



**Diversité génétique individuelle, différenciation
morphologique et comportementale entres les sexes,
patterns d'appariement et paramètres démographiques
chez une espèce d'oiseau tropicale et monogame, la
tourterelle à queue carrée, Zenaida Aurita**

Aurélie Quinard

► **To cite this version:**

Aurélie Quinard. Diversité génétique individuelle, différenciation morphologique et comportementale entres les sexes, patterns d'appariement et paramètres démographiques chez une espèce d'oiseau tropicale et monogame, la tourterelle à queue carrée, Zenaida Aurita. Sciences agricoles. Université de Bourgogne, 2013. Français. NNT : 2013DIJOS056 . tel-00995585

HAL Id: tel-00995585

<https://theses.hal.science/tel-00995585>

Submitted on 23 May 2014

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

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

UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE

UFR Sciences Vie Terre Environnement
Laboratoire Biogéosciences, UMR-CNRS 6282

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Bourgogne
Discipline : Sciences de la vie
Spécialité : Écologie évolutive

Par

Aurélie QUINARD

Soutenue le 12 décembre 2013

Diversité génétique individuelle, différenciation morphologique et comportementale entre les sexes, patterns d'appariement et paramètres démographiques chez une espèce d'oiseau tropicale et monogame, la Tourterelle à queue carrée, *Zenaida aurita*

Directeur de thèse : **Frank CÉZILLY**

Jury :

Sandrine MEYLAN
Dominique ALLAINÉ
Frank CÉZILLY
William VICKERY
Jacques CANEILL
Rémi WATTIER

Professeur, Paris Sorbonne-IUFM
Professeur, Université Lyon I
Professeur, Université de Bourgogne
Professeur, Université du Québec à Montréal
Professeur, AgroSup Dijon
Maître de Conférences, Université de Bourgogne

Rapporteur
Rapporteur
Directeur de thèse
Examineur
Examineur
Examineur

*À mes parents, Patricia Quinard et Patrick Quinard,
Des personnes modestes, au grand cœur, qui ont fait tant de sacrifices pour leur fille.*

*À Ma grand-mère, Ginette Cuvillier,
Où que tu sois, puisses-tu être fière de ta petite souris.*

*À tous les êtres sentients de ce monde,
Qu'un jour l'humanité vous respecte.*

*«Une parole sage est plus cachée que l'émeraude.
Pourtant on la trouve auprès d'humbles serviteurs qui broient le grain. »
~ Ptah-hotep ~*

Remerciements

La première personne que je tiens tout particulièrement à remercier est mon directeur de thèse : Frank Cézilly. Merci tout d'abord de m'avoir fait confiance en début de M2, alors que mes connaissances en écologie comportementale étaient encore bien sommaires. Merci de m'avoir si bien encadrée (je pourrai même dire coachée), en M2 aussi bien qu'en thèse. Sans ton aide, ce doctorat n'aurait pas été aussi loin, même si il resterait encore beaucoup à faire. Merci de m'avoir fait si souvent violence (non je ne suis pas maso et oui sur le moment, je te maudissais jusqu'à la 13^{ème} génération) pour me pousser toujours plus loin malgré mes lacunes et mon IMMENSE manque de confiance en moi qui me laissait terrorisée lors de présentations orales. Et merci d'avoir été plus qu'un chef, mais parfois presque un ami lors de mes moments de doutes et de difficultés personnels. Rien ne vaut un bon verre de « Mount Gay Rum on the rocks » avec son chef qui vous raconte des blagues limites lorsque l'on a un coup de blues !!!

Je souhaite ensuite remercier mes rapporteurs (Sandrine Meylan et Dominique Allainé) et examinateurs (William Vickery, Jacques Caneill et Rémi Wattier) qui ont accepté d'évaluer mes recherches et de participer à mon jury en dépit de toute la charge de travail supplémentaire que cela représente. Merci également pour vos commentaires pointant les questions pertinentes qui me serviront pour la suite de la rédaction de mes articles.

Un grand merci à toutes les personnes qui ont contribué à des degrés divers à la bonne réalisation de mon travail. Sans vous non plus, tout ceci n'aurait pas été possible.

Merci à Sébastien Motreuil qui m'a accompagné quelques semaines durant chaque mission et qui répondait toujours présent lors de réparations ou de créations de nouveaux joujoux pour les tourt'. Merci également de m'avoir emmenée à la plage et de m'avoir apprise à « snorkeller » un peu, grâce à toi j'ai pu aussi profiter des merveilles de la biodiversité de la Mer des Caraïbes.

Merci à Clotilde Biard d'avoir participé à l'étude concernant la coloration du plumage qui demandait des connaissances théoriques et techniques pointues qu'elle a accepté de partager avec nous. Merci pour ton aide lorsque nous avions des problèmes de spectro et pour celle que tu m'as apporté sur le terrain. Merci de m'avoir appris de nouvelles choses sur la rédaction d'article ainsi que pour ta gentillesse et ta disponibilité bien que tu sois débordée. Et merci pour les restos bios/végés sur Paris, les soirées au Lexy et le petit déjeuner sur la plage au lever du soleil.

Merci à Christine Dubreuil de m'avoir formée à la paillasse avec tant de patience (surtout envers ma mémoire de poisson rouge qui oubliait régulièrement où se trouvaient certains produits). Merci de m'avoir accompagnée à la Barbade avec Aude (Balourdet), j'ai passé un super moment avec vous pour un travail efficace... même si cette chipie d'Aude nous a fait une petite frayeur. J'en ris bien maintenant.

Merci à Maria Teixeira pour son aide aussi bien au labo que sur le terrain... en particuliers lors de ce jour sombre à Roberts battu par le vent alors que la manip' devait être le plus stérile possible... Merci à toi aussi pour ta gentillesse à toute épreuve.

Merci à Rémi Wattier et Sébastien Ficheux (Pittit Séb' !) pour m'avoir formée avec patience à cette machine de torture démoniaque qu'est le Li-cor (écrire son nom me donne encore des frissons) et à la lecture des gels machiavéliques qu'elle produit.

Merci à François-Xavier Dechaume-Montcharmont et Mark Gillingham pour leur aide (très !) précieuse en statistiques et diverses manipulations sous R (logiciel tout aussi démoniaque) qu'ils m'ont apporté avec beaucoup de pédagogie.

Merci enfin à Roger Pradel qui est venu un peu à la Barbade avec nous et qui a réalisé les analyses de capture-marquage-recapture présentes dans ce manuscrit. Ses compétences nous ont été indispensables et le seront encore pour la fin de cette étude. Merci également pour ton extrême sympathie et bienveillance.

Je veux également remercier toutes les personnes qui m'ont apporté leur amitié au cours de ces trois années et sont passées au-delà de ma grande timidité. De nouveau Christine, Mark, Aude et P'tit Séb'... vous êtes des personnes formidables, tant professionnellement qu'humainement. Mais aussi :

Frédéric mon autre colocataire de bureau avec Mark et collègue de session karaoké lors de nos « pauses » craquage de nerfs (« Zombiiiie ! Zombiiiie ! »). Merci pour ta bonne humeur continuelle et les déjeuners aux Pieds Bleus ;

Caroline, chérie de Mark (encore là celui-là !) chez qui j'ai passé de magnifiques soirées Pictionary sans parler des concerts Romanée Counteez ;

Alex, petit coquin qui veut toujours des bisous ;

Fanny, camarade de galère thésardienne ! Merci pour ton soutien lors des derniers mois de rédaction et de pré-soutenance. C'était bon de voir que je n'étais pas seule à vivre l'enfer (non, ce n'était pas ma faute en réalité, c'est pour tout le monde pareil) et c'était bon de pouvoir rire avec quelqu'un de cet enfer ;

Philippine et Kevin, petits M2 qui avaient le même maîtîtreeteeee que moi, merci pour le serrage de coudes dans les tempêtes et les bagels au Mirande.

Tous les copains et connaissances de la Barbade pour leur sourire, leur accueil et la chaleur de leur âme : Nicole, Carla, Shaun, Scully et Danny et leur jonglage derrière le bar, Alex et sa voix inoubliable, Jimmy et Derek du Hilton, John le carwasher, Cyril, Steve le pianiste de Chicago, et tant d'autres... et tous les habitants de cette île superbe qui ont fait de leur pays ma maison de cœur.

A toutes les autres personnes du labo avec qui je n'ai pas eu l'occasion de beaucoup discuter : j'aurai aimé mieux vous connaître.

Je remercie tous mes amis de très longues dates qui aujourd'hui sont toujours près de moi malgré la distance et le peu de fois où j'ai pu les voir ces dernières années. Merci pour votre fidélité et votre soutien inconditionnel :

Shirley, ma charlou, ma biquette, ma meilleure amie, toi que j'ai connu en CE2 (plus de 20 ans déjà !) et avec qui j'ai fait les quatre cents coups dans tout Vaux-le-Pénil.

PiKa, Milie, Ninou, Amélie du bois de Quat'sous... les anciens de la Licence d'Evry, ma période bad girl qui a rendu fou Bruno en amphi et fait n'importe quoi dans le transilien. Après tout ça vous n'avez pas craqué et vous m'invitez toujours à vos mariages, premiers de l'an et autres coups de gingin, bande d'insensés!

Flo, bobinoute, ma complice fan de Lordi, des concerts et des backstages ensemble pour une vie toujours plus rock'n'roll !

Marvin, toujours aussi beau gosse et à fond les ballons depuis le lycée !

Anaïs, j'espère que tu réussiras à trouver ta voie, tu le mérites plus que n'importe qui.

Et tous mes amis végés : Séb' et Yann (la « no limit team »), Benjamin, Nath, Nana, le groupe facebookien des vegans sectaires, carencés et pervers... et une pensée pour Shin qui nous a quitté bien trop tôt.

Pour terminer, je remercierai toute ma famille de Seine-Et-Marne, de l'Oise et de Belgique avec une émotion particulière pour mes parents et ma grand-mère décédée qui ont toujours tout fait pour que je réalise mes projets d'avenir.

Vous avez tous mon entière reconnaissance...

Résumé

Les recherches en écologie comportementale conduites chez les oiseaux sont affectées par un biais notoire en faveur des espèces vivant en zone tempérée. Paradoxalement, ce sont sous les tropiques que l'on rencontre la plus grande diversité d'espèces aviaires. Du fait de conditions naturelles radicalement éloignées, la pertinence des connaissances accumulées sur les espèces des hautes et moyennes latitudes pour les espèces résidant en régions tropicales est questionnable.

Nous nous proposons ici de contribuer à combler le manque d'informations concernant les oiseaux tropicaux au travers de l'étude d'une espèce socialement monogame, se reproduisant et défendant un territoire multifonctionnel toute l'année, la Tourterelle à queue carrée, *Zenaida aurita*. Dans ce but, nous avons utilisé les données de suivi d'une population d'oiseaux bagués sur l'île de la Barbade depuis six ans. Dans un premier temps, nous nous sommes penchés sur la coloration du plumage pour à la fois déterminer le caractère sexuellement mono- ou dichromatique de l'espèce et si la couleur des plumes pouvait refléter la qualité individuelle. Nous avons ensuite exploré les patterns d'appariements au sein des couples selon le degré d'hétérozygotie à l'échelle du génome et la taille du corps (longueur du tarse et longueur de l'aile) des partenaires. Afin d'établir la force des liens du couple chez cette espèce, nous avons alors évalué le taux de divorce de notre population, quelles hypothèses pouvaient expliquer les cas de divorces répertoriés ainsi que les conséquences de la perte et du changement de partenaire lors du divorce et du veuvage. Cette étude a été suivie par la caractérisation des rôles des sexes au sein des couples selon diverses activités telles que le chant, la construction du nid, les soins aux juvéniles et la défense territoriale. Enfin, des analyses de capture-marquage-recapture nous ont permis d'estimer le taux de survie dans notre population ainsi que l'influence du degré d'hétérozygotie et de la taille de l'aile sur la survie des individus.

De façon générale, la Tourterelle à queue carrée apparaît suivre les spécificités comportementales, écologiques et démographiques caractérisant les espèces tropicales à monogamie pérenne.

Mots-clés : monogamie sociale, tropiques, *Zenaida aurita*, hétérozygotie, taille de l'aile, coloration du plumage, choix mutuel, choix du partenaire, divorce, veuvage, rôles des sexes, survie, Capture-marquage-recapture

Abstract

Research in avian behavioral ecology is affected by a known bias in favour of temperate species. Meanwhile, the greatest diversity of bird species can be found in the tropics. Because of radically remote natural conditions, accumulated knowledge of species from high and mid-latitudes is hardly relevant to species living in tropical regions.

We propose to reduce the lack of information about tropical birds through the study of a socially monogamous species, reproducing and defending an all-purpose territory all year round, the Zenaida dove, *Zenaida aurita*. To that end, we used monitoring data from a population of ringed birds in Barbados for six years. Firstly, we focused on plumage coloration both to ascertain the sexually mono- or dichromatic nature of this species and whether plumage colour reflects individual quality. We then explored pairing patterns in relation to genome-wide heterozygosity and body size (tarsus length and wing chord). To determine the strength of pair bonding in this species, we assessed divorce rate in our population, evaluated which hypotheses could explain divorce cases, and listed the consequences of mate loss and mate switching following divorce and widowhood. This study was followed by the characterization of sex roles within pairs during various activities such as singing, nest building, juvenile care and territorial defense. Finally, capture-mark-recapture analysis allowed us to estimate survival rate in our population as well as influence of heterozygosity degree and wing chord on individual survival.

Overall, the Zenaida dove appears to conform to the behavioral, ecological and demographic features characterizing tropical species with perennial monogamy.

Keywords : social monogamy, tropical bird, *Zenaida aurita*, heterozygosity, wing size, plumage coloration, mutual mate choice, divorce, widowhood, sex roles, survival, Capture-Mark-Reapture.

Table des matières

Remerciements	ii
Résumé	v
Abstract	vi
Table des matières	vii
Liste des tableaux	x
Liste des figures	xi
INTRODUCTION	1
Le paradoxe des espèces tropicales	2
Histoires de divergences environnementales et comportementales	3
Pourquoi la Tourterelle à queue carrée	5
Objectifs de la thèse	5
Implications du rédacteur et de ses collaborateurs dans le travail de thèse	6
CHAPITRE 1 Modèle biologique et Méthodologies générales	9
I – Modèle d'étude : la tourterelle à queue carrée, <i>Zenaida aurita</i>	10
A – Taxonomie et aire de répartition	10
B – Caractéristiques physiques	10
C – Ecologie de l'espèce	12
II – Site d'étude	13
A – La Barbade	13
B – Sites de capture	14
III – Méthodes communes	17
A – Historique du projet	17
B – Baguage et recaptures visuelles	17
C – Extraction d'ADN et sexage moléculaire	19
1. Extraction d'ADN	19
2. Sexage moléculaire	20
D – Génotypage et calcul de l'indice d'hétérozygotie individuelle	21
CHAPITRE 2 Coloration du plumage : Dimorphisme sexuel, Ornementation mutuelle et Qualité individuelle	23
Introduction générale	24
Manuscrit:	
"Objective assessment of melanistic and iridescent plumage coloration in the monogamous Zenaida dove: sexual dichromatism, mutual ornamentation and individual quality "	26
CHAPITRE 3 Patterns d'appariements (1): Taille et Hétérozygotie individuelle	70
Introduction générale	71
Manuscrit:	
"Female, but not male, multilocus heterozygosity influences pairing status and mate quality in a tropical monogamous bird species"	73

CHAPITRE 4 Patterns d'appariements (2): Divorce et Veuvage	99
I – Introduction	100
A – Monogamie et durée des couples chez les oiseaux	100
B – Causes de séparation des partenaires	103
1. Veuvage	103
2. Divorce	103
C – Conséquences de la séparation	105
1. Veuvage	105
2. Divorce	105
D – Limites des études déjà publiées	106
E – Conséquences de la monogamie chez <i>Zenaida aurita</i> et d'autres colombidés	107
II – Matériel et Méthodes	109
A – Critères de définition des statuts	109
B – Génotypage et évaluation du niveau d'hétérozygotie	109
C – Analyses des données	110
III – Résultats	110
A – Généralités	110
B – Occurrence des divorces et veuvages	111
C – Maintien du territoire	113
D – Qualité phénotypique et génétique des partenaires	115
E – Historique des cas particuliers de divorce	117
IV – Discussion	121
A – Durée des couples et monogamie à long terme	121
B – Taux de divorce	121
C – Mécanismes du changement de partenaire chez les individus divorcés : analyse des cas relevés	124
D – Effets de la perte du partenaire	127
V – Conclusion	130
CHAPITRE 5 Rôles des Sexes	131
Partie 1 Analyse des Rôles des Sexes sur le Suivi Populationnel de Sunset Crest et Folkestone	132
I – Introduction	133
II – Matériel et Méthodes	134
A – Rappel général sur l'étude	134
B – Critères de définition des comportements et interactions	135
C – Analyses statistiques	138
III – Résultats	139
A – Chant	139
B – Construction du nid	140
C – Soins aux juvéniles	142
D – Défense territoriale	143
IV – Discussion	146
A – Chant	146
B – Construction du nid	147

C – Soins aux juvéniles	149
D – Défense territoriale	150
E – Variations de l'activité à la journée et à l'année	150
V – Conclusion	151
Partie 2 Rôles des Sexes dans la Défense Territoriale : Expérience de Terrain	152
Manuscrit:	
"Sex roles during conspecific territorial defence in the Zenaida dove, <i>Zenaida aurita</i> "	153
CHAPITRE 6 Taux de Survie : Estimation, Influence de l'Hétérozygotie et de la Taille des Individus	161
I – Introduction	162
II – Matériel et Méthodes	164
III – Résultats	166
IV – Discussion	168
V – Conclusion	169
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	170
Dimorphisme sexuel	171
Patterns d'appariements et qualité individuelle	171
Liens du couple et rôles des sexes	173
En résumé	173
Pour aller plus loin	174
BIBLIOGRAPHIE	176

Liste des tableaux

Tableau 1	<i>Taux de divorce pour chaque année entre 2007 et 2013</i>	112
Tableau 2	<i>Individus divorcés et réappariés après veuvage conservant ou quittant leur territoire</i>	113
Tableau 3	<i>Individus veufs réappariés et non réappariés conservant ou quittant leur territoire</i>	113
Tableau 4	<i>Modèle final obtenu après sélection de modèle pas à pas descendant, la variable à expliquer est le changement ou non de territoire après séparation</i>	114
Tableau 5	<i>Présentation des meilleurs modèles par ordre décroissant. Dans tous les cas, la probabilité de capture est seulement dépendante de la saison et du sexe (effets additifs). NPI = nombre de paramètres identifiables.</i>	166

Liste des figures

Figure 1	Nombre de genres au sein de chaque famille à différents endroits du Nouveau Monde (Est du Canada, Sud-Est des Etats-Unis, Mexico, Panama, et Brésil). Les familles représentées sont les Accipitridae (faucons, aigles, milans), les Troglodytidae (troglodytes), les Tyrannidae (gobes-mouche), et les Formicariidae (passereaux). Les lignes en pointillé indiquent les frontières latitudinales des tropiques (23°N et 23°S) (Figure extraite et recopiée de Stutcbury et Morton 2001)	2
Figure 2	Carte des aires de répartition géographique des espèces du genre <i>Zenaida</i> (construite à partir des données de http://www.iucnredlist.org/)	11
Figure 3	Tourterelle à queue carrée (<i>Z. aurita</i>) adulte (photographie de P. Asselin)	10
Figure 4	Carte des îles caribéennes : la Barbade est cerclée de rouge	13
Figure 5	Carte de la Barbade : les sites de captures Holetown et Roberts sont cerclés de rouge	14
Figure 6	a : Quartier de Sunset Crest et b : zone de Folkestone (cartes : syndicat des copropriétaires de Sunset Crest et A. Quinard, photographies de A. Quinard)	16
Figure 7	a : Site de Roberts et b : tourterelles se nourrissant en groupe sur le site (photographies de A. Quinard)	16
Figure 8	a : Piège à porte rabattable (photographies de F. Cézilly), b : clapnet, c : tourterelle et vachers luisants piégés dans un clapnet (photographies de A. Quinard)	18
Figure 9	Individu bague : NdB//A (GY80957, photographie de F. Cézilly)	19
Figure 10	Gel obtenu après sexage moléculaire. Les individus présentant deux bandes sont des femelles, ceux présentant une unique bande sont des mâles (gel de A. Quinard)	21
Figure 11	Séquenceur Li-Cor L4000 (photographie de l'INRA)	22
Figure 12	Négatif d'un gel après séquençage au Li-Cor (locus D6, fluorochrome 700, 25 individus). La présence d'un allèle indique que l'individu est homozygote pour le loci, la présence de deux allèles indique que l'individu est hétérozygote, la hauteur des produits de PCR précise la taille des allèles (gel de A. Quinard)	22
Figure 13	Couples de Tourterelle à queue carrée	25
Figure 14	Distribution a : de la durée d'observation des couples en jours (n=131) et b : du nombre de fois où les partenaires des couples ont été observés ensemble (n=131)	111

Figure 15	Distribution de la durée d'observation des liens du couple en jours chez les couples : maintenus (en bleu, n=69), victimes de veuvage (en vert, n=53) et divorcés (en marron, n=9)	111
Figure 16	Effet sur la conservation ou le changement du territoire chez les veufs de a : l'interaction MLH * Statut de réappariement, les boîtes à moustaches en bleu correspondent aux individus non réappariés, celles en rouge correspondent aux individus réappariés ; b : la taille du tarse	114
Figure 17	Qualité du premier partenaire en fonction du second lors d'un réappariement à la suite d'un divorce ou d'un veuvage. Les données pour la longueur de l'aile, la longueur du tarse, la masse et la condition corporelle ont été centrées et réduites. La ligne rouge en pointillé représente la droite isométrique. Les points situés en-dessous indiquent les cas où le premier partenaire est de meilleure qualité que le second. Les points au-dessus indiquent les cas où le second partenaire est de meilleure qualité que le premier.	116
Figure 18	Tourterelle à queue carrée chantant (photographie de F. Cézilly)	135
Figure 19	Tourterelle à queue carrée a : transportant du matériel de construction pour un nid (photographie de G. Archilla), b : au nid avec un poussin (photographie de F. Cézilly)	135
Figure 20	Juvénile et son parent a: jeune suivant son parent (photographie de F. Cézilly), b: parent nourrissant son jeune (photographie de F. Cézilly)	136
Figure 21	Comportements agonistiques chez la Tourterelle à queue carrée a: fin d'une poursuite aérienne (photographie de A. Quinard), b: menace de l'aile (photographie de A. Quinard)	137
Figure 22	Pourcentage d'observations d'individus vus en train de chanter a: selon le mois de l'année, b: selon l'heure de la journée. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.	139
Figure 23	Distribution du nombre d'individus différents en fonction du nombre d'observations. Les barres vertes représentent la totalité des individus, les barres bleues représentent les mâles et les barres rouges représentent les femelles.	141
Figure 24	Pourcentage d'observations d'individus vus en train de chercher du matériel de construction a: selon le mois de l'année, b: selon l'heure de la journée. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.	141
Figure 25	Distribution du nombre d'observations en fonction du nombre de juvéniles présents. Les barres jaunes représentent les couples, les barres bleues représentent les mâles et les barres rouges représentent les femelles.	142

Figure 26	<i>Pourcentage d'observations d'individus vus en compagnie d'un ou deux juvéniles selon le mois de l'année. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.</i>	143
Figure 27	<i>Nombre d'observations d'individus engagés dans des interactions agressives selon qu'ils aient initié l'agression (agresseur) ou qu'ils l'aient subi (agressé) pour a: l'ensemble des observations et b: une observation par individu. Les mâles sont représentés en bleu et les femelles en rouge.</i>	144
Figure 28	<i>Score d'agressions</i>	145
Figure 29	<i>Pourcentage d'observations d'individus vus impliqués dans des actes agressifs. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.</i>	145
Figure 30	<i>Nid de Tourterelle à queue carrée contenant deux œufs</i>	148
Figure 31	<i>Relation entre la survie et la taille de l'aile pour une valeur de MLH fixée à 0,75. La valeur standardisée de l'aile (Ailsd) est calculée d'après la formule : $Ailsd = (Aile - 150.640371) / 7.06740924$. Les résultats en bleu correspondent aux résultats pour le printemps, ceux en violet correspondent aux résultats pour l'automne et ceux en vert, aux résultats pour l'année.</i>	167
Figure 32	<i>Relation entre la survie adulte et l'hétérozygotie multilocus pour une longueur d'aile fixée à 150,6 mm. Les résultats en bleu correspondent aux résultats pour le printemps et ceux en violet, aux résultats pour l'automne.</i>	167

~ ~ INTRODUCTION ~ ~

Le paradoxe des espèces tropicales ...

Le gradient de diversité latitudinal du nombre d'espèces est l'un des patterns les plus remarquables du monde naturel. Il est reconnu depuis des décennies que la richesse en espèces, ou biodiversité, croît des pôles vers les tropiques et ce, chez tous les taxa (Pianka 1966, Rohde 1992, Rosenzweig 1995, Gaston et Blackburn 2000, Hillebrand 2004). Les espèces aviaires suivent également ce gradient de diversité (Cardillo 1999, Weir et Schluter 2007). Selon Şekercioğlu et ses collaborateurs (2012), 87% des espèces sont présentes sous les tropiques, dont environ 6 100 y vivant exclusivement, sur approximativement 10 000 espèces à travers le monde, en excluant les oiseaux migrateurs (Şekercioğlu dans un article pour l'Université de l'Utah, http://unews.utah.edu/news_releases/climate-change-threatens-tropical-birds/). Stutchbury et Morton (2008) évalue à 80% le taux d'espèces de passereaux résidant sous des latitudes tropicales. Ce gradient peut se retrouver au sein d'un même continent tel que le Nouveau Monde (voir Fig.1, extraite de Stutchbury et Morton 2001).

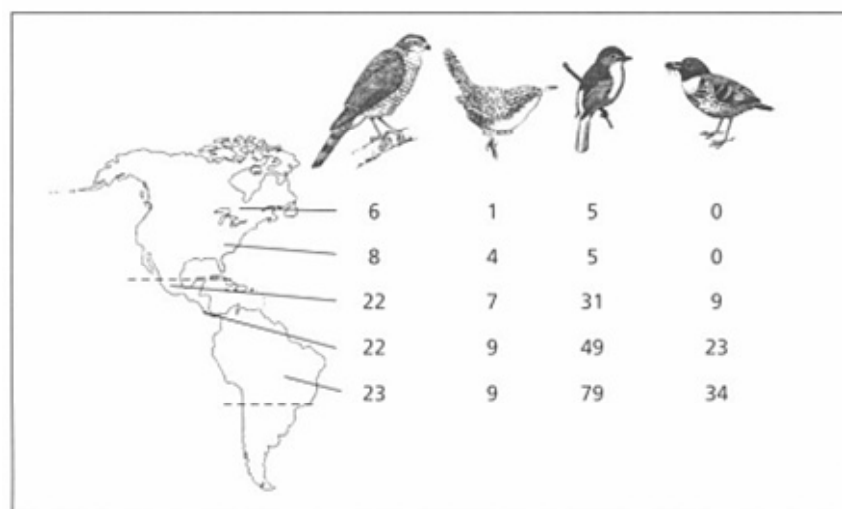


Figure 1 Nombre de genres au sein de chaque famille à différents endroits du Nouveau Monde (Est du Canada, Sud-Est des Etats-Unis, Mexico, Panama, et Brésil). Les familles représentées sont les Accipitridae (faucons, aigles, milans), les Troglodytidae (troglodytes), les Tyrannidae (gobes-mouche), et les Formicariidae (passereaux). Les lignes en pointillé indiquent les frontières latitudinales des tropiques (23°N et 23°S) (Figure extraite et recopiée de Stutchbury et Morton 2001)

Un second constat, tout à fait singulier au vu du pattern mis en évidence ci-dessus lié à la dichotomie entre milieux tempérés et milieux tropicaux, révèle que les travaux concernant les comportements et l'écologie des oiseaux ont principalement ciblé les taxa des zones tempérées (Stutchbury et Morton 2001, Stutchbury et Morton 2008, Şekercioğlu et al. 2012).

Cet état de fait est notamment dramatique dans le cas de la conservation des espèces puisque moins de 1% des études à long terme explorant l'impact du réchauffement planétaire sur les oiseaux se sont intéressées aux zones tropicales (Rosenzweig et al. 2008, Şekercioğlu et al. 2012), alors que les résultats indiquent de plus en plus que les espèces résidentes de ces milieux sont particulièrement vulnérables au changement climatique (La Sorte et Jetz 2010, Harris et al. 2011, Sodhi et al. 2011, Wormworth et Şekercioğlu 2011). Ce biais touche également les recherches à portée plus fondamentales qu'appliquées (Stutchbury et Morton 2001, Stutchbury et Morton 2008). Il n'en est pas moins préoccupant car les connaissances fondamentales sont essentielles lors de la mise en place de stratégies de conservation. Il est donc urgent de promouvoir les recherches se concentrant sur les oiseaux tropicaux (Tobias et al. 2013).

Histoires de divergences environnementales et comportementales ...

La plupart des théories concernant les oiseaux ont été développées en écologie comportementale à partir d'études empiriques et de modèles se concentrant sur des espèces vivant sous des latitudes tempérées. Les contextes environnementaux et sociaux sont foncièrement distincts chez les oiseaux tropicaux, ces théories se trouvent donc être peu ou pas applicables chez ces espèces.

Le contexte écologique est le principal facteur de divergence entre les oiseaux vivant en milieu tropical et ceux vivant en milieu tempéré qui influe sur les divers traits d'histoire de vie d'une espèce donnée. Sous les latitudes tropicales, la durée du jour comme la température varie très peu au cours de l'année, au contraire des régions tempérées où l'amplitude des changements entre les saisons est élevée, voire brutale. Alors que sous nos latitudes, nous assistons à la succession de quatre saisons bien déterminées, les tropiques sont caractérisés par une saison humide et une saison sèche dont le moment et la durée diffèrent selon les régions. Ainsi, le climat offre aux individus, dans la plupart des régions tropicales, un accès continu à des ressources alimentaires souvent suffisamment abondantes tout au long de l'année.

De ces conditions environnementales inégales entre latitudes, découlent des pressions de sélection et des réponses comportementales hétéroclites. Chez les espèces socialement monogames qui représentent près de 90% des espèces aviaires (Lack 1968, Black 1996, Bennett et Owens 2002, Cézilly 2006), la saisonnalité marquée des régions tempérées fait que

l'activité de reproduction, le maintien des liens du couple et celui d'un territoire sont épisodiques et bien déterminés dans le temps (Wyndham 1986, Black 1996, Bennett 2002). A l'inverse, chez les oiseaux tropicaux, l'activité reproductrice, les liens entre partenaires et le maintien d'un territoire se maintiennent sur une période de temps plus étendue, voire de façon continue durant l'année dans le cas de certaines espèces (Black 1996, Bennett et Owen 2002, Busch et al. 2004). Les espèces des zones tempérées sont également connues pour s'engager dans des copulations hors-couples (Birkhead et Møller 1992), alors que cette stratégie de reproduction semble être moins répandue chez les espèces tropicales (Spottiswoode et Møller 2004). De même, ces dernières seraient définies par un taux de prédation au nid et une survie plus élevée ainsi qu'une taille de couvée plus petite (Stutchbury et Morton 2001). La monogamie étendue induirait de plus des soins paternels renforcés et des rôles moins divergents entre mâles et femelles ce qui augmenterait la pression de sélection sexuelle chez les femelles, les mâles devenant alors aussi sélectifs que les femelles à l'inverse des espèces polygynes (Andersson 1994). Parallèlement, un écart de sélection sexuelle moins marquée entre les sexes aurait tendance à réduire le dimorphisme sexuel tant au niveau de la taille des individus que de la coloration du plumage incluant le pattern général du plumage et les zones servant de signal de dominance ou de qualité individuelle lors du choix du partenaire (Bjorklund 1990, Andersson 1994, Owens et Hartley 1998, Stutchbury et Morton 2001). On retrouve cette convergence chez les oiseaux chanteurs où les femelles des zones tropicales vocalisent beaucoup plus que leurs homologues des zones tempérée (Kroodsma et Miller 1996).

Les oiseaux tropicaux et ceux des zones tempérées apparaissent, d'après les lignes précédentes, très divergents dans l'expression de leurs adaptations à leur milieu de vie. Il convient toutefois de garder à l'esprit à la fois le déséquilibre qui existe entre les études menées sur les espèces tropicales et celles des hautes et moyennes latitudes ($>1:100$ selon Stutchbury et Morton 2008) et qu'au sein des travaux menés sur les oiseaux tropicaux une variabilité non négligeable a été détectée (Stutchbury et Morton 2001). En outre, beaucoup d'informations concernant les espèces tropicales proviennent de l'étude intensive de quelques espèces particulières : par exemple, dans l'ouvrage de Stutchbury et Morton de 2001 (référence en matière de comparaison entre l'écologie comportementale des oiseaux tropicaux et ceux des zones tempérées), l'écologie des passereaux tropicaux et de leurs homologues des régions tempérées est documentée de façon très détaillée alors que les informations concernant les autres genres sont souvent trop sporadiques et/ou incomplètes pour permettre une vue d'ensemble.

Pourquoi la Tourterelle à queue carrée ...

La Tourterelle à queue carrée semble un modèle biologique idéal pour l'étude des spécificités des traits d'histoire de vie des oiseaux tropicaux et notamment, celles de leur régime d'appariement incluant les modalités de choix du partenaire. L'espèce réside dans l'arc caribéen et ne migre pas au cours de l'année. Mâles et femelles présentent un dimorphisme sexuel réduit en termes de taille corporelle (Dechaume-Montcharmont et al. 2011) et sont vraisemblablement monomorphes pour la coloration du plumage qui affiche la particularité d'une tâche iridescente rose/violette de chaque côté du cou, à la fois chez les mâles comme chez les femelles. Les individus, socialement monogames, sont capables de se reproduire et défendre un territoire toute l'année. Le projet sur lequel se base cette thèse a débuté en 2007 sur l'île de la Barbade, les observations faites durant les trois années qui ont précédé le début de mes travaux, ainsi que l'étude écologique qu'a menée Wiley sur l'espèce à Porto-Rico (2011), ont laissé supposer que les liens du couple pouvaient être forts et se maintenir dans la durée. La première étudiante en thèse qui avait amorcé ce projet (Karine Monceau) avait, entre autre, développé un jeu de marqueurs microsatellites et commencé l'exploration de l'influence de l'hétérozygotie individuelle chez *Z. aurita* au travers de la corrélation entre hétérozygotie et aptitude phénotypique (Monceau 2009).

Objectifs de la thèse ...

Cette thèse avait donc pour but premier d'approfondir l'étude de l'influence de l'hétérozygotie globale et de sa place chez une espèce tropicale lors du choix du partenaire i) en comparant les niveaux d'hétérozygotie entre les individus appariés et les non-appariés et ii) en étudiant l'influence de l'hétérozygotie sur les patterns d'appariement au sein des couples. Nous avons de plus ajouté à l'analyse la variable « taille de l'aile » des individus, l'espèce étant très territoriale et l'aile étant une partie du corps très impliquée lors des combats pour la défense du territoire (**Chapitre 3**). Dans un second temps, nous avons mis en place un protocole de mesure objective de la coloration du plumage via l'utilisation d'un spectromètre afin d'une part, de préciser le caractère sexuellement mono- ou dichromatique de l'espèce ; et d'autre part, de déterminer si les paramètres de couleurs pouvaient être liés à certains traits des individus (phénotypiques, génétiques, statut social) susceptibles ainsi de refléter la qualité

individuelle intrinsèque (**Chapitre 2**). Les analyses des autres chapitres ont été réalisées à partir de notre base de données contenant les informations des six années de baguages et suivi de notre population de tourterelles. Dans le **Chapitre 4**, nous avons ainsi estimé le taux de divorce, discuté des hypothèses pouvant expliquer les cas rencontrés et testé l'impact de la perte et du changement de partenaire lors du divorce et du veuvage. Nous avons ensuite extrait de notre base de données les informations concernant le rôle des sexes selon diverses activités (chant, construction du nid, soins aux jeunes, défense territoriale) et analysé l'implication des mâles et des femelles dans ces expressions comportementales (**Chapitre 5**). Ce chapitre contient également les résultats d'une expérience de terrain que j'ai menée au printemps 2010 lors de mon stage de Master 2 et que j'ai publié en 2012 après avoir analysé les données plus en profondeur au cours de ma première année de thèse. Cette expérience consistait à provoquer des intrusions sur le territoire de couples et observer les réactions de chacun des deux partenaires. Elle est donc complémentaire des analyses faites à partir du suivi de la population et fournit des informations plus détaillées concernant la défense territoriale. Dans le dernier chapitre (**Chapitre 6**), nous avons tenté d'évaluer le taux de survie au sein de notre population en appliquant un modèle de capture-marquage-recapture (CMR). Cette méthode nous a permis de surcroît d'établir si des traits individuels (phénotypique et génétique) influencent la survie des adultes.

Initialement, mon projet de thèse devait comporter un pan sur la relation entre hétérozygotie sélectionnée (selon le CMH) et choix du partenaire, en complément des résultats sur l'hétérozygotie neutre. Des problèmes avec nos prestataires nous ont fâcheusement retardés de près de 18 mois dans le développement des marqueurs du CMH que nous devons employer pour le génotypage des individus. Celui-ci n'ayant pu débuter qu'au cours du dernier été, nous n'avons pas encore à ce jour les données prêtes à être analysées. Nous sommes donc dans l'impossibilité de présenter une étude sur ce sujet dans ce manuscrit. Toutefois, nous avons l'espoir de pouvoir exposer au moins quelques résultats préliminaires lors de la soutenance orale de la thèse.

Implications du rédacteur et de ses collaborateurs dans le travail de thèse ...

Comme tout projet de longue durée, le manuscrit de cette thèse est le fruit non seulement de mon propre travail mais aussi de la collaboration de plusieurs personnes qui ont pu y prendre pour certaines une part indispensable. Par soucis d'honnêteté intellectuelle,

j'exposerai dans cette dernière partie de mon introduction le travail que j'ai réalisé moi-même et l'aide qui m'a été apportée.

Tout d'abord, les données de baguage et de recaptures visuelles que j'ai utilisées tout le long de mes analyses ont été récoltées durant les trois premières années du projet global principalement par Frank Cézilly et diverses personnes qui l'ont accompagné sur le terrain (notamment Karine Monceau, Sébastien Motreuil, Jérôme Moreau, George Prato et Laurent Brucy). Durant mes propres années de thèse, j'ai effectué six missions à la Barbade pour une présence cumulée sur le terrain de près d'un an. Tout le temps de ma présence sur l'île, j'ai participé au baguage et aux observations aidée la plupart du temps d'au moins une personne. Le génotypage des individus pour l'évaluation du degré d'hétérozygotie et leur sexage ont été effectués les trois premières années par Karine Monceau et Christine Dubreuil qui a continué le génotypage durant un an après ma prise de fonction jusqu'au jour de son départ du laboratoire, j'ai donc ensuite repris le génotypage moi-même. Ainsi, sur les données d'hétérozygotie des 562 oiseaux que j'ai utilisé au cours des diverses analyses de ce manuscrit, j'ai personnellement assuré le génotypage de près de 250 individus correspondant à une durée de travail d'environ cinq mois. J'ai également assumé les extractions et le sexage de tous les oiseaux capturés durant ma thèse, soit 545 individus. Suite à chaque mission, il m'a été nécessaire de rentrer les données de captures et d'observations dans notre base. Celle-ci compte à ce jour pour l'île de la Barbade, 1 662 individus bagués dont 1 063 bagués sur les sites de Sunset Crest et Folkestone, et 599 bagués sur les sites de nourrissage en groupe, Roberts et Harbour. Les recaptures visuelles n'ont concerné que les sites de Sunset Crest et Folkestone et s'élèvent aujourd'hui à 10 048 observations d'oiseaux bagués. Pour finir, il m'a été demandé de transférer notre base de données initiale tenue sous Excel vers une base de données « SIAM » développée sous Access par Christophe Germain de la Tour du Valat. Ce transfert a notamment demandé plusieurs jours de vérification de la base Excel dû à des erreurs lorsque les données ont été rentrées.

Clotilde Biard (Maître de conférences de l'équipe Ecologie et Evolution de l'Université Pierre et Marie Curie à Paris), qui nous a accompagné sur le terrain et participé à la collecte des données sur la couleur du plumage, a été d'une grande aide lors de la résolution des problèmes que nous avons rencontré au début de notre utilisation du spectromètre et de la mise en place du protocole de mesure. Elle a également participé au pré-traitement de notre jeu de données, à la réflexion concernant les analyses à appliquer et à l'écriture de l'article soumis à Ibis au travers de commentaires et de la rédaction d'une partie du « Matériel et Méthodes ».

Roger Pradel (Directeur de recherche de l'équipe Biostatistiques et Biologie des Populations du C.E.F.E. à Montpellier) a quant à lui réalisé l'intégralité des modèles de capture-marquage-recapture à partir du fichier de données que j'avais mis en forme. Les résultats du chapitre 6 concernant la survie sont donc essentiellement le fruit de ses analyses.

Enfin, François-Xavier Dechaume-Montcharmont (Maître de conférences de notre équipe Ecologie Evolutive de l'Université de Bourgogne à Dijon) a également été d'une contribution précieuse lors de certaines analyses, tout particulièrement pour développer un script sous le logiciel R qui m'a permis d'explorer l'influence de la similarité génétique dans le chapitre 3.

~ ~ CHAPITRE 1 ~ ~

Modèle biologique et Méthodologies générales

I – Modèle d'étude : la tourterelle à queue carrée, *Zenaida aurita*

A – Taxonomie et aire de répartition

Le genre *Zenaida*, appartenant à la famille des Columbidae incluant les pigeons et leurs apparentés, est constitué d'un petit nombre d'espèces de tourterelles que l'on retrouve uniquement dans les Amériques (Fig. 2). Parmi les sept espèces du genre, la tourterelle à queue carrée *Zenaida aurita* présente une répartition géographique concentrée dans les îles caraïennes et la péninsule du Yucatán (Bond 1993). Cette vaste zone de distribution ($\approx 230\,000\text{ km}^2$), conjuguée à une large taille de sa population, fait de la tourterelle à queue carrée une des espèces les moins menacée (<http://www.birdlife.org>), bien qu'elle soit sujette à une forte pression de chasse à certaines époques de l'année, notamment en Martinique et en Guadeloupe (del Hoyo et al. 1997, Maillard et al. 2009).

B – Caractéristiques physiques

Oiseau terrestre plutôt râblé, la tourterelle à queue carrée mesure en moyenne une trentaine de centimètres pour une masse comprise entre 120 et 180 grammes (Wiley 1991). Elle montre un léger dimorphisme sexuel, avec une taille moyenne des mâles de 2 à 5 % (selon les caractères mesurés) plus importante que celle des femelles, et un chevauchement important des distributions de fréquence des tailles des deux sexes (Dechaume-



Figure 3 Tourterelle à queue carrée (*Z. aurita*) adulte (photographie de P. Asselin)

Moncharmont et al. 2011). La partie dorsale du corps ainsi que les ailes et la zone médiane de la queue est de couleur cannelle à brunâtre alors que la poitrine est vineuse à blanche en descendant vers le ventre. Les ailes et la queue sont dotées de tâches noires et d'extrémités blanches. Le cou présente la particularité de porter sur chacun de ses côtés une large tâche iridescente aux reflets roses/violets plus ou moins intenses selon les individus (Fig. 3). Les juvéniles sont de nature plus foncés et ne portent pas de tâches iridescentes (Wiley 1991, Bond 1993).

