses

énergétiques de 14 oiseaux (6 mâles et 8 femelles) dans le site riche (Muro) et de 16 oiseaux (9 mâles et 7 femelles) dans le site pauvre (Pirio) ont ainsi été mesurées avec succès.

Dans un premier temps, pour les nichées où nous avons été en mesure de quantifier les DEJ des deux oiseaux, nous avons étudié le lien entre les dépenses énergétiques des mâles et des femelles en utilisant une analyse de régression linéaire. Par la suite, les données des deux adultes du même nichoir ont été regroupées pour utiliser une seule valeur par nichée. À partir de ces valeurs, nous avons analysé l'effet de la taille de nichée sur les dépenses énergétiques et les variations de masse des adultes en utilisant une régression linéaire pour chacun des deux sites. Tous les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du programme JMP in version 3.2 (SAS institute Inc. 1996).

Résultats

Puisque à l'intérieur d'un même site, les valeurs de dépenses énergétiques ne sont pas corrélées avec la température ambiante (minimums, maximums ou moyennes), ou la date de ponte ($P > 0,05$, dans tous les cas), ces variables n'ont pas été intégrées dans l'analyse. De plus, puisque nous traitons les données DEJ sur le terrain en fonction du TMB, lui-même étant calculé à partir d'une formule allométrique, la masse corporelle des adultes n'affecte pas significativement nos valeurs ($P > 0,05$).

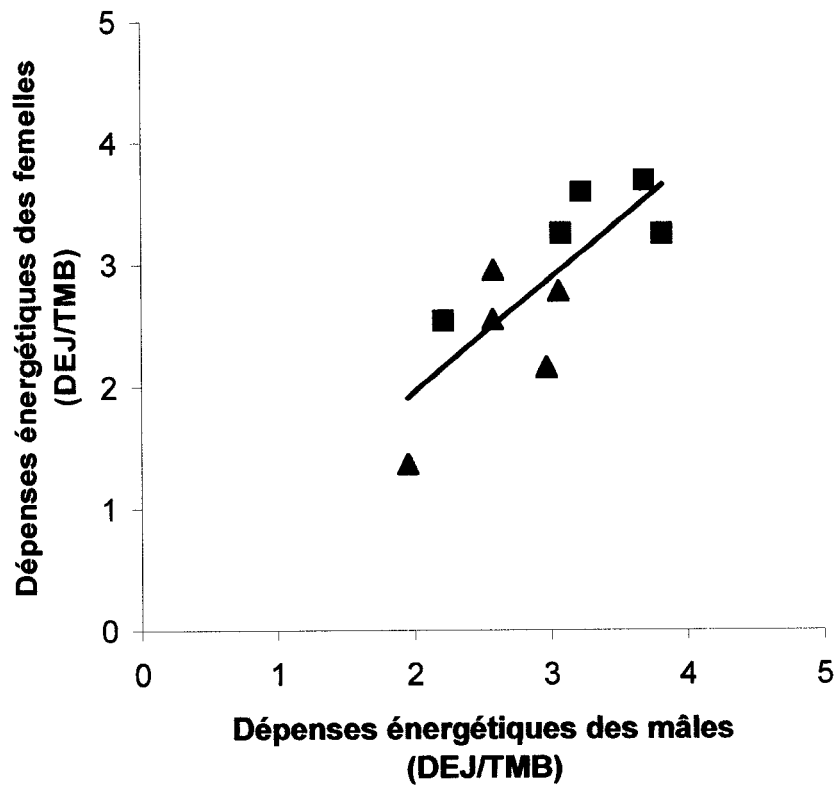


Figure 4.1 Dépenses énergétiques des mâles et des femelles en 2002. Les triangles correspondent à des observations réalisées dans le milieu pauvre (Pirio), alors que les carrés représentent des observations réalisées dans le milieu riche (Muro). La droite indique la relation entre les dépenses énergétiques des mâles et des femelles, selon une régression linéaire ($n=10$; $R^2=0,62$).

En combinant les données provenant des deux sites, mais concernant uniquement les dix nichoirs pour lesquels les dépenses énergétiques des deux adultes sont disponibles, nous remarquons que les dépenses du mâle et de la femelle sont corrélées entres-elles (Figure 4.1 ; Régression linéaire : $F_{1,8} = 13,19$; $P = 0,01$; $DEJ/TMB \text{ femelle} = 0,101 + 0,93 (\pm 0,26) *DEJ/TMB \text{ mâle}$). En se basant sur ce résultat, les données de ces nichoirs ont été regroupées afin d'obtenir une seule valeur de dépense énergétique. Une première comparaison des valeur de DEJ/TMB montre que les dépenses énergétiques des adultes sont

plus élevées dans le site riche que dans le site pauvre ($\text{Muro}=3.12 \pm 0.74$, $\text{Pirio}=2.48 \pm 0.54$; ANOVA : $F_{1,18}=5.03$; $P=0.04$). De plus, lorsque ces valeurs sont examinées en fonction de la taille de nichée, il est possible de discerner deux tendances distinctes selon le type d'habitat. Dans le site riche, les dépenses énergétiques des adultes sont indépendantes de la taille de nichée, et atteignent une valeur moyenne de $3.12 * \text{TMB}$ (Figure 4.2 ; Régression linéaire : $F_{1,7} = 0,02$; $P = 0,9$). À l'opposé, dans le site pauvre, il semble y avoir une relation positive entre la taille de la nichée et les dépenses énergétiques des adultes (Régression linéaire : $F_{1,9} = 4,88$; $P = 0,05$; $\text{DEJ/TMB} = 1,794 + 0,11 (\pm 0,05) * \text{nombre de poussins}$). Dans ce site pauvre, les adultes alimentant de grandes nichées subissent également une perte de masse importante (Régression linéaire : $F_{1,14} = 9,25$; $P = 0,009$; $\text{Variation (\%)} = 1,12 - 0,71 (\pm 0,23) * \text{nombre de poussins}$), alors que dans le site riche, aucune relation n'est observable entre ces deux paramètres (Régression linéaire : $F_{1,12} = 1,29$; $P = 0,3$)(Fig. 4.3).