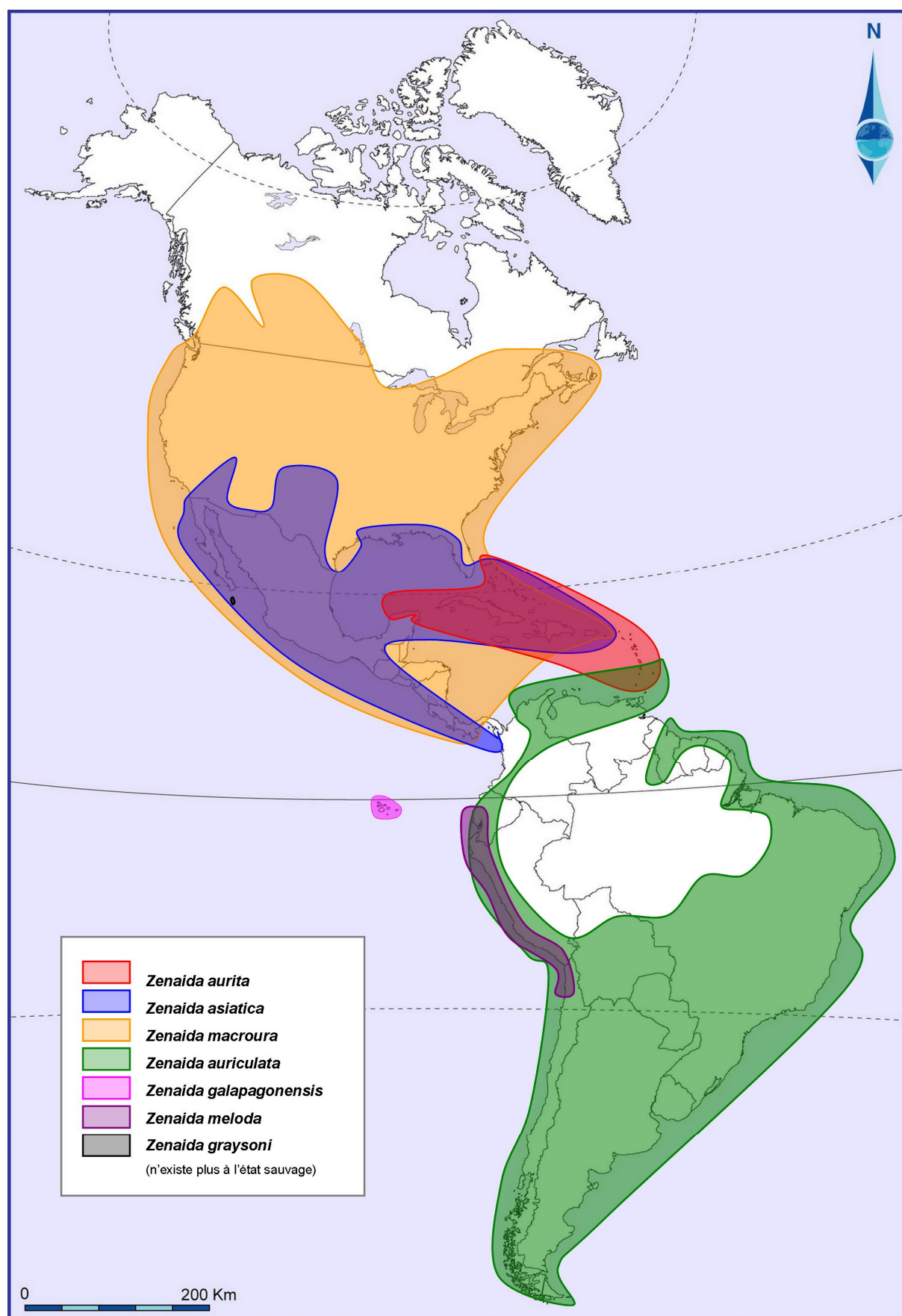


Figure 2 Carte des aires de répartition géographique des espèces du genre *Zenaida* (construite à partir des données de <http://www.iucnredlist.org/>)

C – Ecologie de l'espèce

La tourterelle à queue carrée fréquente de préférence des habitats ouverts à semi-ouverts de basses altitudes ou proches de la côte tels que les bois clairsemés, les clairières, les lisières de forêt, les mangroves, les champs cultivés, les taillis et les falaises (Wiley 1991, Bond 1993, Raffaele et al. 2003). Néanmoins, sur certaines îles comme à la Barbade où son habitat a été fortement dégradé, suite à une déforestation massive intervenue au 17^{ème} siècle, elle a colonisé les milieux anthropisés, pouvant se retrouver tant dans les jardins que dans des zones plus fortement urbanisées (Sol et al. 2005, Monceau et al. 2011). Son régime alimentaire est composé essentiellement de fruits et de graines qu'elle consomme sur le sol, seule ou en couple. Elle tolère la présence d'espèces de petits passereaux (sporophiles, *Loxigilla barbadensis*, quiscales merle, *Quiscalus lugubris*, vachers luisants, *Molothrus bonariensis*) lorsqu'elle se nourrit mais pas celle des congénères ou d'autres espèces de colombidés (pigeons à cou rouge, *Patagioenas squamosa*, et, dans une moindre mesure, colombes à queue noire, *Columbina passerina*, observations personnelles). Les individus se rassemblent également parfois sur certains sites où la nourriture est particulièrement abondante et s'y nourrissent en groupe avec un très faible niveau d'agressivité intra-spécifique (Carlier et Lefebvre 1996, Sol et al. 2005, Monceau et al. 2011).

Socialement monogames, les couples défendent un territoire tout au long de l'année contre leurs congénères (Carlier et Lefebvre 1996, Dolman et al. 1996). Lors des interactions agressives, les opposants utilisent régulièrement leurs ailes soit en les levant face à leur adversaire ou en frappant celui-ci (Lefebvre 1996, Sol et al. 2005). La reproduction est susceptible d'avoir lieu plusieurs fois par an avec un pic d'activité de Janvier à Avril (Wiley 1991). La femelle pond deux œufs ; les deux partenaires participent à l'incubation ainsi qu'aux futurs soins parentaux (Wiley 1991). Les liens, qui dans certains cas peuvent unir les couples durant plusieurs années, confèrent notamment aux individus l'avantage de pouvoir diminuer leur taux de vigilance contre les prédateurs lorsqu'ils s'alimentent (Cézilly et Keddar 2012).

II – Site d'étude

A – La Barbade

Située à la frontière de la mer des Caraïbes et de l'océan Atlantique à environ 13° nord de l'équateur et 59° ouest du méridien de Greenwich, la Barbade est une île de taille réduite faisant partie des petites Antilles (Fig. 4). Sa particularité dans le paysage caribéen provient de sa situation géographique: décalée de l'arc antillais, elle n'est pas volcanique mais calcaire, et exposée à de puissantes vagues atlantiques sur sa côte orientale.



Figure 4 Carte des îles caribéennes : la Barbade est cerclée de rouge

L'île s'étend sur une largeur de 23 km et une longueur de 34 km couvrant ainsi une superficie de 431 km². Elle est relativement plate, se relevant doucement dans la région centrale montagneuse, le point le plus élevé se situant à 336 m (Fig. 5).

Bien que le climat tropical de la Barbade présente un fort ensoleillement la plupart du temps, il est possible de dissocier une saison sèche de Novembre à Mai, d'une saison humide de Juin à Octobre. La température varie de 25°C à 35 °C pour des précipitations fluctuant de 1 000 à 2 300 mm par an. Sa localisation hors de la zone de passage des tempêtes tropicales et des

ouragans lui permet d'éviter les effets les plus dévastateurs de ces phénomènes et de n'en subir que rarement.



Figure 5 Carte de la Barbade : les sites de captures Holetown et Roberts sont cerclés de rouge

B – Sites de capture

La majorité des captures ainsi que le suivi de population s'est déroulé sur deux sites situés à Holetown, St-James ($13^{\circ}10'60''\text{N}$, $59^{\circ}38'60''\text{W}$) : Sunset Crest et Folkestone (Fig. 5 et Fig. 6). Sunset Crest est une zone résidentielle et touristique qui s'étend sur environ 0.6 km^2 . Elle consiste en un quartier moyennement urbanisé de plus de 300 résidences et appartements agrémentés de jardins arborés, de 7 parcs et de centres commerciaux de taille modeste (Fig. 6a). La zone de Folkestone couvre quant à elle près de 0.03 km^2 . Elle est constituée d'un parc aménagé en aire de loisir, d'une plage et de l'église St-James incluant son cimetière (Fig. 6b).

Sunset Crest et Folkestone sont distant d'approximativement 650 m. Les individus qui y résident sont essentiellement territoriaux, pouvant être en couple ou rester solitaires. Des cas sporadiques d'individus floteurs ne possédant ni territoire, ni partenaire sont suspectés (F. Cézilly et A. Quinard, observations personnelles).

Une partie moindre des données est issue du site de Roberts, St-Michael (13°8'4N, 59°34'48W), où de la nourriture pour animaux domestiques et animaux d'élevage (volailles et bétail, Fig. 7) est produite et conditionnée. La quantité importante de nourriture (grains de maïs) qui se dépose sur le sol à l'extérieur des bâtiments attire les oiseaux (principalement des tourterelles et pigeons biset) qui s'y rassemblent et s'y alimentent en groupe pouvant compter plusieurs dizaines, voire centaines d'individus (Monceau et al. 2011).

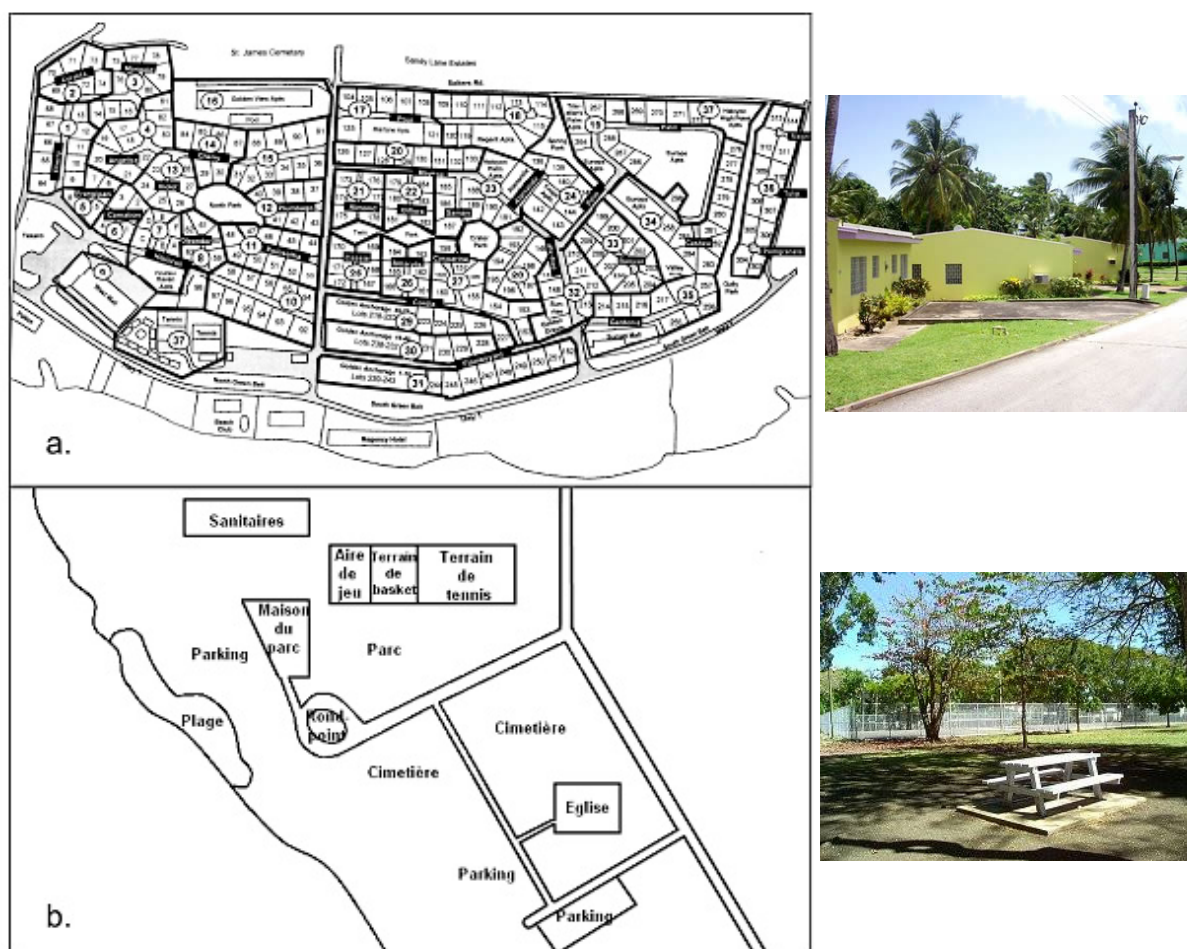


Figure 6 a : Quartier de Sunset Crest et b: zone de Folkestone (cartes : syndicat des copropriétaires de Sunset Crest et A. Quinard, photographies de A. Quinard)

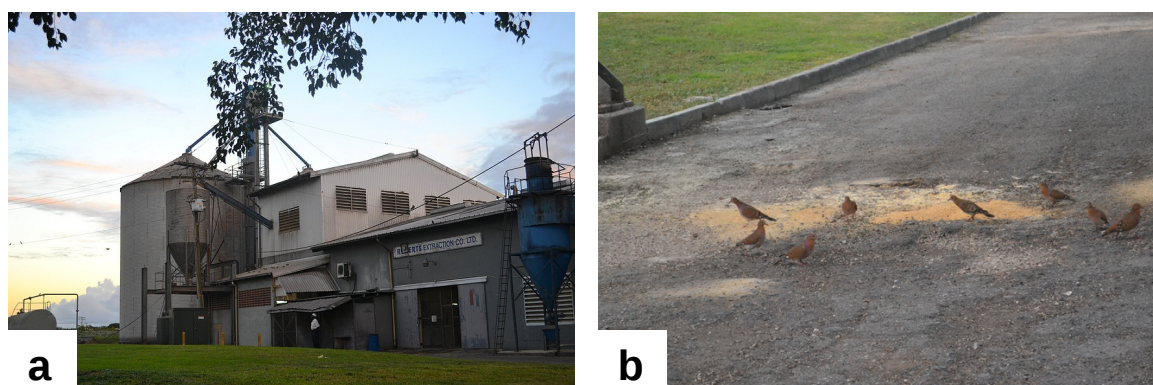


Figure 7 a : Site de Roberts et b : tourterelles se nourrissant en groupe sur le site (photographies de A. Quinard)

III – Méthodes communes

A – Historique du projet

Depuis 2007, la population de tourterelles à queue carrée des sites de Sunset Crest et de Folkestone a fait l'objet de campagnes de baguages et de recaptures visuelles régulières. Des sessions de capture s'y sont déroulées chaque année depuis six ans au printemps et à l'automne, excepté lors de l'automne 2007. Les individus de Roberts ont été bagués de manière ponctuelle et n'ont jamais été suivis.

Le projet a déjà ouvert la porte à de précédentes investigations concernant l'espèce au niveau comportemental et génétique. Il a notamment permis le développement de 23 marqueurs microsatellites (Monceau et al. 2009) qui ont été utilisés dans l'analyse de la relation hétérozygotie-fitness chez les adultes et les juvéniles (Monceau et al. 2013), ainsi que dans l'étude sur la différenciation génétique des populations de tourterelles de différentes îles (Monceau et al. 2013). Le projet a également donné lieu à des travaux portant sur le polymorphisme de ressources (Monceau et al. 2011) et la vigilance anti-prédateurs (Cézilly et Keddar 2012).

B – Baguage et recaptures visuelles

Les premières années, les oiseaux ont été capturés en utilisant des pièges à porte rabattable ou des clapnets dans lesquels étaient déposés du riz ou du pain afin de les appâter (Fig. 8). Depuis 2010, seuls les clapnets ont été utilisés, soit en déclenchement automatique ou en déclenchement manuel, notamment pour la capture d'individus appariés.

Dès qu'un individu était piégé, le bagueur posait sur ses pattes une combinaison unique de bagues de couleur en plastique et une bague en aluminium portant un numéro de matricule et provenant du Museum National d'Histoire Naturelle (Fig. 8, Paris, France). Après quoi, des mesures morphométriques étaient relevées en double afin de vérifier la bonne répétabilité des mesures (pour une illustration des relevés morphométriques, voir Monceau 2009). L'épaisseur et la longueur du tarse, la longueur, la largeur et la hauteur du bec, ainsi que la longueur de la tête ont toujours été déterminées au moyen d'un pied à coulisse électronique d'une précision de 0.2 mm. La longueur de l'aile et celle de la queue ont été évaluées avec des réglés d'une précision de 1 mm. Les mesures du tarse et de l'aile ont été réalisées à droite et à gauche. Pour finir, les individus ont été pesés à l'aide d'une balance

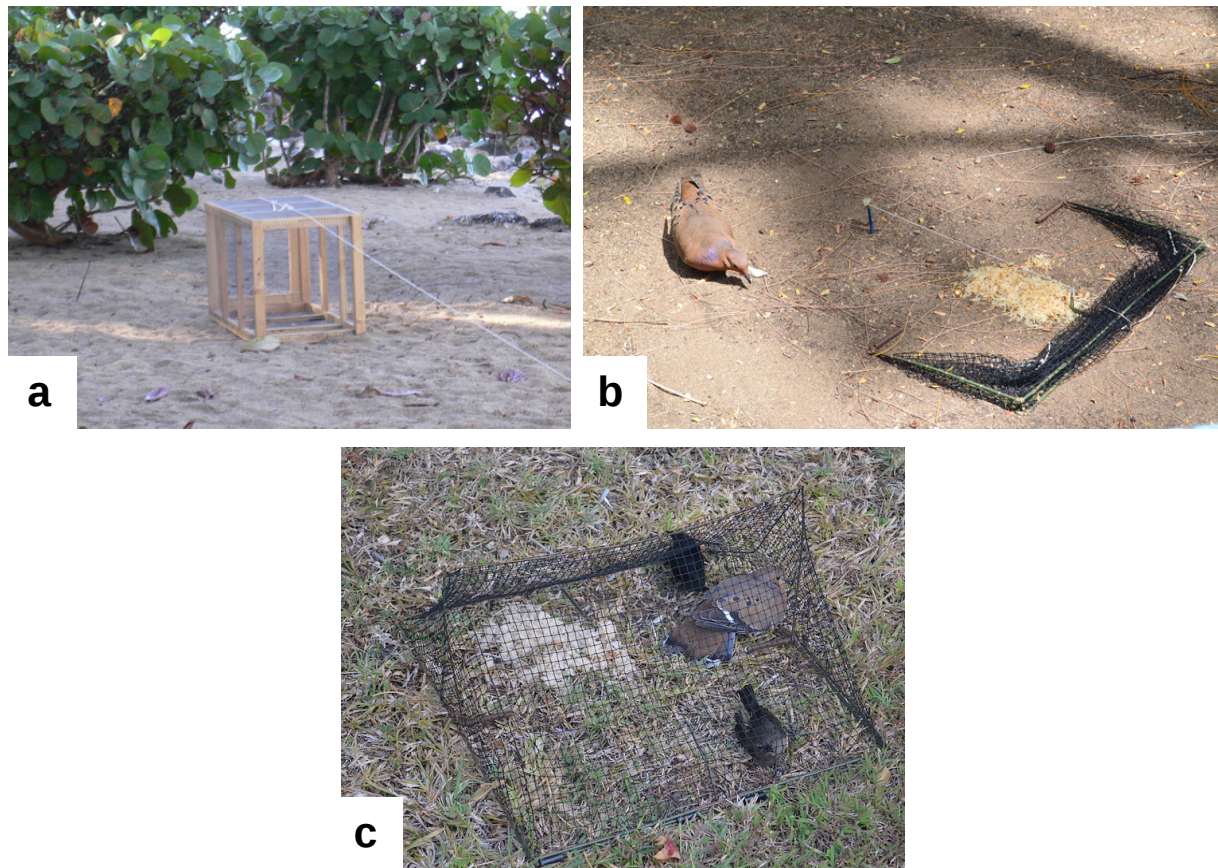


Figure 8 a : Piège à porte rabattable (photographies de F. Cézilly), b : clapnet, c : tourterelle et vachers luisants piégés dans un clapnet (photographies de A. Quinard)

digitale d'une précision de 0.5 g. Compte tenu de fortes corrélations existant entre plusieurs mesures, certaines ont été abandonnées depuis deux ans. N'ont été conservées que l'épaisseur et la longueur du tarse droit, la largeur du bec, la longueur de la tête, de la queue et de l'aile droite.

Enfin, deux prélèvements de sang étaient effectués par ponction de la veine brachiale. La veine était piquée à l'aide d'une aiguille stérile et l'échantillon sanguin (environ 40 μ l) récupéré au travers d'un capillaire hépariné, puis transféré dans un tube Eppendorf contenant 1 ml d'une solution de tampon de conservation (70% d'éthanol absolu + 30% de Tris-EDTA pH 8).

Les manipulations achevées, l'oiseau était rapidement relâché à l'emplacement exact de sa capture.

Le marquage par combinaison de couleurs unique (Fig. 9) sert à l'identification a posteriori des oiseaux revus sur le terrain. Depuis 2007, en parallèle du baguage, un suivi quasi-quotidien des individus a été mis en place. Lors de notre présence sur le terrain, les tourterelles rencontrées ont été observées à l'aide de jumelles afin de déterminer si elles

étaient baguées. Dans ce cas, la combinaison de bagues était relevée ainsi que la date, l'heure et le lieu d'observation, plus les interactions avec d'autres individus et les comportements « atypiques » tels que le chant, la recherche de matériaux de construction du nid (brindilles), etc.

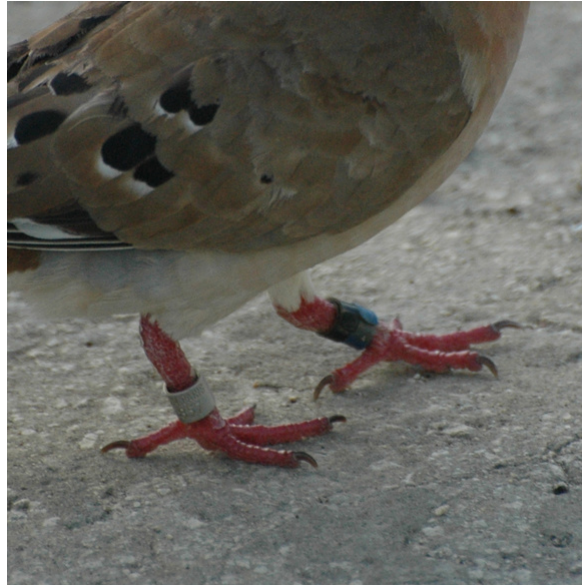


Figure 9 Individu bagué : NdB//A (GY80957, photographie de F. Cézilly)

C – Extraction d'ADN et sexage moléculaire

(pour un détail sur la mise en place des protocoles, voir Monceau 2009)

1. Extraction d'ADN

Pour mener des analyses génétiques, les échantillons sanguins nécessitent au préalable une préparation. Le protocole d'extraction d'ADN que nous avons utilisé provient d'une modification de celui développé par Hillis et al. (1996). Cent μ l de sang conservé dans du tampon étaient tout d'abord prélevés et centrifugés à 4 000 rpm durant une minute (4°C). Le surnageant était alors ôté. Une solution constituée de 200 μ l de Queen Lysis Buffer et 5 μ l de protéinase K était ajoutée, puis le mélange était placé à 55°C dans un bain-marie durant la nuit. Le lendemain, deux lavages au phénol-chloroforme (240 μ l) et un lavage au chloroforme (240 μ l) étaient effectués. Entre chaque lavage, le mélange était centrifugé à 12 000 rpm durant 8 minutes (15°C) avant de recueillir le surnageant. Suite au dernier lavage, 150 μ l du surnageant étaient transférés dans 375 μ l d'isopropanol 100 % glacé. Le tout était placé à -

20°C durant deux heures jusqu'à formation d'une méduse. L'ADN était alors rincé trois fois avec 150 µl d'éthanol 70 % glacé. L'ajout d'éthanol était suivi d'une centrifugation à 15 000 rpm pendant 5 minutes (4°C). Enfin, l'ADN était mis à sécher pour être remis en suspension dans 100 µl de TE pH = 8.

2. Sexage moléculaire

Malgré l'utilisation par le passé de la couleur du plumage (visible à l'œil humain) comme critère d'identification des sexes (del Hoyo et al. 1997, Gibbs et al. 2001, Sol et al. 2005), le dichromatisme sexuel chez cette espèce n'apparaît pas évident et la différenciation des mâles et des femelles via cette méthode est délicate (Griffin et al. 2005, observations personnelles). Ces critères ne s'avérant pas fiables, nous avons donc effectué un sexage moléculaire sur les individus grâce à des marqueurs génétiques portés par les chromosomes sexuels.

L'ADN des marqueurs d'intérêt a été amplifié via la méthode par PCR (*Polymerase Chain Reaction*) en employant le couple d'amorces 2550F / 2718R défini par Fridolfsson et Ellegren (1999). Pour chaque individu, 1 µl d'ADN dilué au 1/10^{ème} était introduit dans un mélange de 1 µl de tampon de réaction, 0.4 µl de dNTPs, 0.4 µl de chaque amorce et 0.09 µl de Taqpolymérase HotMaster (5-PRIME) complétée à 10 µl avec de l'eau MilliQ. La PCR était lancée dans un thermocycleur Biorad C1000 dont le programme consistait en une première phase à 94°C durant 1 min. 30 précédant 35 cycles de 20 s. à 94°C, 30 s. à 46°C et 30 s. à 65°C et une phase terminale à 65°C pendant 3 min. Les produits de PCR étaient déposés sur un gel d'agarose à 3% pour migration (30 min., 100 V) dans un tampon TBE 1 X. Pour finir, le gel était immergé dans un bain de BET (bromure d'éthidium) et placé sous lampe UV pour l'étape de révélation. Lorsque deux bandes apparaissaient sur le gel, l'individu correspondant était une femelle tandis qu'une seule bande indiquait un mâle (Fig. 10).

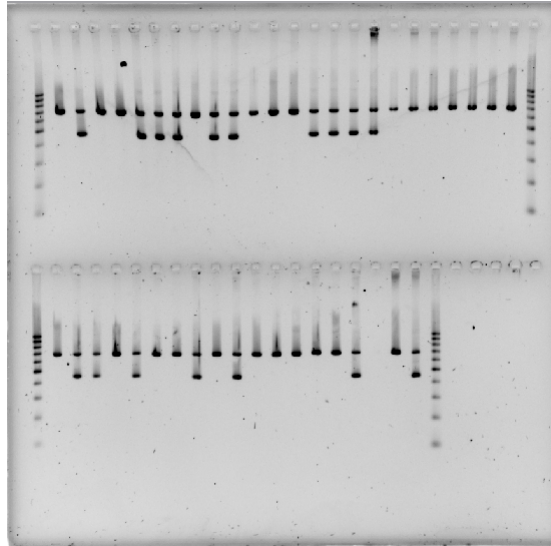


Figure 10 Gel obtenu après sexage moléculaire. Les individus présentant deux bandes sont des femelles, ceux présentant une unique bande sont des mâles (gel de A. Quinard)

D – Génotypage et calcul de l'indice d'hétérozygotie individuelle

Dans un premier temps, l'ADN des individus a été amplifié pour chaque marqueur microsatellite sélectionné développés spécifiquement pour *Z. aurita* par Monceau et al. (2009) en employant la méthode PCR. Les PCRs ont été réalisés dans un volume de 10 μ l contenant 2 μ l d'ADN, 1 μ l de tampon de réaction, 0,4 μ l de dNTPs, 0,4 μ l de chaque amorce, 0,2 μ l de fluorochrome 700 ou 800, 0,03 μ l de Taqpolymérase HotMaster Taqpolymérase HotMaster (5-PRIME) complétée avec 5,57 μ l d'eau. Le thermocycleur Biorad C1000 a été utilisé pour effectuer le programme suivant: une dénaturation à 94°C durant 1 min. 30, suivie de 35 cycles constitués par 20 s. à 94°C, 30 s. à 46°C et 30 s. à 65°C, pour terminer par une phase finale de 3 min. à 65°C. Les produits issus des PCRs ont été visualisés avec un séquenceur automatisé de type Li-Cor L4000 en utilisant un gel de polyacrylamide (mélange de 20 ml d'acrylamide à 6,5%, 150 μ l d'APS et 15 μ l de TEMED) d'une longueur de 25 cm (Fig. 11).



Figure 11 Séquenceur Li-Cor L4000 (photographie de l'INRA)

Les gels ont ensuite été lus afin de déterminer l'état homozygote ou hétérozygote des individus aux marqueurs donnés et la taille des allèles (Fig. 12). Le lot de marqueurs initialement sélectionnés comprenait ceux développés pour les loci C12, D121, D108, D7, D11, D119, A4, D104, C11, D105, D1, A5, A112, C1, C3 et D6. Ce lot de marqueurs a été utilisé lors de nos premières analyses décrites au chapitre 3. Lors de cette étude, les loci C12, A5, C1, C3 et D6 n'ont pas passé les tests pour la présence de déséquilibres de liaison ainsi que pour l'écart à la loi de Hardy-Weinberg. Il a donc été décidé par souci d'économie de temps et d'argent de ne pas génotyper les individus avec ces marqueurs pour le reste des études et de calculer l'indice d'hétérozygotie individuelle sur la base des 11 loci restants.

Nous avons choisi l'indice MLH préconisé par Szulkin et al. (2010) qui équivaut à la proportion de loci hétérozygotes au sein d'un individu. Certains individus pouvaient présenter des données manquantes. Dans ce cas, elles étaient remplacées par la moyenne de la population au locus donnée. L'indice MLH fluctue de 0 (lorsque tous les loci sont homozygotes) à 1 (lorsque tous les loci sont hétérozygotes).

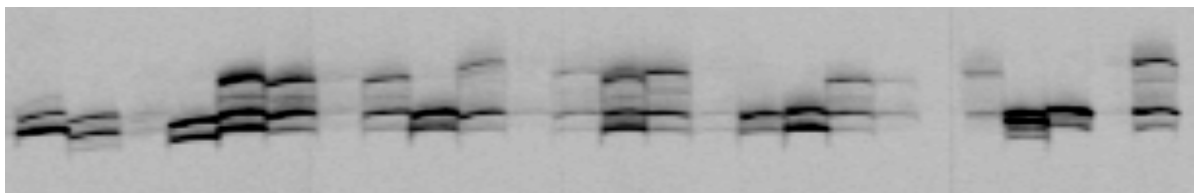


Figure 12 Négatif d'un gel après séquençage au Li-Cor (locus D6, fluorochrome 700, 25 individus). La présence d'un allèle indique que l'individu est homozygote pour le loci, la présence de deux allèles indique que l'individu est hétérozygote, la hauteur des produits de PCR précise la taille des allèles (gel de A. Quinard)

~ ~ CHAPITRE 2 ~ ~

Coloration du plumage : Dimorphisme sexuel, Ornementation mutuelle et Qualité individuelle

Quinard, A. , Cézilly, F., Rossi, J.-M. and Biard, C. Objective assessment of melanic and iridescent plumage coloration in the monogamous Zenaida dove: sexual dichromatism, mutual ornamentation and individual quality.

Manuscrit à soumettre à Ibis

Introduction générale

Une des caractéristiques les plus frappantes des taxons aviaires est la très grande variété de coloration de leur plumage, qui peut être constitué de couleurs ternes ou sombres aussi bien que de couleurs plus vives, être monochrome ou multicolore, ou encore arborer des plumes à la structure particulière les rendant irisées, leur couleur particulièrement brillante fluctuant selon l'angle de vue avec lequel on les observe. Cette diversité et cette exubérance dans les patterns de coloration a depuis longtemps été le sujet de la curiosité et de l'admiration des ornithologues amateurs comme des spécialistes. Pour certains, il s'agit simplement du plaisir d'apprécier la beauté du kaléidoscope de couleurs et des divers patterns que les oiseaux présentent. Pour d'autres, il s'agit d'éclaircir les mystères de l'existence de tels coloris. L'extrême éventail de patterns de couleurs reflète la diversité des stratégies de coloration qui sont liées à de nombreuses fonctions telles que la protection contre l'abrasion (Barrowclough et Sibley 1980) ou les dégâts causés par des bactéries (Grande et al. 2004), la thermorégulation (Beasley et Ankey 1988), le camouflage pour éviter les prédateurs (Götmark 1999), l'attraction de partenaires (Hill 1999), la signalisation de son propre statut à un opposant (Senar 1999),...

Il est commun de rencontrer chez les espèces polygynes un dichromatisme sexuel marqué où les mâles exhibent un plumage plus vif et bigarré que celui des femelles avec parfois des plumes de taille démesurée (Bjorklund 1990, Andersson 1994, Owens et Hartley 1998). Au contraire, les espèces monogames présentent de façon générale une différence moindre, voire inexistante entre le plumage des mâles et celui des femelles (Bjorklund 1990, Andersson 1994, Owens et Hartley 1998). Toutefois, la discrimination entre espèces dichromatiques et monochromatiques a été réalisée par le passé selon la perception humaine des couleurs (Irwin 1994, Wolfenbarger 1999, Figuerola et Green 2000, Omland et Lanyon 2000). Comparée à la vision humaine, la vision aviaire est non seulement plus performante dans le spectre du visible (Hart 2001) mais est également capable de percevoir dans les U.V. (Chen et al. 1984). C'est ainsi que de récentes études utilisant la spectrométrie ont révélé un dichromatisme sexuel cryptique dans les U.V. chez des espèces précédemment considérées comme monochromatique (par exemple, la Mésange bleue *Cyanistes caeruleus*, Andersson et al. 1998). En outre, la coloration du plumage peut être utilisée comme source d'information concernant la qualité d'un individu lors du choix du partenaire tant dans le spectre du visible que dans le spectre des U.V. (encore une fois chez la Mésange bleue : Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, Delhey et al. 2003, Delhey et al. 2006).

La Tourterelle à queue carrée est une espèce monogame pouvant se reproduire et défendre un territoire, seule ou en couple, toute l'année (Wiley 1991). Elle est d'aspect brune sur le haut du corps et vineuse au-dessous avec comme particularité la présence de deux fines tâches mélaniques noires sur les côtés du cou ainsi que de tâches iridescentes roses/violettes situées au même endroit. Bien que Griffin et ses collaborateurs (2005) précisent que les individus sont difficiles à sexer sur le terrain, il est admis que mâles et femelles présentent des colorations différentes (Wiley 1991, del Hoyo et al. 1997, Gibbs et al. 2001, Sol et al. 2005). Nos observations et notre expérience personnelle sur le terrain de l'île de la Barbade nous ont fait douter d'une telle assertion (Fig. 13). Nous avons donc d'une part cherché à déterminer objectivement via l'utilisation d'un spectromètre si l'espèce était ou non sexuellement dichromatique dans le spectre du visible et de l'U.V. D'autre part, nous avons évalué si les différentes zones du corps mélaniques et iridescentes pouvaient refléter la qualité des individus au niveau phénotypique (taille de l'aile, condition corporelle), génétique (hétérozygotie globale) ainsi que du statut territorial. Si tel était le cas, ces analyses nous donneraient alors un indice au sujet d'un des indicateurs sur lequel les individus pourraient se baser lors du choix du partenaire chez cette espèce. Ces informations sont d'autant plus précieuses qu'elles sont, à notre connaissance, inexistantes dans la littérature chez les columbidés tropicaux et encore insuffisamment explorées globalement chez les espèces tropicales.



Figure 13 Couples de Tourterelles à queue carrée

**Objective assessment of melanic and iridescent plumage coloration in the monogamous
Zenaida dove: sexual dichromatism, mutual ornamentation and individual quality**

Aurélie Quinard¹, Frank Cézilly^{1, 2}, Sébastien Motreuil¹, Jean-Marc Rossi³ & Clotilde Biard³

¹Université de Bourgogne, UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Dijon, France

²Institut Universitaire de France

³ Université Pierre et Marie Curie UPMC, UMR CNRS 7625 Ecologie & Evolution, 7, Quai
Saint Bernard, case 237, F-75252 Paris Cedex 05, France

Abstract: In socially monogamous avian species, it is assumed that sexual selection tends to reduce sexual dimorphism. The Zenaida dove, a tropical bird having permanent pair-bonds with year-round all-purpose territory, has been described as sexually dichromatic for plumage, although colour differences between males and females are not striking in the field. Moreover, both sexes display iridescent patches on their neck sides, suggesting sexual selection could be as strong in males as in females and iridescent patches could serve as an honest signal of individual quality. We investigated variation in the melanin-based colour of the crown, mantle, breast, belly, and black streaks on the neck sides, and in the iridescent patches, using a spectrometer to objectively measure plumage reflectance. Zenaida doves were slightly sexually dichromatic for hue of melanic areas, males being more reddish than females, but appeared monochromatic for iridescent patches. In addition, some colour parameters of melanic and iridescent feathers were related to territorial status, body condition and wing chord but not to individual heterozygosity. This suggests colour might be a reliable signal of quality in individuals of both sexes in this species. Further studies are now needed to test the potential implication of plumage coloration in mate choice in males and females among pairs.

Key words: female ornamentation, heterozygosity, plumage colour, sexual selection, *Zenaida aurita*

Introduction

Sexual selection is considered as one of the most important evolutionary forces behind bright and diverse plumage coloration in several species, especially when coloration is involved in sexual dimorphism (Andersson 1994, Power & Savalli 1995, Badyaev & Hill 1999) and/or when it concerns particularly bright coloration such as carotenoid colours (Hill 1999, Dunn *et al.* 2010), non-iridescent structural coloration (Ballentine & Hill 2003, Balenger *et al.* 2009) or iridescent coloration (Doucet & Meadows 2009). Ornamentation-like plumage coloration can lead mate choice decisions if these traits are honest indicators of individual quality. Individuals assess different types of information through this relatively direct simple cue: nutritional condition (Hill & Montgomerie 1994, Olson & Owens 1998, Doucet 2002), body size (Keyser & Hill 2000, Doucet 2002), parasite load (Brawner *et al.* 2000, Figuerola *et al.* 2003), parental investment (Keyser & Hill 2000, Germain *et al.* 2010), territory quality (Price 1984, Keyser & Hill 2000), level of heterozygosity (Aparicio *et al.* 2001, García-Navas *et al.* 2009).

However, until recently, quantification of colours has largely been based upon human vision standards (Irwin 1994, Wolfenbarger 1999, Figuerola & Green 2000, Omland & Lanyon 2000). Since the 1970s, it has been demonstrated that avian vision is much more efficient than human one (Hart 2001). First, birds are able to better discriminate colours in the human light spectrum visible (400-700 nm) thanks to oil droplets associated with their cone cells acting to sharpen colour vision (Vorobiev 2003). They also possess an additional cell cone type in the retina, receptive to the ultraviolet light (UV, 300-400nm, Chen *et al.* 1984). It has been proven that all avian families present feathers reflecting significant amount of UV light (Eaton & Lanyon 2003) and 15 out of 23 bird orders detect UV information (see Table 1 in Mullen & Pohland 2008 for detailed references). Considering properties of avian vision,

studies mentioned above are liable to lead to erroneous conclusions by failing to detect effect of certain factors on plumage coloration. For instance, some species classified as sexually monochromatic at first sight by human observers have been found to be dichromatic in UV wavelengths (Andersson *et al.* 1998, Hunt *et al.* 1998, Mahler & Kempenaers 2002, Mennill *et al.* 2003, Mays *et al.* 2004, Eaton 2005). Individuals can use UV reflectance of plumage not only to recognize sex of conspecifics but also to choose their breeding mate (Benett *et al.* 1996, Benett *et al.* 1997, Andersson & Amundsen 1997, Andersson *et al.* 1998, Hunt *et al.* 1998, Pearn *et al.* 2001, Siitari *et al.* 2002, Haussmann *et al.* 2003, Delhey *et al.* 2003).

The socially monogamous Zenaida dove (*Zenaida aurita*) is abundant and widespread throughout the Caribbean Islands and the tip of the Yucatán Peninsula (Bond 1993). The species is described in identification guides and in the literature as sexually dichromatic according to plumage hue (Wiley 1991, del Hoyo *et al.* 1997, Gibbs *et al.* 2001, Sol *et al.* 2005). However, it appears sexually monochromatic to the human eye in the field, with males and females apparently wearing the same melanic plumage and the same iridescent pink/purple patches on the neck sides (personal observations in Barbados). Such an absence of sexual difference in coloration conforms to what is observed in most socially monogamous avian species (Andersson 1994). Iridescent coloration may however fulfill a relevant sexual signaling function in Zenaida doves due to (Wiley 1991): (i) its presence in males and females engaged in a monogamous relationship, (ii) its total absence in juveniles, and (iii) its apparent visibility during courtship display when the male pursue the female by its side, with the male jerking his head back and forth rapidly and the female's neck outstretching. According to Amundsen (2000), increased plumage ornamentation in females may evolve under the conditions of female-female competition for territories and mates and/or female-male competition. In this way, sexual selection could play an important role in sex role convergence in iridescent signals as the mating system of the Zenaida dove is characterized

by year-round pair bonding and joint territory defense (Wiley 1991, Quinard & Cézilly 2012), as typically found in tropical monogamous avian species (Stutchbury & Morton 2001). Although males take the larger share of territorial defense, females can defend the territory as aggressively as their mate in its absence or when the intrusion pressure increases (Quinard & Cézilly 2012). Rowher (1982) proposed that colour patches could work as badges of social status to avoid risking injuries or wasting energy assessing the relative fighting ability of potential opponents. Then, iridescent patch may also carry signal of dominance in Zenaida dove. Previous studies suggested that wing length could be an honest signal of fighting ability during territorial defense. Individuals frequently use their wings in threat displays or violent slaps (Quinard & Cézilly 2012). In addition, Monceau *et al.* (2011) showed that territorial individuals had longer wings than non-territorial individuals feeding in flocks. Lastly, a positive correlation between female multi-locus heterozygosity and male wing chord has been found with within pairs (Quinard *et al.*, in revision), suggesting mutual mate choice in this species. However, the possibility that iridescent coloration functions as sexual signaling in Zenaida doves through advertising individual quality in males in females remains unexplored.

A large number of avian species are sensitive to UV light, including columbiforms. For instance, the Rock Pigeon (*Columba livia*) can perceive in UV spectrum as far as 320 nm (e.g. Blough 1957, Kreithen & Eisner 1978, Kawamura *et al.* 1999). It is therefore likely that the Zenaida dove's vision is also sensitive to UV light. Feather reflectance in the UV should thus be taken into account when describing variation in plumage coloration and investigating its potential signaling function in this species. Applying reflectance spectrometry over the UV and visible spectra for the first time in this species, both on melanic and iridescent plumage areas, we objectively investigated the possible sexual dichromatism considering that, to our knowledge, ultraviolet sexual dichromatism has been evidenced in only one tropical columbidae species, the Picui dove *Columbina picui* (Mahler & Kempnaers 2002).

Additionally, sexing birds under erroneous phenotypic identification keys may lay to serious bias and false outcomes in studies. In our study, we used a molecular method to reliably sex individuals. We also considered the signaling function of coloration through its relationship with body size (wing chord), body condition, territorial status and level of heterozygosity as potential signals of individual quality. As both sexes exhibit iridescent patch, our study is one of the few, to our knowledge, exploring the type of information conveyed by ornaments in males as well as in females in the context of long-term monogamy (Kraaijeveld *et al.* 2007).

Materials and Methods

Study species

The Zenaida dove is a granivorous columbid species characterized by long-term pair-bonding and year-round territoriality (Wiley 1991, Quinard & Cézilly 2012, F.Cézilly unpubl. data). Although it commonly inhabits wood edges, glades and cultivated fields (Wiley 1991), the species has colonized urbanized areas on several islands, including Barbados (Monceau 2009). Territorial individuals forage on the ground alone or in pair while others form broad feeding groups in areas with high resource density (Sol *et al.* 2005, Monceau *et al.* 2011). Pairs can breed several times per year with a pick of activity from January to April (Wiley 1991, F. Cézilly unpublished data) and defend year-round all-purpose territories against conspecifics (Quinard & Cézilly 2012). The species shows a slight sexual dimorphism, with males being 2-5% larger than females, with a large overlap in size (Dechaume-Moncharmont *et al.* 2011).

136 ***General field work***

137

138 The study was conducted in three different places in Barbados. Territorial individuals were
139 trapped in Sunset Crest area and the Folkestone Park, both located near Holetown
140 (13°10'60N, 59°38'60W). Sunset Crest is a residential area comprising about 300 villas with
141 gardens, several parks and small commercial complexes. Folkestone is made up of a park with
142 playgrounds, a beach, the St James' Church and its cemetery. Individuals feeding in groups
143 were trapped at Roberts Manufacturing Co. Ltd. (13°8'6N, 59°34'48N), a pet and livestock
144 food factory.

145 Since 2007, doves have been caught in the Sunset Crest and Folkestone areas. They
146 have been tagged with a unique combination of colored plastic rings and an aluminium ring
147 from the Museum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), allowing individual
148 recognition from afar. For each capture, different morphological measurements were taken as
149 well as a blood sample (40 µl) by puncturing the brachial vein (Monceau *et al.* 2011). Sex of
150 individuals was identified using molecular markers (see Monceau *et al.* 2011 for details).

151 Data on plumage colour was collected during spring (from 1 March to 9 April) and
152 autumn (from 12 November to 2 December) in 2012 and spring (from 18 February to 19
153 March) in 2013. Data were obtained for a total of 122 individuals, 73 caught at the Sunset
154 Crest area and 49 caught at the Roberts site. Of these, 60 were females and 62 were males.

155

156 ***Microsatellite genotyping and individual heterozygosity***

157

158 We genotyped 122 individuals across 11 polymorphic microsatellite markers developed
159 especially for Zenaida dove by Monceau *et al.* (2009) using the LI-COR Genotyping System
160 (see Monceau *et al.* 2009 for a full description of the genotyping method). Tests for linkage

disequilibrium (LD) and Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) were computed using GENEPOP (v. 4.1.4.; Rousset 2011) and were found to be non significant. We also found no evidence for identity disequilibrium (ID) corresponding to a correlation in heterozygosity and/or homozygosity across loci (Szulkin *et al.* 2010). As an estimate of individual heterozygosity, we computed the MLH coefficient as recommended by Szulkin *et al.* (2010). MLH corresponds to the proportion of heterozygous loci within an individual replacing missing values by the locus population mean. It varies between 0, when all loci are homozygous and 1, when all loci are heterozygous.

Plumage colour measurements

Dorsal plumage is brownish cinnamon while ventral one is light vinaceous to white with black spots on the wings. The outer secondary feathers and the outer tail feathers bear white tips. The sides of the neck are characterized by an iridescent pink/violet patch and two dark violet-blue streaks which appear black from a distance (Fig.1 and 2) (Wiley 1991, Bond 1993).

Feather coloration was assessed in the field employing an Ocean Optics JAZ-EL200 spectrometer. It was supplied with a DT-MINI-2-GS Deuterium Tungsten Halogen lamp and a 400 μm fibre-optic probe both fitted in a self-made black cap that insulated the probe from the surrounding light and kept it at a constant distance (2 mm) and a constant angle (90°) from the plumage surface. Calibration was made before measuring each bird using a Spectralon white standard (WS-1-SL, Labsphere) and a piece of black velvet. To survey the complete spectral range covered by avian vision, reflectance spectra were recorded from 250 nm to 800 nm, with percentage of reflectance at each 0.4 nm interval calculated with respect to white and dark references, as $R(\lambda) = 100 \times [(\text{sample} - \text{white}) / (\text{white} - \text{dark})]$. Data acquired by

the spectrometer were concurrently sent to a computer and monitored with the software Spectrasuite (Ocean Optics, IDIL Fibres Optiques, Lannion, France).

Reflectance was measured for each bird on six body regions, namely the head, back, breast, belly (between the legs), iridescent patch and lower dark streak on both sides of the neck. Reflectance of each body region was recorded three times at the same point, removing the spectrometer probe after each measurement. All measurements were made by the same person (A.Q.).

The crown, mantle, breast and belly showed spectra characterized by a peak in the UV followed by a slow increase in reflectance towards red wavelengths (Fig. 3a, b, c, and d, respectively). Dark streaks in the neck also showed reflectance spectra characterized by a peak in the UV-blue, albeit less important and flatter than for other body regions, but the rest of the spectra was almost flat (Fig. 3e). Finally, iridescent patches on the lower neck typically showed multiple peaked spectra (McGraw 2004), with a first peak in the UV-blue wavelengths, a second peak in the blue-green wavelength and a third peak in the red wavelengths (Fig. 3f).

Upon observation of reflectance spectra for all body regions, and based on previously published methods (Montgomerie 2006), different parameters were chosen to describe reflectance spectra, and calculated using the Color Project 1 software (version 4.3) developed by JMR. For all body regions, brightness, the total intensity of light reflected by feathers, was calculated as the integral of reflectance over [280, 800] nm (e.g. Endler 1990, Andersson *et al.* 1998). For the crown, back, breast and belly, UV chroma was calculated as the relative proportion of the total reflectance in the ultraviolet part of the spectrum ($R_{280-390} / R_{280-800}$) (spectral purity, e.g. Andersson *et al.* 1998). For the crown, back (mantle), breast and lower belly, we additionally calculated hue as an angle value (0°: red – 90°: yellow) that is correlated to the wavelength of maximum slope and the sign of this slope using Endler's

segment classification (Endler 1990). Although this parameter doesn't take the UV part of the spectrum to which birds are sensitive into account, and is adapted to dichromatic vision only, hue was used here in order to compare our data to previously reported variation in colour, as assessed from the human eye, in this species (see Introduction). Finally, ultraviolet, blue-green and red peaks of the iridescent patch were described by their spectral position (spectral position of maximum reflectance e.g. Delhey & Kempenaers 2006) and their chroma (wavelength of maximum reflectance, and relative proportion of reflectance in the ranges [280, 390], [390, 550] and [550, 750] nm, respectively).

Measurement repeatability

For the crown, back (mantle), breast and lower belly, repeatability of measurements calculated as the intra-class correlation coefficient (Lessells & Boag 1987) was always highly significant (all $F_{121,247} > 6.22$ and $P < 0.0001$) with the following values: Brightness (crown: 0.75, back: 0.83, breast: 0.86, vent: 0.71), UV chroma (crown: 0.92, back: 0.90, breast: 0.92, vent: 0.82), hue (crown: 0.87, back: 0.77, breast: 0.76, vent: 0.63).

For the iridescent patch and the dark streaks, repeatability was also highly significant (all $F_{121,247} > 4.74$ and $P < 0.0001$), but quantitatively lower on the left than on the right side (probably due to the difficulty in handling the bird and the measurement probe on the bird's left): Black streaks brightness: right 0.68, left 0.57; iridescent patch: brightness: right 0.79, left 0.71; UV spectral position: right 0.72, left 0.61, UV chroma: right 0.89, left 0.87; blue-green spectral position: right 0.76, left 0.67, blue-green chroma: right 0.94, left 0.92, red spectral position: right 0.67, left 0.55, red chroma: right 0.79, left 0.80. Average values for the three measures (or six, for the right and left iridescent patches and dark streaks) per individual were used in subsequent statistical analyses.

Mean values and correlations among colour parameters

Mean values for hue ranged from $29.6^{\circ} \pm 3.22^{\circ}$ to $49.68^{\circ} \pm 6.47^{\circ}$ corresponding to tints between red (0°) and yellow (90°) with a higher trend in the reddish hues (Table 1). Spectral positions of UV peak of iridescent patch varied between a minimum of 308 nm and a maximum of 342.4 nm with a mean of 322.9 nm, placing this UV peak in the avian visible spectrum. For a detail of other mean and standard deviation values of colour parameters, see Table 1.

Plumage colour variables were subjected to non-parametric correlation matrices based on Spearman's rank method. We performed matrices on four groups of variables: hues, brightnesses and UV chromas for the melanic areas and variables of the iridescent patch apart. For hue, back, head and breast were moderately correlated between themselves (from $R_s = 0.11$, $P = 0.08$ to $R_s = 0.364$, $P < 0.001$). Belly hue was positively correlated to breast hue ($R_s = 0.27$, $P = 0.002$) but not to head or back hue ($P > 0.05$). All brightness values as well as UV chroma values were significantly and positively correlated between themselves ($0.33 < R_s < 0.80$, $P < 0.001$). For the iridescent patch, most parameters were correlated ($-0.83 < R_s < 0.85$, $0.001 < P < 0.79$). For a detail of matrices, see annex 1.

Statistical analyses

Analyses were carried out using the R software (v. 2.101; R Core Team 2011). Correlation analyses used Pearson product-moment correlation or Spearman rank-order correlation. Influence of body condition on feather coloration was tested by computing the scaled mass index (SM) proposed by Peig & Green (2009), using the tarsus length as a linear body measurement of individuals. Each group of correlated colour variables were tested for

differences related to sex, site, heterozygosity level, wing chord and body condition, as well as their interactions, performing MANOVAs followed by the corresponding ANOVAs. Because Bonferroni correction is a highly conservative method of significance level adjustment (Narum 2006), we used the modified false discovery rate proposed by Benjamini and Yekutieli (2001) when conducting MANOVAs and ANOVAs.

Results

An exploratory analysis using ANOVAs combined with Tukey multiple comparisons revealed that most mean values of colour parameters were different between our three ringing sessions (Table 2). Data of spring 2012 session mainly diverged from those of autumn 2012 and spring 2013 sessions. Number of individuals caught in Sunset Crest area and at the Roberts site did not differ between sessions ($\chi^2 = 0.19$, $df = 2$, $P = 0.91$) nor did the number of captured females and males ($\chi^2 = 3.56$, $df = 2$, $P = 0.17$). Before further analysis, colour variables were centered and scaled across the ringing sessions.

An overall slight sexual dichromatism was found for hue, with crown and breast being more reddish in males than in females (Table 3, Fig. 4). There were also significant overall effects of site and of the interaction between sex and wing chord on hue. Individuals feeding in group at Roberts were more reddish on the back and barely on the head, and tended to be less reddish on the breast (Table 3) than territorial individuals from Sunset crest. In addition, territorial individuals tended to be brighter (Table 4) and relatively brighter in the UV part of the spectra (UV chroma, Table 5) for melanic areas of the body. This was true for the crown, breast and belly (for crown, breast and belly brightnesses and for dark streak, Table 4, Fig.5; for breast, belly and crown UV chromas, Table 5). Females with longer wing chord were significantly more reddish on the head (linear regression: slope estimate = -0.10, $\pm$ s.e. = 0.02,

$t = -5.13, P < 0.001$) and the breast (slope estimate = $-0.05, \pm \text{s.e.} = 0.02, t = -2.44, P = 0.01$) whereas no significant relationship between hue and wing chord was found in males for the head (slope estimate = $-0.01, \pm \text{s.e.} = 0.01, t = -0.88, P = 0.38$) nor for the breast (slope estimate = $-0.01, \pm \text{s.e.} = 0.02, t = -0.48, P = 0.62$).

Both wing chord and the interaction between site and body condition (Table 6) had a significant overall effect on the colour parameters of iridescent patches. Larger individuals were brighter and tended to have greater UV and blue chromas, whereas they tended to have a shorter red chroma (Table 6), i.e. they were relatively brighter in the UV and blue parts of the spectrum than in the red. In Roberts, individuals with a better body condition had a less bright iridescent patch (slope estimate = $-0.01, \pm \text{s.e.} = 0.007, t = -2.72, P = 0.009$). In contrast, territorial individuals in Sunset Crest tended to have a brighter iridescent patch as their body condition increased (slope estimate = $0.01, \pm \text{s.e.} = 0.007, t = 2.23, P = 0.02$). Finally, individual heterozygosity was never a statistically significant predictor of colour in any Manova ($\lambda_{\text{Wilks}} = 0.99, F_{4, 112} = 0.26, P = 0.90$ for hue; $\lambda_{\text{Wilks}} = 0.96, F_{5, 113} = 0.75, P = 0.58$ for brightness; $\lambda_{\text{Wilks}} = 0.98, F_{4, 114} = 0.38, P = 0.82$ for UV chroma; $\lambda_{\text{Wilks}} = 0.94, F_{7, 108} = 0.88, P = 0.52$ for iridescent patch).

Discussion

We mainly evidenced a slight sexual dichromatism in melanic areas but not in iridescent patches, and the influence of various factors on colour parameters of plumage in Zenaida dove, suggesting that they may function as indicators of individual quality in both males and females.

Our preliminary analyses highlighted an unforeseen session effect with data of spring 2012 principally differing from those of autumn 2012 and spring 2013. After checking for

potential sampling bias, arising from differences in sample sizes among sexes or sampling sites, and a potential impact of material wear (i.e. spectrometer), most plausible cause we can suggest is an effect of particular environmental factors. Previous studies focusing on seasonal changes in plumage coloration showed variations in UV saturation (Kniprath 1967, Delhey *et al.* 2010) and chroma (Örnborg *et al.* 2002, Delhey *et al.* 2006, Delhey *et al.* 2010). Feather structure and composition and, thus, colour parameters, can be affected by external factors such as abrasion, bacterial degradation or dirt (e.g. Pérez-Rodríguez *et al.* 2011, Shawkey *et al.* 2007). In the closely-related mourning dove (*Zenaida macroura*) successive treatments of hydration and dehydration applied on melanic and iridescent feathers led to an increase of brightness and chroma in iridescent feathers, but had no effect in melanic ones (Shawkey *et al.* 2011). Weather in Barbados is characterized throughout the year by a dry season lasting from November to May and a wet season lasting from June to October with hot temperatures ranging from 25°C to 35°C. In the *Zenaida* dove, molt probably occurs mainly after spring as breeding activity peaks from January to April (Wiley 1991, unpublished data). While in 2012 rainfall and temperatures did not differ from means recorded during the previous decades (CIMH 2013), 2011 got the wettest season ever recorded since 1942 and particularly high temperatures (CIMH 2012). These particular weather conditions during and just after molt in 2011 might have affected plumage characteristics and might explain the differences detected in plumage colour between birds captured in spring 2012 and those captured in autumn 2012 and spring 2013.

Spectrometry revealed a global slight sexual dichromatism for hue in melanin-colored body regions. Confirming descriptions given in field guides and in the literature (Wiley 1991, del Hoyo *et al.* 1997, Gibbs *et al.* 2001, Sol *et al.* 2005), males appeared to be more reddish on average than females. However, we observed a huge overlap between males and females, such that sexing by sight (see Wiley 1991, Sol *et al.* 2005) would not constitute a reliable

method. More to the point, erroneous sex assignment may be a large problem when divergences in behaviour between males and females are explored as it can lead to invalid interpretation. For instance, Monceau *et al.* (2011) returned to the previously cited study by Sol *et al.* (2005) about resource polymorphism going to the same capture sites but using molecular sexing. As the two papers produced different sex-ratios, one of the plausible explanations advanced by Monceau *et al.* (2011) was the change of sexing method.

Our results also contradict the claim made by some authors (Wiley 1991, del Hoyo *et al.* 1997), that females exhibit no or much reduced iridescent patches. Indeed, we have shown that, at least in Barbados, saturation, hue and brightness of iridescent patches do not differ significantly different between sexes. Although we did not measure the actual size of iridescent patches, they did not appear to differ between males and females when observing marked individuals of known sex in the field. The absence of difference between sexes for ornaments such as iridescent colorations is open to alternative explanations. On the one hand, insularity might be associated with singular ecological conditions that tend to reduce sexual dichromatism compared to mainland species belonging to similar taxa (Figuerola & Green 2000, Roulin & Salamin 2010). In particular, decline in sexual dichromatism commonly occurs through the loss of bright male plumage to acquire dull female coloration (Peterson 1996, Figuerola & Green 2000, Roulin & Salamin 2010). On the other hand, female ornamentation in Zenaida doves may have evolved to become similar to that of males. The mutual selection hypothesis suggests that ornamentation in monogamous species is the result of selection for its expression in both sexes (Johnstone *et al.* 1996, Johnstone 1997) through three possible processes: (i) mate choice and mate competition, (ii) competition for other resources than mates and (iii) sexual selection for sexual mimicry. In particular, Burley (1986) has predicted that mutual sexual selection should appear in monogamous species with biparental care. Accordingly, Zenaida doves are engaged in long-term monogamy and show

shared territorial defense (Quinard & Cézilly 2012), joint anti-predatory vigilance (Cézilly & Keddar 2012) and bi-parental care (unpublished data, Wiley 1991).

Our findings about the relationships between certain individual characteristics and colour parameters support the hypothesis of a use of coloration as an honest signal of quality in the Zenaida dove. We detected an overall colour difference between territorial individuals living in Holetown, and non-territorial individuals feeding in flocks at Roberts. Territorial birds appeared to be less reddish above the body but more reddish on the breast. They were also globally brighter with the breast being relatively brighter in the ultraviolet. Third, their iridescent patches displayed brighter colour with a higher intensity in blue chroma and a weaker intensity in red chroma. Roberts is an animal food factory where birds are exposed to an amount of dust. According to the literature, soil causes principally a decrease in plumage UV chroma and brightness, whereas it has only weak or no effect on hue (Zampiga *et al.* 2004, Surmacki *et al.* 2007, Doucet & Hill 2009, Pérez-Rodriguez *et al.* 2011). In the present study, UV chroma was not altered in most body regions while overall hue was. Therefore differences between territorial and non-territorial individuals cannot be explained by variation to exposition to dirt. Monceau *et al.* (2011) found that territorial doves from Holetown were significantly larger and had longer wing chords than non-territorial doves from Roberts and another site where doves feed in flocks. Wing chord might then be a reliable signal of individual quality. Based on this assumption, individuals from Roberts would be of poor quality and plumage coloration could be an additional honest signal reflecting it in sexual selection. This is supported by the fact that territorial individuals are more reddish and relatively brighter in the UV on the breast. Males typically produce calling by blowing their breast during self-assertive or sexual display (Wiley 1991). Breast coloration could therefore function as sexual or rank status signaling. Vocalizations are exclusively performed by males (Wiley 1991) which could leave open the issue concerning females. Nevertheless, we found

that males had more reddish breasts than females and that territorial individuals were brighter, with relatively higher blue and smaller red peaks for iridescent patches, indicating that iridescent patches could also have a signaling function. This last supposition is reinforced by the positive relationships of both body condition and wing chord with iridescent colour we evidenced. In both sexes, large wings were linked to brighter iridescent patch with relatively greater UV and blue peaks and smaller red peak. In the same way, territorial individuals showed a brighter patch when they were in better condition. Our results are consistent with a number of studies which demonstrated that iridescent coloration covaries with individual condition and size in birds (i.e. Doucet 2002, Møller & Petrie 2002, Doucet & Montgomerie 2003, Costa & Macedo 2005, Legagneux *et al.* 2010, Meadows *et al.* 2012). Apart from the important role in mate choice that iridescence may play in Zenaida doves, it could furthermore mediate agonistic intrasexual encounters during territorial defense (Doucet & Meadows 2009). Indeed, each intrusion leads to aggressive behaviours from resident (Quinard & Cézilly 2012). Most of aggressive encounters are yet limited to charges and chases on the ground or in the air, escalated fighting with wing display and wing slap remaining scarce (Quinard & Cézilly 2012). As wing length was positively correlated to several iridescent parameters, these ones could serve as a first indicator of fighting ability. By the same token, males with larger wings tended to be more reddish on head and breast but not females. As males bear most of territorial defense (Quinard & Cézilly 2012), it should be crucial for them to signal their fighting superiority to avoid useless waste of energy.

Although genetic theories of sexual selection predict that most ornamental secondary sexual traits provide reliable indication of the genetic quality of their bearers (Brown 1997, Fromhage *et al.* 2009), we found no evidence for a relationship between plumage coloration and heterozygosity in the Zenaida dove. Few studies have investigated the existence of a direct relationship between plumage coloration and heterozygosity. Bolund *et al.* (2010),

however, found that inbred zebra finches, *Taeniopygia guttata*, were less coloured than outbred ones. One possibility is that our estimate of heterozygosity, based on 11 microsatellite loci, did not reflect adequately the overall level of heterozygosity (see however Fortsmeier *et al.* 2012). Alternatively, the level of inbreeding might be low in our study population as suggested by a previous study on heterozygosity-fitness correlations using the same loci (Monceau *et al.* 2013). Another possibility is that sexually selected ornaments are condition-dependent and are more informative of the phenotypic quality of individuals than of their genetic one (Bonduriansky 2007).

To summarize, our study indicates that although plumage coloration in the Zenaida dove is sexually dichromatic in melanic areas, this difference is quite moderate and goes with a large overlap in coloration between males and females. In contrast, males and females show similar iridescent patches. Several colour parameters covaried with individual condition, size and foraging tactics, suggesting that they may play a role in sexual or/and rank status signaling. However, further research remains necessary to confirm the role of plumage coloration in mate choice, for instance, by comparing paired and unpaired territorial individuals and investigating mating patterns among natural pairs in the field, and by manipulating coloration in controlled lab experiment of mate choice. Last but not least, our results clear the way for investigations about sex role convergence in plumage signals often found in tropical species (Stutchbury & Morton 2001).

Acknowledgements

This work was funded by the Institut Universitaire de France and The ANR (Programme Monogamix). The authors declare no conflict of interest. Field work and bird capture, blood sample, and ringing were done under authorization of the National Heritage Department (division of the Ministry of Environment and Drainage of Barbados). All protocols for

436 capturing and handling birds conform to legal and ethical requirements in Barbados.. The
437 authors are particularly grateful to Mr. Steve Devonish, Director of Natural Heritage and Kim
438 Downes Agard for granting us the permission to capture and ring Zenaida doves. and to
439 Cyril Bhola for hospitality.

440

441

442

443

444

445

446

447

448

449

450

451

452

453

454

455

456

457

458

459

460

References

- Amundsen, T.** 2000. Why are female birds ornamented? *Trends Ecol. Evol.* **15**: 149-155.
- Andersson, M. B.** 1994. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Andersson, S. & Amundsen, T.** 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **264**: 1587-1591.
- Andersson, S., Ornborg, J. & Andersson, M.** 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **265**: 445-450.
- Aparicio, J. M., Cordero, P. J. & Veiga, J. P.** 2001. A test of the hypothesis of mate choice based on heterozygosity in the spotless starling. *Anim. Behav.* **62**: 1001-1006.
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E.** 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **34**: 27-49.
- Balenger, S., Johnson, L. & Masters, B.** 2009. Sexual selection in a socially monogamous bird: male color predicts paternity success in the mountain bluebird, *Sialia currucoides*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63**: 403-411.
- Ballentine, B. & Hill, G. E.** 2003. Female mate choice in relation to structural plumage coloration in Blue Grosbeaks. *Condor* **105**: 593-598.
- Benjamini, Y. & Yekutieli, D.** 2001. The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *Ann. Stat.* **29**: 1165-1188.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. & Lunau, K.** 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **94**: 8618-8621.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. & Maier, E. J.** 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* **380**: 433-435.
- Blough, D. S.** 1957. Spectral sensitivity in the pigeon. *J. Opt. Soc. Am.* **47**: 827-833.

- 486 **Bolund, E., Schielzeth, H. & Forstmeier, W.** 2010. No heightened condition dependence of
487 zebra finch ornaments - a quantitative genetic approach. *J. Evolution. Biol.* **23** : 586-
488 597.
- 489 **Bond, J.** 1993. *A field guide to the birds of the West Indies*. Boston: Houghton Mifflin
490 Harcourt.
- 491 **Bonduriansky, R.** 2007. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *Am. Nat.*
492 **169**: 9-19.
- 493 **Brawner, W. R., Hill, G. E. & Sundermann, C. A.** 2000. Effects of coccidial and
494 mycoplasmal infections on carotenoid-based plumage pigmentation in male House
495 Finches. *Auk* **117**: 952-963.
- 496 **Brown, J. L.** 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav. Ecol.* **8**: 60-65.
- 497 **Burley, N.** 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *Am. Nat.*
498 **127**: 415-445.
- 499 **Cézilly, F. & Keddar, I.** 2012. Vigilance and food intake rate in paired and solitary Zenaida
500 Doves Zenaida aurita. *Ibis* **154**: 161-166.
- 501 **Chen, D. M., Collins, J. S. & Goldsmith, T. H.** 1984. The ultraviolet receptor of bird retinas
502 *Science* **225**: 337-340.
- 503 **CIMH** 2012. Summary of Caribbean weather and climate for the year 2011. *CAMI Monthly*
504 *Bulletin* 5.
- 505 **CIMH** 2013. Summary of Caribbean weather and climate for the year 2012. *CAMI Monthly*
506 *Bulletin* 16.
- 507 **Costa, F. J. V. & Macedo, R. H.** 2005. Coccidian oocyst parasitism in the blue-black
508 grassquit: influence on secondary sex ornaments and body condition. *Anim. Behav.*
509 **70**: 1401-1409.

- 510 **Dechaume-Moncharmont, F. X., Monceau, K. & Cézilly, F.** 2011. Sexing birds using
511 discriminant function analysis: a critical appraisal. *Auk* **128**: 78-86.
- 512 **del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J.** 1997. *Handbook of the Birds of the World. Volume 4:*
513 *Sandgrouse to Cuckoos*. Barcelone: Lynx Edicions.
- 514 **Delhey, K., Burger, C., Fiedler, W. & Peters, A.** 2010. Seasonal Changes in Colour: A
515 Comparison of Structural, Melanin- and Carotenoid-Based Plumage Colours. *PLoS*
516 *One* **5**.
- 517 **Delhey, K., Johnsen, A., Peters, A., Andersson, S. & Kempenaers, B.** 2003. Paternity
518 analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit
519 (*Parus caeruleus*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**: 2057-2063.
- 520 **Delhey, K. & Kempenaers, B.** 2006. Age differences in blue tit *Parus caeruleus* plumage
521 colour: within-individual changes or colour-biased survival? *J. Avian Biol.* **37**: 339-
522 348.
- 523 **Delhey, K., Peters, A., Johnsen, A. & Kempenaers, B.** 2006. Seasonal changes in blue tit
524 crown color: do they signal individual quality? *Behav. Ecol.* **17**: 790-798.
- 525 **Doucet, S. M.** 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the
526 Blue-Black Grassquit. *Condor* **104**: 30-38.
- 527 **Doucet, S. M. & Hill, G. E.** 2009. Do museum specimens accurately represent wild birds? A
528 case study of carotenoid, melanin, and structural colours in long-tailed manakins
529 *Chiroxiphia linearis*. *J. Avian Biol.* **40**: 146-156.
- 530 **Doucet, S. M. & Meadows, M. G.** 2009. Iridescence: a functional perspective. *J. R. Soc.*
531 *Interface* **6**: S115-S132.
- 532 **Doucet, S. M. & Montgomerie, R.** 2003. Structural plumage colour and parasites in satin
533 bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *J. Avian*
534 *Biol.* **34**: 237-242.

- 535 **Dunn, P. O., Garvin, J. C., Whittingham, L. A., Freeman-Gallant, C. R. & Hasselquist,**
 536 **D.** 2010. Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male
 537 quality in two populations of the common yellowthroat. *Funct Ecol* **24**: 149-158.
- 538 **Eaton, M. D.** 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism
 539 among sexually "monochromatic" birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **102**: 10942-
 540 10946.
- 541 **Eaton, M. D. & Lanyon, S. M.** 2003. The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance.
 542 *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**: 1721-1726.
- 543 **Endler, J. A.** 1990. On the measurement and classification of color in studies of animal color
 544 patterns. *Biol. J. Linn. Soc.* **41**: 315-352.
- 545 **Figuerola, J., Domenech, J. & Senar, J. C.** 2003. Plumage colour is related to ectosymbiont
 546 load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Anim. Behav.*
 547 **65**: 551-557.
- 548 **Figuerola, J. & Green, A. J.** 2000. The evolution of sexual dimorphism in relation to mating
 549 patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriformes. *Funct Ecol* **14**:
 550 701-710.
- 551 **Forstmeier, W., Schielzeth, H., Mueller, J. C., Ellegren, H. & Kempenaers, B.** 2012.
 552 Heterozygosity-fitness correlations in zebra finches: microsatellite markers can be
 553 better than their reputation. *Mol. Ecol.* **21**: 3237-3249.
- 554 **Fromhage, L., Kokko, H. & Reid, J. M.** 2009. Evolution of mate choice for genome-wide
 555 heterozygosity. *Evolution* **63**: 684-694.
- 556 **Garcia-Navas, V., Ortego, J. & Sanz, J. J.** 2009. Heterozygosity-based assortative mating
 557 in blue tits (*Cyanistes caeruleus*): implications for the evolution of mate choice. *Proc.*
 558 *R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **276**: 2931-2940.

- 559 **Germain, R. R., Reudink, M. W., Marra, P. P. & Ratcliffe, L. M.** 2010. Carotenoid-based
560 male plumage predicts parental investment in the american redstart. *Wilson J.*
561 *Ornithol.* **122**: 318-325.
- 562 **Gibbs, D., Barnes, E. & Cox, J.** 2001 *Pigeons and Doves: A Guide to the Pigeons and*
563 *Doves of the World.* New Haven, Connecticut, USA: Yale University Press.
- 564 **Hart, N. S.** 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. *Prog. Retin. Eye Res.* **20**: 675-
565 703.
- 566 **Hausmann, F., Arnold, K. E., Marshall, N. J. & Owens, I. P. F.** 2003. Ultraviolet signals
567 in birds are special. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**: 61-67.
- 568 **Hill, G. E.** 1999. Mate choice, male quality, and carotenoid-based plumage coloration. . In
569 *Proceedings of the 22nd international ornithological congress.* eds. N. J. Adams & R.
570 H. Slotow). Johannesburg: BirdLife South Africa.
- 571 **Hill, G. E., Montgomerie, R., Roeder, C. & Boag, P.** 1994. Sexual selection and cuckoldry
572 in a monogamous songbird - implications for sexual selection theory. *Behav. Ecol.*
573 *Sociobiol.* **35**: 193-199.
- 574 **Hunt, S., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. & Griffiths, R.** 1998. Blue tits are ultraviolet tits.
575 *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **265**: 451-455.
- 576 **Irwin, R. E.** 1994. The evolution of plumage dichromatism in the new-world blackbirds -
577 social selection on female brightness. *Am. Nat.* **144**: 890-907.
- 578 **Johnstone, R. A.** 1997. The tactics of mutual mate choice and competitive search. *Behav.*
579 *Ecol. Sociobiol.* **40**: 51-59.
- 580 **Johnstone, R. A., Reynolds, J. D. & Deutsch, J. C.** 1996. Mutual mate choice and sex
581 differences in choosiness. *Evolution* **50**: 1382-1391.
- 582 **Kawamura, S., Blow, N. S. & Yokoyama, S.** 1999. Genetic analyses of visual pigments of
583 the pigeon (*Columba livia*). *Genetics* **153**: 1839-1850.

- 584 **Keyser, A. J. & Hill, G. E.** 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal
585 of quality in male blue grosbeaks. *Behav. Ecol.* **11**: 202-209.
- 586 **Kniprath, E.** 1967. Untersuchungen zur Variation der Rückenfärbung der beiden Meisen
587 *Parus montanus* und *Parus palustris*. *J. Ornithol.* **108**: 1-46.
- 588 **Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F. J. L. & Komdeur, J.** 2007. The evolution of mutual
589 ornamentation. *Anim. Behav.* **74**: 657-677.
- 590 **Kreithen, M. L. & Eisner, T.** 1978. Ultraviolet light detection by the homing pigeon. *Nature*
591 **272**: 347-348.
- 592 **Legagneux, P., Thery, M., Guillemain, M., Gomez, D. & Bretagnolle, V.** 2010. Condition
593 dependence of iridescent wing flash-marks in two species of dabbling ducks. *Behav.*
594 *Process.* **83**: 324-330.
- 595 **Lessells, C. M. & Boag, P. T.** 1987. Unrepeatable repeatabilities : a common mistake *Auk*
596 **104**: 116-121.
- 597 **Mahler, B. A. & Kempnaers, B.** 2002. Objective assessment of sexual plumage
598 dichromatism in the Picui Dove. *Condor* **104**: 248-254.
- 599 **Mays, H. L., McGraw, K. J., Ritchison, G., Cooper, S., Rush, V. & Parker, R. S.** 2004.
600 Sexual dichromatism in the yellow-breasted chat *Icteria virens*: spectrophotometric
601 analysis and biochemical basis. *J. Avian Biol.* **35**: 125-134.
- 602 **McGraw, K. J.** 2004. Multiple UV reflectance peaks in the iridescent neck feathers of
603 pigeons. *Naturwissenschaften* **91**: 125-129.
- 604 **Meadows, M. G., Roudybush, T. E. & McGraw, K. J.** 2012. Dietary protein level affects
605 iridescent coloration in Anna's hummingbirds, *Calypte anna*. *J. Exp. Biol.* **215**: 2742-
606 2750.

- 607 **Mennill, D. J., Doucet, S. M., Montgomerie, R. & Ratcliffe, L. M.** 2003. Achromatic color
608 variation in black-capped chickadees, *Poecile atricapilla*: black and white signals of
609 sex and rank. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **53**: 350-357.
- 610 **Moller, A. P. & Petrie, M.** 2002. Condition dependence, multiple sexual signals, and
611 immunocompetence in peacocks. *Behav. Ecol.* **13**: 248-253.
- 612 **Monceau, K.** 2009. Biologie des populations de tourterelles à queue carrée sur l'île de la
613 Barbade: Apports de l'outil moléculaire. Dijon: Université de Bourgogne.
- 614 **Monceau, K., Gaillard, M., Harrang, E., Santiago-Alarcon, D., Parker, P. G., Cezilly, F.**
615 **& Wattier, R. A.** 2009. Twenty-three polymorphic microsatellite markers for the
616 Caribbean endemic Zenaida dove, *Zenaida aurita*, and its conservation in related
617 *Zenaida* species. *Conserv. Genet.* **10**: 1577-1581.
- 618 **Monceau, K., Wattier, R., Dechaume-Moncharmont, F. X., Dubreuil, C. & Cezilly, F.**
619 2013. Heterozygosity-Fitness Correlations in Adult and Juvenile Zenaida Dove,
620 *Zenaida aurita*. *J. Hered.* **104**: 47-56.
- 621 **Monceau, K., Wattier, R., Dechaume-Moncharmont, F. X., Motreuil, S. & Cezilly, F.**
622 2011. Territoriality versus flocking in the Zenaida dove (*Zenaida aurita*): resource
623 polymorphism revisited using morphological and genetic analyses. *Auk* **128**: 15-25.
- 624 **Montgomerie, R.** 2006. Quantifying colors. . In *Bird coloration. I. Mechanisms and*
625 *Measurement*. eds. G. E. Hill & K. J. McGraw. Cambridge, Massachussets: Harvard
626 University Press.
- 627 **Mullen, P. & Pohland, G.** 2008. Studies on UV reflection in feathers of some 1000 bird
628 species: are UV peaks in feathers correlated with violet-sensitive and ultraviolet-
629 sensitive cones? *Ibis* **150**: 59-68.
- 630 **Narum, S. R.** 2006. Beyond Bonferroni: Less conservative analyses for conservation
631 genetics. *Conserv. Genet.* **7**: 783-787.

- 632 **Olson, V. A. & Owens, I. P. F.** 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or
633 required? *Trends Ecol. Evol.***13**: 510-514.
- 634 **Omland, K. E. & Lanyon, S. M.** 2000. Reconstructing plumage evolution in orioles
635 (Icterus): Repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* **54**: 2119-2133.
- 636 **Ornborg, J., Andersson, S., Griffith, S. C. & Sheldon, B. C.** 2002. Seasonal changes in a
637 ultraviolet structural colour signal in blue tits, *Parus caeruleus*. *Biol. J. Linn. Soc.***76**:
638 237-245.
- 639 **Pearn, S. M., Bennett, A. T. D. & Cuthill, I. C.** 2001. Ultraviolet vision, fluorescence and
640 mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proc. R. Soc. Lond. B*
641 *Biol. Sci.***268**: 2273-2279.
- 642 **Peig, J. & Green, A. J.** 2009. New perspectives for estimating body condition from
643 mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* **118**: 1883-
644 1891.
- 645 **Pérez-Rodríguez, L., Mougeot, F. & Bortolotti, G. R.** 2011. The effects of preen oils and
646 soiling on the UV-visible reflectance of carotenoid-pigmented feathers. *Behav. Ecol.*
647 *Sociobiol.* **65**: 1425-1435.
- 648 **Peterson, A. T.** 1996. Geographic variation in sexual dichromatism in birds.
649 *Bull.Br.Orn.Club.* **116**.
- 650 **Power, D. & Savalli, U.** 1995. The Evolution of Bird Coloration and Plumage Elaboration. In
651 *Curr. Ornithol.* **Vol. 12**, pp. 141-190. Springer US.
- 652 **Price, T. D.** 1984. Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a
653 population of darwin finches. *Evolution* **38**: 327-341.
- 654 **Quinard, A. & Cézilly, F.** 2012. Sex roles during conspecific territorial defence in the
655 Zenaida dove, *Zenaida aurita*. *Anim. Behav.* **83**: 47-54.

- 656 **Quinard, A. & Cézilly, F.** In revision. Female, but not male, multilocus heterozygosity
 657 influences pairing status and mate quality in a tropical monogamous bird species.
- 658 **Rohwer, S.** 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *Amer.*
 659 *Zool.* **22**: 531-546.
- 660 **Roulin, A. & Salamin, N.** 2010. Insularity and the evolution of melanism, sexual
 661 dichromatism and body size in the worldwide-distributed barn owl. *J. Evol. Biol.* **23**:
 662 925-934.
- 663 **Rousset, F.** 2011. Genepop 4.1 for Windows/Linux/Mac OS X
- 664 **Shawkey, M. D., D'Alba, L., Wozny, J., Eliason, C., Koop, J. A. H. & Jia, L.** 2011.
 665 Structural color change following hydration and dehydration of iridescent mourning
 666 dove (*Zenaida macroura*) feathers. *Zoology* **114**: 59-68.
- 667 **Shawkey, M. D., Pillai, S. R., Hill, G. E., Siefferman, L. M. & Roberts, S. R.** 2007.
 668 Bacteria as an agent for change in structural plumage color: Correlational and
 669 experimental evidence. *Am. Nat.* **169**: S112-S121.
- 670 **Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E. & Viitala, J.** 2002. Ultraviolet reflection and female
 671 mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* **63**: 97-102.
- 672 **Sol, D., Elie, M., Marcoux, M., Chrostovsky, E., Porcher, C. & Lefebvre, L.** 2005.
 673 Ecological mechanisms of a resource polymorphism in Zenaida Doves of Barbados.
 674 *Ecology* **86**: 2397-2407.
- 675 **Stutchbury, B. J. M. & Morton, E. S.** 2001 *Behavioral ecology of tropical birds*. London:
 676 Academic Press.
- 677 **Surmacki, A. & Nowakowski, J. K.** 2007. Soil and preen waxes influence the expression of
 678 carotenoid-based plumage coloration. *Naturwissenschaften* **94**: 829-835.
- 679 **Szulkin, M., Bierne, N. & David, P.** 2010. Heterozygosity-fitness correlations: a time for
 680 reappraisal. *Evolution* **64**: 1202-1217.

- Vorobyev, M.** 2003. Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**: 1255-1261.
- Wiley, J. W.** 1991. Ecology and behavior of the Zenaida dove. *Ornitol. Neotrop.* **2**: 49-75.
- Wolfenbarger, L. L.** 1999. Female mate choice in Northern Cardinals: Is there a preference for redder males? *Wilson Bull.* **111**: 76-83.
- Zampiga, E., Hoi, H. & Pilastro, A.** 2004. Preening, plumage reflectance and female choice in budgerigars. *Ethol. Ecol. Evol.* **16**: 339-349.

Captions for figures

Figure 2. Adult Zenaida dove in Sunset Crest, Holetown, Barbados

Figure 2. Adult Zenaida dove, focus on the head, iridescent patch and lower dark streak

Figure 3. Examples of reflectance spectra of Zenaida dove for (a) crown, (b), mantle, (c) breast, (d) belly, (e) dark streaks and (f) iridescent patches. In order to illustrate variation in brightness observed among individuals, spectra of the brightest individual (in black) and that of the least bright individual (in grey) are presented..

Figure 4. Histograms of hue distribution for (a) crown, (b) mantle, (c) breast and (d) belly with data separated between sexes: females are in light grey and males in dark grey. Dot-dashed lines represent mean of each category. Stars signal significant differences between means.

Figure 5. Histograms of brightness distribution for (a) crown, (b) back, (c) breast and (d) belly with data separated between sites: individuals from Sunset Crest are in light grey and individuals from Roberts are in dark grey. The dot-dashed lines represent mean of each category. Stars signal significant differences between means.

Captions for tables

Table 1. Mean and standard deviation (s.d.) value for each colour parameters, I.p. means “Iridescent patch”

Table 2. Effect of ringing sessions on colour parameters of Zenaida doves: results of ANOVAs and corresponding Tukey’s post hoc tests. *P*-values in bold are significant at $P < 0.0111$ after a BY-FDR correction.

Table 3. Effects of sex, site, wing chord and the interaction between sex and wing chord on hue parameters in Zenaida dove. MANOVA Wilks’ lambda and exact *F* statistics for the hypothesis of no overall effects on hue, and corresponding univariate tests for each body region. *P*-values in bold are significant at $P < 0.0132$ after a BY-FDR correction.

Table 4. Effect of sex and site on brightness parameters in Zenaida dove. MANOVA Wilks’ lambda and exact *F* statistics for the hypothesis of no overall effects on brightness, and corresponding univariate tests for each body region. *P*-values in bold are significant at $p < 0.0132$ after a BY-FDR correction.

Table 5. Effect of site on UV chroma parameters in Zenaida dove. MANOVA Wilks’ lambda and exact *F* statistics for the hypothesis of no overall effects on UV chroma, and corresponding univariate tests for each body region. *P*-values in bold are significant at $P < 0.0132$ after a BY-FDR correction.

Table 6. Effect of site, body condition, wing chord and the interaction between site and body condition on parameters of iridescent patch in Zenaida dove. MANOVA Wilks’ lambda and exact *F* statistics for the hypothesis of no overall effects on the colour of the iridescent patch, and corresponding univariate tests for each colour parameter. *P*-values in bold are significant at $P < 0.0132$ after a BY-FDR correction.

Captions for annexes

Annexe 1. Matrices of Spearman' rank correlation among colour parameters in Zenaida doves. Upper diagonal part contains correlation coefficient estimates and lower diagonal part contains corresponding *P*-values. The *P*-values in bold are significant at $P < 0.05$.