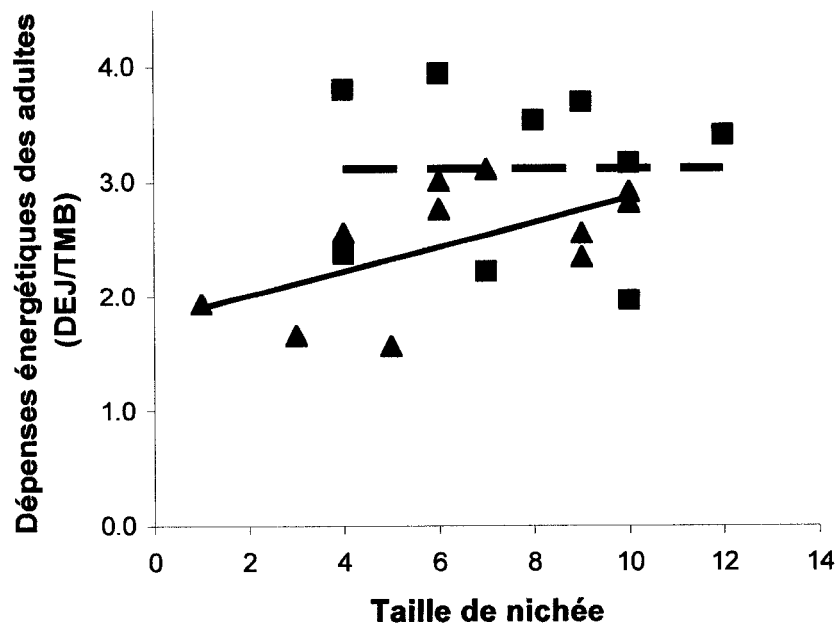


Figure 4.2 Dépenses énergétiques des adultes en fonction de la taille de la nichée en 2002, pour un site pauvre (triangles) et un site riche (carrés). Pour le site pauvre (Pirio), la droite continue indique la relation significative entre ces deux variables ($n=11$; $R^2=0,35$), alors que dans le site riche (Muro), il n'y a pas de

relation significative ($P > 0,05$) et la droite hachurée montre la moyenne des dépenses énergétiques associée à ce site.

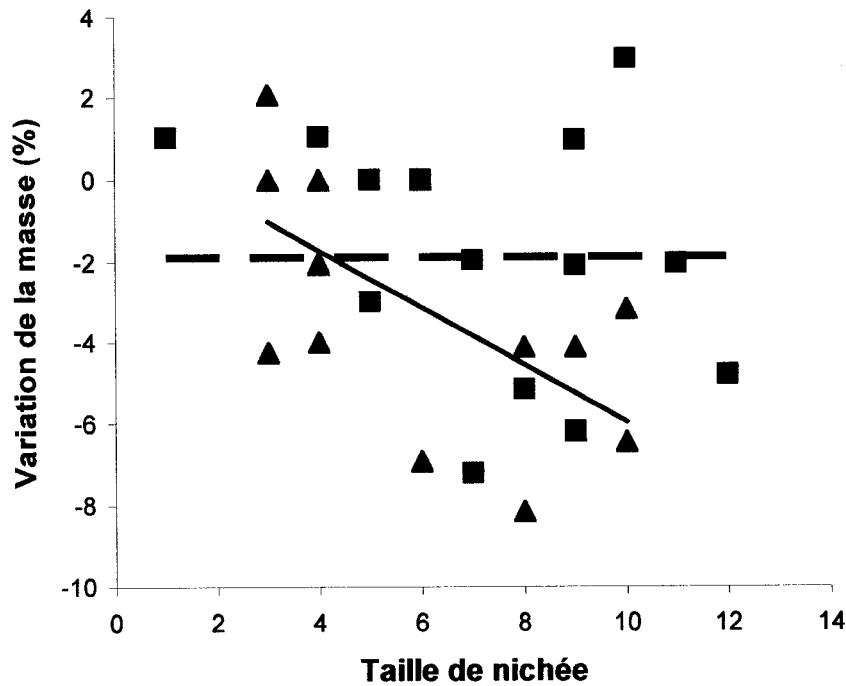


Figure 4.3 Variation de la masse des adultes entre le 4^e et le 14^e jour de croissance des poussins, en fonction de la taille de la nichée, dans un habitat pauvre (triangles) et un habitat riche (carrés) en 2001 et 2002. Pour le site pauvre (Pirio), la droite continue indique la relation significative entre ces deux variables ($n=16$; $R^2=0,40$), alors que dans le site riche (Muro), il n'y a pas de relation significative ($P > 0,05$) et la droite hachurée montre la moyenne de ce site.

Discussion

Les résultats obtenus permettent de répondre aux questions formulées au début de cette étude. Les mésanges bleues adultes modifient effectivement leurs dépenses énergétiques en

fonction du nombre de poussins dans leur nichée. Toutefois, cette relation entre la taille de nichée et les dépenses énergétiques n'est observable que dans notre site pauvre et non dans le site riche, suggérant un effet de la quantité de nourriture disponible dans l'habitat. De plus, dans le site pauvre, l'augmentation des dépenses énergétiques affecte directement la condition corporelle des adultes, laissant supposer un effet négatif des dépenses accrues. À l'opposé, bien que les dépenses énergétiques des adultes soient plus élevées dans le site riche, elles ne semblent pas avoir de conséquences sur la condition corporelle des adultes.

Une première analyse des résultats montre l'importance des conditions prévalentes pour un nichoir sur la détermination de l'effort reproducteur fourni par les parents. En effet, l'étroite relation entre les dépenses énergétiques des mâles et des femelles suggère fortement que le nombre de poussins au nid, ainsi que la quantité de chenilles disponibles sont des facteurs déterminants. Cette relation entre les deux oiseaux du même nichoir suppose qu'ils évaluent le ratio entre la demande (nombre de poussins) et l'offre (disponibilité de nourriture) de la même façon et qu'ils réagissent à la situation en offrant un effort similaire.

Dans le milieu pauvre, nous observons une relation positive entre le nombre de poussins au nid et les dépenses énergétiques des adultes. Cette relation suggère que les parents tentent de compenser pour l'augmentation de la charge reproductrice en fournissant des dépenses énergétiques accrues afin de maintenir la croissance des poussins. Dans une étude antérieure (Chapitre 3), nous avons effectivement montré cette compensation comportementale. Suite à l'ajout de 3 poussins, les adultes augmentaient leur rythme d'alimentation au nid et assuraient ainsi le maintien de l'apport alimentaire. Toutefois, la présence d'une relation négative entre la taille de nichée et la variation de la masse des adultes suppose la présence d'effets négatifs associés à une augmentation des dépenses énergétiques. En effet cette réduction de la masse suggère une détérioration de la condition générale des adultes (Merilä et Wiggins 1997) et pourrait se traduire par une diminution de la survie ou des probabilités de reproductions futures. Toutefois, cette relation entre la taille de nichée, les dépenses énergétiques et la variation de la masse des adultes n'est observable que dans le milieu pauvre.

En effet, les mésanges nichant dans un habitat riche montrent un niveau de dépenses énergétiques constant. Dans ce site, la moyenne des dépenses énergétiques des adultes atteint $3,12 * \text{TMB}$, ce qui correspond à la valeur généralement observée chez les oiseaux durant la période de reproduction (valeur modale d'environ $3 * \text{TMB}$ dans Bryant et Tatner (1991). Toutefois, ces dépenses énergétiques sont largement au dessus de celles observées dans le milieu pauvre. Cette différence est probablement relié à la disponibilité de nourriture dans l'habitat. Sous des conditions limitantes, les adultes ont avantage à être économe et à gérer leur budget de façon à réduire les dépenses au maximum. À l'opposé, en présence d'une forte abondance de nourriture dans l'habitat, les oiseaux peuvent se permettre de fonctionner selon un budget énergétiques peu économe. Ils peuvent dépenser beaucoup d'énergie, sans subir de conséquences puisque l'apport alimentaire est élevé. En effet, dans le milieu riche, la variation de la masse des adultes n'est pas associée aux dépenses énergétiques, ce qui suggère qu'il n'y a pas de coûts.