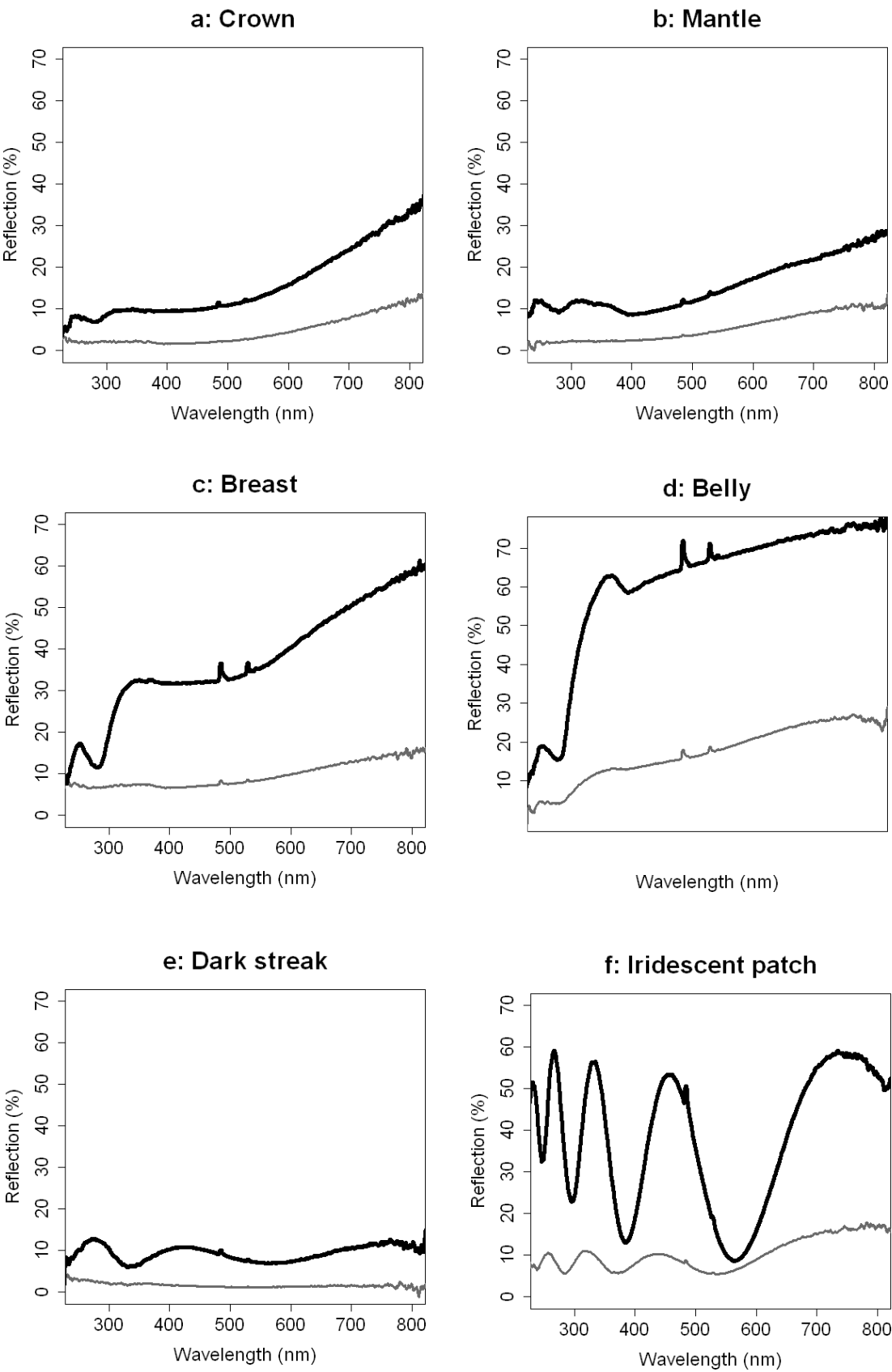
Quinard et al. Figure 1



Quinard et al. Figure 2

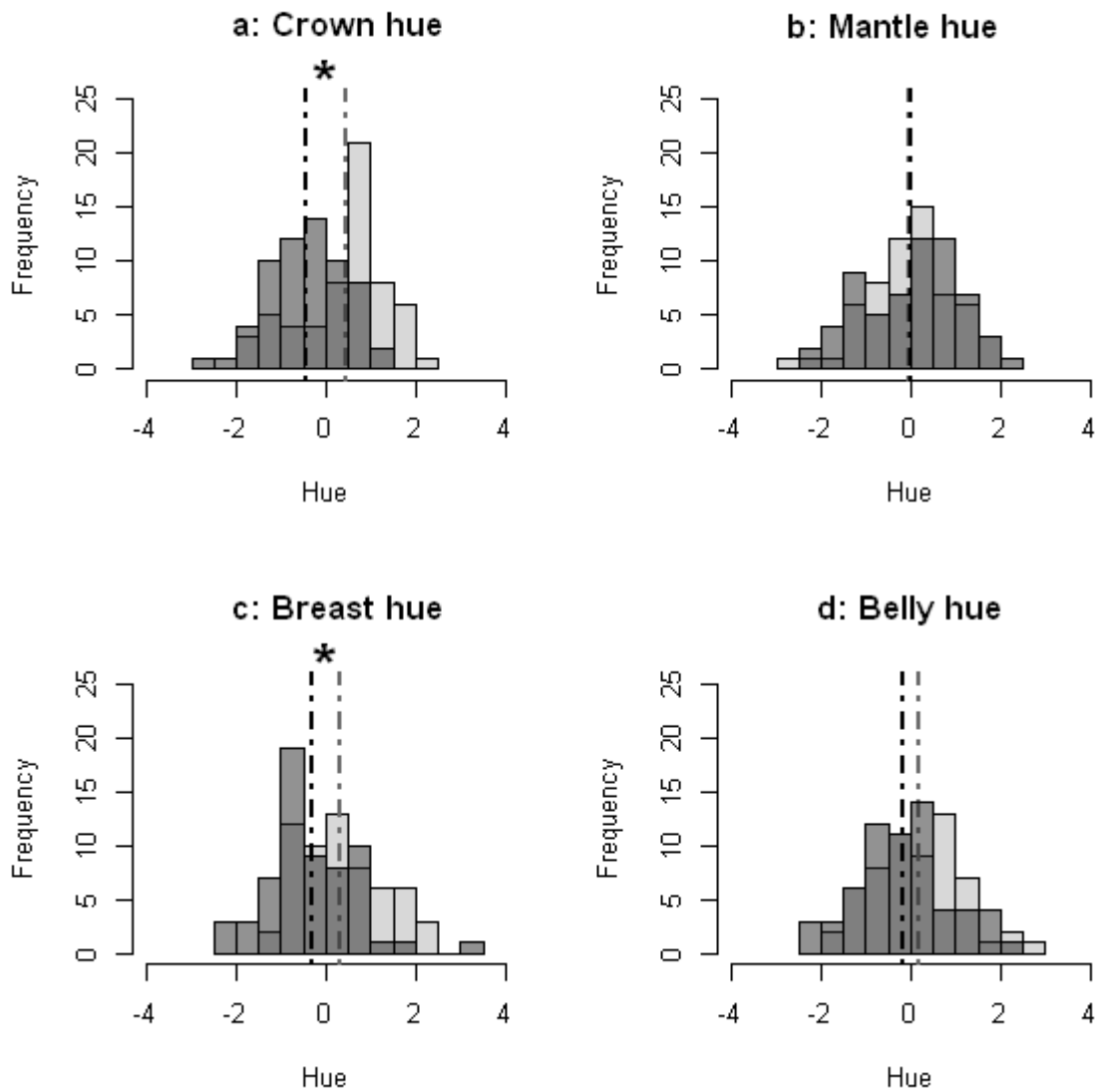


871 Quinard et al. Figure 3

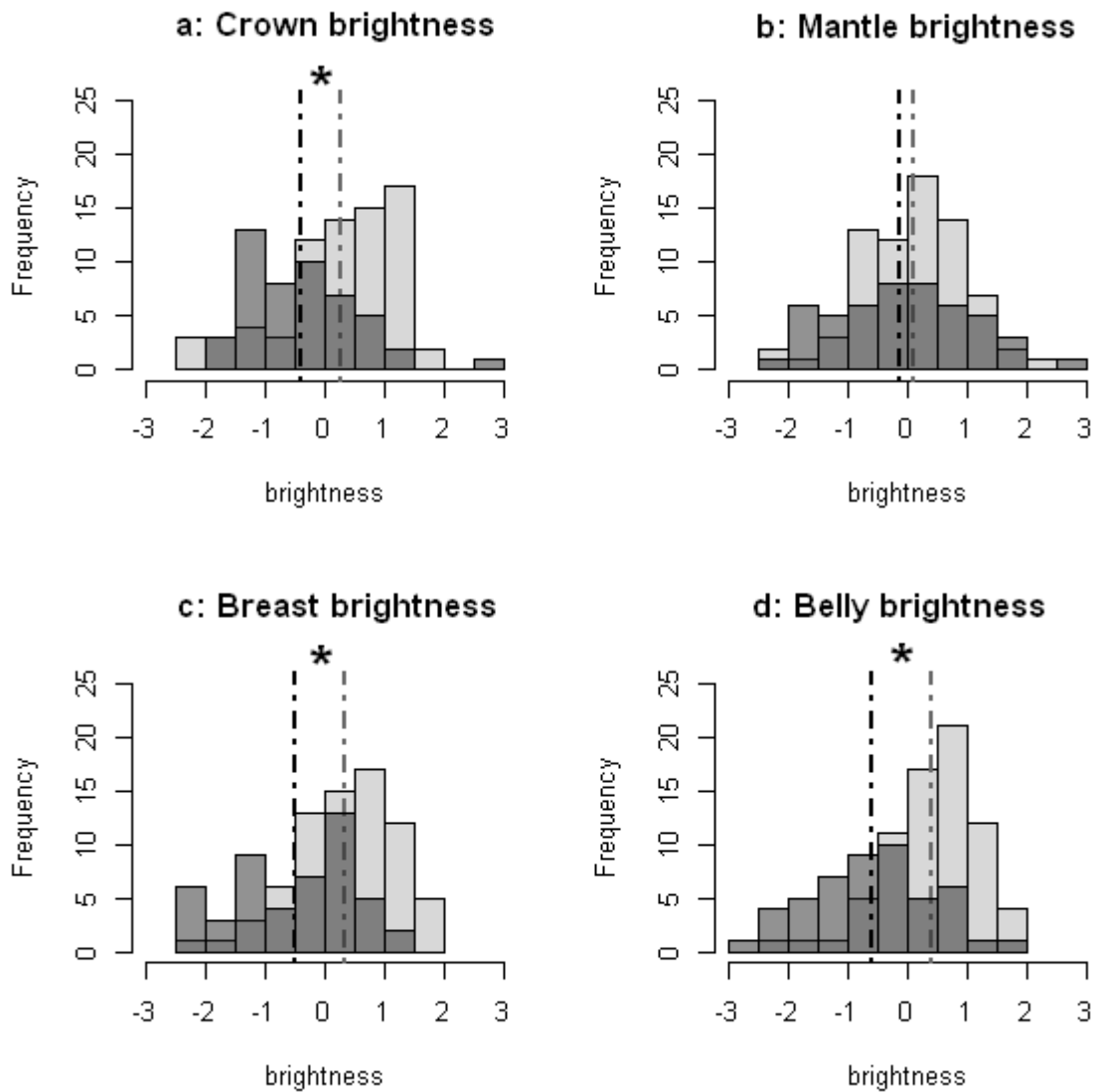


872
873
874

Quinard et al. Figure 4



Quinard et al. Figure 5



Quinard et al. Table 1

	Crown hue	Mantle hue	Breast hue	Belly hue	Crown brightness	Back brightness	Breast brightness
mean	29.60	40.40	29.99	49.68	5941.53	5196.86	13738.79
s.d.	3.22	2.13	3.64	6.47	1691.64	1022.30	3349.75
	Belly brightness	Dark streak brightness	Crown UV chroma	Back UV chroma	Breast UV chroma	Belly UV chroma	
mean	22565.11	2072.28	0.12	0.14	0.13	0.13	
s.d.	5375.83	636.67	0.03	0.02	0.03	0.03	
	l.p. brightness	l.p. UV chroma	l.p. UV spectral position	l.p. blue chroma	l.p. blue spectral position	l.p. red chroma	l.p. red spectral position
mean	8977.75	0.21	322.93	0.22	444.74	0.40	740.85
s.d.	2630.66	0.03	6.57	0.05	11.24	0.03	8.78

Quinard et al. Table 2

Hue	Crown		Mantle		Breast		Belly	
	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P
ANOVA	6.04 _{2,119}	0.003	1.93 _{2,119}	0.14	3.43 _{2,119}	0.03	10.76 _{2,119}	<0.001
Tukey	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P
spring 2012 - autumn 2012	0.75	0.56	0.99	0.12	0.23	0.95	6.10	<0.001
spring 2012 - spring 2013	-1.43	0.13	0.65	0.39	1.87	0.07	5.88	<0.001
autumn 2012 - spring 2013	-2.19	0.002	-0.33	0.71	1.64	0.06	-0.21	0.98

Brightness	Crown		Mantle		Breast		Belly		Dark streak	
	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P
ANOVA	23.80 _{2,119}	<0.001	6.52 _{2,119}	0.002	4.52 _{2,119}	0.01	2.40 _{2,119}	0.09	17.09 _{2,119}	<0.001
Tukey	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P
spring 2012 - autumn 2012	-1910.64	<0.001	-548.79	0.05	536.20	0.76	-773.52	0.81	-1057.20	<0.001
spring 2012 - spring 2013	-2295.94	<0.001	-843.30	0.001	-1436.82	0.15	-2567.87	0.11	-1004.10	<0.001
autumn 2012 - spring 2013	-385.30	0.40	-294.50	0.31	-1973.02	0.01	-1794.34	0.23	53.10	0.89

UV Chroma	Crown		Mantle		Breast		Belly	
	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P
ANOVA	83.64 _{2,119}	<0.001	46.88 _{2,119}	<0.001	36.49 _{2,119}	<0.001	36.29 _{2,119}	<0.001
Tukey	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P
spring 2012 - autumn 2012	-0.04	<0.001	-0.03	<0.001	-0.03	<0.001	-0.03	<0.001
spring 2012 - spring 2013	-0.05	<0.001	-0.04	<0.001	-0.04	<0.001	-0.04	<0.001
autumn 2012 - spring 2013	-0.01	0.01	-0.009	0.03	-0.01	0.03	-0.009	0.11

<i>Iridescent patch</i>	Brightness		UV Chroma		UV spectral position		Blue chroma		Blue spectral position		Red chroma		Red spectral position	
	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P
ANOVA	31.22 _{2,119}	<0.001	80.33 _{2,119}	<0.001	5.69 _{2,119}	0.004	540.7 _{2,119}	<0.001	1.54 _{2,119}	0.21	13.88 _{2,119}	<0.001	1.32 _{2,119}	0.27
Tukey	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P	Diff	P
spring 2012 - autumn 2012	-1029.43	0.11	-0.06	<0.001	4.81	0.005	-0.07	<0.001	4.38	0.23	0.03	<0.001	-3.07	0.31
spring 2012 - spring 2013	3438.78	<0.001	-0.05	<0.001	4.32	0.01	0.02	<0.001	4.05	0.28	0.02	<0.001	-3.06	0.31
autumn 2012 - spring 2013	2409.35	<0.001	0.002	0.78	-0.48	0.92	0.09	<0.001	-0.33	0.98	-0.007	0.41	0.004	1.00

Quinard et al. Table 3

Hue	Sex				Site				Wing chord				Sex x Wing chord			
Wilks' lambda	0.6535				0.8707				0.8395				0.8697			
	F_{df}	P	Estimate	$\pm$ s.e.	F_{df}	P	Estimate	$\pm$ s.e.	F_{df}	P	Estimate	$\pm$ s.e.	F_{df}	P	Estimate	$\pm$ s.e.
MANOVA	4.65 _{4,114}	<0.001			4.25 _{4,114}	0.003			8.88 _{4,114}	<0.001			4.27 _{4,114}	0.002		
Crown	10.95 _{1,117}	0.001	-13.62	4.11	4.97 _{1,117}	0.02	0.33	0.14	24.65 _{1,117}	<0.001	-0.10	0.02	9.95 _{1,117}	0.002	0.08	0.02
Mantle	0.0004 _{1,117}	0.98	0.09	4.88	12.36 _{1,117}	<0.001	0.62	0.17	0.07 _{1,117}	0.77	-0.007	0.02	0 _{1,117}	0.99	-0.0001	0.03
Breast	2.56 _{1,117}	<0.001	-7.47	4.66	3.99 _{1,117}	0.04	-0.33	0.16	5.85 _{1,117}	0.01	-0.05	0.02	2.21 _{1,117}	0.13	0.04	0.03
Belly	1.52 _{1,117}	0.21	6.17	4.99	0.75 _{1,117}	0.38	0.15	0.18	0.15 _{1,117}	0.69	0.009	0.02	1.67 _{1,117}	0.19	-0.04	0.03

Quinard et al. Table 4

Brightness	Body Condition				Site			
Wilks' lambda	0.91				0.70			
	F_{df}	P	Estimate	$\pm$ s.e.	F_{df}	P	Estimate	$\pm$ s.e.
MANOVA	2.65 _{4,116}	0.03			11.97 _{4,116}	<0.001		
Crown	6.08 _{1,119}	0.01	0.01	0.005	14.27 _{1,119}	<0.001	0.64	0.17
Mantle	0.08 _{1,119}	0.76	0.001	0.006	1.38 _{1,119}	0.24	0.21	0.18
Breast	0.03 _{1,119}	0.84	-0.001	0.005	25.31 _{1,119}	<0.001	0.84	0.16
Belly	2.87 _{1,119}	0.09	0.008	0.005	39.37 _{1,119}	<0.001	0.99	0.15
Dark streak	2.55 _{1,119}	0.11	-0.40	0.17	6.60 _{1,119}	0.01	0.45	0.17

Quinard et al. Table 5

<i>UV chroma</i>	Site			
Wilks' lambda	0.82			
	F_{df}	P	Estimate	$\pm$ s.e.
MANOVA	6.10 _{4,117}	<0.001		
Crown	5.24 _{1,120}	0.02	0.41	0.18
Mantle	1.81 _{1,120}	0.17	0.24	0.18
Breast	12.17 _{1,120}	<0.001	0.61	0.17
Belly	23.46 _{1,120}	<0.001	0.81	0.16

Quinard et al. Table 6

<i>Iridescent patch</i>	Site				Body condition				Wing chord				Site x Body condition			
Wilks' lambda	0.82				0.90				0.87				0.8209			
	<i>F</i> _{df}	<i>P</i>	Estimate	± s.e.	<i>F</i> _{df}	<i>P</i>	Estimate	± s.e.	<i>F</i> _{df}	<i>P</i>	Estimate	± s.e.	<i>F</i> _{df}	<i>P</i>	Estimate	± s.e.
MANOVA	3.26 _{7,111}	0.003			1.75 _{7,111}	0.10			2.18 _{7,111}	0.01			3.45 _{7,111}	0.002		
Brightness	10.10 _{1,117}	0.001	-5.20	1.63	5.19 _{1,117}	0.02	-0.01	0.008	9.59 _{1,117}	0.002	0.04	0.01	11.12 _{1,117}	0.001	0.03	0.01
UV chroma	2.10 _{1,117}	0.14	-2.52	1.73	2.73 _{1,117}	0.10	-0.01	0.009	4.59 _{1,117}	0.03	0.03	0.01	2.13 _{1,117}	0.14	0.01	0.01
UV spectral position	0.06 _{1,117}	0.80	0.44	1.78	0.002 _{1,117}	0.96	<0.001	0.009	0.88 _{1,117}	0.34	0.01	0.01	0.04 _{1,117}	0.84	-0.002	0.01
Blue chroma	5.54 _{1,117}	0.02	-4.02	1.70	2.39 _{1,117}	0.12	-0.01	0.009	4.50 _{1,117}	0.03	0.03	0.01	6.09 _{1,117}	0.02	0.02	0.01
Blue spectral position	0.43 _{1,117}	0.50	-4.02	1.70	0.68 _{1,117}	0.40	-0.01	0.009	0.80 _{1,117}	0.37	0.03	0.01	0.44 _{1,117}	0.50	0.02	0.01
Red chroma	3.86 _{1,117}	0.05	3.37	1.71	2.69 _{1,117}	0.10	0.01	0.009	5.73 _{1,117}	0.02	-0.03	0.01	4.19 _{1,117}	0.04	-0.02	0.01
Red spectral position	0.46 _{1,117}	0.49	-1.19	1.74	0.57 _{1,117}	0.44	0.007	0.009	1.01 _{1,117}	0.31	-0.01	0.01	0.26 _{1,117}	0.60	0.006	0.01

Quinard et al. Annexe 1

Hue	Crown	Mantle	Breast	Belly
Crown	*****	0.36	0.11	0.04
Mantle	<0.001	*****	-0.17	-0.05
Breast	0.08	0.05	*****	0.27
Belly	0.64	0.58	0.002	*****

Brightness	Crown	Mantle	Breast	Belly	Dark streak
Crown	*****	0.45	0.44	0.45	0.51
Mantle	<0.001	*****	0.45	0.36	0.36
Breast	<0.001	<0.001	*****	0.56	0.33
Belly	<0.001	<0.001	<0.001	*****	0.33
Dark streak	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	*****

UV Chroma	Crown	Mantle	Breast	Belly
Crown	*****	0.75	0.68	0.61
Mantle	<0.001	*****	0.68	0.61
Breast	<0.001	<0.001	*****	0.80
Belly	<0.001	<0.001	<0.001	*****

Iridescent patch	Brightness	UV spectral position	UV chroma	Blue spectral position	Blue chroma	Red spectral position	Red chroma
Brightness	*****	0.02	0.08	-0.01	0.62	-0.11	-0.18
UV spectral position	0.79	*****	0.02	0.85	0.13	0.51	-0.43
UV chroma	0.36	0.81	*****	0.09	0.25	-0.07	-0.83
Blue spectral position	0.83	<0.001	0.29	*****	0.11	0.52	-0.44
Blue chroma	<0.001	0.14	0.005	0.19	*****	-0.07	-0.40
Red spectral position	0.19	<0.001	0.44	<0.001	0.40	*****	-0.17
Red chroma	0.04	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.05	*****

~ ~ CHAPITRE 3 ~ ~

Patterns d'appariements (1)

Taille et Hétérozygotie individuelle

Quinard, A., Dechaume-Montcharmont, F.-X. and Cézilly, F. Female, but not male, multilocus heterozygosity influences pairing status and mate quality in a tropical monogamous bird species.

Manuscrit en révision pour Behavioral Ecology and Sociobiology

Introduction générale

Les mâles des espèces socialement monogames présentant généralement un niveau d'investissement parental plus élevé, il est par conséquent attendu qu'ils soient aussi sélectifs envers leurs partenaires potentielles que les femelles (Trivers 1972). Ainsi, à l'inverse des espèces polygames chez qui le choix du partenaire est unilatéral (impliquant principalement les femelles), nous devrions observer un choix du partenaire mutuel pour des traits liés à la qualité individuelle au sein des couples monogames (Johnstone et al. 1996).

En effet, l'homogamie pour un caractère particulier est un pattern non aléatoire commun chez les espèces monogames. Celles-ci peuvent afficher une homogamie pour une grande diversité de traits morphologiques tels que la taille (Helfenstein et al. 2004, Haggerty 2006, Grant et Grant 2008, Baldauf et al. 2009), l'ornementation (Andersson et al. 1998, Regosin et Pruett-Jones 2001, Jawor et al. 2003, Bortolottia et al. 2008) ou l'âge (Cézilly et al. 1997, Fasola et al. 2001). L'homogamie a également été largement documentée pour des traits comportementaux : prise alimentaire (Boogert et al. 2010), vocalisations (Moravec et al. 2006), soins parentaux (Nealen et Breitwisch 1997), défense territoriale (Hall and Peters 2008), personnalité (Groothuis et Carere 2005), expérience sociale (Freeberg 1996). Enfin, l'homogamie peut se produire sur la base de la qualité génétique. L'un des aspects de la qualité génétique chez les organismes diploïdes est l'hétérozygotie. L'hétérozygotie est connu pour affecter divers traits de l'aptitude phénotypique incluant la survie, la fécondité, la charge parasitaire, le statut social, les soins parentaux... (voir Kempenaers 2007 pour une synthèse). Chez de nombreuses espèces, y compris les espèces monogames, la qualité individuelle est liée positivement à l'hétérozygotie à un ou plusieurs loci (Hansson et Westerberg 2002, Kempenaers 2007, Chapman et al. 2009). La théorie de l'hétérozygotie (Brown 1997) soutient que le choix d'un partenaire hétérozygote pourrait apporter des bénéfices directs aux individus et à leurs progénitures. En outre, bien que l'hétérozygotie individuelle ne soit pas considérée comme étant héritable, il existe certaines situations sous lesquelles l'hétérozygotie des jeunes peut être liée à celle des parents (Mitton et al. 1993, Roberts et al. 2006, Kempenaers 2007). Une autre façon de maximiser l'hétérozygotie de la progéniture serait de choisir un partenaire génétiquement dissimilaire (Tregenza et Wedell 2000, Kempenaers 2007). Des preuves ont été apportées chez les espèces monogames de l'existence à la fois de l'homogamie positive pour l'hétérozygotie basée sur les microsatellites (García-Navás et al. 2009, Ortego et al. 2009) et de l'homogamie négative en relation avec la similarité génétique

(Freeman-Gallant et al. 2006, Masters et al. 2003, Mulard et al. 2009). Cependant, l'appariement entre mâles et femelles peut se faire non pas en fonction d'un seul caractère, mais de plusieurs, qui peuvent de surcroît être différents selon le sexe si les caractères liés à la qualité individuelle sont spécifiques au sexe (Faivre et al. 2001, Husseneder et Simms 2008).

Une précédente étude avait mis en évidence chez la Tourterelle à queue carrée une corrélation négative entre la condition corporelle et le degré d'hétérozygotie chez les juvéniles mais pas chez les adultes (Monceau et al. 2013). De plus, les couples défendent un territoire toute l'année. Lors des combats entre résidents et intrus, l'aile est une partie du corps très utilisée pour intimider et chasser l'opposant (Quinard et Cézilly 2012). Nous nous proposons donc d'étudier l'implication du degré d'hétérozygotie et de la taille de l'aile dans le pattern d'appariement des couples. Nous avons également profité de la disponibilité des données d'hétérozygotie pour évaluer le degré de dissimilarité génétique au sein des couples.

Female, but not male, multilocus heterozygosity influences pairing status and mate quality in a tropical monogamous bird species

Aurélie Quinard . François-Xavier Dechaume-Moncharmont . Frank Cézilly

Aurélie Quinard . François-Xavier Dechaume-Moncharmont . Frank Cézilly (✉)

Université de Bourgogne, UMR CNRS 6282 Biogéosciences, 6 boulevard Gabriel, 21000, Dijon, France

e-mail: frank.cezilly@u-bourgogne.fr

Tel: 33 3 80 39 90 29

Fax: 33 3 80 39 62 31

Frank Cézilly

Institut Universitaire de France

Abstract: The relative influence of genetic and phenotypic quality on pairing status and mating patterns in socially monogamous species remains poorly documented. We studied social status and pairing patterns in relation to multilocus heterozygosity (MLH) estimates from 11 microsatellite markers and both tarsus length and wing chord (as a measure of competitive ability in territorial defense) in a socially monogamous tropical bird species where individuals defend territories year-round, alone or in pairs, the Zenaida dove, *Zenaida aurita*. Tarsus length and wing chord did not differ between unpaired territorial birds and paired ones in either sex. Paired females, but not paired males, tended to be more heterozygous than unpaired ones. Among 84 pairs, we found no evidence for assortative mating for wing chord, MLH or genetic similarity. However, male wing chord was positively related to female MLH within pairs and female tarsus length was positively related to male MLH, with no evidence for local effects, suggesting assortative mating by individual quality. Although the observed pattern of mating in Zenaida doves may be the product of mutual mate choice, further assessment of this hypothesis requires direct investigation of both mating preference in each sex and lifetime reproductive success in relation to male wing chord and female MLH.

Key words Assortative mating . Mate choice . Heterozygosity . Wing chord . *Zenaida aurita* . Zenaida dove

In monogamous species with biparental care, both males and females are expected to exert mate choice (Jones and Hunter 1993; Johnstone et al. 1996). Mutual mate choice can have contrasted outcomes at the population level, however, depending on whether individuals express preference for absolute or relative individual quality, or a combination of both. In the former case, positive assortative mating should occur when the relationship between individual quality and phenotypic or genotypic characters does not differ between sexes. In the case of a relative preference, assortative mating will be positive if individuals express a homotypic preference, and, conversely, negative if individuals prefer individuals who are dissimilar to themselves as reproductive partners (Cézilly 2004). Preference for dissimilar mates may be linked to direct benefits if complementarity between mates depends on their degree of phenotypic dissimilarity (see for instance Marzluff and Balda 1988), or to indirect benefits in the case of genetic compatibility (Tregenza and Wedell 2000). Finally, there may be no simple match between male and female phenotypes or genotypes, even though pairing occurs between individuals of similar quality, if the traits linked to individual quality are sex-specific (Faivre et al. 2001), or if individuals of each sex combine criteria for absolute and relative quality differently (Thunken et al. 2012).

Individual quality can influence both access to a mate and mate quality, such as low-quality individuals would remain unpaired and high-quality ones would be paired between themselves. Positive assortative mating for various phenotypic traits potentially indicative of individual quality, such as body size (Helfenstein et al 2004; Haggerty 2006; Grant and Grant 2008), ornaments (Andersson et al 1998; Regosin and Pruett-Jones 2001; Jawor et al. 2003; Row and Weatherhead 2011), or age (Cézilly et al 1997; Fasola et al. 2001) have been regularly observed in monogamous species. Parallel to this, there is growing evidence for assortative mating based on absolute or relative genetic quality among monogamous species, depending on whether individuals look for good genes or genetic complementarity (Mays et

al. 2008). One particular aspect of absolute genetic quality in diploid organisms is heterozygosity. In various species, including monogamous ones, individual quality is positively related to heterozygosity at one or several loci (Hansson and Westerberg 2002; Kempenaers 2007; Chapman et al. 2009). According to the heterozygosity theory (Brown 1997), choosing a heterozygous mate could bring direct benefits to the individual and its offspring. Accordingly, positive assortative mating for heterozygosity estimated from neutral or selected markers has been reported in a few monogamous species (Bonneaud et al. 2006; Garcíá-Navas et al. 2009; Ortego et al. 2009). Alternatively, individuals may select genetically dissimilar mates to increase offspring heterozygosity. Again, some evidence exists in socially monogamous species for negative assortative mating in relation to genetic similarity based on neutral (Mulard et al. 2009 but see Cohen and Dearborn 2004) or functional markers (Freeman-Gallant et al. 2003; Juola and Dearborn 2012; but see Sommer 2005; Knafler et al. 2012).

So far, few studies have considered simultaneously the genetic and phenotypic dimensions of individual quality in relation to pairing patterns in socially monogamous species (but see Freeman-Gallant et al. 2003; Garcia-Navas et al. 2009; Thünken et al. 2012). Here we analyze variation in social status and patterns of mating in relation to body size, heterozygosity, and genetic dissimilarity between mates in the Zenaida dove, *Zenaida aurita*. In this tropical monogamous bird species, with continuous breeding and year-long pair-bonds, most individuals defend, alone or in pairs, all-purpose territories against conspecifics (Wiley 1991; Quinard and Cézilly 2012). Males are on average 4-5% larger and heavier than females (Dechaume-Moncharmont et al. 2011) and although both partners take part in territorial defence, males are generally more involved than females in deterring conspecific intruders (Quinard and Cézilly 2012). In particular, aggressive interactions between individuals can escalate to wing displays (when an individual spreads its wing contralaterally to its

adversary), eventually followed by sharp wing slaps on the opponent (Quinard and Cézilly 2012), suggesting that wing length could be an honest signal of fighting ability during territorial defence. In addition, recent evidence (F. Cézilly and R. Pradel unpublished data) indicates that adult survival rate is positively related to heterozygosity and, to a lesser extent to body size, in Zenaida doves.

Materials and Methods

Study species and population

The Zenaida dove is a socially monogamous and granivorous bird species (Wiley 1991), which is abundant over much of its distribution range, from the tip of the Yucatan peninsula to the south of the Caribbean area (Bond 1993). Although the traditional habitat of the Zenaida dove corresponds to open woodlands and secondary forests, on several islands it can be found in large numbers in both cultivated fields, gardens, and urbanised areas (Wiley 1991; Sol et al. 2005). Zenaida doves feed on the ground primarily alone or in pairs, but, on some islands, they can form large foraging groups where food is particularly abundant (Sol et al. 2005; Monceau et al. 2011). Paired individuals breed year-round, with a peak in reproductive activity from January to April (Wiley 1991; F. Cézilly pers obs.), and can maintain pair bonds over several years (F. Cézilly, unpublished data). Individuals benefit from pair-bonding through shared territorial defense (Quinard and Cézilly 2012) and reduced anti-predator vigilance while feeding (Cézilly and Keddar 2012).

General field methods and status determination

Banding a population of Zenaida doves was conducted on the west coast of Barbados, around the city of Holetown (13°10'60N, 59°38'60W) between 2007 and 2013. The study area consisted of recreational and residential areas, including private villas with gardens, some parks with planted trees, and modest malls. We trapped birds using walk-in baited traps and clap-nets. Each captured bird was equipped with an aluminium ring from the Museum National d'Histoire Naturelle (Paris, France) engraved with a reference number, and a unique combination of coloured plastic rings. In addition, we took morphometric measurements (tarsus length and wing chord) as well as a blood sample (40 µl) allowing subsequent molecular sexing and microsatellite genotyping (see Monceau et al. 2011 for details).

Each year since 2007, regular monitoring of the ringed population of Zenaida doves using binoculars has been carried out during the February-May period and, since 2009, during the November-December period. We used repeated observations of the marked birds to ascertain social status. An unpaired territorial individual was a male or a female that solitarily defended a territory. Note, however, that unpaired territorial individuals can correspond either to individuals that have failed to attract a partner on their territory, or to widowed birds which have kept their territory following the death of their mate and have not yet remated. Indeed, anecdotal evidence (F. Cézilly pers. obs.) indicates that both male and female widowed birds can remain single on their territory for up to 10 months following the disappearance of their mate. A territorial pair consisted of a male and a female that both attended a common territory that they defended against conspecific intruders (Sol et al. 2005; Quinard and Cézilly 2012), and where they courted and copulated. In most cases of mate-switching observed during the study period, the former partner had disappeared and was never seen again, although in a few cases divorce had occurred. In order to avoid pseudo-replication in the analysis of assortative

pairing, we used for each individual observed with more than one partner the pair with the longest known duration of pair-bonds.

Genotyping, individual heterozygosity and relatedness estimates

We genotyped all individuals at 16 polymorphic microsatellites markers developed for the Zenaida Dove (Monceau et al 2009). The full laboratory protocol applied to genotype individuals is described in Monceau et al (2009). Loci were tested for Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) and linkage disequilibrium (LD) using GENEPOP (v. 4.1.4.; Rousset 2011).

Various estimates of multilocus heterozygosity have been proposed (see review in Chapman et al. 2009). Following recommendations by Szulkin et al. (2010), we favoured the use of the MLH (multilocus heterozygosity) index to calculate individual heterozygosity. The MLH index ranges from 0 (when all loci are homozygous) to 1 (when all loci are heterozygous), with higher values corresponding to higher heterozygosity. However, we also estimated HL (Aparicio et al. 2006) to test the sensitivity of the models to the choice of heterozygosity measure. Calculations were made using the package Rhh (Alho et al. 2010) for R (v. 2.101; R Core Team 2011).

Following recommendations from (Szulkin et al. 2010), we measured identity disequilibrium, as the excess of double heterozygous genotypes at two loci relative to the expectation of random association (i.e. covariance in heterozygosity) standardized by average heterozygosity. To that end, we computed parameter g_2 and tested whether this parameter differed significantly from zero using the method proposed by David et al. (2007), as implemented in the RMES (Robust Multilocus Estimate of Selfing) software (available at <http://www.cefe.cnrs.fr/en/genetique-et-ecologie-evolutive/patrice-david>), with 10000

iterations. In large populations subject to inbreeding, parameter g_2 is expected to be constant for any pair of loci considered and only depends on the mean and variance of inbreeding in the population (David et al. 2007).

We estimated genetic similarity between pair members using program SPAGeDi 1.0 (Hardy and Vekemans 2002), using the ‘two-locus’ relationship coefficient, r , described in Queller and Goodnight’s (1989). We therefore obtained a measure of genetic similarity between two mates based on allele sharing, with the influence of each allele being weighed by its frequency in the population.

Statistical analyses

We first used GLMs to analyze the relationship between wing chord and tarsus length, as well as the relationship between each morphometric variable and MLH, using each time sex as covariate (Husseneder and Simms 2008; Shaner et al. 2013). We then used logistic regressions to test for the effects of tarsus length, wing chord, and MLH, and those of all the interactions between these three variables, on social status (coded as a binomial variable i.e. unpaired vs. paired).

We tested the hypothesis that Zenaida doves avoided mating with genetically similar individuals by checking whether the observed mean value for genetic similarity between partners calculated for all pairs laid outside the 95% confidence interval of a distribution obtained under the assumption of random mating between all paired individuals of opposite sex using ten thousands iterations. In addition, we compared observed genetic dissimilarity between each female and its mate to the mean genetic dissimilarity obtained for that female under the assumption of random mating using a paired t-test. We assessed assortative mating for wing chord, tarsus length and MLH, as well as between MLH and morphometric variables

using parametric or non-parametric correlation tests, depending on whether or not data were normally distributed.

We used the MLH index to test for the possibility that local rather than general effects were underlying the observed relationship between female heterozygosity and male wing chord (see results). Following Szulkin et al. (2010), we performed a multiple regression where each locus ($n = 11$) was coded as an individual predictor and coded as 0 if homozygous and 1 if heterozygous. Missing data were replaced with mean heterozygosity at that locus (Szulkin et al. 2010). Evidence for local effects exists if a model including all single-locus heterozygosities explains significantly more variance than a model including only MLH. The F-ratio was calculated according to the formula provided by Szulkin et al. (2010), using the posterior mode of the deviance obtained for each model.

All descriptive statistics are given as standard deviation of the mean (SD) or median and interquartile range depending on whether the variable was normally distributed or not, except where indicated. In addition, we give Cohen's d values for normally distributed data (Nakagawa and Cuthill 2007) and Cliff's delta values (Hess and Kromrey 2004; Cliff 1996) for non-parametric data as measures of effect size.

All tests were performed using the R software (v. 2.101; R Core Team 2011), with a type I error set at 0.05.

Results

Overall, we identified 31 unpaired territorial owners (15 males and 16 females), and 98 different pairs of doves during the study period. However, after correcting for individuals involved in more than one pair, the sample size was reduced to 84 pairs. Five microsatellite markers deviated from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE), due to the presence of null

alleles detected with MICRO-CHECKER (van Oosterhout et al. 2004). The eleven remaining markers passed the test for linkage disequilibrium (LD). The majority of individuals were genotyped at the 11 loci, except for 16 birds that were genotyped at 10 loci, three at 9 loci and two at only 8 loci. The number of alleles per locus ranged from 6 to 12, the mean being 9.18. No major difference in heterozygosity was observed among loci. Identity disequilibrium was low and did not differ from zero ($g_2 = 0.0023$, $SD = 0.0036$, $P = 0.2258$).

Neither MLH (Shapiro-Wilk test, $W = 0.9465$, $P < 0.0001$) or HL ($W = 0.9635$, $P < 0.0001$) were normally distributed, and both estimates were highly correlated ($r_s = 0.9671$, $95\%CI = [0.952; 0.975]$, $n = 199$, $P < 0.0001$). Using one or the other estimate had no influence on the results. For the sake of simplicity, we present only results obtained using MLH. Results obtained using HL are available on request.

Among the 199 individuals, both tarsus length and wing chord were normally distributed (Shapiro-Wilk test, tarsus length: $W = 0.9898$, $P = 0.1687$; wing chord : $W = 0.9955$, $P = 0.8171$). A GLM procedure revealed a significant effect of the interaction between sex and tarsus length on wing chord ($\chi^2 = 4.648$, d.f. = 1, $P = 0.0311$), suggesting that the relationship between wing chord and tarsus length differed between sexes. Indeed, wing chord increased with tarsus length in males ($F_{1,98} = 11.84$, $P = 0.0009$), whereas wing chord was independent of tarsus length in females ($F_{1,99} = 0.2855$, $P = 0.5943$).

Only sex had an influence on tarsus length (GLM: $\chi^2 = 23.34$, d.f. = 1, $P < 0.0001$), whereas neither MLH ($\chi^2 = 0.578$, d.f. = 1, $P = 0.4472$) or the interaction between sex and MLH ($\chi^2 = 0.578$, d.f. = 1, $P = 0.4472$) had one. In contrast, both sex ($\chi^2 = 67.893$, d.f. = 1, $P < 0.0001$) and the interaction between sex and MLH ($\chi^2 = 4.221$, d.f. = 1, $P = 0.0399$), but not MLH ($\chi^2 = 0.199$, d.f. = 1, $P = 0.6553$), had a significant influence on wing chord, indicating that the relationship between wing chord and MLH differed between sexes. Considering this relationship within each sex, there was only a tendency for wing chord to increase with MLH

in females ($F_{1,99} = 3.4536$, $P = 0.0661$), whereas no such effect was observed in males ($F_{1,98} = 1.16$, $P = 0.2849$).

Genetic and phenotypic influences on pairing status

Among females, both tarsus length (GLM: $\chi^2 = 2.07$, d.f. = 1, $P = 0.1438$) and wing chord ($\chi^2 = 0.34$, d.f. = 1, $P = 0.5620$) had no effect on pairing status, whereas more heterozygous individuals tended to have a slightly higher probability of being paired ($\chi^2 = 2.99$, d.f. = 1, $P = 0.0839$), all interactions being non-significant. Tarsus length, wing chord, or MLH had no influence on pairing status ($P \geq 0.5170$ in all cases) in males, and all interactions were again non-significant.

Evidence for assortative mating

Within the 84 pairs, both tarsus length (Pearson correlation coefficient, $r = 0.061$, $n = 84$, $P = 0.5846$) and wing chord (Pearson correlation coefficient, $r = 0.105$, $P = 0.3392$) were unrelated between males and females. Similarly, we found no evidence for assortative mating for MLH within pairs (Spearman rank correlation coefficient, $r_s = -0.088$, 95% CI: [-0.299; 0.136], $P = 0.4260$). Relatedness values within pairs ranged from -0.451 to 0.687 such that some pairs consisted of genetically-related individuals. However, we found no evidence for disassortative mating in relation to genetic similarity as the observed mean degree of genetic similarity within pairs ($r = -0.008$) did not lie outside of the 95% confidence interval of the distribution obtained under the assumption of random mating ([-0.040;0.024]; fig. 1). Similarly, when considered within each pair, genetic similarity between a female and her

partner did not differ from values expected under random mating (paired t-test, $N = 84$, $P = 0.6426$).

However, within pairs, male wing chord ($r_s = 0.2862$, $n = 84$, $P = 0.0083$; figure 2), but not male tarsus length ($r_s = 0.0404$, $P = 0.7155$) was positively associated with female MLH. A regression model confirmed that male wing chord increased with female heterozygosity within pairs (GLM, $\chi^2 = 7.032$, d.f. = 1, $P = 0.0080$). A model containing all loci as individual predictors in multiple regression did not provide a better fit to the data ($F_{10,72} = 1.127$, $P = 0.3540$), thus providing no evidence for local effects. In addition male MLH was positively associated with female tarsus length ($r_s = 0.2684$, $P = 0.0136$; fig. 3) but not with female wing chord ($r_s = 0.0176$, $n = 84$, $P = 0.8734$) within pairs. Again, a regression model confirmed that female tarsus length increased with male heterozygosity within pairs (GLM, $\chi^2 = 7.365$, d.f. = 1, $P = 0.0067$), with no evidence for the existence of local effects ($F_{10,72} = 1.291$, $P = 0.2520$).

Discussion

Overall, we found little evidence for an influence of body size or heterozygosity at neutral loci on pairing status in Zenaida doves, although there was a slight tendency for paired females to be more heterozygous than unpaired ones. Paired females were found to be more heterozygous than single females in the Formosan subterranean termite (*Coptotermes formosanus*), while there was no difference in heterozygosity between paired and single males (Husseneder and Simms 2008). The weak effect observed in the present study might then be due to a relatively small sample size for unpaired females ($n = 16$). In addition, the test was conservative as some unpaired females might have been widowed birds that had been

previously paired. Additional data may then help to assess the exact influence of heterozygosity on female pairing status in the future.

There was no evidence for size-assortative mating for body size, as neither tarsus length nor wing chord were correlated within pairs. This is somehow surprising as a previous analysis on the same population, including a larger data set (Monceau et al. 2011; see also Sol et al. 2005), found that territorial individuals had longer wing chords than non-territorial ones (floaters), irrespective of their sex. This, together with direct observations on territorial defence (Quinard and Cézilly 2012), suggests that wing chord might be important to acquire and defend a territory. Still, we found no evidence for an effect of wing size on pairing status or for size-assortative mating based on wing chord. However, although size-assortative mating has been observed in various bird species (Wagner 1999; Delestrade 2001; Helfensetin et al. 2004; Einoder et al. 2008; Ledwon 2011), evidence for assortative mating based on wing size is limited (Haggerty 2006; Moreno-Rueda 2006). In addition, in the particular case of Zenaida doves, females play only a moderate role in territorial defense when paired (Quinard and Cézilly 2012), such that female wing chord might not represent a target for male mate choice, whereas the reverse might be true.

Contrary to two previous studies that reported significant and positive within-pair correlations between male and female heterozygosities in two different bird species (García-Navas et al. 2009; Ortego et al. 2009), we found no evidence for assortative mating for heterozygosity. Both in blue tits, *Cyanistes caeruleus*, (García-Navas et al. 2009) and in lesser kestrels (Ortego et al. 2009) positive assortative mating for heterozygosity appeared to confer both direct and indirect benefits. Egg production and quality increased with female heterozygosity, while more heterozygous males fed chicks at higher rates in blue tits (García-Navas et al. 2009), whereas clutch size increased with female heterozygosity and more heterozygous males tended to raise a larger number of fledglings in lesser kestrels (Ortego et

al. 2009). In addition, in both species, mating with heterozygous individuals appeared to increase offspring heterozygosity (García-Navas et al. 2009; Ortego et al. 2009). Interestingly, a recent study (Monceau et al. 2013) reported some evidence for outbreeding rather than inbreeding depression affecting chick body condition in our study population, such that pairs of Zenaida doves may not benefit from maximizing offspring heterozygosity. This may also explain why we found no evidence for an influence of genetic similarity between mates on pairing patterns, unlike what can be observed in socially monogamous species where deleterious effects of offspring homozygosity exists (Mulard et al. 2009).

In contrast, more heterozygous females were paired with males with longer wing chord and more heterozygous males were paired with female with longer tarsus length, whereas the reverse was not true. The strengths of the correlations observed in the present study compare with effect sizes reported in other studies showing assortative mating for wing size (Haggerty 2006) or heterozygosity (García-Navas et al. 2009; Ortego et al. 2009) in birds. The observed pattern of mating in Zenaida doves may then support the idea that both body size and heterozygosity influence pairing patterns in the Zenaida dove, possibly through a directional preference for more heterozygous and/or larger individuals. Alternatively, low quality individuals may prefer to mate between themselves if competition for mates is costly (see Fawcett and Johnstone 2003). Experimental evidence shows that low-quality female zebra-finches, *Taeniopygia guttata*, express preference for low-quality males as reproductive partners (Holveck and Riebel 2010). Experiments directly assessing male and female mate choice in relation to heterozygosity and body size in Zenaida doves may then be a useful complement to the present study.

The absence of local effects of heterozygosity seems to be in contradiction with the fact that identity disequilibrium, i.e. the correlation of heterozygosity across all loci, did not differ from zero (Szulkin et al. 2010). However, according to Szulkin et al. (2010), inbreeding

may create a correlation between fitness and heterozygosity, even with low g_2 . In addition a recent analysis (F. Cézilly and R. Pradel unpublished) showed that heterozygosity and, to a lesser extent, body size has a positive effect on adult survival in our study population. One possibility, recently advanced by Wetzel et al. (2012), is that inbreeding may have occurred as a result of a bottleneck during colonization of the island, thus resulting in associations between alleles across loci that persisted until present time. The island of Barbados was formed approximately 700,000 YBP by tectonic uplift and was then colonized by birds via natural invasion from the much older Lesser Antillean volcanic islands (Lovette et al. 1999). However, a recent study (Monceau et al. submitted) found no evidence for genetic bottleneck in the Barbados population of Zenaida doves. Alternatively, inbreeding might exist at a reduced spatial scale if individuals do not disperse far away from their natal territories. Indeed, limited dispersal is supposed to result in close spatial associations between relatives, thus resulting in a fine-scale genetic structure. Although it is generally considered that gene flow is less restricted in populations of birds compared to other vertebrates because of their higher dispersal capacity, this is not necessarily true of populations living on relatively isolated small islands. Indeed, recent analyses (Monceau et al. in press) show very limited contemporary gene flow between Barbados and other islands in the Lesser Antilles. In addition, although sex-biased dispersal can limit inbreeding in a large number of bird species (Greenwood 1980), evidence exists for non-independent male and female sibling dispersal in some bird species (Alberico et al. 1992; Matthysen et al. 2005). Analysis of post-natal dispersal and settlement patterns of Zenaida doves banded as young may indicate to what extent this is true in our study population.

Overall, although direct evidence for active choice is still lacking, our results suggest that body size and heterozygosity may affect mutual mate choice in Zenaida doves, although not necessarily in the same fashion. In addition, our results indicate that patterns of mating in

relation to absolute and relative genetic quality may vary depending on how heterozygosity affects fitness in natural populations. In that respect, studying bird species living in tropical islands with year-long reproduction and reduced gene flow might be of interest to provide a more comprehensive view of the causes and consequences of mutual mate choice in socially monogamous species (see Macedo et al. 2008; Stutchbury and Morton 2008).

Acknowledgments We thank three anonymous referees for very helpful comments on an earlier version. We are particularly grateful to Mr. Steve Devonish, Director of Natural Heritage and Kim Downes Agard for granting us the permission to capture and ring Zenaida Doves, and to Cyril Bholá for hospitality. We thank Nicole Atherley, Laurent Brucy, Carla Daniel, Jérôme Moreau, Sébastien Motreuil, for help in catching and banding birds, and Christine Dubreuil and Maria Gaillard for help in genotyping. Patrice David provided very helpful comments on the manuscript. The study was funded by the Agence Nationale pour la Recherche (ANR, Programme Blanc "Monogamix") and the Conseil Régional de Bourgogne. AQ was supported by a doctoral grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.

Ethical standards Research was conducted under permit from the National Heritage Department (division of Ministry of Environment and Drainage of Barbados). The experiments comply with the current laws of Barbados.

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Alberico JAR, Reed JM, Oring LW (1992) Nonrandom philopatry of sibling spotted sandpipers *Actitis macularia*. *Ornis Scand* 23:504 508
- Alho JS, Välimäki K, Merilä J (2010) Rhh: an R extension for estimating multilocus heterozygosity and heterozygosity-heterozygosity correlation. *Mol Ecol Resour* 10:720 722
- Andersson S, Örnborg J, Andersson M (1998) Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc R Soc Lond B* 265:445 450
- Aparicio JM, Ortego J, Cordero PJ (2006) What should we weigh to estimate heterozygosity, alleles or loci? *Mol Ecol* 15:4659 4665
- Bahr A, Sommer S, Mattle B, Wilson AB (2012) Mutual mate choice in the potbellied seahorse (*Hippocampus abdominalis*). *Behav Ecol* 23:869 878
- Bond J (1993) A Field Guide to the Birds of the West Indies. Houghton Mifflin Harcourt, Boston
- Bonneaud C, Chastel O, Federici P, Westerdahl H, Sorci G (2006) Complex Mhc-based mate choice in a wild passerine. *Proc R Soc Lond B* 273:1111 1116
- Brown JL (1997) A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav Ecol* 8:60 65
- Cézilly F (2004) Assortative mating. In Mark Bekoff (ed) *Encyclopedia of Animal Behavior* Greenwood Pres, Westport, pp 876-881
- Cézilly F, Keddar I (2012) Vigilance and food intake rate in paired and solitary Zenaida doves *Zenaida aurita*. *Ibis* 154:161 166
- Cézilly F, Boy V, Tourenq C, Johnson AR (1997) Age-assortative pairing in the Greater Flamingo, *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis* 139:331 336
- Chapman JR, Nakagawa S, Coltman DW, Slate J, Sheldon BC (2009) A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Mol Ecol* 18: 2746 2765

- 407 Cliff N (1996) Answering ordinal questions with ordinal data using ordinal statistics. Multivar
408 Behav Res. 31:331 350
- 409 Cohen LB, Dearborn DC (2004) Great frigatebirds, *Fregata minor*, choose mates that are
410 genetically similar. Anim Behav 68:1229 1238
- 411 Crawley MJ (2007) The R Book. J. Wiley, Chichester
- 412 David P (1998) Heterozygosity-fitness correlations: new perspectives on old problems.
413 Heredity 80:531 537
- 414 David P, Pujol B, Viard F, Castella V, Goudet J (2007) Reliable selfing rate estimates from
415 imperfect population genetic data. Mol Ecol 16:2474 2487
- 416 Dechaume-Moncharmont FX, Monceau K, Cézilly F (2011) Sexing birds using discriminant
417 function analysis: a critical appraisal. Auk 126:78 86
- 418 Delestrade A (2001) Sexual size dimorphism and positive assortative mating in Alpine
419 choughs (*Pyrrhocoraxg raculus*). Auk 118:553 556
- 420 Einoder LD, Page B, Goldsworthy SD (2008) Sexual size dimorphism and assortative mating
421 in the short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris*. Mar Ornithol 36:167 173
- 422 Faivre B, Préault M, Théry M, Secondi J, Patris B, Cézilly F (2001) Breeding strategy and
423 morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. Anim Behav
424 61:969 974
- 425 Fasola M, Zhang YM, Zhao DQ, Dong YH, Wang H (2001) Age-assortative mating related to
426 reproductive success in Black-crowned Night Herons. Waterbirds 24:272 276
- 427 Fawcett TW, Johnstone RA (2003) Mate choice in the face of costly competition. Behav Ecol
428 14:771 779
- 429 Freeman-Gallant CR, Meguerdichian M, Wheelwright NT, Sollecito SV (2003) Social pairing
430 and female mating fidelity predicted by restriction fragment length polymorphism similarity
431 at the major histocompatibility complex in a songbird. Mol Ecol 12:3077 3083

- 432 García-Navas V, Ortego J, Sanz JJ (2009) Heterozygosity-based assortative mating in blue tits
433 (*Cyanistes caeruleus*): implications for the evolution of mate choice. Proc R Soc Lond B
434 276:2931 2940
- 435 Grant PR, Grant BR (2008) Pedigrees, assortative mating and speciation in Darwin's finches.
436 Proc R Soc Lond B 275:661 668
- 437 Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim
438 Behav 28:1140 1162
- 439 Haggerty TM (2006) Sexual size dimorphism and assortative mating in Carolina Wrens. J
440 Field Ornithol 77:259 265
- 441 Hansson B, Westerberg L (2002) On the correlation between heterozygosity and fitness in
442 natural populations. Mol Ecol 11:2467 2474
- 443 Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGEDi: a versatile computer program to analyse spatial
444 genetic structure at the individual or population levels. Mol Ecol Notes 2:618 620
- 445 Helfenstein F, Danchin E, Wagner RH (2004) Assortative mating and sexual size dimorphism
446 in Black-legged Kittiwakes. Waterbirds 27:350 354
- 447 Hess MR, Kromrey JD (2004) Robust confidence intervals for effect sizes: a comparative
448 study of Cohen's d and Cliff's delta under non-normality and heterogeneous variances.
449 Paper presented at the Annual Meeting of the American Educational Research Association.
- 450 Holveck M-J, Riebel K (2010) Low-quality females prefer low-quality males when choosing
451 a mate. Proc R Soc Lond B 277:153 160
- 452 Husseneder C, Simms DM (2008) Size and heterozygosity influence partner selection in the
453 Formosan subterranean termite. Behav Ecol 19:764 773
- 454 Jawor JM, Linville SU, Beall SM, Breitwisch R (2003) Assortative mating by multiple
455 ornaments in northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). Behav Ecol 14:515 520

- 456 Johnstone RA, Reynolds JD, Deutsch JC (1996) Mutual mate choice and sex differences in
457 choosiness. *Evolution* 50:1382 1391
- 458 Jones IL, Hunter FM (1993) Mutual mate choice in a monogamous seabird. *Nature* 362:238
459 239
- 460 Juola FA, Dearborn DC (2012) Sequence-based evidence for major histocompatibility
461 complex-disassortative mating in a colonial seabird. *Proc R Soc Lond B* 279:153 162
- 462 Kempenaers B (2007) Mate choice and genetic quality: a review of the heterozygosity theory.
463 *Adv Stud Behav* 37:189 278
- 464 Knafler GJ, Clark JA, Boersma PD, Bouzat JL (2012) MHC Diversity and Mate Choice in the
465 Magellanic Penguin, *Spheniscus magellanicus*. *J Hered* 103:759 768
- 466 Krist M (2011) Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biol Rev* 86:692 716
- 467 Ledwon M (2011) Sexual size dimorphism, assortative mating and sex identification in the
468 whiskered tern *Chlidonias hybrida*. *Ardea* 99:191 198
- 469 Lovette IJ, Seutin G, Ricklefs RE, Bermingham E (1999) The assembly of an island fauna by
470 natural invasion: Sources and temporal patterns in the avian colonization of Barbados. *Biol*
471 *Inv* 1:33 41
- 472 Marzluff JM, Balda RP (1988) Pairing patterns and fitness in a free-ranging population of
473 pinyon jays: what do they reveal about mate choice? *Condor* 90:201 213
- 474 Matthysen E, Van de Castele T, Adriaensen F (2005) Do sibling tits (*Parus major*, *P-*
475 *caeruleus*) disperse over similar distances and in similar directions? *Oecologia* 143:301 307
- 476 Macedo RH, Karubian J, Webster MS (2008) Extrapair paternity and sexual selection in
477 socially monogamous birds: are tropical birds different? *Auk* 125:769 777
- 478 Monceau K, Gaillard M, Harrang E, Santiago-Alarcon D, Parker P, Cézilly F, Wattier R
479 (2009) Twenty-three polymorphic microsatellite markers for the Caribbean endemic

- 480 Zenaida Dove, *Zenaida aurita*, and its conservation in related *Zenaida* species. *Conserv Gen*
481 10:1577 1581
- 482 Monceau K, Wattier R, Dechaume-Moncharmont F-X, Motreuil S, Cézilly F (2011)
483 Territoriality vs. flocking in the Zenaida dove, *Zenaida aurita*: resource polymorphism
484 revisited using morphological and genetic analyses. *Auk* 128 :15 25
- 485 Monceau K, Wattier R, Dechaume-Moncharmont F-X, Dubreuil C, Cézilly F (2013)
486 Heterozygosity-fitness correlations in adult and juvenile Zenaida doves, *Zenaida aurita*. *J*
487 *Hered* 104:47 56
- 488 Monceau K, Cézilly F, Moreau J, Motreuil S, Wattier R (2013) Genetic and morphological
489 evidence suggests rapid differentiation between island populations of a Caribbean endemic
490 bird species, the Zenaida dove, *Zenaida aurita*. *PLoS One*, accepted.
- 491 Moreno-Rueda G (2006) Sexual size dimorphism and assortative mating for morphological
492 traits in *Passer domesticus*. *J Ethol* 24:227 230
- 493 Mulard H, Danchin E, Talbot SL, Ramey AM, Hatch SA, White JF, Helfenstein F, Wagner
494 RH (2009) Evidence that pairing with genetically similar mates is maladaptive in a
495 monogamous bird. *BMC Evol Biol* 9:147
- 496 Nakagawa S, Cuthill IC (2007) Effect size, confidence interval and statistical significance: a
497 practical guide for biologists. *Biol Rev* 82:591 605
- 498 Ortego J, Calabuig G, Cordero PJ, Aparicio JM (2007) Egg production and individual genetic
499 diversity in lesser kestrels. *Mol Ecol* 16:2383 2392
- 500 Ortego J, Calabuig G, Bonal R, Munoz A, Aparicio JM, Cordero PJ (2009) Temporal
501 variation of heterozygosity-based assortative mating and related benefits in a lesser kestrel
502 population. *J Evol Biol* 22:2488 2495
- 503 Queller DC, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic-markers. *Evolution*
504 43:258 275

- 505 Quinard A, Cézilly F (2012) Sex roles during conspecific territorial defence in the Zenaida
506 dove, *Zenaida aurita*. Anim Behav 83:47 54
- 507 R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing.
508 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL
509 <http://www.R-project.org/>.
- 510 Regosin JV, Pruett-Jones S (2001) Sexual selection and tail-length dimorphism in scissor-
511 tailed flycatchers. Auk 118:167 175
- 512 Rousset F (2011) Genepop 4.1 for Windows/Linux/Mac OS X
- 513 Row KMC, Weatherhead PJ (2011) Assortative mating in relation to plumage traits shared by
514 male and female American Robins. Condor 113:881 889
- 515 Shaner P-J, Chen Y-R, Li J-W, Kolbe JJ, Lin S-M (2013) Sex-specific correlations of
516 individual heterozygosity, parasite load, and scalation asymmetry in a sexually dichromatic
517 lizard. PLoS One. doi:10.1371/journal.pone.0056720
- 518 Sol D, Elie M, Marcoux M, Chrostovsky E, Porcher C, Lefebvre L (2005) Ecological
519 mechanisms of resource polymorphism in Zenaida doves of Barbados. Ecology 86:2397
520 2407
- 521 Sommer S (2005) MHC-dependent mate choice in a monogamous rodent. Behav Ecol
522 Sociobiol 58:181 189
- 523 Stutchbury BJM, Morton ES (2008) Recent advances in the behavioral ecology of tropical
524 birds. Wilson J Ornithol 120:26 37
- 525 Szulkin M, Bierne N, David P (2010) Heterozygosity-fitness correlations: A time for
526 reappraisal. Evolution 64:1202 1217
- 527 Thünken T, Meuthen D, Bakker TCM, Baldauf SA (2012) A sex-specific trade-off between
528 mating preferences for genetic compatibility and body size in a cichlid fish with mutual
529 mate choice. Proc R Soc Lond B 279:2959 2964

- 530 Tregenza T, Wedell N (2000) Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage.
531 Mol Ecol 9:1013 1027
- 532 van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shirley P (2004) MICRO-CHECKER:
533 software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Mol Ecol
534 Notes 4:535 538
- 535 Wagner RH (1999) Sexual size dimorphism and assortative mating in razorbills (*Alca torda*).
536 Auk 116:542 544
- 537 Wetzel DP, Stewart IRK, Westneat DF (2012) Heterozygosity predicts clutch and egg size but
538 not plasticity in a house sparrow population with no evidence of inbreeding. Mol Ecol
539 21:406 420
- 540 Wiley JW (1991) Ecology and behavior of the Zenaida dove. Ornitol Neotrop 2:49 75

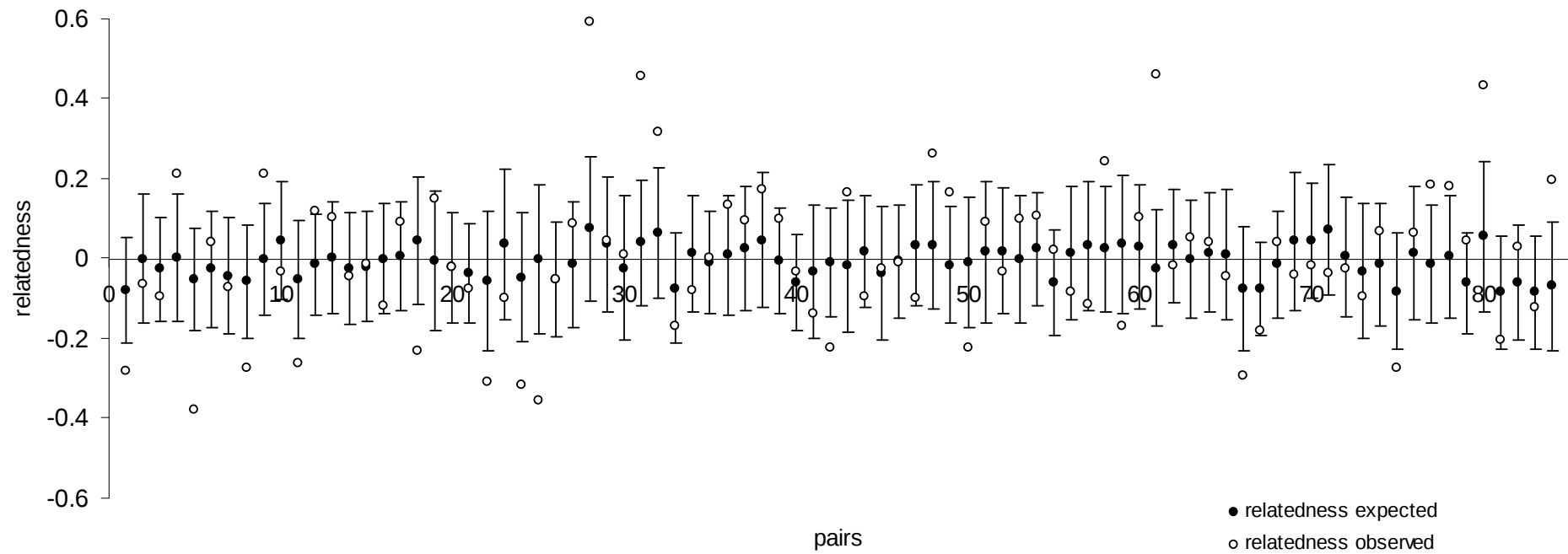
Captions for figures

Figure 1. Observed and expected genetic similarity between partners among 84 pairs. Open circles: observed genetic similarity, filled circles: expected genetic similarity under the assumption of random mating (see text for details).

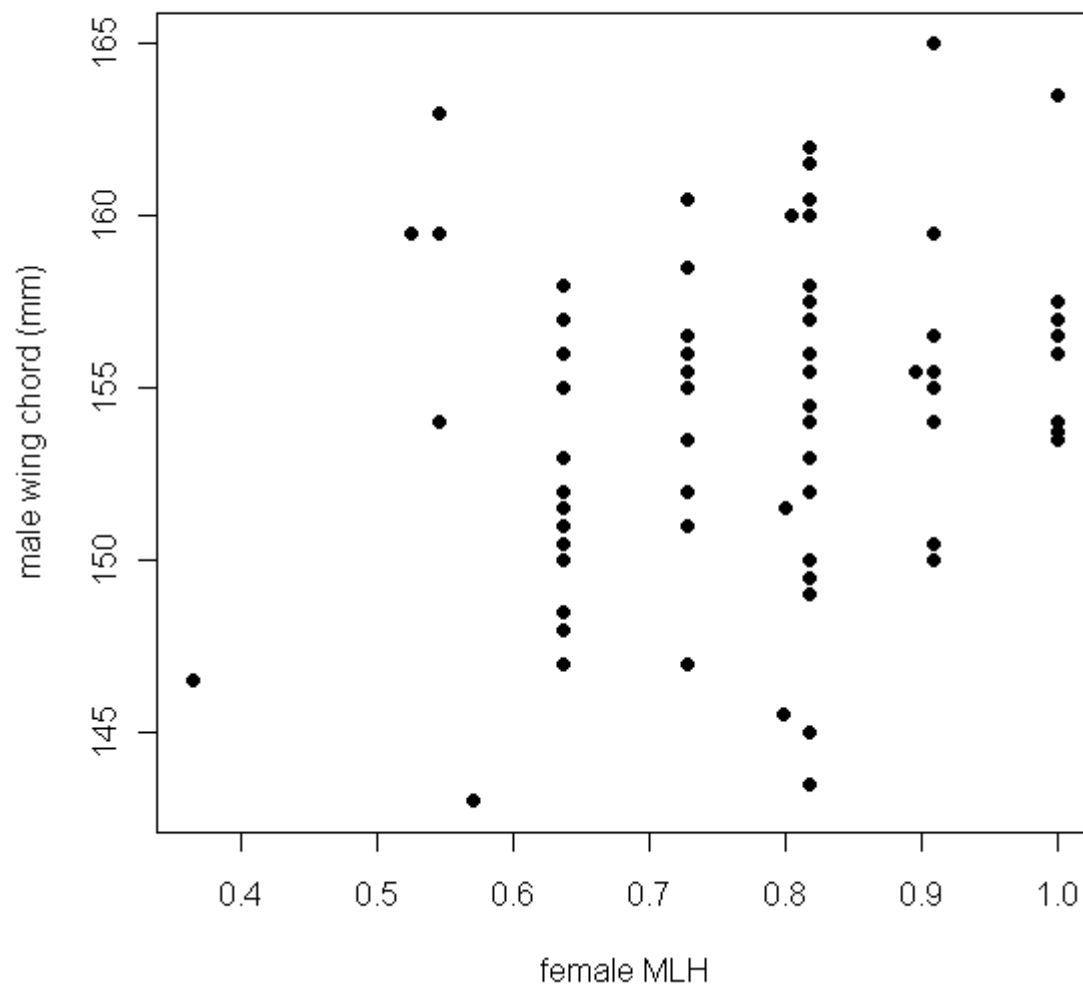
Figure 2. Correlation between female MLH and male wing chord within pairs ($n = 84$).

Figure 3. Correlation between male MLH and female tarsus length within pairs ($n = 84$).

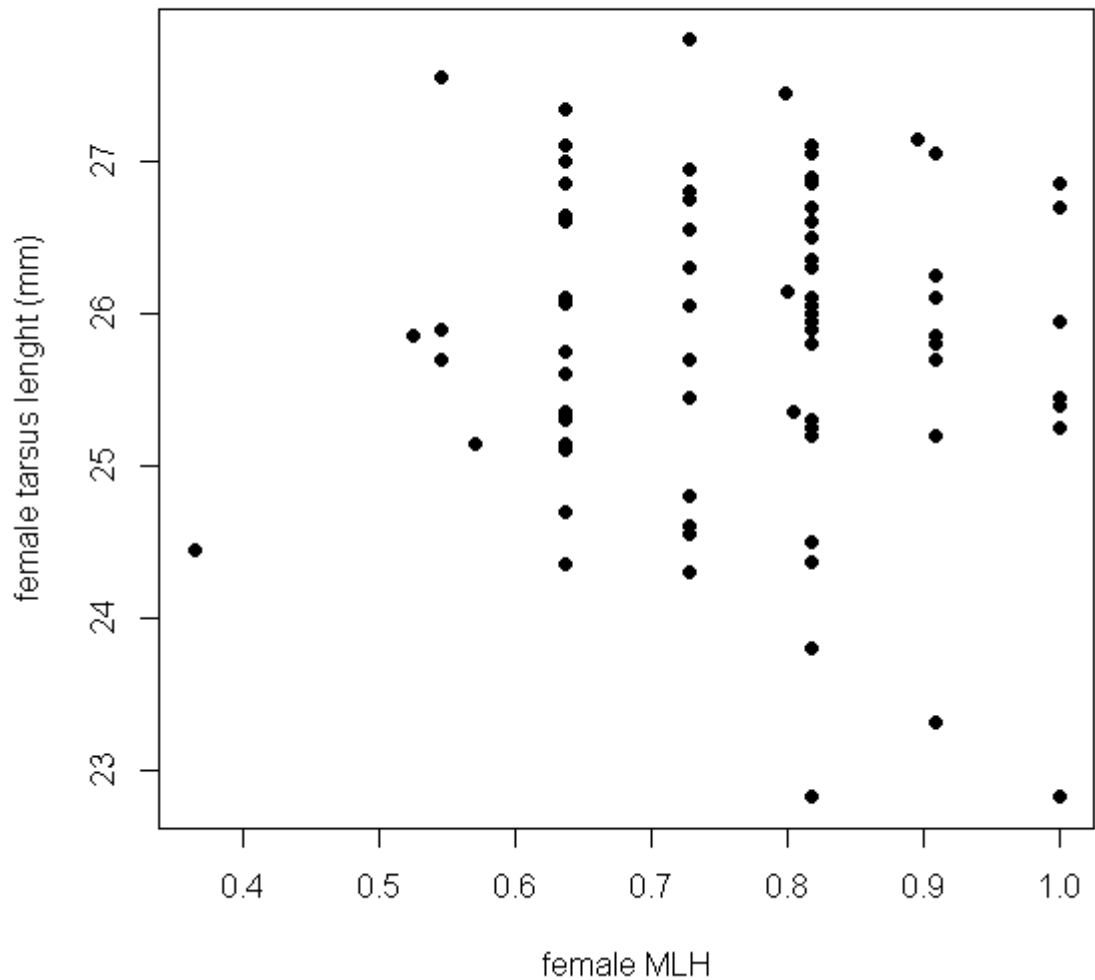
Quinard et al. Figure 1



Quinard et al. figure 2



Quinard et al. figure 3



~ ~ CHAPITRE 4 ~ ~

Patterns d'appariements (2)

Divorce et Veuvage

I – Introduction

Selon Emlen et Oring (1977), la monogamie est un régime d'appariement dans lequel aucun des deux sexes n'a l'opportunité de monopoliser plus d'un partenaire du sexe opposé pour se reproduire. Toutefois, elle présente certaines subtilités au-delà de cette définition simpliste, revêtant différentes formes (Cézilly 2006). Ainsi, elle peut être :

- génétique (accouplement exclusif entre un mâle et une femelle, Wittenberger et Tilson 1980) ou sociale (un mâle et une femelle sont physiquement proches durant une période prolongée ou partagent l'espace ou les ressources, ceci n'impliquant pas nécessairement une monogamie génétique, Wickler et Seibt 1983)
- obligatoire (système associé à une importante contribution de la part du mâle aux soins apportés aux jeunes, Kleiman 1977) ou facultative (système où le mâle s'accouple avec d'autres femelles si l'opportunité lui en est donnée et fournit des soins parentaux limités, Kleiman 1977)
- sérielle (les individus ont plusieurs partenaires au cours de leur vie, les uns après les autres, Wittenberger et Tilson 1980) ou vraie (les individus ne connaissent qu'un seul partenaire au cours de leur vie, Wittenberger et Tilson 1980).

Bien que la monogamie soit marginalement représentée au sein du règne animal, elle se retrouve pourtant parmi tous les taxons : à la fois chez les invertébrés (crustacés, insectes, vers trematodes du genre *Schistosoma*) comme chez les vertébrés (poissons, amphibiens, reptiles, mammifères) avec une forte surreprésentation chez les oiseaux (Mathews 2002, Cézilly 2006, Beltran et Boissier 2008).

A – Monogamie et durée des couples chez les oiseaux

Plus de 90% des espèces aviaires sont socialement monogames (Lack 1968, Black 1996, Bennett et Owens 2002, Cézilly 2006), les mâles et les femelles formant des couples pouvant se maintenir durant la saison de reproduction ou tout au long de l'année. La principale hypothèse avancée pour expliquer l'évolution de la monogamie consiste en la nécessité de soins biparentaux : les individus bénéficieraient d'une aptitude phénotypique accrue lorsqu'ils élèvent leur progéniture ensemble plutôt que seuls (Wittenberger et Tilson 1980, Black 1996, Bennett et Owens 2002, Reichard et Boesch 2003, Cézilly 2006). Néanmoins, la monogamie a évolué chez certaines espèces sans la présence de soins biparentaux. Le phénomène, plus souvent rencontré chez les crustacés, poissons et

mammifères (Mathews 2002, Cézilly 2006), est particulièrement rare chez les espèces aviaires, mais peut s'observer chez certaines tribus de canards : Oxyurini, Mergini et Aythyini (Afton et Paulus 1992). Ceci suggère que d'autres pressions de sélection que l'obligation de soins biparentaux ont pu favoriser l'évolution vers la monogamie, notamment une meilleure défense d'un territoire commun (Farabaugh et al. 1992, Mathews 2002), la synchronisation des périodes de fertilité des femelles (Kempnaers 1997), le gardiennage du partenaire via des agressions intra-sexuelles (Slagsvold 1993, Sandell 1998), ou l'impossibilité pour un mâle de contrôler assez de ressources pour se reproduire avec plus d'une femelle (Emlen and Oring 1977). Il est à noter que ces facteurs ne sont pas exclusifs et que plusieurs d'entre eux ont pu être impliqués dans l'évolution et le maintien de la monogamie chez une espèce donnée.

Chez la plupart des espèces socialement monogames, les partenaires se reproduisent ensemble durant une saison de reproduction. Néanmoins, Black (1996) estime que chez 21% des 159 familles d'oiseaux existantes, les liens du couple persistent pendant plus d'une saison de reproduction. Il n'existe pas d'explication générale à l'évolution de la monogamie à long terme. A l'instar de la monogamie considérée de façon générale, la théorie de la contrainte des soins biparentaux est réductrice et, de surcroît, ne justifie pas le fait que les partenaires ne se séparent pas entre chaque saison de reproduction. L'explication dominante à la monogamie pérenne serait que le succès reproducteur croît avec la durée des liens du couple. Ainsi, les individus gardant le même partenaire durant plusieurs tentatives de reproduction seraient capables de produire plus de jeunes au cours du temps en comparaison de ceux qui changent souvent de partenaire (Fowler 1995, Ens et al. 1996, Black 2001, Gabriel et Black 2013). Selon Coulson (1972), les partenaires familiers seraient plus aptes à se coordonner, notamment lors de tâches partagées telles que l'élevage des jeunes, lorsque les soins biparentaux sont indispensables à la survie des poussins. Toutefois, d'autres facteurs pourraient être impliqués dans le maintien des couples d'une saison de reproduction à l'autre. En ayant recours à la méthode comparative, Cézilly et ses collaborateurs (2000) ont ainsi confirmé chez les Ciconiiformes la théorie plutôt intuitive de la fidélité au site : les oiseaux retournant d'une année sur l'autre sur le même site de nidification seraient prédisposés à se reproduire de nouveau ensemble. D'autres résultats ont par le passé accrédité la pertinence de cette théorie : d'une part, les espèces résidentes ont un taux de fidélité au partenaire plus élevé que les espèces migratrices (Rowley 1983, Ens et al. 1996) ; d'autre part, les espèces marquées par des liens continus entre partenaires (autrement dit qui ne rompent pas en dehors des saisons de reproduction) présentent également un taux de fidélité au site supérieur à celles dont les liens sont limités dans le temps (Rowley 1983, Black 1996, Ens et al. 1996). La

longévité des couples serait également impactée par le taux de mortalité dans la population, les individus ayant une probabilité plus forte de voir leur partenaire mourir lorsque le taux de mortalité est élevé. Par extension, le nombre d'oiseaux devenant célibataires après mort du partenaire étant important, les individus auront plus d'opportunités de changer de partenaire alors que le précédent est toujours vivant, (McNamara et Forslund 1996). En outre, si l'espèce a une espérance de vie réduite, attendre trop longtemps un partenaire qui serait mort pourrait être trop coûteux étant donné la faible probabilité de son retour (Rowley 1983, Ens et al. 1996). La stabilité des couples et la durée prolongée de leurs liens offriraient, qui plus est, certains bénéfices aux individus en dehors des saisons de reproduction. Par exemple, un comportement de vigilance partagé entre le mâle et la femelle permettrait tout au long de l'année de réduire les risques de prédation (McKinney 1986) et d'améliorer l'efficacité de la prise alimentaire, amenant à une meilleure condition physiologique au début de la saison de reproduction (Ford 1983). De même, chez les espèces territoriales, une coopération entre les partenaires contribuerait au maintien d'un territoire qui apporte des ressources peu disponibles et nécessaires à une bonne aptitude phénotypique (nourriture, site de nidification) toute l'année, tout en diminuant les coûts de la territorialité (dépense en énergie, risques de blessures) (Emlen et Oring 1977, Clifton 1990, Mathews 2002, Gill 2012). Le maintien à long terme des liens du couple pourrait aussi jouer le rôle d'une stratégie de gardiennage du partenaire prolongé (Birkhead et Møller 1992). La possibilité d'un gardiennage prolongé pourrait alors augmenter la propension du mâle à s'impliquer dans les soins parentaux et, par conséquent, affecter positivement le succès reproducteur. Enfin, selon l'hypothèse de la performance reproductrice, le succès reproducteur serait lié à l'âge et l'expérience des individus (Rowley 1983, Forslund et Pärt 1995), les oiseaux les plus expérimentés ayant un plus fort succès reproducteur comparés aux oiseaux inexpérimentés. Le risque de changer de partenaire serait alors de se réappairer avec un individu inexpérimenté. Toutefois, les partenaires qui sont restés durant une longue période ensemble sont inéluctablement âgés et expérimentés. Il est ainsi prédit que l'âge et l'expérience de reproduction covarient avec la durée des liens du couple (Bradley et al. 1990, Black 2001), ce qui peut rendre délicate la distinction entre les deux effets (Cézilly et Nager 1996). Il sera donc indispensable dans une analyse de la relation entre âge des individus et performance reproductrice de contrôler statistiquement pour un éventuel effet de la durée des liens du couple (*e.g.* Bradley et al. 1995, Fowler 1995, van de Pol et al. 2006)

B – Causes de séparation des partenaires

Dans les populations naturelles, les liens caractéristiques des espèces monogames peuvent être amenés à se rompre au cours d'une même saison (Beguín et al. 2006, Cézilly and Johnson 1995, Poirier et al. 2003) ou entre deux saisons distinctes (Dubois et al. 1998, Fraser et al. 2004, Ludwigs and Becker 2007), suite à un « veuvage » ou à un « divorce ».

1. *Veuvage*

Les oiseaux vivant à l'état sauvage sont vulnérables à de nombreuses menaces pouvant entraîner leur mort : prédation, empoisonnements chimiques, intoxications biologiques, maladies infectieuses, maladies parasitaires, collisions avec des constructions artificielles, accidents liés à l'activité humaine, intempéries... (Grillet 1988, Benett et Owens 2002) Lorsque des individus sont en couples, les liens qui les unissent sont alors susceptibles d'être brisés suite à la disparition d'un des deux partenaires. Dans ces circonstances, l'individu qui survit et se retrouve seul est qualifié de « veuf ». Le taux de mortalité annuel des adultes variant de 1.6% à 76% chez les oiseaux (Benett et Owens 2002, Jeschke et Kokko 2008), les cas de veuvage peuvent être plus ou moins fréquents selon les espèces.

2. *Divorce*

La rupture des liens peut également résulter du réappariement d'un des deux membres d'un couple avec un nouveau partenaire alors que son ancien partenaire est toujours en vie, provoquant ce qui est communément appelé un cas de « divorce » (Rowley 1983, Choudhury 1995). Le taux de divorce chez les oiseaux monogames varie très largement au sein et entre les espèces en fonction des différents traits d'histoires de vie qui influencent les coûts et les bénéfices de la fidélité au partenaire et du divorce (Choudhury 1995). Il s'étend ainsi d'un extrême de 0% (Tickell 1968, Harris 1973) à un autre voisin de 100% (Simpson et al. 1987, Cézilly and Johnson 1995). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer l'occurrence de ce phénomène (synthétisées dans Choudhury 1995 et Black 1996). Tout d'abord, l'hypothèse d'incompatibilité prédit que le divorce se produit lorsque les deux partenaires d'un couple échouent à se reproduire ensemble même si, séparément, ils ne présentent pas de caractéristiques intrinsèquement négatives (Coulson 1972, Rowley 1983). L'incompatibilité peut être d'ordre génétique (comme une forte similarité génétique entre les

partenaires conduisant à la production de jeunes hautement homozygotes et non viables) ou d'ordre comportemental (par exemple, une mauvaise coordination entre les partenaires lors de l'élevage des poussins entraînant un échec de la tentative de reproduction). Dans ce scénario, les deux partenaires bénéficieront d'un réappariement avec un nouvel individu et le divorce se produit par décision mutuelle relativement tôt après la ou les premières tentatives de reproduction. L'hypothèse de la meilleure option énonce que le divorce se produit lorsqu'un membre du couple peut améliorer son succès reproducteur en se réappariant avec un partenaire de qualité supérieure à son partenaire précédent (Davies 1989, Ens et al. 1993). Le divorce est initié par un seul des deux partenaires et son éventualité est plus probable lorsque la possibilité de trouver un partenaire de meilleure qualité est haute. Le partenaire qui subit le divorce et reste seul durant une période plus ou moins longue est alors désigné comme étant la « victime » du divorce (Ens et al. 1993). L'hypothèse d'erreur de choix du partenaire suggère que le divorce peut survenir à cause d'une erreur faite lors du choix initial. A l'inverse de ce qu'il advient lors d'une incompatibilité entre partenaire, la séparation se fait à l'initiative d'un seul individu dès que l'erreur est détectée (Johnston et Ryder 1987). Selon l'hypothèse du changement rapide de partenaire (*rapid mate switching*), le mâle passerait rapidement d'un partenaire à une autre après s'être reproduit afin de pouvoir s'accoupler avec plus d'une femelle et ainsi augmenter le nombre de jeunes produits au cours d'une même saison (Birkhead et Møller 1992). L'hypothèse des chaises musicales est organisée autour de l'idée que les individus choisissent de s'installer sur le meilleur territoire plutôt que de s'apparier avec le partenaire de meilleure qualité, l'occupation des territoires dépendant de l'ordre d'arrivée des individus après la migration. Ainsi, si un individu tarde à revenir sur le site de reproduction, il trouvera son ancienne place occupée par un nouvel individu plus rapide (Dhondt et Adriaensen 1994). Néanmoins, le divorce peut également survenir après la perte accidentelle du partenaire (comme une séparation lors de la migration) associée à une nécessité de se réappairer rapidement afin d'éviter d'éventuels coûts reproductifs. Owen et al. (1988) ont décrit ce phénomène sous le nom d'hypothèse de "perte accidentelle". Pour finir, l'hypothèse du divorce "forcé" dépeint une situation où un troisième individu s'immisce dans un couple et supprime un des deux membres. Dans ce cas, le partenaire de l'individu évincé restera "volontairement" passif face à l'intrusion ou ne pourra s'opposer au divorce sans possibilité de choix, les deux éventualités pouvant être difficiles à démêler dans la plupart des circonstances. Selon cette théorie, le succès reproducteur du couple d'origine n'aura aucun impact sur la probabilité de divorce et, après changement de partenaire, celui de l'individu réapparié ne peut être prédit (Taborsky et Taborsky 1999).

C – Conséquences de la séparation

Chez les couples socialement monogames, la rupture des liens aura un impact plus ou moins négatif ou profitable selon que l'individu aura subi la séparation (veuvage ou victime du divorce) ou qu'il l'aura lui-même provoquée (initiateur du divorce).

1. *Veuvage*

Les conséquences du veuvage en termes de succès reproducteur et de survie peuvent être particulièrement négatives pour les individus (Bowman et Bird 1986, Sheldon et al. 1999, Ismar et al. 2010, Nicolai et al. 2012). Ainsi, chez les canards holarctiques, les femelles qui perdent leur partenaire présentent une diminution de leur survie (Hepp 1984), de leur probabilité de se reproduire à nouveau durant le cycle en cours (Nesbitt 1989) et de leur performance reproductrice (Dubovsky et Kaminski 1994). Cette dernière pourrait être due à des retards dans les événements physiologiques et comportementaux précédant la reproduction (Brodsky et Weatherhead 1985, Pattenden et Boag 1989, Dubovsky et Kaminski 1994), ainsi qu'au fait de se réappairer avec un partenaire de qualité inférieure à celui avec lequel elles étaient précédemment accouplées (Heitmeyer 1995). Par ailleurs, nous avons vu auparavant que la durée des liens du couple était fortement liée au succès reproducteur chez certains oiseaux, de sorte que la perte du partenaire pourrait alors entraîner une réduction de la performance reproductrice dans l'immédiat, quand bien même l'individu veuf réussirait à se réappairer (Ismar et al. 2010).

2. *Divorce*

Pour de nombreuses espèces, le divorce est considéré comme étant une stratégie reproductive par laquelle les individus initiateurs peuvent maximiser leur propre aptitude phénotypique en obtenant des bénéfices directs ou indirects (génétiques) (Green et al. 2004, Moody et al. 2005, Ramsay et al. 2000). McNamara et ses collaborateurs (1996, 1999) ont prédit au travers de modèles théoriques que des individus devraient divorcer uniquement sous la condition que le gain attendu en terme d'aptitude phénotypique avec le nouveau partenaire soit supérieur à celui attendu avec le précédent partenaire (McNamara and Forslund 1996; McNamara et al. 1999). A cette fin, l'individu initiateur du divorce choisira de se réappairer soit avec un partenaire de meilleure qualité (phénotypique, génétique, parental) ou avec lequel

il serait plus compatible, soit avec un partenaire possédant un territoire de meilleure qualité (Choudhury 1995). Chez les espèces dont le succès reproducteur est corrélé à la durée du temps passé ensemble, les individus choisissant de divorcer auront à recommencer depuis le début et risqueraient de voir leur performance reproductrice diminuer. Dans ces conditions, les divorces devraient se produire peu de temps après l'appariement initial (Choudhury 1995).

De même que les individus subissant un veuvage, les victimes d'un divorce peuvent faire face à des effets négatifs. D'une part, leur succès reproducteur risque dans le meilleur des cas de diminuer, selon le temps qu'ils prennent à retrouver un nouveau partenaire et la qualité de ce dernier (Heg et al. 2003, Poirier et al. 2003, Maness et Andersson 2007). Dans le cas le plus extrême, leur succès reproducteur après divorce ira jusqu'à devenir nul si ils ne se réappariaient jamais (Poirier et al. 2003, Moody et al. 2005). D'autre part, la perte de leur partenaire est susceptible d'avoir un impact direct sur leur qualité de vie au travers de la perte de leur territoire et d'une moindre accessibilité aux ressources disponibles dans l'environnement (Heg et al. 2003). En outre, la probabilité de survie chez les victimes de divorces peut tendre à diminuer (Heg et al. 2003).

D – Limites des études déjà publiées

Suivant en la matière les études relatives à l'évolution et au maintien de la monogamie, la littérature concernant le phénomène du divorce chez les oiseaux socialement monogames s'est principalement concentrée sur des espèces vivant en milieu tempéré et caractérisées par des liens du couple s'étendant sur une saison de reproduction réduite à quelques mois, voire semaines, dans l'année (Choudhury 1995, Benett et Owens 2002, Stutchbury et Morton 2008). La plupart des cas de divorce étudiés correspond par conséquent à des séparations survenant à l'intérieur d'une saison de reproduction ou entre deux saisons de reproduction discrètes et consécutives (Choudhury 1995). De par leur absence de saison de reproduction définie et le maintien des liens du couple tout au long de l'année, les oiseaux vivant sous des latitudes tropicales sont des modèles biologiques originaux pour explorer la monogamie à long terme et tester les diverses hypothèses avancées pour expliquer l'occurrence des divorces (Stutchbury et Morton 2008). Les espèces tropicales sont supposées être contraintes par des conditions qui limitent leur capacité à changer de partenaires et/ ou de territoires. Les oiseaux des zones tempérées souvent migrateurs peuvent par exemple avoir plus d'opportunités pour sélectionner un nouveau partenaire entre les saisons contrairement aux oiseaux tropicaux plus sédentaires et aux liens

du couple continu (Ens et al. 1996). En outre, le synchronisme de reproduction est habituellement plus élevé chez les femelles d'espèces vivant en milieu tempéré à cause d'une période de reproduction restreinte (Stutchbury et Morton 1998). Ce synchronisme est apparu comme étant un prédicteur pertinent du taux de paternité hors-couple (Stutchbury et Morton 1998, Møller et Ninni 1998). Chez les espèces tropicales présentant de longues saisons de reproduction asynchrones, le taux de paternité hors-couple est ainsi généralement bas comme démontré chez les passereaux tropicaux (Stutchbury et Morton 2001, Douglas et al. 2012; voir cependant Krueger et al. 2008, Albrecht et al. 2013). Il existe néanmoins des espèces tropicales caractérisées par un synchronisme élevé associé à un fort taux de paternité hors-couple (Stutchbury et al. 1998, Carvalho et al. 2006, Stutchbury et al. 2007). Parallèlement, au niveau interspécifique, le taux de paternité hors-couple est positivement corrélé au taux de divorce chez les oiseaux socialement monogames (Cézilly et Nager 1995). Il est donc attendu que les espèces tropicales habituellement sujettes à de faibles taux de paternité hors-couple, manifestent un taux de divorce bas. De nouveau, cette assertion n'est pas vraie pour toutes les espèces tropicales et il est possible de rencontrer des espèces de basses latitudes dont les taux de divorce avoisinent les 40% (Greenberg et Gradwohl 1997, Morton et al. 2000, Fedy et Stutchbury 2004). En outre, peu d'études ont examiné sur une période étendue les causes et conséquences du veuvage et/ou du divorce chez les oiseaux longévifs à monogamie pérenne (Black 2001, Gill 2012, Nicolai et al. 2012, Williams et McKinney 1996).