Puisque la variation de la taille de nichée n'affecte pas les dépenses énergétiques des adultes nichant dans cet habitat riche, on pourrait se questionner sur ce qui motive ces dépenses énergétiques élevées? Même si le rythme d'alimentation au nid est deux fois plus élevé, dans cet habitat, la distance totale parcourue par les adultes, durant une heure, est égale à celle des adultes dans le milieu pauvre (Tremblay et al. 2003a). Conséquemment, les dépenses énergétiques accrues ne peuvent pas être attribuées à un effort reproducteur accru. Nous suggérons donc deux autres facteurs pouvant influencer les dépenses énergétiques des adultes. Premièrement, le taux d'occupation élevé des nichoirs artificiels, ainsi que la forte disponibilité de cavité naturelle, fait en sorte que la densité de couple reproducteur est très élevée, dans cet habitat riche (Lambrechts et al. 1997a, données non publiées). Conséquemment, un couple reproducteur possède de nombreux voisins directs et les interactions agressives sont probablement très fréquentes. En effet, les oiseaux de ce site sont décrits comme étant plus dominants que ceux nichant dans le site pauvre (Braillet et al. 2002). De plus, nos observations sur le terrain laissent effectivement supposer un

comportement très agressif de la part des mésanges bleues nichant dans cet habitat (observations personnelles). En présence d'un appelant, les deux oiseaux réagissent fortement et descendent très rapidement sur la cage. De plus, il n'est pas rare d'observer des oiseaux voisins réagir à l'appelant, même si celui-ci se trouve sous un nichoir qui n'est pas le leur. Deuxièmement, en plus de cette forte densité de couples reproducteurs, les observations effectuées lors des sessions sur le terrain suggèrent la présence d'un grand nombre de prédateurs, tout particulièrement des geais des chênes (*Garrulus glandarius*) (observations personnelles, non publiées). Puisque les mésanges bleues adultes prennent des risques et modifient leur comportement pour protéger leur nichée contre les prédateurs (Lambrechts et al. 2000), nous supposons que ces activités exigent des dépenses énergétiques élevées. Conséquemment, nous suggérons que la forte densité de couples reproducteurs, ainsi que la forte pression de prédation affectent directement les dépenses énergétiques des adultes. Toutefois, puisqu'elles demeurent constantes, peu importe la taille de la nichée, nous suggérons que les adultes devant alimenter un plus grand nombre de poussins doivent réduire ces activités de territorialité et d'anti-prédation pour consacrer plus de temps et d'énergie à l'alimentation de leurs poussins. Les adultes nichant dans cet habitat montrent effectivement une capacité de compenser parfaitement pour l'augmentation de trois poussins, comme en témoigne le succès reproducteur élevé (Tremblay et al. 2003b). Pour confirmer cette hypothèse, il serait intéressant de vérifier le comportement territorial et les pressions de prédation que subissent les oiseaux nichant dans cet habitat riche et d'étudier l'effet de la variation de la taille de la nichée sur ces comportements.

Cette étude met en évidence l'effet de la qualité de l'habitat dans l'interprétation des résultats de dépenses énergétiques en fonction de la charge reproductrice. Premièrement, une valeur élevée n'est pas nécessairement associée à une augmentation des coûts reproducteurs. En effet, dans un milieu où la nourriture est très abondante, les oiseaux semblent capables de soutenir des dépenses énergétiques élevées, sans subir une détérioration de leur condition corporelle. Dans ce milieu où les chenilles sont très abondantes, les oiseaux ont la possibilité de s'alimenter adéquatement et peuvent ainsi dépenser beaucoup plus d'énergie. Par contre,

lorsque l'habitat offre peu de chenilles, le manque de nourriture de bonne qualité fait en sorte que les parents subissent une dégradation de leur condition corporelle lorsqu'ils augmentent leurs dépenses énergétiques. Dans un deuxième temps, l'interaction entre les dépenses énergétiques et la charge reproductrice dépend également de la qualité de l'habitat. En effet, dans un milieu pauvre, les dépenses énergétiques, et la perte de masse corporelle des adultes augmentent avec la taille de la nichée. Cette relation laisse supposer que les oiseaux sont limités dans leur capacité d'investir dans l'alimentation de leurs poussins. Par contre, dans le site riche, cette relation n'est pas observée, suggérant que les oiseaux de ce milieu ne sont pas limités dans leur capacité d'investir dans l'alimentation de leurs poussins. Conséquemment, les mesures des dépenses énergétiques devraient être couplées avec une évaluation de la qualité de l'habitat et des indicateurs de coûts reproducteurs afin de fournir une interprétation juste et éclairée.

En conclusion, les résultats de cette étude concordent avec ceux d'études antérieures selon lesquelles la relation entre l'abondance de nourriture et le succès reproducteur des mésanges suit une courbe de saturation (Tremblay et al. 2003b). L'interprétation de cette courbe révèle que les mésanges nichant dans des conditions difficiles sont confrontées à des coûts reproducteurs élevés et elles ne sont pas en mesure d'assurer la croissance maximale de leurs poussins. Toutefois, lorsque l'abondance de chenilles disponibles dans l'habitat franchit un certain seuil, les parents sont en mesure de compenser parfaitement pour les variations dans la disponibilité de nourriture et assurer la croissance et la survie de leurs poussins. Les résultats présentés dans cette étude supportent cette hypothèse. En effet, dans le site pauvre, les dépenses énergétiques des adultes semblent étroitement reliées aux coûts reproducteurs, ce qui pourrait expliquer l'incapacité des adultes à offrir un apport alimentaire permettant la croissance maximale des poussins. À l'opposé, dans le site riche, les adultes semblent capables d'alimenter un plus grand nombre de poussins, sans subir de coûts reproducteurs, ce qui suggère l'absence de relation entre la quantité de nourriture disponible dans cet habitat et le succès reproducteur des mésanges.

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'ensemble de cette thèse permet de mettre en évidence l'effet de l'abondance de nourriture disponible dans l'habitat sur la reproduction de la mésange bleue. Dans un premier temps, l'article publié dans la revue *Ecology* met en place le contexte général de l'étude, en se basant sur des données recueillies depuis 1990. Les trois chapitres suivants viennent illustrer l'effet de la qualité de l'habitat et vérifier les conclusions établies par l'analyse statistique, en s'attardant sur des aspects précis de la reproduction de la mésange bleue. Le deuxième chapitre vient effectivement montrer les différences au niveau du comportement et du succès de chasse des adultes, en fonction de la qualité de l'habitat. Dans le troisième chapitre, il est question de la réaction des adultes nichant sous de mauvaises conditions et faisant face à une augmentation artificielle de la charge reproductrice (nombre de poussins à alimenter). Finalement, le dernier chapitre fait référence à la relation entre les dépenses énergétiques des adultes et la taille de nichée, et ce, en fonction de la qualité de l'habitat. Bien que chacun de ces chapitres contienne une discussion qui lui est propre, l'exercice de regrouper l'ensemble des conclusions dans une discussion générale procure une vision globale de cette étude, et permet de bien illustrer le lien entre les différentes parties.

L'analyse de la banque de données à long terme concernant la reproduction des mésanges bleues et l'abondance de chenilles disponibles dans l'habitat, dans deux sites différents permet d'élaborer un contexte général pour notre étude. En effet, cette première partie de l'étude décrit la relation entre la disponibilité de nourriture dans l'habitat et le succès reproducteur des oiseaux, c'est-à-dire le nombre et la masse des poussins à l'envol. Une première régression multiple confirme l'effet important de l'abondance de chenilles sur le succès reproducteur des mésanges mais, uniquement dans le site pauvre. Dans cet habitat, les trois sources de variation de l'abondance de nourriture (variation annuelle, décalage, taille de nichée), affectent directement le succès reproducteur de la mésange bleue. Toutefois, dans le site qualifié de riche, cette association entre l'abondance de nourriture et le succès

reproducteur n'est pas observable. Conséquemment, ces premiers résultats suggèrent que la relation entre le succès reproducteur et l'abondance de nourriture varie selon la qualité de l'habitat. Cette constatation est encore plus apparente lorsque l'on place les valeurs annuelles du succès reproducteur en fonction du pic d'abondance de chenilles pour chaque année. En effet, la courbe expliquant cette relation entre le succès reproducteur et l'abondance de nourriture suit une courbe de saturation. Sous des conditions pauvres, le succès reproducteur des oiseaux est directement influencé par la disponibilité de nourriture dans l'habitat. Toutefois, passé un certain seuil, les valeurs du succès reproducteur plafonnent et semblent être indépendantes des conditions d'élevage des jeunes. Ces conclusions tirées d'associations statistiques entre les variables sont confirmées par les expériences présentées dans les trois chapitres suivants.

Avant d'élaborer sur les conclusions émises dans les différents chapitres expérimentaux, il est important de replacer nos années d'étude dans le contexte général décrit ci-haut. En effet, les années durant lesquelles les expériences se sont déroulées représentent de bonnes conditions pour notre milieu généralement considéré comme pauvre. En 2001 et 2002, le pic d'abondance de chenilles dans ce milieu atteint des valeurs élevées, relativement à la moyenne généralement observée pour cet habitat (Blondel et al 1999, Tremblay et al. 2003). Elles correspondent plus ou moins au point d'inflexion de la courbe de saturation. D'un autre côté, les valeurs de pic d'abondance de chenilles dans le milieu riche représentent de très bonnes conditions pour l'élevage des poussins. Conséquemment, lorsqu'il est question d'un milieu pauvre et d'un milieu riche, il ne s'agit pas de situations extrêmes. En fait, il est plutôt question d'un milieu où les chenilles sont en surabondance (site riche), dans lequel le succès reproducteur des mésanges semble indépendant des variations dans la disponibilité de nourriture, durant la période d'élevage des poussins. D'un autre côté, il est question d'un milieu où l'abondance de chenilles dans l'habitat est tout juste suffisante ou même légèrement insuffisante pour permettre un succès reproducteur maximal (site pauvre). Les différentes expériences réalisées dans ces deux habitats permettent de mieux comprendre la

relation entre l'abondance de nourriture disponible et les différents aspects de la reproduction de la mésange bleue, durant la période d'élevage des poussins.

Le suivi télémétrique des adultes alimentant leur nichée, ainsi que la quantification des proies approvisionnées aux poussins permettent de relier l'abondance de nourriture disponible dans l'habitat avec le comportement et le succès de chasse des adultes. Pour chaque voyage d'alimentation, les adultes nichant dans le milieu pauvre parcourent une plus grande distance comparativement aux oiseaux nichant dans le milieu riche (environ le double). Toutefois, le rythme d'alimentation étant plus faible dans cet habitat pauvre, la distance totale parcourue par les adultes, durant une heure, est semblable d'un site à l'autre. De plus, malgré la plus faible abondance de chenilles dans le milieu, ces dernières se retrouvent dans les mêmes proportions dans l'alimentation des poussins des deux habitats. Les proies étant de plus grande taille dans le milieu pauvre, les poussins des deux habitats reçoivent un apport alimentaire (volume de chenilles par poussin) similaire. Ainsi, malgré la présence d'importantes différences au niveau de la quantité de chenilles disponible, les adultes du milieu pauvre sont en mesure de compenser. Toutefois, la comparaison de nos résultats avec ceux d'études antérieures (Banbura et al. 1994) suggère que la capacité de compensation des adultes est limitée par l'abondance de chenilles dans l'habitat. En effet, la proportion de chenilles dans l'alimentation des poussins diminue lorsqu'elles sont moins abondantes dans le milieu, pour être remplacée par des proies alternatives (araignées, sauterelles, diptères etc.). Puisque ces autres proies sont moins nutritives et plus difficilement ingérées par les poussins (Edney 1977, Banbura et al. 1999), leur présence accrue pourrait expliquer la réduction de la masse des poussins à l'envol lorsque les chenilles se retrouvent en très faible abondance dans l'habitat.

La capacité de compensation des adultes dans le milieu pauvre est également observable lorsque l'on modifie la charge reproductrice des adultes, c'est-à-dire lorsque l'on manipule le nombre de poussins au nid. En effet, le chapitre 3 présente une manipulation de la taille de nichée réalisée lorsque les poussins étaient âgés de 10 jours. Cette méthodologie particulière

permet de comparer l'apport alimentaire approvisionné, avant et après l'ajout de 3 poussins au nid, à l'aide d'enregistrements vidéo. Les résultats concernant le rythme d'alimentation, le volume moyen des proies et le pourcentage de proies apportées montrent que les adultes peuvent maintenir un apport alimentaire constant, malgré la présence de poussins supplémentaires. Toutefois, la masse légèrement inférieure des poussins à l'envol suppose que cette compensation des adultes n'est pas suffisante pour assurer le maintien de la croissance. Il semblerait que, pour maintenir la croissance des poussins et atteindre une masse à l'envol équivalente à celle des poussins de nichées témoins, l'apport alimentaire devrait augmenter avec l'âge des poussins. Il n'a malheureusement pas été possible de réaliser ces observations vidéo dans le milieu riche. Toutefois, les résultats sur la croissance des poussins dans les nichées agrandies de ce milieu (Chapitre 1) montrent que ces derniers atteignent une masse équivalente à celle des poussins élevés dans des nichées témoins et supérieure à celle des poussins élevés dans le milieu pauvre. Conséquemment, les résultats de la manipulation de la taille de nichée confirment les hypothèses émises suite à l'analyse de la banque de données à long terme. En effet, dans le milieu riche, les mésanges bleues adultes n'étant apparemment pas limitées par la quantité de chenilles disponible durant l'alimentation des poussins, sont en mesure d'élever trois poussins supplémentaires et d'assurer leur croissance et leur survie maximales. À l'opposé, bien que nos années d'étude représentent des conditions relativement bonnes pour notre habitat pauvre, les adultes n'ont pas été en mesure de compenser complètement l'ajout de 3 poussins. De plus, cette augmentation de l'effort parental, c'est-à-dire un accroissement du rythme d'alimentation, entraîne des conséquences négatives pour les adultes, mesurées par une réduction de leur masse corporelle. L'accroissement du rythme d'alimentation, dans ce milieu pauvre, entraîne donc une augmentation des coûts reproducteurs.