E – Conséquences de la monogamie chez *Zenaida aurita* et d'autres colombidés

Les études menées sur la biologie de la reproduction de la tourterelle à queue carrée ont montré que l'espèce possédait la capacité à se reproduire jusqu'à quatre fois tout au long de l'année (Wiley 1991). Toutefois, si l'existence de liens à long terme est soupçonnée (Wiley 1991, Cézilly & Keddar 2012, Quinard & Cézilly 2012), elle n'a pas été quantifiée, ni même formellement démontrée jusqu'à présent. Mâles et femelles présentent un faible dimorphisme sexuel, tant au niveau de la taille (Dechaume-Montcharmont et al. 2011) que de la coloration du plumage (Chapitre 2), les rendant non distinguables à l'œil nu. Les partenaires sexuels partagent à la fois la défense du territoire – avec une implication plus marquée de la part du mâle – (Quinard et Cézilly 2012), la vigilance anti-prédateur (Cézilly et Keddar 2012) et sont tout deux impliqués dans la construction du nid et les soins aux jeunes (Wiley 1991). En l'absence de données détaillées, il est possible dans un premier temps de s'intéresser à ce qui est connu chez d'autres espèces phylogénétiquement proche. Chez la

tourterelle triste (*Z. macroura*), une espèce étroitement apparentée à la tourterelle à queue carrée et cohabitant avec celle-ci sur certaines îles (Bond 1993, del Hoyo et al. 1997, Clements 2007), les liens du couple se maintiennent toute l'année, parfois durant plusieurs saisons (Baskett et al. 1993). Des liens forts et une coordination précise entre les deux partenaires sont nécessaires lors des soins parentaux auxquels à la fois le mâle et la femelle participent activement (Baskett et al. 1993). En effet, lorsqu'un des adultes vient à disparaître, son partenaire abandonne la plupart du temps le nid (Baskett et al. 1993). En outre, chez la tourterelle rieuse (*Streptopelia risoria*) originaire d'Afrique, les individus captifs qui se sont déjà reproduits ensemble présentent une incubation plus stable (Wallman et al. 1979) et un taux d'éclosion plus important (Erickson et Morris 1972). Au cours d'une expérience manipulant le succès reproducteur et la durée des liens du couple chez le pigeon domestique (*Columba livia domestica*), Wosegien (1997) a montré que, suite à une séparation des couples de 60 jours, les femelles ayant réussi leur tentative de reproduction préféraient se réappairer avec leur ancien mâle plutôt qu'un nouveau lorsque les partenaires du couple avaient passé au moins 200 jours ensemble. Les femelles ayant passé moins de 156 jours avec leur ancien mâle préféraient par contre s'accoupler avec un nouveau partenaire. Quant aux mâles, ils étaient 60% à préférer leur ancienne partenaire. Une étude en milieu naturel a par la suite confirmé ce phénomène en mettant en évidence à la fois une influence de la densité des colonies et de l'expérience des couples sur le succès reproducteur (Hetmański et Barkowska 2007).

Les quelques informations disponibles sur le système d'appariement de la tourterelle à queue carrée énoncées plus haut suggèrent que le succès reproducteur des individus pourrait être sujet au même phénomène de familiarité au partenaire que chez d'autres columbides. Ceci affecterait en conséquence le taux de divorce et ses modalités et, plus généralement, les conséquences des séparations entre partenaires, quelles qu'en soient les causes. Pour cette étude, nous nous sommes appuyés sur notre base de données basée sur les recaptures visuelles pratiquées depuis 2007 sur la tourterelle à queue carrée. Dans un premier temps, nous avons déterminé la distribution de fréquences des durées maximales de durée des couples identifiés sur le terrain. Par la suite, nous avons évalué la proportion de couples maintenus dans le temps en fonction du mode de séparation des partenaires. À partir de là, nous avons déterminé le taux de divorce annuel au sein de notre population, ainsi que les caractéristiques des individus initiateurs de divorce. Pour analyser les conséquences des séparations, nous avons évalué dans quelle mesure la perte du partenaire ou le réappariement influait sur le maintien des individus sur leur territoire d'origine et sur la probabilité de les revoir à long terme. Finalement, nous avons analysé les différences de qualité phénotypique et génétique entre les

partenaires d'origine et les partenaires après réappariement, ainsi que l'impact de la qualité individuelle sur le fait de se réappairer ou non après veuvage.

II – Matériel et Méthodes

A – Critères de définition des statuts

En premier lieu, les couples dont les deux partenaires étaient bagués et qui avaient été vus au moins deux fois ensemble ont été extraits de la base de données. Lors des observations, deux individus étaient considérés comme formant en couple lorsqu'ils étaient vus : se nourrissant l'un à côté de l'autre sans s'agresser, défendant ensemble un territoire contre des intrus, en train de copuler ou de nicher ensemble. De cette liste de couples, nous avons déterminé ceux qui s'étaient maintenus, ceux qui avaient divorcé et ceux dont un individu était devenu veuf. Dans cette étude, un divorce a été considéré comme s'étant produit lorsqu'un oiseau *X* vu en couple avec un individu *Y* était revu en couple a posteriori avec un individu *Z* alors que l'individu *Y* était toujours vivant dans le même temps. L'individu *X* était alors considéré comme l'initiateur du divorce et l'individu *Y*, comme la « victime » ayant subi le divorce. Un veuvage correspondait à un oiseau *V* vu en couple avec un individu *M*, l'individu *V* étant revu ensuite vivant, seul ou réapparié, durant un certain temps alors que l'individu *M* n'était plus revu durant cette période. Ce dernier pouvait donc être mort ou avoir émigré de façon permanente vers un endroit hors de notre zone de monitoring. Les limites précises des territoires ne sont pas toujours déterminables sur le terrain. À Sunset Crest par exemple, les observateurs se contentent en règle générale de relever l'adresse du lieu où ont été observés les individus, ou précisent une zone particulière à l'intérieur d'un lieu donné. L'emplacement du territoire était alors déterminé par le plus grand nombre de fois où a été vu un couple ou un individu.

B – Géotypage et évaluation du niveau d'hétérozygotie

Sur les 121 individus impliqués dans des couples confirmés, 109 ont été géotypés selon le protocole décrit dans la seconde partie de l'introduction. 86 individus ont ainsi été géotypés sur 11 loci, 11 sur 10 loci, 9 sur 9 loci et 3 sur 8 loci. Les loci ont été testés pour la présence de déséquilibres de liaison ainsi que pour l'écart à la loi de Hardy-Weinberg grâce

au logiciel GENEPOP (v. 4.1.4.; Rousset 2011). Afin d'évaluer le degré d'hétérozygotie, nous avons calculé l'indice MLH équivalant à la proportion de loci hétérozygotes au sein d'un individu, les valeurs manquantes étaient alors remplacées par la moyenne de la population au locus donné (Szulkin et al. 2010).

C – Analyses des données

Dans un premier temps, nous avons évalué le taux de divorce pour chaque année et le taux de divorce global pour la période s'étendant de 2007 à 2013, en se basant sur le nombre de couples maintenus entre chaque année. Pour déterminer si les individus tendaient à conserver le territoire qu'ils occupaient avec leur couple d'origine et si le fait de rester ou de partir était influencé par le sexe ou le statut (divorcé / veuf réapparié / veuf non réapparié), nous avons utilisés des tests exact de Fisher. Afin de déterminer quelles variables expliquaient le changement ou la conservation d'un territoire chez les veufs, nous avons réalisé une sélection de modèle utilisant une procédure pas à pas descendante basée sur un modèle complet incluant la taille de l'aile, du tarse, le degré d'hétérozygotie (MLH), le sexe, le fait de se réapparié ou non ainsi que toutes les interactions. La relation entre qualité phénotypique (tarse, aile, condition corporelle, masse) et génétique (MLH) du premier partenaire et celles du second a été explorée au travers de corrélations de Pearson associées à des tests t de Student appariés pour les données morphométriques et d'une corrélation de Spearman associée à un test de Wilcoxon apparié pour le niveau d'hétérozygotie individuel. De même, la qualité des individus ayant subi un veuvage a été comparée entre les individus s'étant réappariés et ceux étant demeurés seuls via un test de Wilcoxon.

III – Résultats

A – Généralités

Entre 2007 et 2013, 131 couples formés par deux individus bagués ont été identifiés. Les liens entre mâle et femelle (temps écoulé entre la date de première observation du couple et la date de dernière observation) pouvaient être suivis jusqu'à 1758 jours (près de cinq ans). Néanmoins, 50% des couples ont été observés durant moins de 60 jours (Fig. 14a). Environ 36% des couples n'ont été vus que deux fois et 34% ont été vus entre trois et quatre fois, alors

que 30% ont été observés plus de quatre fois (Fig. 14b). Le nombre d'observation des couples était corrélé à leur durée d'observation ($r_s = 0.63$, $P < 0.0001$).

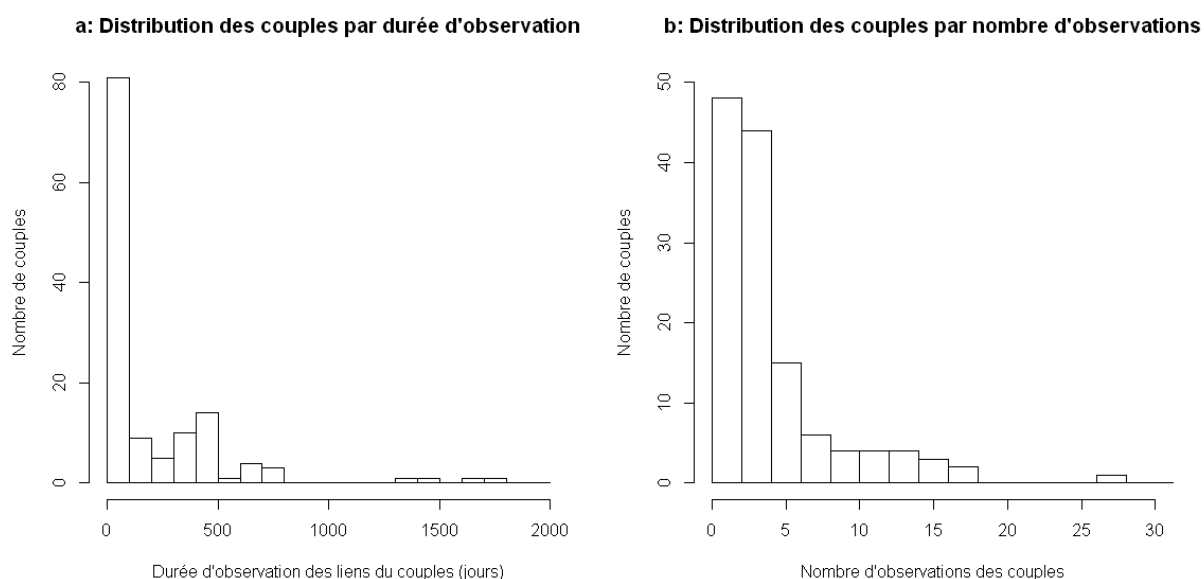


Figure 14 Distribution a : de la durée d'observation des couples en jours (n=131) et b : du nombre de fois où les partenaires des couples ont été observés ensemble (n=131)

B – Occurrence des divorces et veuvages

La distribution de la durée d'observation des liens des couples ne variait pas entre les couples qui s'étaient maintenus, ceux qui avaient divorcés et ceux dont un individu avait subi un veuvage (Test de Kolmogorov-Smirnov deux à deux : (i) couples maintenus / couples victimes de veuvage : $P = 1$, (ii) couples maintenus / couples divorcés : $P = 0.60$, (iii) couples divorcés / couples victimes de veuvage : $P = 0.71$; Fig. 15).

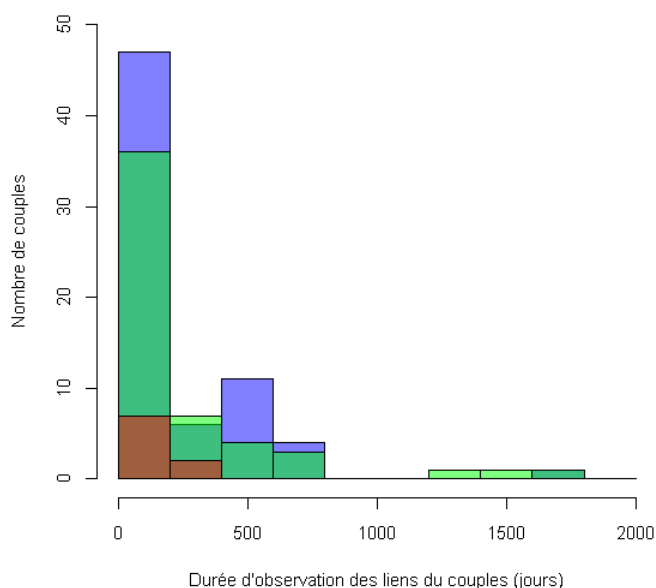


Figure 15 Distribution de la durée d'observation des liens du couple en jours chez les couples : maintenus (en bleu, n=69), victimes de veuvage (en vert, n=53) et divorcés (en marron, n=9)

Le taux de divorce variait de 0 à 21.43% selon les années pour un taux global de 11.54% (Tableau 1), mais ne variait pas de façon significative entre années (Test exact de Fisher : $P = 0.25$). Les divorces n'étaient pas plus initiés par les mâles que par les femelles (5 mâles, 4 femelles, test binomial : $P = 1$). Parmi les 9 individus ayant subi un divorce, un seul s'est réapparié (une femelle).

Tableau 1 Taux de divorce pour chaque année entre 2007 et 2013

Année	Nombre de couples vus	Nombres de couples revus entre deux années	Nombre de divorces	Taux de divorce (%)
2007	24			
2007-2008		3	0	0
2008	24			
2008-2009		11	3	21.43
2009	25			
2009-2010		12	3	20
2010	29			
2010-2011		13	1	7.14
2011	35			
2011-2012		19	0	0
2012	46			
2012-2013		11	2	15.38
2013	17			
	Total	69	9	11.54

Sur 131 couples, le veuvage concernait 31 mâles et 22 femelles (Test binomial : $P = 0.27$) dont 18 mâles et 11 femelles qui se sont réappariés par la suite ainsi que 13 mâles et 11 femelles qui n'ont pas retrouvé de nouveau partenaire (Test exact de Fisher : $P = 0.59$). Le restant de l'échantillon (71) est composé de couples qui ont été revus jusqu'en 2013 ou de couples qui ont été vus durant une certaine période et dont les deux partenaires n'ont plus jamais été revus par la suite.

C – Maintien du territoire

La proportion de mâles divorcés et réappariés après veuvage qui restent sur le territoire qu'ils occupaient avec leur précédente partenaire diffère significativement de la proportion de ces mâles qui quittent leur territoire, les mâles restant sur leur territoire d'origine étant plus nombreux. La proportion de femelles divorcées et réappariées après veuvage n'est pas différente entre celles qui restent sur leur territoire d'origine et celles qui le quittent (Test exact de Fisher : $P = 0.03$; Tableau 2).

Tableau 2 Individus divorcés et réappariés après veuvage conservant ou quittant leur territoire

	Conserve	Quitte
Mâles	22	5
Femelles	10	10

Chez les mâles comme chez les femelles, il n'y a pas de différence significative entre le nombre d'individus divorcés qui quittent leur territoire ou qui le conservent et ce, qu'ils se réappariaient ou non (Test exact de Fisher : $P = 1$ chez les mâles, $P = 0.52$ chez les femelles). De même, les mâles et les femelles veufs ne conservent pas plus leur territoire qu'ils ne le quittent ($P = 0.34$) et ce, qu'ils trouvent un nouveau partenaire ou non (veufs réappariés : $P = 0.16$; veufs non réappariés : $P = 0.68$; Tableau 3).

Tableau 3 Individus veufs réappariés et non réappariés conservant ou quittant leur territoire

	Veufs réappariés		Veufs non réappariés	
	Conserve	Quitte	Conserve	Quitte
Mâles	16	2	7	5
Femelles	8	4	5	6

Après une sélection de modèle via une procédure pas à pas descendante basée sur un modèle complet comportant la taille de l'aile, du tarse, MLH, le sexe, le fait de se réappairier ou non et toutes les interactions, le modèle final obtenu (Tableau 4) conserve le statut de réappariement, le degré d'hétérozygotie, leur interaction ainsi que la taille du tarse (dont la valeur de P présente une tendance).

Tableau 4 Modèle final obtenu après sélection de modèle pas à pas descendant, la variable à expliquer est le changement ou non de territoire après séparation

	Estimateur	Erreur standard	P
Intercept	26.96	11.66	0.021
Réappariement	-25.17	9.01	0.005
Tarse	-0.77	0.40	0.057
MLH	-9.81	4.89	0.045
Réappariement : MLH	29.57	10.50	0.005

Chez les individus non réappariés, ceux qui conservent leur territoire après veuvage ont un degré d'hétérozygotie plus élevé que ceux qui le perdent (Fig. 16a). Au contraire, chez les individus réappariés, ceux qui conservent leur territoire présentent un degré d'hétérozygotie plus faible que ceux qui le quittent (Fig. 16a). Enfin, les individus aux tarse les plus grands ont plus tendance à rester sur leur territoire (Fig. 16b).

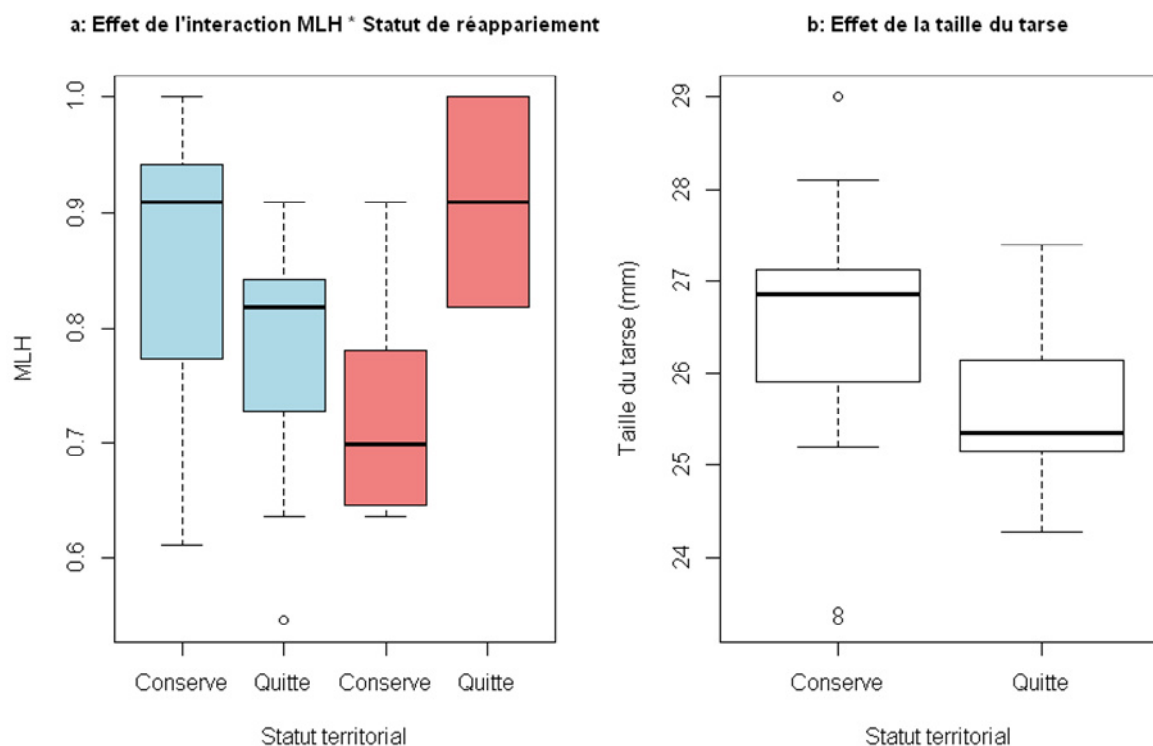


Figure 16 Effet sur la conservation ou le changement du territoire chez les veufs de a : l'interaction MLH * Statut de réappariement, les boîtes à moustaches en bleu correspondent aux individus non réappariés, celles en rouge correspondent aux individus réappariés ; b : la taille du tarse

D – Qualité phénotypique et génétique des partenaires

La qualité phénotypique (taille du tarse, de l'aile, masse, condition corporelle) et/ou génétique (MLH) du second partenaire n'était significativement pas différente de celle du précédent lors de réappariement ($P > 0.05$ pour tous les tests de t de Student appariés et test de Wilcoxon appariés, Fig. 17). Néanmoins, le second partenaire tend à présenter une condition corporelle supérieure à celle du premier (Test t de Student apparié : $t = -1.9647$, $P = 0.06113$, Fig. 17). En outre, nous avons détecté, après l'application d'une correction de Bonferroni, une corrélation positive entre le premier et le second partenaire pour la masse ($r_p = 0.52$, $P = 0.008$), ainsi qu'une tendance pour la taille du tarse ($r_p = 0.43$, $P = 0.03$) et l'indice d'hétérozygotie MLH ($r_s = 0.38$, $P = 0.07$), mais ni pour l'aile ($r_p = -0.05$, $P = 0.79$) ou la condition corporelle ($r_p = 0.23$, $P = 0.26$) (Fig. 17). Finalement, les individus veufs s'étant réappariés avaient un tarse significativement plus grand ($W = 177$, $P = 0.003$) et une condition corporelle significativement plus faible ($W = 483$, $P = 0.006$) que les individus n'ayant jamais été vus réappariés. Aucune différence n'a été trouvée pour la longueur de l'aile, la masse et l'hétérozygotie ($P > 0.20$).

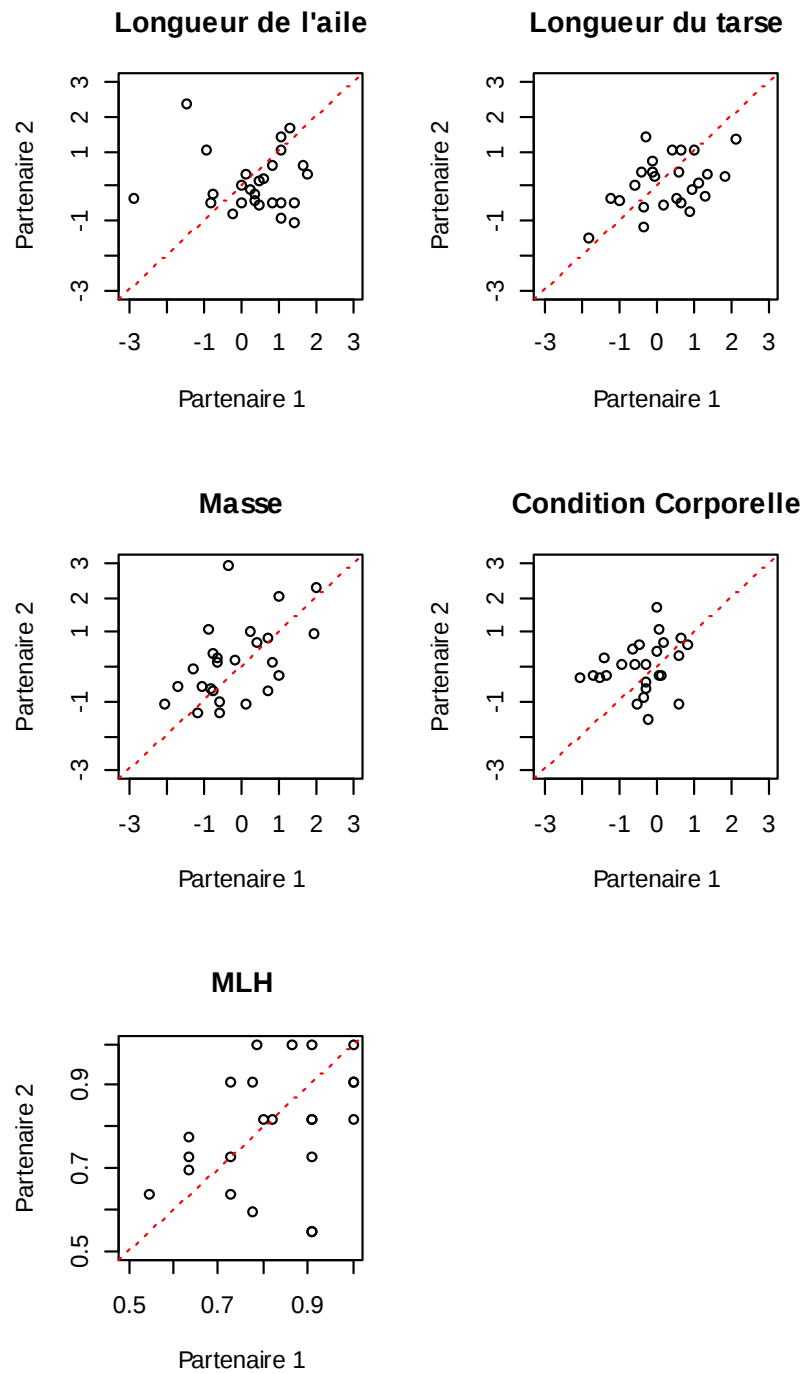


Figure 17 Qualité du premier partenaire en fonction du second lors d'un réappariement à la suite d'un divorce ou d'un veuvage. Les données pour la longueur de l'aile, la longueur du tarse, la masse et la condition corporelle ont été centrées et réduites. La ligne rouge en pointillé représente la droite isométrique. Les points situés en-dessous indiquent les cas où le premier partenaire est de meilleure qualité que le second. Les points au-dessus indiquent les cas où le second partenaire est de meilleure qualité que le premier.

E – Historique des cas particuliers de divorce

Le nombre réduit de cas de divorce observés ne permet pas d'entreprendre une analyse statistique. Toutefois, suivant la publication récente de Perez-Staples et al. (2013), nous procédons ici à une analyse au cas par cas afin de décider pour chacun quelle hypothèse est mieux à même de rendre compte du divorce constaté.

Couple 1

La femelle A (GY88613) et le mâle A (GY79137) ont été observés quatre fois ensemble sur une période de 30 jours. Sept mois après la dernière observation du couple, la femelle a été vue avec un mâle B (GY88532), alors que le mâle A a été réobservé seul durant encore deux ans. À la fois le mâle et la femelle du couple d'origine ont changé de territoire après le divorce. Le mâle B ne présentait pas d'amélioration manifeste de la qualité phénotypique comparée à celle du mâle A mise à part pour la condition corporelle (aile : -2.5 mm, tarse : -1.05 mm, masse : +4.6 g, condition corporelle : + 16.2). Les données d'hétérozygotie pour le mâle A n'étant pas disponibles, la comparaison avec le mâle B n'est pas possible pour la qualité génétique.

Couple 2

La femelle A (GY80874) et le mâle A (GY80873) ont été capturés ensemble, laissant supposer que les liens du couple ont pu perdurer sur une durée plus longue que les 396 jours pendant lesquels ils ont été observés trois fois ensemble. Douze jours avant la date de dernière observation du couple 2, le mâle A a été vu une fois avec une femelle B (GY88597). Dans le mois suivant la dernière observation du couple, la femelle A s'est réappariée avec un mâle C (GY88634). Selon les données dont nous disposons, les deux individus du couple d'origine ne semblent pas avoir changé de territoire. Une autre possibilité serait que les limites de deux territoires adjacents aient fluctué donnant ainsi l'impression que le territoire d'origine reste toujours le même. La masse de la femelle B était supérieure à celle de la femelle A (+14.5 g) et dans une moindre mesure sa condition corporelle également (+8.7). Les variations pour la taille de l'aile, celle du tarse et le degré d'hétérozygotie entre les deux femelles n'étaient pas marquées (respectivement : -1 mm, +0.3 mm et ± 0).

Couple 3

La femelle A (GY80289) a été vue durant 13 jours (3 fois) avec le mâle A (GY88750). La dernière observation du couple a été marquée par un accouplement. Les partenaires ayant été capturés 2 et 4 ans auparavant avec de nombreuses observations suivant les captures, nous pouvons supposer que le couple s'est formé relativement peu de temps avant la première date d'observation. Moins de cinq mois plus tard, le mâle A s'est réapparié avec une femelle B non baguée (9 observations en 5 mois jusqu'à la fin de la dernière mission en 2013, dont une observation incluant un chant de la part du mâle). La femelle A a été revue seule également jusqu'en 2013. Les deux partenaires du couple d'origine ont quitté leur territoire après le divorce. La femelle B étant non baguée, aucune donnée sur sa qualité phénotypique et génétique n'est disponible.

Couple 4

Le couple 4 a seulement été observé trois fois sur trois jours. Néanmoins, les deux individus n'avaient été revus qu'une fois chacun au cours des onze mois précédents. Il se peut ainsi que le couple se soit établi avant la date de première observation. Lors du troisième jour d'observation, le mâle A (GY79031) a été vu en compagnie d'une femelle B (GY80330), puis uniquement avec elle les mois suivants. La femelle A (GY79184) a été observée seule pendant un an avant de ne plus être revue. Le mâle A est resté sur son territoire après le divorce alors que la femelle A l'a quitté. La femelle B présente de façon générale une qualité inférieure à celle de la femelle A (aile : -8 mm, tarse : + 0.8 mm, masse : -19.6 g, condition corporelle : -30.5, hétérozygotie : -0.18).

Couple 5

La femelle A (GY80857) et le mâle A (GY79412) ont été vus trois fois sur trois jours. Toutefois, la femelle A a été baguée une semaine avant les observations. Durant les 10 mois précédents, période entre la capture du mâle et de sa première observation avec la femelle, celui-ci a été vu 6 fois dont une fois en couple avec un individu non bagué et deux fois agressant d'autres oiseaux. Les partenaires pourraient donc avoir été appariés depuis un temps plus long que celui observé. Douze jours après la date de dernière observation du couple 5, la femelle a été vue accompagnée d'un mâle B (GY80889). Suite au divorce, la femelle a quitté

le territoire qu'elle occupait avec son précédent partenaire, alors que celui-ci y est resté. Le mâle B avait une masse (+11.9 g) ainsi qu'une condition corporelle (+29) supérieures. La taille de l'aile (-1.5 mm) et du tarse (-1.65 mm) n'était pas plus élevées que celles du mâle A. Le degré d'hétérozygotie pour le mâle A n'était pas connu.

Couple 6

La femelle A (GY89437) et le mâle A (GY80853) ont été observés quatre fois durant 78 jours. Trois semaines plus tard, le mâle a été vu réapparié avec un individu non bagué. Mâle A et femelle A sont tout deux restés sur le territoire durant la période d'observation qui a suivi le divorce. L'individu ayant remplacé la femelle A étant non bagué, aucune donnée phénotypique et génétique n'est connue.

Couple 7

La femelle A (GY89424) et le mâle A (GY80350) n'ont été vus que deux fois pendant cinq jours. Néanmoins, la femelle A a été baguée dix jours avant la date de première observation du couple. De son côté, le mâle A avait été observé pendant 21 jours auparavant (dont une fois en couple avec un individu non bagué). Il existe donc une probabilité que le couple se soit maintenu durant plus de cinq jours. Un an plus tard, la femelle A a été observée avec un individu non bagué accompagné d'un juvénile. Suite au divorce, le mâle A et la femelle A ont quitté le territoire qu'ils occupaient ensemble. La femelle A s'étant réappariée avec un individu non bagué, les données phénotypiques et génétiques ne sont pas disponibles.

Couple 8

Les individus ont été bagués une semaine avant la première observation du couple, les liens étaient par conséquent très probablement établis depuis une durée plus longue que celle indiquée par nos données (2 observations sur une période de 27 jours). Trois ans plus tard, la femelle A (GY79180) a été notée en présence d'un individu non bagué à la recherche de matériel pour la construction d'un nid. Entre ces deux moments, la femelle n'avait été revue que trois fois et le mâle A (GY79175) sept fois (principalement l'année de l'observation du couple). Un an après le réappariement de la femelle, le mâle a été vu une dernière fois. Celui-ci était toujours à proximité de son ancien territoire alors que la femelle avait migré vers un

nouveau territoire. De nouveau, les données concernant l'individu avec lequel la femelle s'est réappariée ne sont pas disponibles.

Couple 9

(Historique complet de veuvages et divorce du mâle décrit dans la partie « Informations additionnelles » qui suit)

La femelle A (GY88646) a été capturée avec le mâle A (GY80881) alors qu'il était déjà bagué. Deux semaines auparavant, le mâle avait été vu deux fois avec un individu non bagué, vraisemblablement la femelle A. La durée d'observation de ce couple était de 312 jours (6 fois). Le mois suivant la date de dernière observation du couple, le mâle A a été observé avec une femelle B (GY88582, couple *9bis*). Ce réappariement dura un an avant la disparition de la femelle B. Huit mois après la dernière date d'observation du couple *9bis*, le mâle A a été revu avec la femelle A et ce, durant cinq mois. Au cours de toute cette période, les deux partenaires du couple 9 semblent être restés sur le même territoire. Enfin, la qualité de la femelle B n'est pas apparue comme étant supérieure à celle de la femelle A (aile : -8.5 mm, tarse : -0.8 mm, masse : -6.3 g, condition corporelle : +5.4 , hétérozygotie : - 0.1).

Informations additionnelles sur les divorces et veuvages

De façon descriptive, seul un individu (une femelle) sur les neufs ayant subi un divorce a été vu réapparié et ce, un mois après la séparation du couple initial. Quatre individus ont été vus réappariés deux fois suite à des divorces et/ou veuvages (après 4 à 11 mois, à l'exception d'un réappariement qui a eu lieu après 3 ans), un individu trois fois (après 8 à 12 mois) et un dernier quatre fois (après 2 à 6 mois). Un mâle veuf (GY80881, individu du couple 9 divorcé précédemment décrit) d'une femelle (GY80884) s'était réapparié à une femelle (GY88646) dont il a divorcé 11 mois plus tard pour une femelle (GY88582). A la disparition de cette dernière, le mâle se réapparia avec la femelle (GY88646) au bout de 10 mois.

IV – Discussion

A – Durée des couples et monogamie à long terme

Les résultats issus du suivi des couples de notre population sur une période étendue soutiennent l'idée que la tourterelle à queue carrée est une espèce dont le régime d'appariement correspond à une monogamie sociale à long terme. Les individus forment ainsi des couples pendant des durées variables, mais qui peuvent perdurer sur plusieurs années. Les couples de notre étude ont été pour la plupart observés durant moins de 200 jours. Il est à noter cependant que les durées utilisées dans nos analyses correspondent uniquement à des observations sporadiques faites sur le terrain, contraintes à la fois par le caractère aléatoire des rencontres des expérimentateurs avec les oiseaux et par le fait d'une présence discontinue de l'équipe de recherche sur l'année (monitoring fait au printemps et à l'automne). De plus, l'historique des individus est inconnu avant leur capture. Les durées indiquées ne correspondent donc pas aux durées effectives des liens des couples et il se peut que celles-ci soient dans certains cas beaucoup plus longues que les durées d'observations. Ceci peut être confirmé par le fait que le nombre d'observations par couple était corrélé positivement avec la durée des liens observés, associé à la prépondérance des couples n'ayant été vu que deux fois. Par conséquent, les couples ayant été vus peu de fois en raison, par exemple, d'une accessibilité difficile à leur territoire (végétation et/ou construction diminuant le champ de visibilité, territoire en retrait par rapport aux sites où les expérimentateurs pouvaient se déplacer,...), ont pu avoir une plus faible probabilité de recapture visuelle. De façon similaire, les individus dont le territoire se situait près du lieu de vie des observateurs présentaient une probabilité plus forte d'être notés régulièrement et sur une longue période.

B – Taux de divorce

La rupture des liens du couple était en majorité provoquée par la mort d'un des partenaires. Selon la méta-analyse de Jeschke et Kokko (2008), le taux de divorce dans notre population (11.54% en moyenne) se situait juste après le premier tiers du nombre d'espèces pour lesquels le taux de divorce était connu: sur 158 espèces répertoriées, 77 présentaient un taux inférieur à celui de notre espèce. Dans cette étude, trois ordres étaient clairement sur-représentés : les Anseriformes (24 espèces), les Ciconniiformes (80 espèces) et les Passeriformes (36 espèces) ; pour lesquels respectivement 18, 35 et 12 espèces avaient un

taux de divorce inférieur à celui de notre analyse. Les autres ordres n'étaient représentés que par une à quatre espèces. Cette disparité dans la représentation des ordres aviaires est susceptible d'induire un biais dans la distribution des taux de divorces chez les oiseaux. Il est ainsi délicat de déterminer si notre espèce présente un taux de divorce qui s'approche de ceux paraissant les plus répandus, d'autant plus que l'ordre des Colombiformes auquel notre espèce appartient n'est représenté que par le Pigeon domestique (*Columba livia*) avec un taux de divorce de 0%. Par ailleurs, *C. livia* n'apparaît pas être le meilleur modèle biologique d'étude pour représenter des espèces sauvages au sein de cet ordre de part sa grande adaptabilité aux milieux très anthropisés, d'autant plus que l'étude renseignant du taux de divorce chez cette espèce a été conduite avec des individus résidant sur des quais de Manchester au Royaume-Uni et non sur des individus vivant en milieu naturel (Murton et al. 1974). Ce taux peu élevé pourrait être la résultante de plusieurs facteurs caractéristiques de l'écologie de l'espèce connus pour influencer sur la fidélité au partenaire.

Rivera-Milán et Vázquez (2000) ont estimé le taux moyen de survie annuel de la population de tourterelle à queue carrée de Puerto-Rico à 77%. Des analyses préliminaires basées sur une méthode de capture-marquage-recapture de notre population ont montré un taux de survie fluctuant autour de 74% (cf. chapitre 6). Chez les espèces fortement territoriales dont fait partie *Z. aurita*, un taux de survie élevé chez les adultes est supposé être lié à une rotation faible des territoires pouvant restreindre les opportunités de changement de territoire et de partenaire (Morton et al. 2000). En outre, la présence de nombreux individus qui seraient devenus célibataires suite à la mort de leur partenaire diminue avec le taux de mortalité, et avec elle la possibilité de divorcer et de se réappairer avec un partenaire de meilleure qualité (Jeschke et Kokko 2008). La base de données de Jeschke et Kokko (2008) nous indique que pour un taux de survie compris entre 65% et 75% (15 espèces), le taux de divorce fluctue dans l'ensemble entre 0% et 68.4% avec une moyenne à 24.5% (S.D. $\pm$ 22.4%), les taux de mortalité les plus forts ne correspondant pas forcément avec les taux de divorce les plus faibles. Si l'on trace une droite de régression linéaire basée sur ces 15 espèces, un taux de survie de 70% devrait correspondre à un taux de divorce de 24.8 %. Le taux de divorce de la population de Holetown apparaît donc comme étant relativement faible au regard du taux attendu selon le taux de survie. Nos résultats concorderaient avec la relation qui a été mise en évidence plusieurs fois entre durée des liens du couple et taux de divorce : les espèces qui présentent des liens continus ayant un taux plus faible que les espèces aux individus appariés durant un temps limité (Rowley 1983, Ens et al. 1996, Jeschke et Kokko 2008). De nouveau, en utilisant les données de Jeschke et Kokko (2008), nous obtenons que le

taux de divorce moyen chez les couples à liens continus est de 8.6% (s.d. $\pm$ 9.4%) alors que celui des couples à liens dont la durée est limitée est de 32.5% (s.d. $\pm$ 30.3%). La solidité des liens entre partenaires, leur coordination et leur proximité influencent également la probabilité de désertion des individus. Chez la tourterelle à queue carrée, les partenaires partagent à la fois la défense territoriale (Quinard et Cézilly 2012), la vigilance anti-prédateur (Cézilly et Keddar 2012), la construction du nid (Wiley 1991, chapitre 5) et les soins aux jeunes (Wiley 1991, chapitre 5), les mâles étant très impliqués dans ces derniers (Wiley 1991, chapitre 5). Il a été démontré que la nécessité d'un fort investissement paternel était communément associée à un faible niveau de paternité hors couple (Griffith et al. 2002). Il est également apparu que ce taux de paternité hors-couple était positivement corrélé à la latitude du lieu d'habitat des oiseaux, les espèces tropicales manifestant un taux plus faible (Spottiswoode et Møller 2004). Au regard de ces liens, nous pouvons supposer que *Z. aurita* est peu sujette à la paternité hors-couple. Considérant que le taux de paternité hors-couple varie avec et dans le même sens que le taux de divorce (Cézilly et Nager 1995), ce dernier évalué pour notre population semble cohérent avec les différentes théories et résultats développés dans la littérature. De plus, les partenaires sont très souvent vus particulièrement proches l'un de l'autre (observations personnelles) et, lors de la défense territoriale, tous les intrus sont systématiquement chassés que ce soit par le mâle ou la femelle (Quinard et Cézilly 2012), ce qui diminue drastiquement la possibilité pour les partenaires de s'engager dans une copulation hors couple ou d'attirer un potentiel nouveau partenaire à rejoindre après divorce. Par ailleurs, nos résultats confirment la méta-analyse conduite par Kraaijeveld (2003) et reprise par Jeschke et Kokko (2008) mettant en évidence que le degré d'ornementation mutuelle chez les partenaires des deux sexes des espèces monomorphes était corrélé au taux de divorce. Nous avons précédemment démontré dans le chapitre 2, qu'à la fois les mâles et les femelles chez la tourterelle à queue carrée étaient dotés de tâches iridescentes roses/violettes sur les côtés du cou et dont les paramètres de coloration étaient qualitativement équivalents. Kraaijeveld (2003) a calculé un score d'ornementation global (variant de 0 à 7) en additionnant les scores de trois types d'ornements : la longueur des plumes anormalement grandes (score de 0, 1 ou 2 suivant l'absence ou la longueur des plumes), la coloration des parties nues du corps (score de 0, 1 ou 2 suivant l'intensité de la coloration) et les taches colorées du plumage (score de 0 : absence, 1 : 0 à 10% de la coloration du plumage, 2 : 10 à 50% de la coloration du plumage, 3 : plus de 50% de la coloration du plumage). Selon cette grille d'évaluation, *Z. aurita* ne devrait obtenir qu'un score global de 1 (correspondant aux tâches iridescentes recouvrant moins de 10% du plumage total) et donc présenter un faible taux de divorce

comme démontré par nos analyses. Enfin, le taux de divorce n'était pas biaisé en faveur d'un sexe, autant de mâles que de femelles avaient initié un divorce, confirmant que le choix du partenaire chez cette espèce ne se fait pas de façon unilatérale mais que les deux sexes sont aussi sélectifs l'un que l'autre tel qu'attendu chez les espèces monogames manifestant des soins biparentaux (Andersson 1994).

C – Mécanismes du changement de partenaire chez les individus divorcés : analyse des cas relevés

L'examen approfondi des cas de divorce afin d'en déterminer les causes et conséquences est un exercice peu aisé dans notre étude dû à un manque d'informations précises tant sur l'historique détaillé et la durée des couples que sur la qualité d'un nombre non négligeable d'individus impliqués, ou encore sur le succès reproducteur avant et après divorce. Le faible nombre de cas répertoriés est également un frein à une bonne compréhension du phénomène. Néanmoins, il est possible d'avancer les hypothèses qui semblent les plus probables et d'en exclure certaines avec une quasi-certitude.