La quantification des dépenses énergétiques et l'évaluation de la variation de la masse corporelle des adultes durant la période d'alimentation des poussins permettent également de montrer les différences entre les deux sites, en termes de coûts reproducteurs potentiellement associés à l'augmentation du nombre de poussins au nid. Dans le milieu riche, les dépenses

énergétiques des adultes sont indépendantes de la charge reproductrice, c'est-à-dire du nombre de poussins à alimenter. De plus, puisque ces valeurs de dépenses énergétiques sont relativement élevées et indépendantes du nombre de poussins à alimenter, cela suggère que d'autres comportements tels la défense du territoire ou les comportements anti-prédateurs pourraient déterminer le niveau de dépense énergétique des adultes de cet habitat riche. De plus, ces dépenses énergétiques élevées ne sont pas associées à une perte de masse accrue durant l'élevage des poussins. Conséquemment, les adultes de ce milieu semblent capables de maintenir un niveau de dépense énergétique élevé, sans subir de conséquences négatives sur leur condition corporelle. Par contre, dans le milieu pauvre, non seulement les dépenses énergétiques augmentent avec l'accroissement du nombre de poussins au nid, mais la perte de masse corporelle des adultes augmente également avec l'accroissement de la charge reproductrice. Cette constatation suggère la présence d'une étroite relation entre le nombre de poussins à alimenter, l'effort des adultes et les coûts reproducteurs encourus par les adultes nichant dans un milieu pauvre. De plus, cela confirme les résultats présentés précédemment, c'est-à-dire que la compensation des adultes faisant face à un nombre accru de poussins se fait au détriment de leur propre condition corporelle.

Les résultats présentés dans cette étude permettent de tracer un portrait de la situation pour les mésanges nichant sous des conditions variables en terme d'abondance de chenilles. Premièrement, dans le milieu riche, la nourriture est apparemment en surabondance et les adultes ne semblent pas contraints par ce facteur, durant l'alimentation des poussins au nid. En effet, dans ce milieu, les adultes peuvent offrir un apport alimentaire correspondant à des conditions idéales pour les poussins et ainsi maximiser leur croissance et leur survie. Notre incapacité à montrer la présence de coûts reproducteurs dans l'expérience de manipulation de la taille de la nichée, ainsi que la régularité dans les dépenses énergétiques, peu importe le nombre de poussins au nid, supporte cette idée d'absence de contraintes alimentaires dans cet habitat. À l'opposé, dans le milieu pauvre, la reproduction de la mésange bleue semble intimement dépendante de l'abondance de nourriture disponible dans l'habitat. En effet, bien que le suivi télémétrique, les enregistrements vidéo et la manipulation de la taille de nichée

montrent une certaine capacité des adultes à compenser pour les variations dans l'abondance de nourriture ou dans la charge reproductrice, la faible masse des poussins à l'envol suggère leur incapacité à le faire avec succès. De plus, les dépenses énergétiques et la variation de la masse corporelle des adultes dépendent de la charge reproductrice, ce qui suppose la présence de coûts reproducteurs. Conséquemment, bien que nos expériences aient été réalisées durant de bonnes années, pour ce site pauvre, les résultats présentés montrent un effet très important des variations d'abondance de nourriture sur le succès reproducteur de la mésange bleue. En outre, nos résultats suggèrent que, durant les années où l'abondance de chenilles est plus faible, la présence de ces coûts reproducteurs devrait limiter encore plus les adultes et pourrait expliquer les très faibles valeurs de succès reproducteur, telles qu'observées dans notre étude à long terme.

CONCLUSION

Les objectifs établis au début de cette étude ont été atteints. En effet, nous avons été en mesure de déterminer l'effet de l'abondance de nourriture sur la reproduction de la mésange bleue, durant la période d'élevage de poussins. Dans un premier temps, notre analyse de l'information contenue dans la banque de données à long terme nous a permis de mettre en place un contexte général permettant de visualiser l'effet de l'abondance de nourriture sur le succès reproducteur. Par la suite, les différentes expériences mises en place en 2001 et 2002 ont permis de mieux comprendre les causes déterminant ces différences. En effet, le suivi télémétrique des adultes, la manipulation de la taille de nichée et la quantification des dépenses énergétiques ont permis de confirmer et d'expliquer partiellement les hypothèses émises à partir de l'analyse des données à long terme. Conséquemment, la principale conclusion de cette recherche serait que, dans un milieu pauvre, les variations dans l'abondance de nourriture disponible affectent directement le succès reproducteur des mésanges, alors que, passé un certain seuil, le succès reproducteur des mésanges devient indépendant de la disponibilité en nourriture.

Il est important de noter que ces conclusions s'appliquent uniquement à la période d'alimentation des poussins au nid. En effet, toutes les expériences réalisées dans le cadre de cette thèse se déroulaient durant la période entre l'éclosion et l'envol des poussins. Toutefois, les conclusions tirées de cette étude offrent des pistes pour des recherches futures permettant d'approfondir nos connaissances sur la relation entre l'abondance de nourriture dans l'habitat et la reproduction des oiseaux. De plus, il serait très intéressant de continuer à profiter du contexte exceptionnel offert par les sites de nidification de la Corse. Entre autres, la présente étude suggère que, dans le milieu riche, il n'y a pas de contraintes sur la reproduction de la mésange bleue durant la période d'alimentation des jeunes. En effet, les adultes semblent capables d'alimenter 3 poussins supplémentaires, sans subir de conséquences négatives sur leur condition corporelle. Cette situation suggère que la taille de

ponte de ces oiseaux est inférieure à la taille de ponte optimale. Toutefois, il est possible que des contraintes alimentaires durant d'autres stades de la reproduction favorisent une taille de nichée plus petite. Par exemple, ces contraintes pourraient survenir durant la ponte ou l'alimentation des poussins après l'envol. Conséquemment, une étude sur le comportement et l'investissement parental durant ces périodes critiques permettrait peut-être de mieux comprendre la relation entre les contraintes alimentaires et la reproduction de la mésange bleue, dans cet habitat où la nourriture est apparemment surabondante durant l'élevage des poussins au nid.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- ALATALO, R. V. et A. LUNDBERG. 1989. Clutch size of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* - an experiment. *Ornis Fenn.* 66:15-23.
- ANDERSSON, M. 1978. Optimal foraging area: size and allocation of search effort. *Theor. Popul. Biol.* 13:397-409.
- ASKENMO, C. 1979. Reproductive effort and return rate of female pied flycatchers. *Am. Nat.* 114:748-753.
- BANBURA, J., J. BLONDEL, D. H., M. J. GALAN, et M. MAISTRE. 1994. Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus* - effects of years, territories and individuals. *Oecologia* 100:413-420.
- BANBURA, J., M. M. LAMBRECHTS, J. BLONDEL, P. PERRET, et M. CARTAN-SON. 1999. Food handling time of blue tit chicks: constraints and adaptation to different prey types. *J. Avian Biol.* 30:263-270.
- BARBA, E., J. A. LOPEZ, et J. A. GILDELGADO. 1996. Prey preparation by adult great tits *Parus major* feeding nestlings. *Ibis* 138:532-538.
- BENGTSSON, H. et O. RYDEN. 1981. Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the great tit *Parus major*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:243-251.
- BETTS, F. N. 1952. The breeding seasons of birds in the hills of south India. *Ibis* 94:621-628.
- BLONDEL, J. 1985. Breeding strategies of the blue tit and coal tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. *J. Anim. Ecol.* 54:531-556.
- BLONDEL, J., D. CHESSEL, et B. FROCHOT. 1988. Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in Mediterranean island habitats. *Ecology* 69:1899-1917.
- BLONDEL, J., P. CLAMENS, P. CRAMM, H. GAUBERT, et P. ISENMANN. 1987. Population studies on tits in the Mediterranean region. *Ardea* 75:21-34.

- BLONDEL, J., A. DERVIEUX, M. MAISTRE, et P. PERRET. 1991. Feeding ecology and life history variation of blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* 88:9-14.
- BLONDEL, J., P. C. DIAS, M. MAISTRE, et P. PERRET. 1993. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean blue tits (*Parus caeruleus*). *Auk* 110:511-520.
- BLONDEL, J., P. C. DIAS, P. PERRET, M. MAISTRE, et M. M. LAMBRECHTS. 1999. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* 285:1399-1402.
- BLONDEL, J., J. ISENMANN, M. MAISTRE, et P. PERRET. 1992. What are the consequences of being a downy oak (*Quercus pubescens*) or a holm oak (*Q. ilex*) for breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *Vegetatio* 99-100:129-136.
- BLONDEL, J., M. MAISTRE, P. PERRET, S. HURTREZ-BOUSSES, et M. M. LAMBRECHTS. 1998. Is the small clutch size of a Corsican blue tit population optimal? *Oecologia* 117:80-89.
- BLONDEL, J., P. PERRET, M. C. ANSTETT, et C. THEBAUD. 2002. Evolution of sexual size dimorphism in birds: test of hypotheses using blue tits in contrasted Mediterranean habitats. *J. Evol. Biol.* 15:440-450.
- BLONDEL, J., P. PERRET, et M. MAISTRE. 1990. On the genetical basis of the laying-date in an island population of the blue tits. *J. Evol. Biol.* 3:469-475.
- BOAG, P. T. 1987. Effects of nestling diet on growth and adult size of zebra finches (*Poephila guttata*). *Auk* 104:155-166.
- BRAILLET, C., A. CHARMANTIER, F. ARCHAU, A. DOS SANTOS, P. PERRET, et M. M. LAMBRECHTS. 2002. Two blue tit *Parus caeruleus* populations from Corsica differ in social dominance. *J. Avian Biol.* 33:446-450.
- BRYANT, D. M. 1975. Breeding biology of house martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis* 117:180-216.
- BRYANT, D. M. 1979. Reproductive costs in the House martin (*Delichon urbica*). *J. Anim. Ecol.* 48:655-675.
- BRYANT, D. M. 1997. Energy expenditure in wild birds. *Proc. Nutrit. Soc.* 56:1025-1039.
- BRYANT, D. M. et P. TATNER. 1991. Intraspecies variation in avian energy expenditure: correlates and constraints. *Ibis* 133:236-245.

- BRYANT, D. M. et K. R. WESTERTEP. 1983. Time and energy limits to brood size in house martins (*Delichon urbica*). J. Anim. Ecol. 52:905-925.
- CACCAMISE, D. F. et R. S. HEDIN. 1985. An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. Wilson Bull. 97:306-318.
- CHABI, Y., P. ISENMANN, S. BENYACOU, et B. SAMRAOUI. 1995. Breeding ecology of the North-African blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*) in two semi-evergreen oak forests in Algeria. Revue d'Écologie - La Terre et la Vie 50:133-140.
- CHARNOV, E. L. et J. R. KREBS. 1974. On clutch size and fitness. Ibis 116:217-219.
- CLAMENS, A., P. MOTXILLA, et J. L. MARTIN. 1991. Laying date in Mediterranean blue tits: effect of habitat type and geographic isolation. Ornis Scand. 22:401-403.
- CRAMP, S. et C. M. PERRINS. 1993. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol VII. Flycatchers to Shrikes. Oxford University Press, Oxford, 584 p.
- DERVIEUX, A., P. ISENMANN, A. CLAMENS, et P. CRAMM. 1990. Breeding time and breeding performance of the blue tit (*Parus caeruleus*) in two Mediterranean habitats. Pp 77-87 dans Population biology of passerine birds: an integrated approach. Editeurs : J. Blondel, A. Gosler, J.-D. Lebreton, et R. McCleery. Springer-Verlag / NATO Scientific Affairs Division, New York, 496 p.
- DIAS, P. C. 1996. Sources and sinks in population biology. Trends Ecol. Evol. 11:326-330.
- DIAS, P. C. et J. BLONDEL. 1996a. Breeding time, food supply and fitness components of blue tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. Ibis 138:644-649.
- DIAS, P. C. et J. BLONDEL. 1996b. Local specialization and maladaptation in the Mediterranean blue tit (*Parus caeruleus*). Oecologia 107:79-86.
- DIAS, P. C., F. MEUNIER, S. BELTRA, et M. CARTAN-SON. 1994. Blue tits in Mediterranean habitat mosaics. Ardea 82:363-372.
- DIJKSTRA, C., A. BULT, S. BIJLSMA, S. DAAN, et T. MEIJER. 1990. Brood size manipulations in the kestrel *Falco tinnunculus*: effects on offspring and parental survival. J. Anim. Ecol. 59:269-285.
- DRENT, R. H. et S. DAAN. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. Ardea 68:225-252.
- EDNEY, E. B. 1977. Water balance in land arthropods. Springer-Verlag, New York, 282 p.