Tout d'abord, nous pouvons évacuer à la fois l'hypothèse des chaises musicales et l'hypothèse de la perte accidentelle. La théorie des chaises musicales s'applique plus spécifiquement à des espèces migratrices devant retrouver un territoire entre chaque saison de reproduction (Dhondt et Adriaensen 1994, Choudhury 1995) alors que la tourterelle à queue carrée maintient son territoire de façon permanente tout au long de l'année. La théorie de la perte accidentelle concerne également des oiseaux migrateurs ou potentiellement sujets à des perturbations importantes de leur milieu de vie et implique une nécessité de se réappairier rapidement (Owen et al. 1988, Choudhury 1995). Les principales perturbations auxquelles les oiseaux de notre population peuvent être amenés à faire face sont principalement d'origine anthropique telles que des travaux, constructions ou des variations de la qualité du territoire (les villas et appartement étant surtout occupés par des touristes, les jardins peuvent être laissés sans entretien pendant un certain temps et la quantité de nourriture déposée intentionnellement ou non est amenée à fluctuer). Les individus de notre population, une fois établis, s'éloignent très peu de leur territoire et restent fréquemment l'un près de l'autre au cours de la journée. Il y a donc peu de probabilité qu'un oiseau reste longtemps sans son partenaire si celui-ci est encore en vie, même en cas de perturbations. En outre, l'espèce étant longévive et à reproduction continue, les individus ne se trouvent pas dans l'urgence de se réappairier le plus vite possible, d'autant plus qu'ils sont capables de maintenir leur territoire

seul au moins sur le court terme (Quinard et Cézilly 2012). Ce raisonnement pourrait cependant être nuancé si la fidélité au partenaire chez la Tourterelle à queue carrée tenait plus d'un effet secondaire d'une fidélité au site (Cézilly et al. 2000). Dans ce cas, une perturbation suffisamment importante du milieu pour en chasser les résidents appariés devrait aboutir quasi-systématiquement à la séparation des partenaires. Durant les six années de suivi de la population nous n'avons détecté que trois cas de divorce suite auxquels les deux partenaires ont quitté le territoire. Les perturbations dû aux activités touristiques et aux constructions sont somme toute régulières. Si le bouleversement induit par celles-ci était assez élevé, les désertions de territoires par les deux partenaires liées aux cas de divorce devraient être plus nombreuses. Lors de l'automne 2010, la Barbade fût touchée par le cyclone tropical Tomas de catégorie 1, laissant à Holetown des toitures arrachées, des zones inondées, de nombreux arbres déracinés et des branches abattues. Malgré l'étendue des dégâts occasionnés, le taux de divorce entre 2010 et 2011 apparaît comme l'un des plus bas des taux annuels estimés entre 2007 et 2013. Pour finir sur ce point, il a été détecté dans notre population quelques cas de couples changeant de territoire, indiquant que les individus ne sont pas seulement fidèles à leur site de reproduction mais qu'ils peuvent aussi suivre leur partenaire sur d'autres sites. La coopération obligatoire entre mâle et femelle lors de la construction du nid, l'incubation et les soins aux jeunes chez *Z. aurita* rend l'hypothèse du changement rapide du partenaire également peu probable. Le mâle devrait changer de partenaire après sa fécondation et la laisser élever les poussins seule avant d'aller s'apparier avec une nouvelle (Birkhead et Moller 1992, Choudhury 1995), alors que les femelles sont incapables d'assumer cette tâche sans l'aide de leur partenaire.

Au regard de nos connaissances sur la biologie de la reproduction de l'espèce et la forte coordination qui existe entre les partenaires (Wiley 1991, Cézilly et Keddar 2012, Quinard et Cézilly 2012), l'hypothèse d'incompatibilité est une explication plausible à l'occurrence de certains divorces chez la tourterelle à queue carrée. Elle suppose que la séparation se fasse assez tôt après la formation des couples et que la qualité intrinsèque du second partenaire ne soit pas obligatoirement meilleure que celle du premier (Coulson 1972, Rowley 1983, Choudhury 1995). Les couples 1, 3, 4, 5, 6 et 7 ont été vus peu de temps ensemble bien que l'on puisse supposer que la durée effective de leur lien soit plus longue que celle observée. De plus, pour les données connues, le nouveau partenaire ne paraissait pas de meilleure qualité que l'ancien. Bien que la durée des liens semble être un présupposé fondamental dans l'énoncé de l'hypothèse d'incompatibilité, nous pouvons cependant nous questionner quant à la possibilité que cette durée puisse être plus étendue chez les espèces

tropicales qui peuvent se reproduire plusieurs fois tout au long de l'année. En effet, divorcer après un seul échec de reproduction peut représenter un certain coût si la coordination entre les partenaires ne nécessite qu'un ajustement modéré. Chez les espèces ne se reproduisant que durant quelques semaines, il serait certainement plus risqué en termes de succès reproducteur de tenter une seconde couvée, alors que les espèces à reproduction multiple et continue pourraient se permettre de prendre un peu plus de temps et contrôler la non-viabilité réelle de leur couple. Une dernière condition à l'hypothèse d'incompatibilité serait que les deux partenaires du couple initial pourraient bénéficier du divorce, ce qui ne s'applique pas aux cas précités pour lesquels aucun des individus ayant subi le divorce ne s'est réapparié. Cette dernière constatation concorderait mieux soit avec l'hypothèse d'erreur de choix du partenaire, qui reprend certaines conditions de l'hypothèse d'incompatibilité mais avec un seul individu initiateur du divorce (Johnston et Ryder 1987, Choudhury 1995) soit avec l'hypothèse de la meilleure option (Davies 1989, Ens et al. 1993, Choudhury 1995). Celle-ci est néanmoins difficile à vérifier dans notre étude puisque pour quatre réappariements, nous ne disposons pas des données morphologiques et génétiques des nouveaux partenaires qui étaient non bagués et que pour trois autres les nouveaux partenaires se sont révélés de qualité relativement inférieure aux anciens. Seulement pour les couples 2 et 5, les nouveaux partenaires étaient de qualité supérieure. Une autre prédiction de l'hypothèse de la meilleure option stipule que l'individu initiateur du divorce trouverait son nouveau partenaire avant de quitter l'ancien. Ceci est vérifié chez les couples 2 et 4 dont les individus initiateurs ont été vus sur leur territoire à la fois avec leur nouveau partenaire et avec l'ancien durant une courte période. Ces observations sont aussi conciliables avec l'hypothèse du divorce forcé (Choudhury 1995, Taborsky et Taborsky 1999). Les nouveaux partenaires de ces deux couples (et de certains autres dont le moment exact du divorce n'est pas connu) ont pu s'introduire sur leur territoire et évincer les individus de même sexe, d'autant que la masse et la condition corporelle de la femelle ayant remplacé celle du couple 2 étaient supérieures à l'ancienne. La nouvelle partenaire était donc potentiellement dominante sur l'ancienne. Un cas particuliers concerne le couple 9 dont la cause du divorce est délicate à supposer. Le mâle de ce couple a changé de partenaire alors qu'il était resté avec l'ancienne durant plusieurs mois et que sa nouvelle femelle était de qualité relativement inférieure. De plus, à la mort de cette nouvelle femelle, il s'est réapparié avec l'ancienne, de nouveau durant plusieurs mois jusqu'à la disparition de cette dernière. Le second réappariement avec la femelle victime du divorce exclut les hypothèses d'incompatibilité et d'erreur de choix du partenaire. L'hypothèse de la meilleure option ne semble pas non plus adaptée compte tenu de l'absence

de qualité plus élevée chez la nouvelle femelle. Bien que cette observation puisse être aussi une objection à l'hypothèse de divorce forcé, nous pouvons présumer que si la nouvelle femelle ne dominait pas l'ancienne d'un point de vue morphologique ou génétique, sa supériorité pouvait venir d'une motivation et d'une agressivité accrue. Il est possible également que l'ancienne femelle se soit trouvée en position vulnérable face à la nouvelle du fait d'une blessure qui l'aurait temporairement diminuée et ce, même si le mâle n'aurait pas forcément pris l'initiative du divorce (en effet, il a déjà été vu des couples restant ensemble durant plusieurs mois sans qu'il n'y ait divorce alors qu'un des deux partenaires avait été amputé d'une patte suite à une infection).

D – Effets de la perte du partenaire

La rupture des liens du couple peut avoir des conséquences variées selon qu'elle soit "choisie" lorsqu'un individu initie un divorce, ou qu'elle soit "subie" lorsqu'il est victime d'un divorce ou d'un veuvage. Ainsi les individus subissant la perte d'un partenaire peuvent voir leur aptitude phénotypique diminuer même lorsqu'ils parviennent à se réappairer par la suite : si le nouveau partenaire est de qualité inférieure au précédent ou si le succès reproducteur est lié à la durée des liens du couple (van de Pol et al. 2006). Chez la Tourterelle à queue carrée, les individus victimes de divorce ne retrouvent quasiment jamais de partenaire (huit cas sur neuf), ou du moins pas à moyen terme, alors que les mâles et les femelles veufs se réappairient respectivement dans 58 et 50% des cas. Le même phénomène se rencontre chez les Grand labbes mâles (*Stercorarius skua*) (Catry et al. 1997). Les auteurs ont émis l'hypothèse que les individus désertés devaient être de qualité médiocre au vu de leur probabilité nettement moindre de se réappairer comparés aux veufs (Catry et al. 1997). Compte tenu du peu de cas de divorce que nous avons extraits, une analyse de la qualité des individus victimes de divorces s'est révélée impossible. Néanmoins, la confrontation des caractéristiques phénotypiques des veufs réappariés avec celles des veufs non réappariés a mis en évidence, au travers de la longueur du tarse, une taille plus élevée chez les premiers indiquant une meilleure qualité des individus réappariés. De même, les individus veufs (réappariés ou non) qui avaient gardé leur territoire d'origine étaient plus grands ce qui pourrait indiquer une meilleure aptitude au combat (Breitburg 1987, Lindstrom 1988, Jonart et al. 2007). Les veufs réappariés sont également apparus de façon inattendue avec une condition corporelle inférieure aux individus non réappariés. Lors d'interactions agressives sur des sites d'alimentation, les Jacarins noirs mâles (*Volatinia jacarina*) qui remportent le

combat ont une condition corporelle plus faible et un taux d'agressivité plus fort que les perdants (Santos et al. 2009). Une explication avancée serait que les individus les plus légers auraient une agilité accrue leur permettant de maintenir une fréquence d'actes agressifs et de chasses aériennes élevée lors d'interactions agonistiques (Santos et al. 2009). Lors de la défense territoriale, mâles et femelles de notre espèce réagissent à chaque intrusion par des actes agressifs incluant des chasses aériennes et pouvant escalader jusqu'à de violents coups d'aile sur leur opposant (Quinard et Cézilly 2012) requérant très probablement une agilité particulière. Ceci démontrerait de nouveau que les veufs ayant réussi à attirer un nouveau partenaire possèdent une aptitude au combat plus développée. Si ces individus présentent de surcroît une activité plus intense non seulement dans la défense du territoire mais aussi dans les autres comportements, cela induirait une augmentation de la dépense d'énergie qui se répercuterait sur la condition corporelle (Bryant 1988). Chez les veufs non réappariés, les oiseaux ayant conservé le territoire qu'ils occupaient en couple étaient globalement plus hétérozygotes que ceux l'ayant perdu. Ces dernières années, des études sur différents taxa ont prouvé que le degré d'hétérozygotie pouvait avoir des effets directs (Välimäki et al. 2007) ou indirects (Höglund et al. 2002, Tiira et al. 2003, Lieutenant-Gosselin et Bernatchez 2006) sur la capacité compétitive et la territorialité. Seddon et al. (2004) ont trouvé que l'hétérozygotie était le meilleur prédicateur de la qualité du territoire chez un oiseau vivant en groupe (*Monias benschi*). Ceci pourrait être expliqué par le fait que l'hétérozygotie est souvent liée à une augmentation de l'efficacité métabolique (Mitton 1993), la stabilité développementale et la résistance aux maladies (Aparicio et al. 2001), des facteurs permettant probablement aux individus hétérozygotes de pouvoir supporter les coûts d'une défense territoriale plus performante avec plus de facilité que leurs congénères homozygotes. Curieusement de prime abord, nous avons obtenu le phénomène inverse chez les veufs réappariés, les individus les plus hétérozygotes quittant leur territoire et les moins hétérozygotes le conservant. Il se peut que le même effet du degré d'hétérozygotie sur la capacité compétitive ait alors permis aux oiseaux en couple d'acquérir un meilleur territoire que celui qu'ils occupaient précédemment. Dans le chapitre 3, nous avons vu que la taille de l'aile des tourterelles mâles était corrélée positivement au degré d'hétérozygotie des femelles au sein des couples et que les femelles appariées avaient tendance à présenter un degré d'hétérozygotie plus élevé que les femelles célibataires. Déterminer le signal qui permet aux individus d'évaluer l'hétérozygotie de leurs congénères est une question délicate. Nous pourrions supposer que si ces résultats découlent d'un choix effectif de la part des mâles, ceux-ci seraient capables d'estimer la qualité génétique des femelles au travers de leur capacité compétitive et leur aptitude à défendre un

territoire. L'analyse de l'impact du veuvage a montré qu'après la disparition de leur partenaire, certains individus, aussi bien mâles que femelles, étaient capables de maintenir leur territoire tout en restant célibataires. Des expériences de retrait ont par le passé démontré que les individus de certaines espèces monogames pouvaient défendre seuls un territoire (Levin 1996, Kokita et Nakazono 1999, Morley et Balshine 2002, Whiteman et Côté 2003). Néanmoins, il apparaît que seuls les individus de bonne qualité phénotypique et/ou génétique y parviennent. Les veufs non réappariés ne conservant pas leur territoire auraient vraisemblablement besoin du soutien d'un partenaire pour le défendre efficacement. Qui plus est, les mâles réappariés ont plus tendance à conserver leur territoire que les femelles qui peuvent indifféremment rester ou partir. Ceci pourrait être dû au fait que la qualité du territoire serait un des critères ciblé par les femelles lors du choix de leur partenaire. Ainsi, les mâles veufs tenteraient de conserver leur territoire afin d'attirer de nouvelles femelles. Si les mâles et leur territoire sont d'assez bonne qualité, ils se réapparieront suffisamment rapidement pour obtenir le soutien de la femelle lors de la défense territoriale et maintenir ce territoire plus facilement. Parallèlement, si le territoire d'origine de la femelle était déjà de qualité supérieure, elle pourrait préférer le maintenir et chercher à se réappairer avec un mâle fluteur ou ayant perdu son territoire (Andreu et Barba 2006). En définitive, lorsque les veufs parviennent à se réappairer, la qualité phénotypique et génétique de leur nouveau partenaire est généralement équivalente à celle de l'ancien mis à part pour la condition corporelle qui s'est révélée accrue chez le second partenaire. Par conséquent, l'aptitude phénotypique de ces veufs ne sera pas négativement impactée par ce facteur, voire peut-être améliorée si le succès reproducteur ne dépend pas de la durée des liens du couple. Ce pattern de similarité entre la qualité des différents partenaires d'un même oiseau peut également fournir des renseignements quant au mécanisme de choix du partenaire chez cette espèce. Les individus (notamment ceux qui ne sont pas les meilleurs compétiteurs) ne semblent pas s'apparier avec le partenaire présentant la meilleure qualité possible au sein de la population, mais probablement, avec le partenaire qui aura une qualité proche de la leur. Ce partenaire sera alors plus facile à défendre et à retenir face à des compétiteurs de qualité inférieure ou égale, alors que les compétiteurs de qualité supérieure ne seront pas intéressés à se l'approprier et préféreront de meilleurs individus (Fawcett et Johnstone 2003). Ceci appuie le résultat obtenu au chapitre 3 qui montrait une corrélation positive entre la taille de l'aile des mâles et le degré d'hétérozygotie des femelles au sein des couples.

V – Conclusion

Malgré le manque d'information inhérent à notre méthode d'étude, l'examen des données que nous avons pu extraire des six années de baguage et de monitoring effectuées sur les populations de Sunset Crest et de Folkestone nous a permis d'éclaircir les caractéristiques du régime d'appariement et des liens entre les partenaires chez une espèce tropicale à la reproduction pérenne et maintenant un territoire toute l'année, encore peu documentées dans la littérature. Nous avons notamment pu mettre en évidence qu'elle confirmait plusieurs prédictions des théories concernant la monogamie à long-terme et les mécanismes du phénomène de divorce dans ce contexte particuliers. Néanmoins, le suivi sur le long terme de populations animales est un procédé bien imparfait pour pouvoir déterminer avec précision et sans ambiguïté les tenants et les aboutissants des systèmes d'appariements. Comme le préconisait déjà Choudhury (1995), la recherche devrait tendre à développer des protocoles expérimentaux afin de mieux cerner l'influence de divers facteurs sur l'occurrence et les conséquences des divorces ainsi que de la perte du partenaire. La mise en place de telles manipulations expérimentales est cependant très contrainte sur le terrain et particulièrement complexe, notamment pour obtenir une taille d'échantillon suffisante. Suivant nos données, nous avons pu observer chaque année une moyenne d'environ une trentaine de couples. Si nous souhaiterions mettre en place une expérience de retrait du partenaire, nous ne pourrions sur une année étudier l'impact de la perte du partenaire que sur 15 mâles et 15 femelles au maximum. Qui plus est, re-capturer un individu précis peut être assez difficile, limitant encore la taille d'échantillon. En définitive, ces complications s'ajoutent à des considérations éthiques quant au fait de devoir rompre les liens d'un grand nombre de couple au sein d'une même population et de l'impact démographique de ce type d'intervention sur cette population.

~ ~ CHAPITRE 5 ~ ~
Rôles des Sexes

Partie 1

Analyse des Rôles des Sexes sur le Suivi Populationnel de Sunset Crest et Folkestone

I – Introduction

La sélection sexuelle et les régimes d'appariement sont étroitement liés aux rôles des sexes chez une espèce donnée (Andersson 1994). Mâles et femelles peuvent différer ou converger dans leur investissement dans la recherche d'un partenaire, le fait d'entrer en compétition avec les individus de même sexe pour obtenir un partenaire de sexe opposé, la part pris dans l'élevage de la progéniture, la défense d'un territoire commun,... Ainsi, chez les espèces polygynes, les rôles des sexes sont hautement divergents : les femelles choisissent les mâles, ceux-ci pouvant défendre un territoire et étant en compétition pour la fertilisation des femelles alors que ces dernières construisent le nid et s'occupent seules de leurs jeunes (Trivers 1972, Emlen et Oring 1977, Andersson 1994). En revanche, chez les espèces socialement monogames, les inégalités de rôles entre mâles et femelles tendent à se réduire : les mâles apparaissent aussi sélectifs que les femelles qui entrent donc de leur côté en compétition pour l'accès aux mâles, elles peuvent être amenées à participer à la défense d'un territoire alors que leur partenaire s'implique dans les soins aux jeunes (Trivers 1972, Emlen et Oring 1977, Andersson 1994, Mathews 2002).

Bien qu'il existe une certaine variabilité au niveau des rôles joués par chaque sexe chez les espèces tropicales, ceux-ci sont malgré tout plus semblables que chez les oiseaux vivant en milieu tempéré, aussi bien chez les passereaux (Greenberg et Gradwohl 1983) que chez les canards (McKinney 1985). Les canards migrateurs des zones tempérées sont caractérisés par de fréquentes copulations hors-couple, de courtes saisons de reproductions, des liens du couple saisonniers et l'absence de soins paternels (McKinney et al. 1983, McKinney 1985). Au contraire, les liens du couple des canards tropicaux durent toute l'année, les saisons de reproductions sont prolongées et les mâles de la majorité des espèces assurent des soins aux jeunes (McKinney 1985, Williams et McKinney 1996, Johnson et al. 1999). Peu d'informations sont disponibles sur le choix du partenaire et le rôle des sexes chez les autres espèces tropicales. Chez la plupart d'entre elles, les liens du couple durent toute l'année, ce qui suggère que l'évaluation de la qualité du partenaire puisse se produire de façon continue. La question est alors de savoir sur quels signaux se basent les individus pour évaluer leur partenaire : phénotypiques et/ou comportementaux? L'investissement du partenaire dans l'élevage des jeunes (Smith 1977, Gross 2005), la construction du nid (Gill et Stutchbury 2005) ou l'aptitude au combat lors de la défense du territoire (Renison et al. 2002) pourrait être déterminant pour le succès reproducteur et le maintien du couple sur le long terme.

Nous avons découvert dans les précédents chapitres que le choix du partenaire chez la Tourterelle à queue carrée était susceptible de porter sur la coloration du plumage, l'hétérozygotie globale et la taille corporelle. En outre, les liens entre les partenaires se maintiennent tout au long de l'année, voire sur plusieurs années et les divorces sont peu communs. Nous proposons à présent d'explorer les rôles des sexes et de tester si chez cette espèce le pattern observé suit la distribution partagée des tâches, typique des oiseaux socialement monogames des latitudes tropicales. À cette fin, nous avons analysé les observations récoltées au cours du suivi de notre population de l'île de la Barbade qui concernaient le chant, la construction du nid, les soins aux jeunes et la défense territoriale. Nous nous sommes également penchés sur les variations de ces activités au cours du temps, notamment afin de confirmer le pic d'activité de reproduction renseigné dans divers guides ornithologiques. Suite à cet examen, nous présenterons l'article publié au sujet d'une expérience menée sur le terrain qui a consisté à tester l'implication de chacun des partenaires au sein des couples lors de la défense territoriale, ceci au travers d'une stimulation des intrusions en utilisant une quantité importante de nourriture déposée au centre du territoire.

II – Matériel et Méthodes

A – Rappel général sur l'étude

A l'instar des chapitres III et IV, les données exploitées dans cette étude sont issues du baguage et du suivi qui ont été réalisés entre 2007 et 2013 sur les populations de Tourterelle à queue carrée de deux sites localisés près de la ville d'Holetown : Sunset Crest et Folkestone. Pour mémoire, lors des monitorings, chaque oiseau bagué était noté ainsi que les activités particulières auxquelles il pouvait s'adonner et les interactions qu'il pouvait avoir avec ses congénères, que ceux-ci aient été bagués ou non. Le sexage a été réalisé a posteriori en laboratoire via une technique moléculaire (voir Chapitre II pour une description détaillée).

B – Critères de définition des comportements et interactions

Nous avons ainsi pu extraire de notre base de données toutes les observations des individus ayant été vus en train de chanter, d'être impliqués dans la construction d'un nid, de s'occuper de leurs jeunes et de se battre.

Un individu était caractérisé comme chanteur au moment de l'observation lorsque celui-ci était vu émettant une vocalisation basse décrite comme un « *Coo-oo Coo-oo Coo-oo* » lugubre (Wiley 1991, Bond 1993). Lors de leur chant, les oiseaux prenaient une posture particulière où le cou était cambré vers le bas, la tête rentrée dans les épaules et où à chaque note, la gorge se gonflait (Wiley 1991, Fig.18). Ils émettaient ce chant au sol ou perchés dans les arbres, sur les toits des bâtiments et les fils électriques. Ils pouvaient alors être seuls ou accompagnés de leur partenaire.



Figure 18 Tourterelle à queue carrée chantant (photographie de F. Cézilly)

Nos données sur la construction des nids ne concernent que les individus ayant été vus cherchant ou transportant du matériel de construction tel que des brindilles (au sol ou en vol, Fig. 19a). Les nids se trouvant généralement cachés haut dans les palmiers, il est très difficile d'une part de les localiser et d'autre part de lire les combinaisons des individus bagués ainsi que de voir précisément ce qu'ils font par manque de visibilité (Fig. 19b).



a



b

Figure 19 Tourterelle à queue carrée a : transportant du matériel de construction pour un nid (photographie de G. Archilla), b : au nid avec un poussin (photographie de F. Cézilly)

Pour les mêmes raisons qui nous ont contraints dans l'obtention de données complètes concernant la construction des nids, nos observations portant sur les soins aux jeunes n'impliquent que des juvéniles qui ont quitté le nid et qui ont été vus en présence d'un ou deux parents au sol ou perchés hors des palmiers (Fig. 20a). Les liens parents-jeunes étaient déterminés lorsqu'un ou plusieurs juvéniles marchaient ou se nourrissaient en compagnie d'un ou deux adultes, maintenant une proximité réduite sans que l'adulte ne le ou les chasse. Un adulte pouvait également être vu en train de nourrir un juvénile (Fig. 20b). Pour chaque observation, ont été relevés le nombre de juvéniles ainsi que le nombre de parents les accompagnant et l'identité de chaque adulte et jeune.

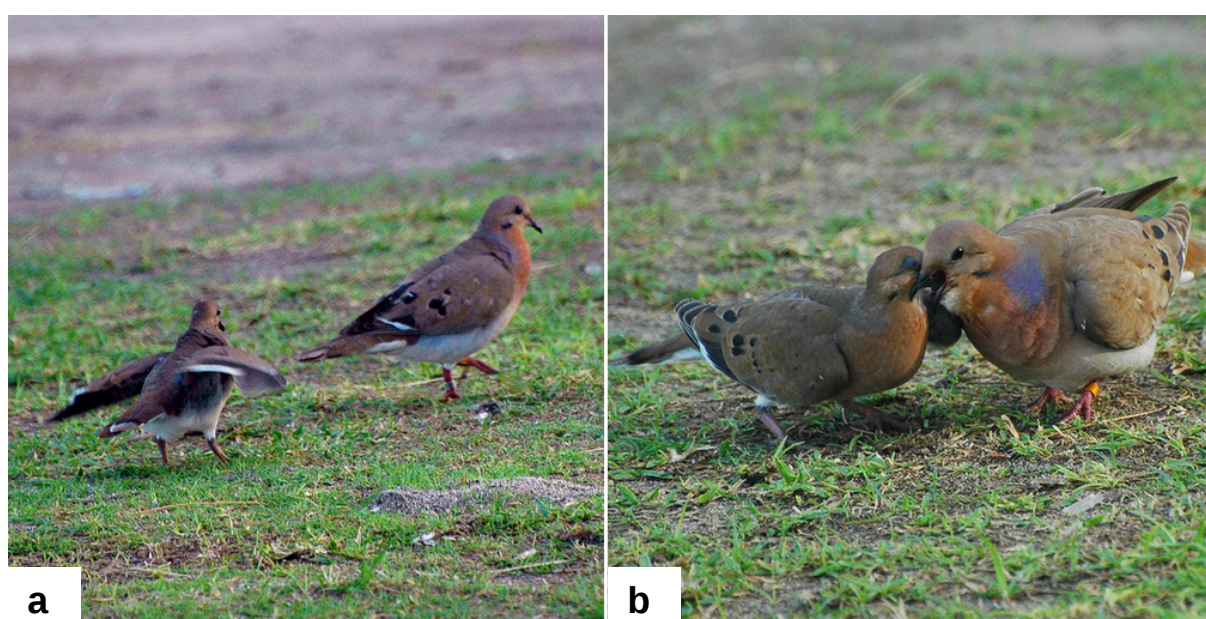


Figure 20 Juvénile et son parent a: jeune suivant son parent (photographie de F. Cézilly), b: parent nourrissant son jeune (photographie de F. Cézilly)

Enfin, les interactions agressives étaient définies lorsqu'un individu en chassait un autre au travers de divers actes agonistiques tels que des charges et des poursuites aériennes ou au sol (Fig. 21a), des menaces de l'aile (Fig. 21b) ou de violents coups d'aile administrés à l'opposant (pour une description détaillée des comportements agressifs voir l'article publié qui suit dans ce même chapitre, Quinard et Cézilly 2012). Lorsque l'observateur assistait à l'intégralité de l'interaction, l'identité de l'individu agresseur et celle de l'individu agressé était notée. Toutefois, l'observateur pouvait arriver en cours de combat et donc ne pas savoir le rôle de chaque opposant. Ces interactions ont fait l'objet d'un code à part dans notre base de données.



Figure 21 Comportements agonistiques chez la Tourterelle à queue carrée a: fin d'une poursuite aérienne (photographie de A. Quinard), b: menace de l'aile (photographie de A. Quinard)

C – Analyses statistiques

Pour chaque comportement et interaction décrits ci-dessus (chant, construction du nid, soins aux jeunes et interactions agonistiques), le nombre d'observations totales a été calculé, puis le nombre d'individus différents impliqués (compte tenu qu'un même individu avait pu être observé accomplissant un même comportement à plusieurs reprises). Au vu de cette dernière considération, les tests réalisés en premier lieu sur l'ensemble des observations étaient inévitablement sujets à pseudoréplication. Afin de vérifier nos résultats, nous avons réitéré les analyses en ne tenant compte que d'une seule observation par individu. L'observation retenue était la première notée par ordre chronologique. A partir de ce point, nous avons utilisé des tests binomiaux et des tests exacts de Fisher afin de déterminer s'il existait une différence entre mâles et femelles pour chacun des comportements. Pour les soins aux juvéniles, nous avons de surcroît testé si le nombre de jeunes présents (un ou deux) influait sur le nombre de parents les escortant et sur le sexe du parent lorsque celui-ci était vu seul avec son jeune. En ce qui concerne les interactions agressives nous avons non seulement testé si mâles et femelles tendaient autant à initier les agressions qu'à les subir, mais également si les agressions étaient plus dirigées vers un sexe en particulier au sein des individus agressés. En outre, nous avons testé au sein des couples s'il y avait une différence d'initiation d'agressions entre les sexes et si le taux d'agression des partenaires suivait un pattern particulier. Pour ce faire, nous avons calculé pour chaque individu un score rendant compte du fait qu'un individu avait été vu plus souvent en tant qu'initiateur d'agression ou en tant que victime d'agression :

$$\text{Score} = \frac{\text{Nombre d'observations en tant qu'agresseur} + 1}{\text{Nombre d'observations en tant qu'agressé} + 1}$$

Soit N le nombre total d'observations impliquant un comportement agressif obtenu pour un individu, ce score varie entre $1/(N+1)$ si l'individu est tout le temps agressé et $N+1$ s'il est tout le temps agresseur. Un score de 1 signifie que l'individu a été vu autant de fois agresseur qu'agressé.

En dernier examen, nous avons dressé pour chaque comportement un graphique représentant le pourcentage d'observations d'un comportement donné sur chaque mois en poolant les

observations faites sur les six années. Nous avons aussi réalisé le même type de graphique pour le chant et la construction du nid en considérant la répartition des observations pour chaque heure sur la journée. Ceci, nous a permis de faire une analyse descriptive des variations de différents types d'activités au cours de la journée et/ou de l'année.

III – Résultats

A – Chant

Durant six ans, 164 observations d'individus bagués en train de chanter ont été relevées, incluant 144 observations de mâles et 20 observations d'individus non sexés. Ces 164 observations impliquaient 98 individus différents dont 81 mâles et 17 individus non sexés. Tous ces individus étaient des adultes.

Trente-huit occurrences de chant se sont produites alors que l'individu chanteur était en présence de son partenaire, 122 alors qu'il se trouvait seul, trois suite à des agressions (l'individu chanteur étant l'agresseur) et une lorsqu'il était accompagné d'un juvénile.

Le pourcentage d'observations d'individus chanteurs variait à la fois au cours de l'année (Fig. 22a) et de la journée (Fig. 22b). Il diminuait progressivement entre janvier et mai, et augmentait brusquement en juin (notons cependant que le nombre d'observations totales en juin est faible et que, par conséquent, l'estimation du pourcentage d'une activité est moins fiable que pour les autres mois de l'année). Entre juillet et octobre, il semblait stable puis augmentait notablement en décembre (Fig. 22a). De 6h00 à 7h00, le pourcentage d'observations d'individus chanteur augmentait pour atteindre un pic d'activité entre 7h00 et 10h00. Il décroissait à partir de 10h pour atteindre son niveau le plus bas entre 12h00 et 15h00. A partir de 15h00, le graphique montre un nouveau pic d'activité qui décroît de 17h00 à 18h00 (Fig. 22b).

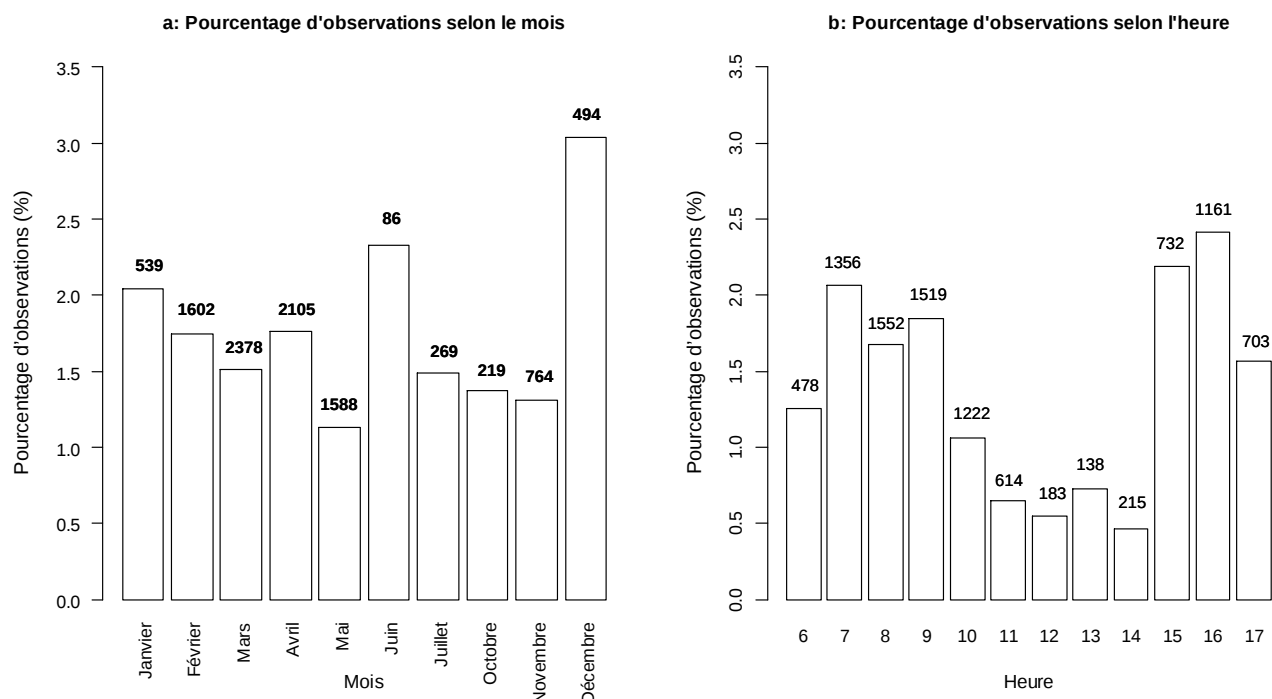


Figure 22 Pourcentage d'observations d'individus vus en train de chanter a: selon le mois de l'année, b: selon l'heure de la journée. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.

B – Construction du nid

Soixante-treize observations d'individus recherchant du matériel de construction ont été notées, dont 55 observations de mâles et 18 observations de femelles correspondant à 42 mâles et 15 femelles différentes, le nombre de mâles impliqués dans la recherche de brindilles étant significativement supérieur à celui des femelles (Test binomial : $P < 0.001$ pour le total des observations et pour le nombre d'individus différents). La majorité des individus n'a été vue qu'une seule fois s'adonnant à cette activité (Fig. 23), tandis que le nombre maximal d'observations pour un même individu était de quatre. La distribution de fréquence du nombre de fois qu'un individu a été observé en train de récolter des brindilles ne différait pas significativement entre mâles et femelles (Test exact de Fisher : $P = 0.71$, Fig.23).

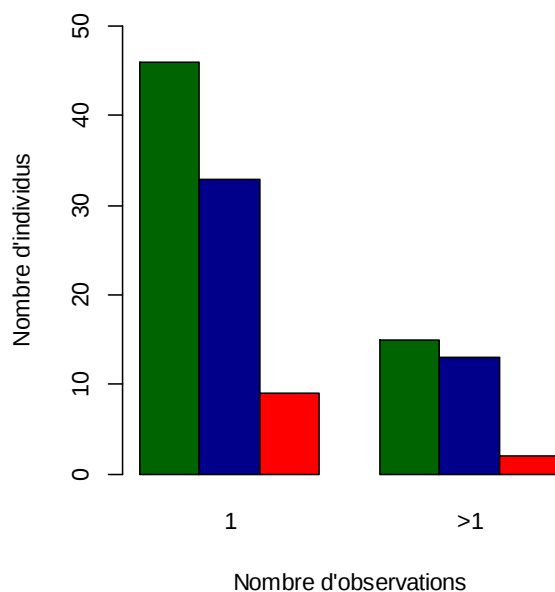


Figure 23 Distribution du nombre d'individus différents en fonction du nombre d'observations. Les barres vertes représentent la totalité des individus, les barres bleues représentent les mâles et les barres rouges représentent les femelles.

L'examen des différents taux d'observations de recherche de matériel de construction selon le mois de l'année montrait une augmentation de janvier à avril (mois du pic d'observations) suivie d'une diminution jusqu'au mois de décembre (Fig. 24a). Quant à la répartition des observations au cours de la journée, elle présentait une augmentation entre 6h et 8h, suivie d'une chute à partir de 10h, pour croître de nouveau en milieu d'après-midi mais de façon moins forte qu'en matinée (Fig. 24b).

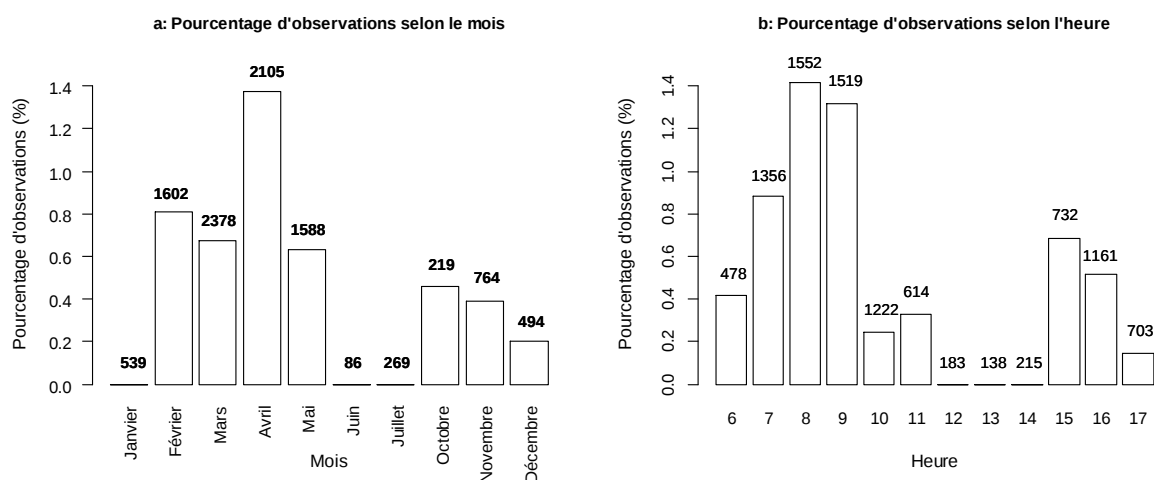


Figure 24 Pourcentage d'observations d'individus vus en train de chercher du matériel de construction a: selon le mois de l'année, b: selon l'heure de la journée. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.

C – Soins aux juvéniles

Au total, 59 observations d'adultes bagués accompagnés de juvéniles ont été répertoriées, incluant 23 observations de femelles et 36 observations de mâles (Test binomial : $P = 0.12$), dont 18 femelles différentes et 25 mâles différents ($P = 0.36$). Parmi ces observations, les individus ont pu être vus seul ou en couple avec un ou deux juvéniles (Fig. 25). Ainsi, cinq couples étaient suivis d'un seul juvénile et trois couples, de deux juvéniles ($P = 1$). Parmi les adultes vus seuls, 37 (14 femelles et 23 mâles) étaient avec un juvénile alors que huit étaient avec deux juvéniles (une femelle et sept mâles). Le nombre de juvéniles présents n'avait pas d'influence sur le sexe du parent accompagnateur (Test exact de Fisher : $P = 0.24$, Fig. 25) ni sur le fait que les parents soient seuls ou en couple avec les juvéniles lors de l'observation ($P = 0.34$, Fig. 25). Néanmoins, le nombre d'observations faites avec un seul parent était plus importante que le nombre d'observations faite avec les deux parents présents (Test binomial : $P < 0.001$). Ces tests ont été réalisés sur l'ensemble des observations. Un individu pouvant avoir été observé plusieurs fois avec un ou deux juvéniles, seul ou avec son partenaire, ces analyses incluaient donc de la pseudoréplication. Nous avons donc vérifié les résultats en ne prenant en compte qu'une observation par individu en sélectionnant la première observation faite dans le temps. Tous les résultats sont alors apparus identiques.

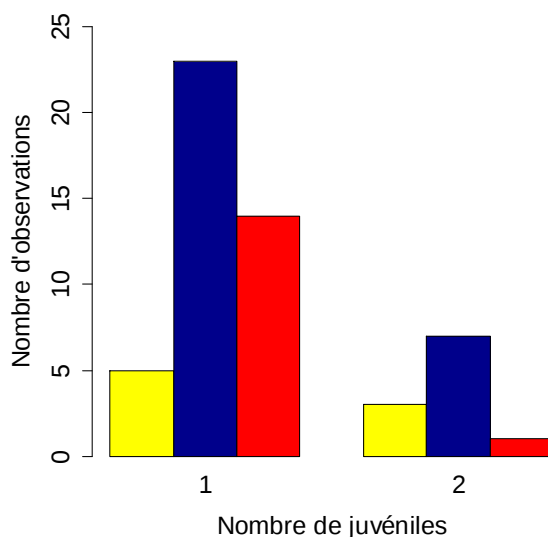


Figure 25 Distribution du nombre d'observations en fonction du nombre de juvéniles présents. Les barres jaunes représentent les couples, les barres bleues représentent les mâles et les barres rouges représentent les femelles.

Le graphique présentant le pourcentage d'individus vus avec des juvéniles au cours de l'année montre une forte activité de reproduction entre février et mai et qui débute au mois de janvier, alors que le reste de l'année très peu de juvéniles ont été vus avec des adultes (Fig. 26).

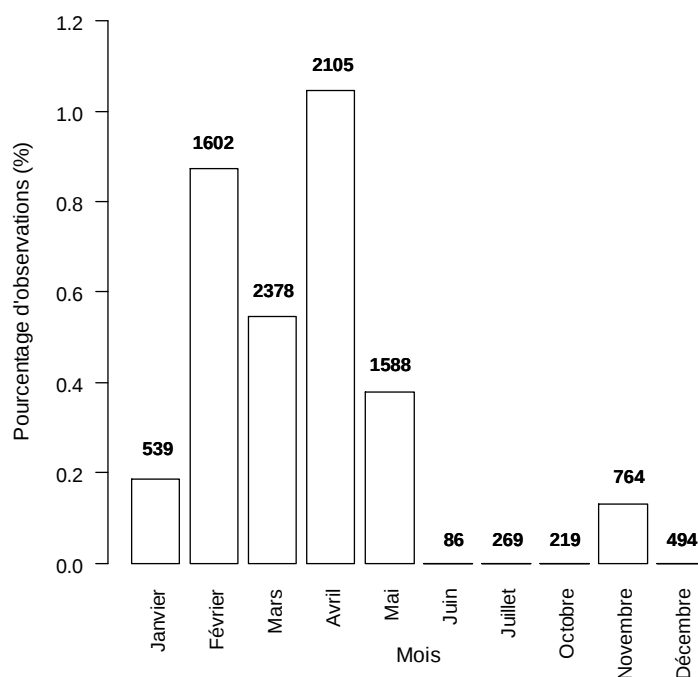


Figure 26 Pourcentage d'observations d'individus vus en compagnie d'un ou deux juvéniles selon le mois de l'année. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.

D – Défense territoriale

Dans l'ensemble, 639 observations d'individus impliqués dans des interactions agressives ont été relevées dont 258 femelles, 329 mâles et 52 non sexés, incluant 120 femelles, 160 mâles et 42 individus non sexés différents. La sex-ratio était significativement biaisée en faveur des mâles (Test binomial : $P = 0.004$ toutes observations confondues et $P = 0.02$ en ne conservant qu'une observation par individu). Au sein de toutes les observations, 290 individus bagués avaient initié l'agression, 249 la subissaient et pour 100 individus, l'initiateur de l'agression n'était pas connu.

Sur l'ensemble des observations (Fig. 27a), les femelles étaient aussi souvent agresseurs qu'agressées (Test binomial : $P = 0.74$) alors que les mâles étaient plus souvent agresseurs (P

= 0.004). Bien que la sex ratio des individus agressés était équilibrée ($P = 1$), celle des individus agresseurs était significativement biaisée en faveur des mâles ($P = 0.001$). En considérant une seule observation par individu (Fig. 27b), on obtient les mêmes résultats que précédemment, mis à part pour le nombre de mâles agresseurs qui n'est plus significativement différent du nombre de mâles agressés ($P = 0.11$).