- FARNER, D. 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds. *Am. Sci.* 52:137-156.
- GARNETT, M. C. 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among great tits, *Parus major*. *Ibis* 123:31-41.
- GEBHARDT-HENRICH, S. G. et A. J. VAN NOORDWIJK. 1994. The genetical ecology of nestling growth in the great tit - environmental influences on the expression of genetic variances during growth. *Funct. Ecol.* 8:469-476.
- GIBB, J. 1950. The breeding biology of the great and blue titmice. *Ibis* 92:507-539.
- GOLDSTEIN, D. L. 1990. Energetics of activity and free living in birds. Pp. 423-426 dans *Avian foraging: theory, methodology and applications: proceedings of an international symposium*. Editeurs : M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner, et J. R. Jehl. Cooper Ornithological Society, Los Angeles, 515 p.
- GRIECO, F. 1999. Prey selection in blue tits *Parus caeruleus* as a response to food levels. *Acta Ornithol.* 34:199-203.
- GRIECO, F., A. J. VAN NOORDWIJK, et M. E. VISSER. 2002. Evidence for the effect of learning on timing of reproduction in blue tits. *Science* 296:136-138.
- HAILS, C. J. et D. M. BRYANT. 1979. Reproductive energetics of a free-living bird. *J. Anim. Ecol.* 48:471-482.
- HARRAP, S. et D. QUINN. 1995. Chickadees, tits nuthatches and treecreepers. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 464 p.
- HEGNER, R. E. et J. C. WINGFIELD. 1987. Effects of brood-size manipulations on parental investment, breeding success, and reproductive endocrinology of house sparrows. *Auk* 104:470-480.
- HENDRICKS, P. 1997. Geographical trends in clutch size: a range-wide relationship with laying date in American pipits. *Auk* 114:773-778.
- HENRICH-GEBHARDT, S. G. 1990. Temporal and spatial variation in food availability and its effects on fledgling size in the great tit. Pp. 175-185 dans *Population biology of passerine birds: an integrated approach*. Editeurs : J. Blondel, A. Gosler, J.-D. Lebreton, et R. McCleery. Springer-Verlag / NATO Scientific Affairs Division, New York, 496 p.

- HIPFNER, J. M. 1997. The effects of parental quality and timing of breeding on the growth of nestling thick-billed murre. *Condor* 99:353-360.
- HOLLING, S. 1959. The components of predations as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91:293-320.
- HURTREZ-BOUSSÈS, S., J. BLONDEL, et P. PERRET. 1997. Relationship between intensity of blow fly infestation and reproductive success in a Corsican population of blue tits. *J. Avian Biol.* 28:267-270.
- HURTREZ-BOUSSÈS, S. et F. RENAUD. 2000. Effects of ectoparasites of young on parents' behaviour in a Mediterranean population of blue tits. *J. Avian Biol.* 31:266-269.
- HUSSELL, D. J. T. 1988. Supply and demand in tree swallow broods: a model of parent-offspring food-provisioning interactions in birds. *Am. Nat.* 131:175-201.
- IMMELMANN, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. Pp. 341-389 dans *Avian biology Volume 1*. Editeurs : D. S. Farner et J. R. King. Academic Press, New York, 586 p.
- JOHNSTON, R. 1993. The effect of direct supplementary feeding of nestlings on weight loss in female great tits *Parus major*. *Ibis* 135:311-314.
- KELLER, L. F. et A. J. VAN NOORDWIJK. 1994. Effects of local environmental conditions on nestling growth in the great tit *Parus major* L. *Ardea* 82:349-362.
- KLOMP, H. 1970. The determination of clutch size in birds a review. *Ardea* 58:1-124.
- KORPIMAKI, E. et J. WIEHN. 1998. Clutch size of kestrels - seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83:259-272.
- KREBS, J. R. 1970. The efficiency of courtship feeding in the blue tit *Parus caeruleus*. *Ibis* 112:108-110.
- LACK, D. 1950. The breeding seasons of european birds. *Ibis* 92:288-316.
- LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford, 343 p.
- LACK, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London, 409 p.

- LAMBRECHTS, M. M., J. BLONDEL, S. HURTREZBOUSSES, M. MAISTRE, et P. PERRET. 1997a. Adaptive inter-population differences in blue tit life-history traits on Corsica. *Evol. Ecol.* 11:599-612.
- LAMBRECHTS, M. M., J. BLONDEL, M. MAISTRE, et P. PERRET. 1997b. A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a birds laying date. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 94:5153-5155.
- LAMBRECHTS, M. M., B. PRIEUR, A. CAIZERGUES, O. DEHORTER, M.-J. GALAN, et P. PERRET. 2000. Risk-taking restraints in bird with reduced egg-hatching success. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.* 267:333-338.
- LINDEN, M., L. GUSTAFSSON, et T. PART. 1992. Selection on fledging mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology* 73:336-343.
- LOFTS, B. et R. K. MURTON. 1968. Photoperiodic and physiological adaptations regulating avian breeding cycles and their ecological significance. *J. Zool.* 155:327-394.
- MARSHALL, A. J. 1951. Food availability as a timing factor in sexual cycle of birds. *Emu* 50:267-282.
- MARTIN, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:453-487.
- MERILÄ, J. et D. A. WIGGINS. 1997. Mass loss in breeding blue tits - the role of energetic stress. *J. Anim. Ecol.* 66:452-460.
- MOREAU, R. E. 1950. The breeding seasons of African birds - 1. Land birds. *Ibis* 92:223-267.
- MORENO, J., R. J. COWIE, J. J. SANZ, et R. S. R. WILLIAMS. 1995. Differential response by males and females to brood manipulations in the pied flycatcher - energy expenditure and nestling diet. *J. Anim. Ecol.* 64:721-732.
- MURTON, R. K. et N. J. WESTWOOD. 1977. Avian breeding cycles. Clarendon, Oxford, 594 p.
- NAEF-DAENZER, B. et L. F. KELLER. 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *J. Anim. Ecol.* 68:708-718.
- NAEF-DAENZER, L., B. NAEF-DAENZER, et R. G. NAGER. 2000. Prey selection and foraging performance of breeding great tits *Parus major* in relation to food availability. *J. Avian Biol.* 31:206-214.

- NILSSON, J. A. et E. SVENSSON. 1996. The cost of reproduction - a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.* 63:711-714.
- NOUR, N., D. CURRIE, E. MATTHYSEN, R. VANDAMME, et A. A. DHONDT. 1998. Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). *Oecologia* 114:522-530.
- NUR, N. 1984a. The consequences of brood size for breeding blue tits I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53:479-496.
- NUR, N. 1984b. The consequences of brood size for breeding blue tits II. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. *J. Anim. Ecol.* 53:497-517.
- NUR, N. 1984c. Feeding frequencies of nestling blue tits (*Parus caeruleus*): costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia* 65:125-137.
- NUR, N. 1986. Is clutch size variation in the blue tit (*Parus caeruleus*) adaptive? an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 55:983-999.
- NUR, N. 1987. Parents, nestlings and feeding frequency: a model of optimal parental investment and implications for avian reproductive strategies. Pp. 457-475 dans *Foraging behavior*. Editeurs : A. C. Kamil, J. R. Krebs, et H. R. Pulliam. Plenum Press, New York, 676 p.
- NUR, N. 1988. The consequences of brood size for breeding blue tits III. Measuring the costs of reproduction: survival , future fecundity, and differential dispersal. *Evolution* 42:351-362.
- ORELL, M. et K. KOIVULA. 1990. Effects of brood size manipulations on adult and juvenile survival and future fecundity in the willow tit *Parus montanus*. Pp. 297-306 dans *Population biology of passerine birds: an integrated approach*. Editeurs : J. Blondel, A. Gosler, J.-D. Lebreton, et R. McCleery. Springer-Verlag / NATO Scientific Affairs Division, New York, 496 p.
- PARTRIDGE, L. 1976. Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of blue tits (*Parus caeruleus*) and coal tits (*P. ater*) in relation to their habitats. *Anim. Behav.* 24:534-544.
- PENNYCUICK, C. J. 1989. Bird flight performance - a practical calculation manual. Oxford University Press, Oxford, 153 p.

- PERRINS, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major*. L. J. Anim. Ecol. 34:601-647.
- PERRINS, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. Ibis 112:242-255.
- PERRINS, C. M. 1979. British tits. Collon, London, 304 p.
- PERRINS, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. Ibis 33:49-54.
- PERRINS, C. M. et R. H. MCCLEERY. 1989. Laying dates and clutch size in the great tit. Wilson Bull. 101:236-253.
- PERRINS, C. M. et R. H. MCCLEERY. 2001. The effect of fledging mass on the lives of great tits (*Parus major*). Ardea 89:135-142.
- PRICE, T., M. KIRKPATRICK, et S. J. ARNOLD. 1988. Directional selection and evolution of breeding date in birds. Science 24:798-799.
- PRICE, T. et L. LIOU. 1989. Selection on clutch size in birds. Am. Nat. 134:950-959.
- RAMSAY, S. L. et D. C. HOUSTON. 1997. Nutritional constraints on egg production in the blue tit - a supplementary feeding study. J. Anim. Ecol. 66:649-657.
- RICKLEFS, R. E., C. H. DAY, C. D. HUNTINGTON, et W. J. B. 1985. Variability in feeding rate and meal size of leach's storm petrel at Kent Island, New Brunswick. J. Anim. Ecol. 54:883-898.
- ROWE, L., D. LUDWIG, et D. SCHLUTER. 1994. Time, condition, and seasonal decline of avian clutch size. Am. Nat. 143:698-722.
- SANZ, J. J. et J. M. TINBERGEN. 1999. Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major*. Behav. Ecol. 10:598-606.
- SIKAMAKI, P. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. Ecology 79:1789-1796.
- SMITH, H. G. 1993. Seasonal decline in clutch size of marsh tit (*Parus palustris*) in relation to date-specific survival of offspring. Auk 110:889-899.
- SMITH, H. G., H. KALLANDER, et J.-A. NILSSON. 1989. The trade-off between offspring number and quality in the great tit *Parus major*. J. Anim. Ecol. 58:383-401.

- SMITH, J. N. M. et H. P. A. SWEATMAN. 1974. Food-searching behavior of titmice in patchy environments. *Ecology* 55:1216-1232.
- SOKMAN, K. W. et H. SCHWABL. 2001. Covariation of clutch size, laying date, and incubation tendency in the American kestrel. *Condor* 103:570-578.
- SPEAKMAN, J. R. 1997. Doubly labelled water: theory and practice. Chapman & Hall, New York, 416 p.
- STEARNS, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, 249 p.
- SVENSSON, E. et J. A. NILSSON. 1995. Food supply, territory quality, and reproductive timing in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Ecology* 76:1804-1812.
- THOMAS, D. W., J. BLONDEL, P. PERRET, M. M. LAMBRECHTS, et J. R. SPEAKMAN. 2001a. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291:2598-2600.
- THOMAS, D. W., J. BLONDEL, P. PERRET, M. M. LAMBRECHTS, et J. R. SPEAKMAN. 2001b. Variation in food supply, time of breeding, and energy expenditure in birds - response. *Science* 294:471.
- TINBERGEN, J. M. 1987. Costs of reproduction in the great tit: intraseasonal costs associated with brood size. *Ardea* 75:111-122.
- TINBERGEN, J. M. et M. C. BOERLIJST. 1990. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*). 59:1113-1127.
- TINBERGEN, J. M. et M. W. DIETZ. 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Funct. Ecol.* 8:563-572.
- TINBERGEN, J. M. et S. VERHULST. 2000. A fixed energetic ceiling to parental effort in the great tit? *J. Anim. Ecol.* 69:323-334.
- TOROK, J. 1985. Food segregation in three hole-nesting bird species during the breeding season. *Ardea* 74:129-136.
- TREMBLAY, I., D. THOMAS, M. M. LAMBRECHTS, J. BLONDEL, et P. PERRET. 2003a. The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Ibis*, Soumis (Chapitre 1).

- TREMBLAY, I., D. W. THOMAS, M. M. LAMBRECHTS, J. BLONDEL, et P. PERRET. 2003b. Variation in blue tit breeding performance across gradient in habitat richness. *Ecology* 84: 3033-3043 (Chapitre 2).
- TUCKER, V. A. 1970. Energetic costs of locomotion in animals. *Comp. Biochem. Physiol.* 34:841-846.
- VAN BALEN, J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the great tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61:1-93.
- VAN NOORDWIJK, A. J., J. H. VAN BALEN, et W. SCHARLOO. 1988. Heritability of body size in a natural population of the great tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. *Genit. Res.* 51:149-162.
- VERBOVEN, N., J. M. TINBERGEN, et S. VERHULST. 2001. Food, reproductive success and multiple breeding in the great tit *Parus major*. *Ardea* 89:387-405.
- VERBOVEN, N. et M. E. VISSER. 1998. Seasonal variation in local recruitment of great tits - the importance of being early. *Oikos* 81:511-524.
- VERHULST, S. et J. M. TINBERGEN. 2001. Variation in food supply, time of breeding, and energy expenditure in birds. *Science* 294:471.
- WILLIAMS, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100:687-690.
- WILLIAMS, J. B. 1988. Field metabolism of tree swallows during the breeding season. *Auk* 105:706-714.
- ZACH, R. 1988. Growth-curve analysis: a critical reevaluation. *Auk* 105:208-210.
- ZANDT, H. S. 1994. A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillar in trees. *Oecologia* 97:399-406.
- ZANDT, H. S., A. M. STRIJKSTRA, J. BLONDEL, et H. VAN BALEN. 1990. Two mediterranean blue tit populations: are differences in the timing of breeding associated with caterpillar availability. Pp. 145-155 dans *Population biology of passerine birds: an integrated approach*. Editeurs : J. Blondel, A. Gosler, J.-D. Lebreton, et R. McCleery. Springer-Verlag / NATO Scientific Affairs Division, New York, 496 p.