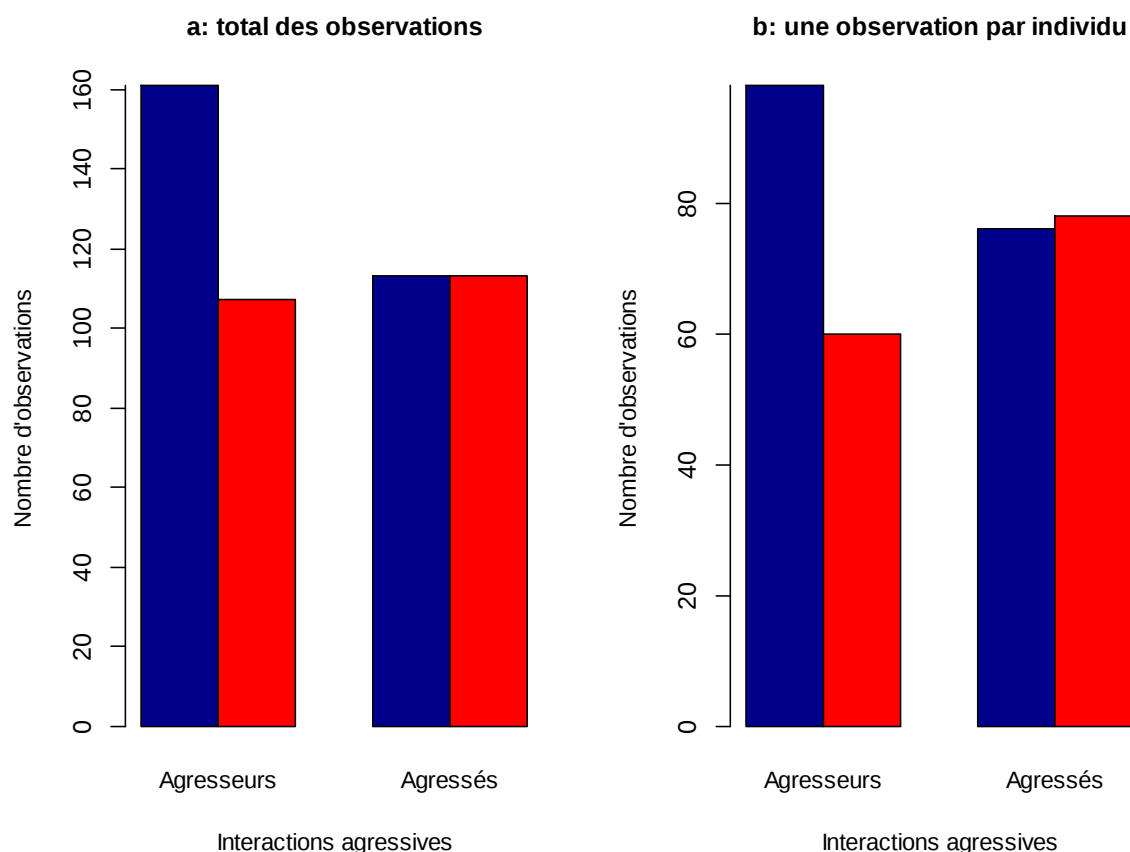


Figure 27 Nombre d'observations d'individus engagés dans des interactions agressives selon qu'ils aient initié l'agression (agresseur) ou qu'ils l'aient subi (agressé) pour a: l'ensemble des observations et b: une observation par individu. Les mâles sont représentés en bleu et les femelles en rouge.

Les mâles présentaient un score d'agression significativement supérieur à celui des femelles (Test de Wilcoxon : $P = 0.006$, Fig. 28). Au sein des couples ($n = 42$), le score des femelles n'était pas corrélé à celui des mâles ($r_s = 0.15$, $P = 0.34$) et un test de Wilcoxon apparié n'a pas rejeté l'hypothèse nulle d'absence de différence entre sexes ($P = 0.82$).

En prenant en compte toutes les observations, les mâles ($n = 101$) et les femelles agresseurs ($n = 67$) n'agressaient pas plus les intrus selon que ceux-ci étaient mâles ou femelles (Test binomial : respectivement $P = 0.55$ et $P = 0.46$). En ne gardant qu'une observation par

individu, nous retrouvons les même résultats chez les mâles agresseurs ($n = 65$, $P = 0.80$) comme chez les femelles ($n = 40$, $P = 0.27$). Le pourcentage d'individus impliqués dans des actes agressifs variait au cours de l'année : il augmentait progressivement à partir de janvier pour atteindre un pic en mai puis décroissait jusqu'à la fin de l'année (Fig. 29).

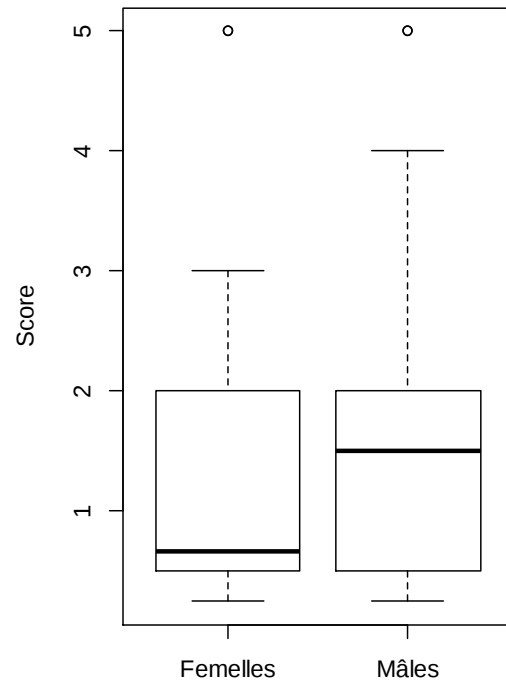


Figure 28 Score d'agressions

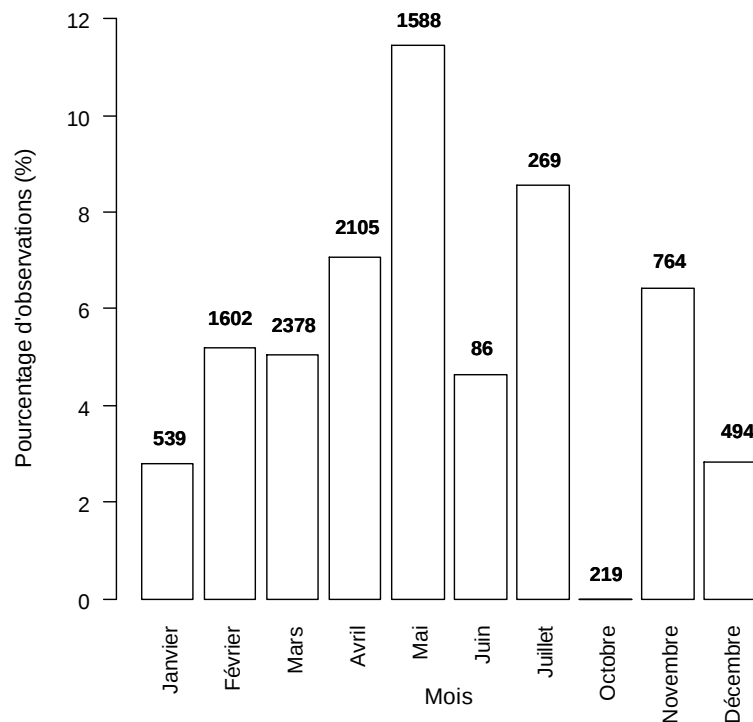


Figure 29 Pourcentage d'observations d'individus vus impliqués dans des actes agressifs. Les nombres inscrits au-dessus de chaque colonne correspondent au nombre d'observations totales relevées pour le mois durant six ans.

IV – Discussion

À partir de notre base de données construite au travers de six années de suivi d'une population de Tourterelles à queue carrée sur l'île de la Barbade, nous avons pu vérifier et préciser une partie des rôles de chaque sexe qui avaient déjà été explorés par Wiley (1991) dans une étude complète de l'écologie de l'espèce effectuée à Puerto-Rico et ses îles adjacentes. Bien que l'étude de Wiley (1991) repose sur des données collectées sur une dizaine d'années, celles-ci ne concernent pas une population particulière qui aurait été suivie de façon continue sur plusieurs années mais plutôt en l'accumulation de plusieurs études à court terme sur des populations différentes. En outre, la méthode de sexage n'était pas explicitée dans le protocole, ce qui peut faire craindre certains biais dans les analyses (par exemple, si le sexage des individus était basé au moins en partie sur la coloration du plumage, qui, comme nous l'avons démontré dans le chapitre II, est une technique peu fiable concernant notre modèle biologique). Ainsi, nous avons pu mettre en évidence un partage des tâches plus ou moins équitable entre les sexes selon l'activité considérée ainsi que la variation au cours du mois et/ou de la journée de l'expression de ses activités.

A – Chant

Tout d'abord, nous avons mis en évidence que seuls les mâles adultes produisaient des chants. Wiley (1991) qualifie ces chants de « Advertisement call », généralement produits dans des contextes d'affirmation de soi et de parade sexuelle. Selon le contexte, d'autres auteurs les nomment « perch-coo vocalizations » réputées pour être utilisées chez les tourterelles afin d'attirer les femelles ou lors de conflits intra-sexuels chez les mâles et au cours de la défense territoriale (Slabbekoorn et al. 1999, Fusani 2003). Ce type de vocalisations est légèrement différent selon les individus à la fois chez la Tourterelle rieuse *Streptopelia risoria* (Mairy 1977) et la Tourterelle turque *Streptopelia decaocto* (ten Cate 1992). Chez cette dernière, l'intensité des réponses des mâles territoriaux à des enregistrements dépend de la structure de l'appel (Slabbekoorn et ten Cate 1998), ce qui suggère que les mâles pourraient évaluer la qualité de leurs compétiteurs au travers de leurs appels. En outre, les femelles pourraient également utiliser ces vocalisations comme indicateur de la qualité d'un partenaire potentiel à distance ou lors des parades sexuelles. Les Tourterelles à queue carrée mâles ont souvent été vues produisant ces appels perchés sur les fils électriques, dans les arbres ou sur les toits des maisons (observations personnelles)

indiquant que leurs vocalisations pourraient servir les mêmes fonctions. D'autant plus que dans le chapitre II, nous avons montré que les paramètres de couleurs fluctuaient en fonction du sexe et du site de nourrissage sur la poitrine qui se gonfle à chaque émission d'une note. Il existe un autre type d'appel : le « nest call » caractérisé par un « oooa oo-oo oo » et donné près du nid (Wiley 1991). Zamore (1981) et Wiley (1991) ont signalé qu'à la fois les mâles et les femelles produisaient cet appel. Etant donné l'emplacement des nids hauts perchés dans les palmiers à au moins 10 mètres, nous n'avons pas pu observer ce type d'appel et déterminer par la même occasion le sexe des individus qui les émettaient.

B – Construction du nid

Concernant la construction des nids, nos données confirment de nouveau en partie les observations de Wiley (1991) qui avait relevé qu'au second stade de la construction, après l'élaboration de la plate forme du nid principalement réalisée par les mâles, ceux-ci apportaient le matériel de construction alors que les femelles détenaient plus un rôle de bâtisseuse, arrangeant les brindilles pour former le nid. Cette répartition des rôles lors de la construction du nid serait typique chez les columbidés (Goodwin 1983). Nos observations ne concernant que la recherche de brindilles, nous n'avons pas pu mettre en évidence le rôle des femelles dans la construction du nid mis à part une implication moindre dans la récolte du matériel de construction en comparaison des mâles. Il a été avancé que chez les espèces monogames, l'effort parental de la part des mâles au cours des premiers stades du processus de reproduction servirait de démonstration sujette à la sélection sexuelle (Kirkpatrick et al. 1990). Les formes de sélection sexuelle post-appariement pourraient être associées à des négociations entre les partenaires sur le niveau d'effort à fournir aux différentes phases du cycle de reproduction (Houston et al. 2005). Les individus seraient susceptibles de réévaluer continuellement la qualité de leur partenaire afin de moduler la quantité d'effort parental à apporter aux reproductions présentes et futures (Trivers 1972, Wachtmeister 2001). La construction du nid est le principal élément de l'effort parental avant la ponte chez beaucoup d'espèces aviaires. Des études ont suggéré que la construction du nid était impliquée dans la sélection sexuelle post-appariement en tant que trait indicatif de l'état reproducteur et indice du futur investissement parental (Gill et Stutchbury 2005, Kloskowski et al. 2012) : les individus capables de démonstrations exubérantes, comme de grands nids, signaleraient ainsi leur qualité parentale supérieure et donc pourraient obtenir des bénéfices sexuels (Soler et al. 1998 et 2001, Tomás et al. 2006). Si la construction du nid par les mâles renseigne sur leurs

capacités parentales, ceci permettrait aux femelles d'estimer le niveau d'investissement des mâles dans leurs futurs devoirs parentaux, et d'ajuster en conséquence leur propre investissement reproductif (Palomino et al. 1998, Soler et al. 1998, Burley 1986). Chez les espèces monogames, la femelle n'est pas seule tributaire de ses capacités parentales et de celles de son partenaire. En effet, les mâles ont généralement de lourdes responsabilités dans les soins aux jeunes (Woodard et Murphy 1999) et sont restreints dans leur possibilité de se reproduire avec plusieurs partenaires (Trivers 1972). Leur succès reproducteur est ainsi soumis aux mêmes pressions que celui des femelles. Ils bénéficieraient donc également de pouvoir évaluer la qualité de leur partenaire. Chez la Tourterelle à queue carrée, la femelle est également fortement impliquée dans la construction du nid (Wiley 1991). Elles ont alors aussi la possibilité de démontrer leur capacité à s'investir en tant que parent. Lorsque les liens du couple durent toute l'année, un trait comportemental ou phénotypique qui est évalué en continu par les partenaires des deux sexes peut être essentiel lors de décisions concernant l'investissement reproductif et le maintien ou la rupture du couple (par exemple, Torres et Velando 2003). Toutefois, il est à noter que la forme du nid chez notre espèce reste somme toute relativement rudimentaire comparée à ceux que peuvent construire d'autres espèces (Fig. 30).



Figure 30 Nid de Tourterelle à queue carrée contenant deux œufs

C – Soins aux jeunes

Dans son article sur l'écologie des Tourterelles à queue carrée de Puerto-Rico, Wiley (1991) a finement détaillé l'implication des mâles et des femelles lors de la construction du nid, de la période d'incubation et de l'élevage des poussins. Pour résumer, après la ponte, les mâles couvaient les œufs du milieu de la matinée jusqu'au milieu de l'après-midi, alors que les femelles incubaient le reste du temps. Une fois les œufs éclos, à la fois les mâles et les femelles nourrissaient les jeunes, bien que les mâles fussent impliqués en moyenne dans environ un tiers du nourrissage. Dans le même temps, les mâles étaient plus actifs dans l'entretien et le nettoyage du nid (environ 75%). Néanmoins, Wiley (1991) ne présente aucun renseignement concernant ce qui se passe après le départ des oisillons du nid. L'intérêt de notre étude a donc été d'apporter un complément d'information sur le rôle de chacun des parents dans l'accompagnement des juvéniles. Chez la Tourterelle triste *Zenaida macroura*, une espèce proche de *Z. aurita*, les juvéniles continuent de dépendre de leurs parents pour le nourrissage jusqu'à 15 à 19 jours après leur envol (Hitchcock et Mirarchi 1984). Cependant, ils sont quasi-exclusivement nourris par le mâle. Nous ne possédons que très peu de données quant aux nourrissages des juvéniles : seulement 5 observations impliquant 3 mâles et 2 femelles. Il est donc difficile de dire si l'un ou l'autre sexe s'investit plus que l'autre dans cette tâche ou si mâles et femelles s'investissent de façon équivalente comme pourraient le laisser supposer nos observations. Néanmoins, nous avons vu autant de mâles que de femelles accompagner des juvéniles, ce qui pourraient nous laisser penser que les femelles *Z. aurita* sont plus impliquées que les femelles *Z. macroura*. Le nombre de juvéniles n'avait de surcroît pas d'influence sur le sexe du parent présent, indiquant que mâle et femelle sont autant capables l'un que l'autre de s'occuper de plusieurs juvéniles à la fois. Parallèlement, il a été observé peu de juvéniles en présence de leurs deux parents. Les individus sont donc également capables de s'occuper de leur jeune à eux seuls sur un temps donné. Par contre, le fait que mâles et femelles s'investissent de manière équivalente auprès des juvéniles laisse penser que les individus des deux sexes sont nécessaires à l'élevage des juvéniles durant toute la période de sevrage. Nos observations appuient l'importance et la nécessité de l'investissement du mâle au moment de la reproduction, tant lors de la construction du nid que lors de l'élevage des jeunes et ce jusqu'au dernier stade de leur développement.

D – Défense territoriale

Les résultats de cette première partie de chapitre relatifs aux interactions agressives font suite à une expérience conduite en 2010 et analysée en détail au début de cette thèse (Quinard et Cézilly 2012; voir manuscrit ci-après). L'analyse des observations d'interactions agonistiques faites durant six ans nous a permis de vérifier au niveau populationnel certains patterns d'agressions qui étaient apparus lors des expériences. Ainsi à l'instar des essais de 2010, nous avons mis en évidence que les femelles aussi bien que les mâles s'engageaient dans la défense du territoire, avec une implication plus importante de la part des mâles. Néanmoins, les femelles sont tout de même apparues plus souvent en tant qu'initiatrices des agressions que lors de nos expériences. Ceci peut aisément s'expliquer par le fait que ces tests étaient menés exclusivement sur des couples où le mâle assurait la majorité de la défense territoriale, pendant que la femelle n'intervenait que comme soutien ou lorsque son mâle était déjà occupé. En revanche, les observations récoltées durant les monitorings incluaient non seulement des couples mais aussi des individus territoriaux solitaires, dont des femelles qui, vraisemblablement, étaient alors forcées de défendre leur territoire face aux intrus. De plus, il est apparu, tout comme en 2010, qu'aussi bien les mâles que les femelles pouvaient chasser indifféremment des individus des deux sexes et pas uniquement des individus de leur propre sexe. Ainsi, les mâles comme les femelles ont la capacité d'une part, de défendre un territoire seul contre l'ensemble de leurs congénères et d'autre part, de partager les coûts de la défense territoriale lorsqu'ils sont en couple, faisant de la défense territoriale un bénéfice supplémentaire à la monogamie à long terme chez la Tourterelle à queue carrée. Une discussion détaillée à propos de la défense territoriale suit en seconde partie de ce chapitre dans le cadre de l'article publié reprenant les expériences de 2010 (Quinard et Cézilly 2012).

E – Variations de l'activité à la journée et à l'année

Finalement, nous avons pu extraire de nos données les variations des diverses activités suivant le moment de la journée et de l'année. De façon générale, les activités des individus semblaient fluctuer en fonction des heures les plus chaudes de la journée : le pourcentage d'observations des occurrences de chant et de recherches de brindilles augmentaient à partir du lever du soleil vers 6h jusqu'à 8h, pour chuter à partir de 10h et reprendre entre 15h00 et 17h00, le soleil se couchant aux environs de 18h. Les tourterelles de Puerto Rico (Wiley 1991) suivaient un pattern similaire bien que décalé dans le temps : l'activité débutant plus tôt

en matinée et se terminant plus tard en fin d'après-midi. En outre, comme les individus de Puerto Rico, ceux de la Barbade paraissaient construire leur nid principalement le matin. Quant aux patterns de variations des activités au cours des mois, ils s'avéraient confirmer le pic d'activité reproductrice entre janvier et mai. Bien qu'il n'y ait jamais eu d'observations de recherche de matériel de construction pour les nids en janvier, nous avons assisté à une forte augmentation des observations de juvéniles en présence de leurs parents en février, indiquant que les fécondations avaient dû commencer entre mi- et fin janvier et la construction des nids au moins une semaine plus tôt (Wiley 1991). De plus, on assistait en décembre à un pic d'observations de chant, les mâles célibataires pouvant essayer d'attirer des femelles et ceux en couples de garder plus fermement à la fois leur territoire et leur partenaire. Néanmoins, mis à part pour le mois de décembre, les observations de chant ne présentaient pas de variations brutales au cours de l'année au contraire des observations de recherche de brindilles par exemple, ce qui pourrait étayer l'hypothèse d'une fonction supplémentaire à celle de la reproduction, telle qu'une forme de défense de territoire, comme il a été discuté plus haut. La défense territoriale variait également au cours de l'année semblant suivre l'activité reproductrice. En effet, conserver le territoire serait d'autant plus important durant cette période marquée par la nécessité de nourrir des jeunes et d'assurer leur survie.

V – Conclusion

Les limitations récurrentes qu'impose le suivi de population par capture-marquage-recapture, et que nous avons déjà rencontrées lors de nos analyses concernant la perte et le changement de partenaire, ne nous ont pas permis de faire une exploration plus minutieuse du rôle des sexes chez notre modèle biologique. Pour cela, il conviendrait de mettre en place des expériences de terrain telles que celle exposée en seconde partie de ce chapitre qui a testé la défense du territoire. Cependant, ces simples observations "opportunistes" ont mis en évidence un important partage des tâches entre mâles et femelles au sein des couples dans notre population aussi bien dans la construction du nid que dans le soin aux jeunes ou la défense territoriale. Par conséquent, elles renforcent l'idée de liens du couple forts caractérisant les espèces socialement monogames à long terme, de même que leurs relations avec certains traits que nous avons testés aux précédents chapitres (ornementation mutuelle, dichromatisme sexuel réduit, possible choix du partenaire mutuel, faible taux de divorce, durée des couples pouvant être longue).

Partie 2

Rôles des Sexes dans la Défense Territoriale : Expérience de Terrain

-

Quinard, A. and Cézilly, F. 2012 Sex roles during conspecific territorial defence in the Zenaida dove, *Zenaida aurita*. *Animal Behaviour*, **83**, 47-54



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehavSex roles during conspecific territorial defence in the Zenaida dove, *Zenaida aurita*Aurélien Quinard^a, Frank Cézilly^{a,b,*}^a Université de Bourgogne, UMR CNRS 5561 Biogéosciences^b Institut Universitaire de France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 13 May 2011

Initial acceptance 10 June 2011

Final acceptance 13 September 2011

Available online 12 November 2011

MS. number: 11-00392R

Keywords:

aggression

monogamy

pair bonding

territorial defence

Zenaida aurita

Zenaida dove

Social monogamy in vertebrates often involves the joint defence of an all-purpose territory by pair members. Although both sexes presumably benefit from holding a territory, sex-related variation is often observed in territory defence at the interspecific level, particularly in birds. Most studies of territorial defence in monogamous birds, however, have been conducted on songbirds or on bird species living in temperate areas. In contrast, data on nonoscine tropical bird species remain scarce. We experimentally studied territorial defence in 20 pairs of Zenaida doves, a tropical and territorial monogamous bird species that maintains year-round pair bonds. Overall, males responded to intrusions more frequently than females. However, sex of the intruder had no effect on the reactivity of male or female residents. The use of aggressive behaviours of various intensities did not differ between males and females, irrespective of the sex of intruder. Although the percentage of male responses was correlated significantly and negatively with that of the females, the observed percentage of joint defence was significantly lower than would have been expected if pair members were reacting independently of each other. Finally, variation in reactivity of females to intruders was positively related to variation in intrusion pressure between trials, whereas no such trend was observed in males. We discuss our results in relation to the mating system of Zenaida doves and previous studies of territorial defence in birds.

© 2011 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

In many socially monogamous vertebrate species, pairs share a common, all-purpose territory (Lack 1968; Gittins 1980; Whiteman & Côté 2004). Although both sexes presumably benefit from holding a territory, sex-related variation is often observed in territory defence at the interspecific level (Whiteman & Côté 2004; Logue 2005). Although in a few species the territory is almost exclusively defended by only one sex (Mundahl 1982), in most cases both sexes are involved (although not necessarily equally) in territorial defence (Baeyens 1981; Burger 1984; Bossema & Benus 1985; Hand 1986; Mitani 1987; Fernández & Azkona 1994; Kokita & Nakazono 1999; Mays & Hopper 2004; Hall & Peters 2008). In the latter case, both males and females may defend the territory irrespective of the sex of the intruder (Hand 1986; Galeotti et al. 1997; Busch et al. 2004), or each sex may mainly react to intrusions by individuals of the same sex (Kolm & Berglund 2004; Mays & Hopper 2004). The existence of intrasexual territorial defence is often interpreted in reference to sexual conflict and mate guarding (Mitani 1987; Kokita & Nakazono 2001; Kokita 2002; Hall 2004; Rogers et al. 2007), whereas unconditional joint defence tends to be regarded as evidence for a mutualistic relationship between pair

members (Ens et al. 1993). However, distinguishing between the two hypotheses might be difficult, particularly in monogamous species in which pair bonds are maintained between reproductive events (Whiteman & Côté 2004).

Because social monogamy is much more frequent in birds than in any other animal taxon (Cézilly 2006), a large number of studies on territorial defence in monogamous pairs have been conducted on avian species. Most of them, however, have been conducted on species with seasonal pair bonding, typically living in temperate areas. In contrast, data on tropical monogamous bird species, with year-round reproduction and long-term pair bonding, remain scarce, despite the fact that they offer good opportunities to test some core ideas in behavioural ecology and evolutionary biology (Macedo et al. 2008; Stutchbury & Morton 2008). In addition, studies of territorial defence in socially monogamous birds have often focused on vocal intimidation in duetting species (reviewed in Logue 2005), although several difficulties exist in interpreting such data (de Kort et al. 2009; Douglas & Mennill 2010). In comparison, coordination in territorial defence by monogamous pairs through direct, physical aggression has received much less attention (see, however, Mundahl 1982; Burger 1984; Bossema & Benus 1985; Hand 1986; Fernández & Azkona 1994; Mays & Hopper 2004). This may be partly explained by the fact that aggressive encounters between territory owners and intruders may be infrequent or difficult to observe under natural conditions.

* Correspondence: F. Cézilly, UMR Biogéosciences, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France.

E-mail address: frank.cezilly@u-bourgogne.fr (F. Cézilly).

Indeed, Davies (1980) suggested that intruders have only an imperfect knowledge of the quality of the territory they visit, and in particular, in contrast to territory owners, do not know the positions of recently depleted patches. Because of this, intruders generally experience a lower feeding rate than territory owners, and, even when undetected by owners, tend to limit the visit of a territory to a brief period of time. Some brief visits by intruders may also correspond to a process of sampling, by which territorial neighbours and/or floaters update their information about the quality of their surroundings (Hall & Kramer 2008). Consequently, the short duration and unpredictability of territorial intrusions, as well as the speed at which aggressive interactions occur (Logue 2005), makes the quantification of territorial defence particularly difficult under natural conditions. An alternative is to confront territory owners with intruders, experimentally, using live, caged animals (e.g. Bossema & Benus 1985; Busch et al. 2004; van Dongen & Mulder 2008) or stuffed decoys (e.g. Prévaut et al. 2002; Murphy et al. 2009). However, this method suffers from both ethical and practical limitations. First, wild animals might suffer from excessive stress when placed in a cage and regularly confronted with aggressive conspecifics (Svart 2004), such that their behaviour might not be representative of that of free-ranging intruders. Second, different kinds of decoys may have different effects on the behavioural and hormonal response of territorial birds (Scriba & Goymann 2008). Although a stuffed decoy may represent a more standardized stimulus, it fails to interact with the focal bird. In addition, stuffed specimens are not systematically available, particularly in the case of protected species. On the other hand, uncontrolled variation in the behaviour of a caged live decoy may affect both the behaviour and physiology of territorial birds.

We studied sex roles in territorial defence in the monogamous Zenaïda dove on the island of Barbados, West Indies, as part of a larger research programme on the population biology of the species (Monceau et al. 2011). Zenaïda doves are essentially granivorous birds, although in urbanized habitat they can also exploit food scraps left by humans. They locate food by searching by themselves on the ground or by exploiting public information from conspecifics or other bird species (Webster & Lefebvre 2001). Zenaïda doves typically defend their territories year-round, alone or in pairs. Interactions between territory owners and conspecific or heterospecific intruders, such as scaly-naped pigeons, *Patagioenas squamosa* (F. Cézilly, personal observation), typically give rise to escalated contests which are easily observed in the field (Griffin et al. 2005). Sol et al. (2005) reported more intense territorial defence by males in Zenaïda doves. However, birds were sexed in this study on the basis of external morphology and colour, which do not necessarily allow reliable sex identification (see Monceau et al. 2011). We used a simple experimental protocol, consisting of the introduction of a reasonably large amount of divisible food on territories, to stimulate the spontaneous occurrence of territorial intrusions, and benefited from a large proportion of ringed birds of known sex in the studied population.

METHODS

Study Species and Site

Zenaïda doves are exclusively found in the Caribbean islands and the coast of the Yucatán Peninsula (Bond 1993). They usually inhabit open areas in lowlands, such as clearings and edges of forests or cultivated fields (Wiley 1991), but can also be found on some islands in built-up habitat, such as residential areas planted with trees (Monceau et al. 2011). The species is socially monogamous, and breeds year-round, with a peak in activity from January to May (Wiley 1991). Mean body size is about 28–30.5 cm in length

(Wiley 1991), with little sexual dimorphism (Dechaume-Moncharmont et al. 2011). Plumage colour varies from brownish-cinnamon to vinaceous to light-beige on the underparts, with no marked difference between the sexes. Zenaïda doves are diurnal and arboreal birds that forage for seeds and fruits on the ground (Wiley 1991). Individuals generally defend all-purpose territories year-round, alone or in pairs, but can eventually forage in large groups in particular areas where the density of food is high (Sol et al. 2005; Monceau et al. 2011).

In Barbados, the tropical climate shows bright sunshine on most days, with mean temperature from 25 °C to 35 °C. The dry season lasts from November to May and the wet season from June to October. Field work took place at two locations, the Sunset Crest area and the Folkestone park, both situated near Hometown (13°10'60N, 59°38'60W). The Sunset Crest is a fairly built-up residential area of about 0.6 km², consisting of about 300 private villas with gardens, a few parks, plus some commercial buildings and parking areas. The Folkestone area covers about 0.03 km², and includes the St James' Church, its adjacent cemetery, the Folkestone recreational area and a beach. Since 2007, Zenaïda doves have been regularly captured at the two locations using baited walk-in traps. On each capture, birds were banded with an aluminium ring from the Museum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), plus a unique combination of coloured plastic rings, thus allowing individual identification at a distance. Morphological measurements were taken from each ringed individual, and a blood sample (30 µl) was obtained by puncturing the brachial vein (Monceau et al. 2011). Sex of the birds was later determined using molecular markers (see Monceau et al. 2011).

Experimental Design and Observations

All observations were conducted in 2010, from 2 February to 9 March and from 27 April to 15 May. Prior to performing experiments, we first located territorial pairs including at least one ringed individual. Territorial displays are very obvious in Zenaïda doves (Sol et al. 1995; Lefebvre 1996). Birds were considered territorial when they were observed for several days attacking and driving away conspecifics from the same area. Two birds were considered to form a pair when they were regularly seen feeding together without aggression, maintaining close proximity while walking, flying together, performing affiliative behaviours such as allopreening and courting, or copulating. In a few cases, the same two birds had already been recorded as a pair in previous years. Once an alleged pair was located, the observer checked regularly for its presence at the same place during the following days. Following Sol et al. (2005), regular observations of the aggressive behaviour of pairs were used to determine the approximate boundaries of the territories.

Data were collected by the same observer (A.Q.), who was blind to the sex of ringed birds at the time of observation, between 0630 and 1200 hours, and between 1530 and 1700 hours. Observations were done following the focal animal sampling method (Altmann 1974), with either the naked eye or Bushnell 10 × 42 binoculars. Territorial defence behaviour was quantified for a total of 20 pairs. In 11 pairs, the two mates were banded, while in nine pairs, only one individual was banded. In the latter case, the unbanded mate could always be unambiguously distinguished from unbanded intruders by physical appearance (plumage characteristics and body size). Among the 20 pairs, 14 were observed at the Sunset Crest area and six were observed at the Folkestone area.

Previous observations while capturing birds with traps baited with boiled rice (Monceau et al. 2011) indicated that neighbours and floaters are regularly attracted to large amounts of food present on other birds' territories. In addition, Goldberg et al. (2001)

showed that aggression in Zenaida doves increases with the spatial clumping of food. We took advantage of this situation to study territorial defence in pairs of Zenaida doves experimentally. At the beginning of each session, a plate measuring 23 cm in diameter, filled with 750 g of boiled rice, was placed at the estimated centre of the territory of a pair. The observer was placed at a minimal distance of 10 m from the territory border, depending on the spatial configuration of the territory and visibility. For a given pair, data collection started when both the male and the female were present in the territory and a first intruder approached to less than 20 m from the plate. This distance corresponds to the longest distance at which birds were observed to react to intruders during preliminary tests, and was visualized with the help of four natural landmarks already present or placed by the observer (such as stones, twigs or pieces of wood). Intrusions were almost exclusively by conspecific individuals. Territorial Zenaida doves were never observed reacting to intrusions by shiny cowbirds, *Molothrus bonariensis*, carib grackles, *Quiscalus lugubris*, Barbados bullfinches, *Sporophila barbadensis*, or common ground doves, *Columbina passerina*, during the course of the experiments. Zenaida doves were observed reacting to intrusions by scaly-naped pigeons on four occasions, but only when the intruder was on its own. Doves did not attempt to drive pigeons away from their territories when they were intruding in groups. For each intrusion attempt, the observer recorded the ring combination of the intruder (when banded), time of day, the latency time of response to the intruder of each resident individual, all the aggressive acts performed by the two members of the pair towards the intruder, and the order in which they were performed. Based on preliminary observations and data from the literature (Wiley 1991; Dolman et al. 1996; Goldberg et al. 2001), six agonistic behaviours of increasing intensity were recorded (Table 1). Each session was initially intended to last for 120 min. However, all sessions were shorter in the end, because of disturbance by human beings or, on a few occasions, intrusions by flocks of scaly-naped pigeons, or because one or both members of the pair left the territory. Observations were also interrupted on a few occasions because of heavy rain.

For each pair, territorial defence was quantified at least on two distinct occasions, and was quantified three times in six pairs, and up to four times in one pair. Time separating two consecutive observations of a pair varied from 1 to 9 days, with a median value of 1 (N = 49). The duration of the focal observations ranged between 30 and 105 min, with a median value of 70 min. For each pair, all intrusions recorded over all observations were pooled for analysis. Total observation time per territorial pair after pooling observations ranged from 81 to 292 min. However the total number of recorded agonistic interactions per territorial pair was independent of the total observation time (Spearman correlation

coefficient: $r_s = -0.25$, $N_{\text{pairs}} = 20$, $P = 0.29$). Of a total of 260 observed intrusion attempts by conspecifics, 145 (55.8%) involved a banded bird. As a consequence, the sample size varies in the analyses, depending on whether the effect of the sex of the intruder is considered or not.

Captures, banding, blood sampling and experiments were conducted under the legal authorization of the Natural Heritage Department of the Ministry of the Environment, Water Resources and Drainage of Barbados and a bird ringing permit issued by the Centre de Recherche par le Bagueage des Populations d'Oiseaux (C.R.B.P.O., Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France).

Statistical Analyses

Difference in reactivity towards intruders (i.e. the proportion of intrusions that elicited an aggressive reaction) between male and female within each pair was tested using Fisher's exact tests, while the overall difference between males and females in reactivity to intrusions (expressed as percentage of aggressive reaction) was checked using a Wilcoxon signed-ranks test for paired data. We refined this analysis by comparing within each sex the percentage of responses to male intruders to that to female intruders, reducing the sample size to pairs that had been confronted with intruders of both sexes. In the same way, we compared the latency to react to intruders by males and females, with and without the effect of the sex of the intruders.

We then analysed three-way contingency tables (Sokal & Rohlf 1995) to assess whether the frequency of use of the different agonistic behaviours (as listed in Table 1) was influenced by the sex of the resident bird. This was achieved in the R software version 2.101 (Crawley 2007) by fitting the occurrence of agonistic behaviours against the type of agonistic behaviour, sex of resident and their interaction, using a generalized linear mixed model (GLMM). To test for an effect of the sex of the intruder, we conducted the same analysis on a reduced data set, considering only interactions for which the sex of the intruder was known. The occurrence of agonistic behaviours was again fitted against the type of agonistic behaviour, sex of resident, sex of the intruder and their interactions, using GLMM. Because the total number of intrusions, and hence that of recorded agonistic acts, varied between pairs (see Results), some pairs contributed more than others to the data set. To control for pseudoreplication (Miller & Anderson 2004), resident pair was included as a random factor. Owing to overdispersion, a negative binomial distribution was used (theta equal to one). Optimal model selection was achieved by backward selection using the Akaike information criterion as described in Zuur et al. (2009).

To evaluate the extent of coordinated defence by male and female pair members, we compared the percentage of observed joint defence (when both mates attacked together) to the expected percentage of joint defence under the assumption that the reactivity of one pair member was independent of that of the other. The expected percentage of joint defence was thus calculated for each pair as the product of the percentages of response to intrusions of the two pair members. For instance, if the male reacted to 70% of intrusions, while the female reacted to only 50% of them, the expected percentage of joint defence was 35%. Finally, we assessed the relationship between variation in reactivity to intruders and variation in intrusion pressure between the first and the second session (as data from at least two different sessions performed on 2 different days were available for all pairs), in both male and female residents. Intrusion pressure was calculated for each session as the total number of intrusions divided by the time elapsed between the first and the last intrusion. For each pair, we then calculated the difference in intrusion pressure between the first and the second session, and the corresponding difference in the percentage of

Table 1

List of agonistic behaviours recorded during the focal observations by order of increasing intensity

Aggressive act	Description
Charge	The resident bird walks quickly towards the intruder in a straight line
Aerial charge	The resident bird takes off from the ground or from a perch and flies towards the intruder
Chase	The resident bird drives the intruder away from the territory by running after it
Aerial chase	The resident bird chases the intruder away while both are in flight
Wing display	The resident bird raises one wing contralaterally to its opponent. This behaviour is often associated with ground-pecking display
Attack with wing slap	The resident bird uses its wings to slap the intruder if it does not retreat

reactivity between the first and the second trials. A Spearman correlation test was used to test for an association between the two variables in both male and female residents. All data were analysed using the R software version 2.10.1. Results were considered significant at the standard alpha level of 0.05.

RESULTS

All observed intrusions elicited an aggressive reaction from at least one member of the resident pair, and all aggressive reactions were successful in deterring the intruder. Males and females were not involved equally in territory defence (Fig. 1). In 13 pairs, the male was significantly more likely to react to an intruder than the female (Fisher's exact test: $P = 0.048$ – 0.001), whereas in the other seven pairs, the null hypothesis of an equivalent level of reaction could not be rejected (Fisher's exact test: $P = 0.09$ – 1). Overall, males responded to intrusions more frequently than females (Wilcoxon signed-ranks test: $Z = 201$, $N = 20$, $P < 0.001$). However, in pairs in which both sexes did react to intruders, mean latency to reaction did not differ significantly between males and females ($Z = 36$, $N = 15$, $P = 0.31$). Results from the GLMM procedure confirmed that the occurrence of agonistic behaviours was significantly influenced by the sex of residents ($F_{1,13} = 38.27$, $P < 0.001$), with males performing more agonistic behaviours than females (Fig. 2a), and by the type of agonistic behaviour ($F_{1,13} = 14.24$, $P < 0.001$), with agonistic behaviours of higher intensity being less

frequent than others (Fig. 2a). However, the interaction between sex and the type of agonistic behaviour was not significant ($F_{5,12} = 0.329$, $P = 0.895$), suggesting that the frequency of use of the various agonistic behaviours did not differ between the sexes (Fig. 2a).

Of 147 recorded intrusions, 46 involved a male intruder whereas 101 involved a female intruder (binomial test: $P < 0.0001$). This difference was accounted for by a biased sex ratio among the 49 different intruders (17 males versus 32 females; binomial test: $P = 0.044$). Indeed, the proportion of intrusions by males and females did not differ from the proportion of males and females among intruders ($\chi^2 = 0.070$, $P = 0.791$). For intrusions by individuals of known sex, the sex of the intruder had no effect on either male ($Z = 7$, $N = 12$, $P = 1$) or female responsiveness ($Z = 13$, $N = 12$, $P = 0.67$). In addition, the frequency of use of agonistic behaviours by residents was not influenced by either the interaction between the sex of the intruder and the type of agonistic behaviour (GLMM: $F_{5,11} = 1.140$, $P = 0.338$) or the interaction between the sex of the intruder and that of the resident ($F_{5,11} = 0.783$, $P = 0.377$), indicating that the intensity of the aggressive response of residents was not influenced by the sex of the intruder.

Among pairs, the percentage of responses of females was significantly and negatively correlated with that of males ($r_s = -0.96$, $N = 20$, $P < 0.0001$; Fig. 1), indicating that the more the male was involved in territory defence, the less the female was. Indeed, joint attack of an intruder by both residents occurred in only a few cases. Among 15 pairs in which females participated in territorial defence, nine pairs never attacked an intruder together, while five pairs had a level of joint defence lower or equal to 10%. Five pairs had a level of joint defence between 10% and 20%, and one only pair had a level of joint defence higher than 20% (Fig. 1). The observed percentage of joint defence was significantly lower than would have been expected if pair members were reacting independently of each other (Wilcoxon signed-ranks test: $Z = 105$, $N = 15$, $P = 0.001$; Table 2). Finally, the change in male reactivity between the first and the second trials was independent of the change in intrusion pressure ($r_s = 0.36$, $N = 20$, $P = 0.12$), whereas the change in female reactivity and the change in intrusion pressure between the first and the second trials were strongly and positively correlated ($r_s = 0.58$, $N = 20$, $P = 0.008$; Fig. 3), indicating that female contribution to territorial defence was adjusted to the level of intrusion pressure.

DISCUSSION

Although territorial defence might be a key factor in the evolution of social monogamy in vertebrates (Roberts & Dunbar 2000; Whiteman & Côté 2004; Ralls et al. 2007), experimental studies involving intrusions by free-moving conspecifics have rarely been carried out. In the present study, however, we succeeded in stimulating the intrusion of conspecifics on the territory of paired Zenaida doves, by introducing a conspicuous amount of a divisible food resource in its centre. We found that both male and female Zenaida doves participated in territorial defence, and reacted to intruders nonindependently. In addition, female reactivity to intruders varied with intrusion pressure.

Although the food supplementation technique may seem to be artificial, casting doubt on the validity of our results, it is actually representative of a 'naturally' occurring situation. Zenaida doves in Barbados largely exploit urban settlements, where they regularly take food scraps left, intentionally or unintentionally, by human beings (Lefebvre 1996). Because the habitat in our study zone, consisting essentially of parks and gardens, is very open, visibility is excellent, and birds can thus easily spot the presence of

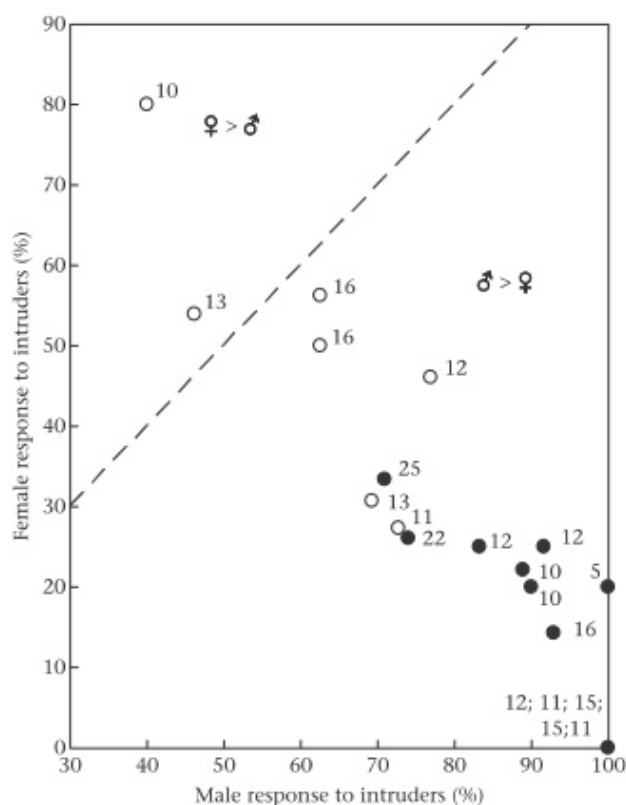


Figure 1. Percentage of female responses to intrusions in relation to that of males within pairs. The dashed line represents the isometric line. Points below the line indicate that the male reacted more often to intruders than the female. Black circles represent pairs in which the percentage of responses to intrusions differed significantly ($P < 0.05$) between male and female, while white circles represent pairs in which it did not, as assessed from a Fisher's exact test. Numbers above the circles represent the total number of intrusions.

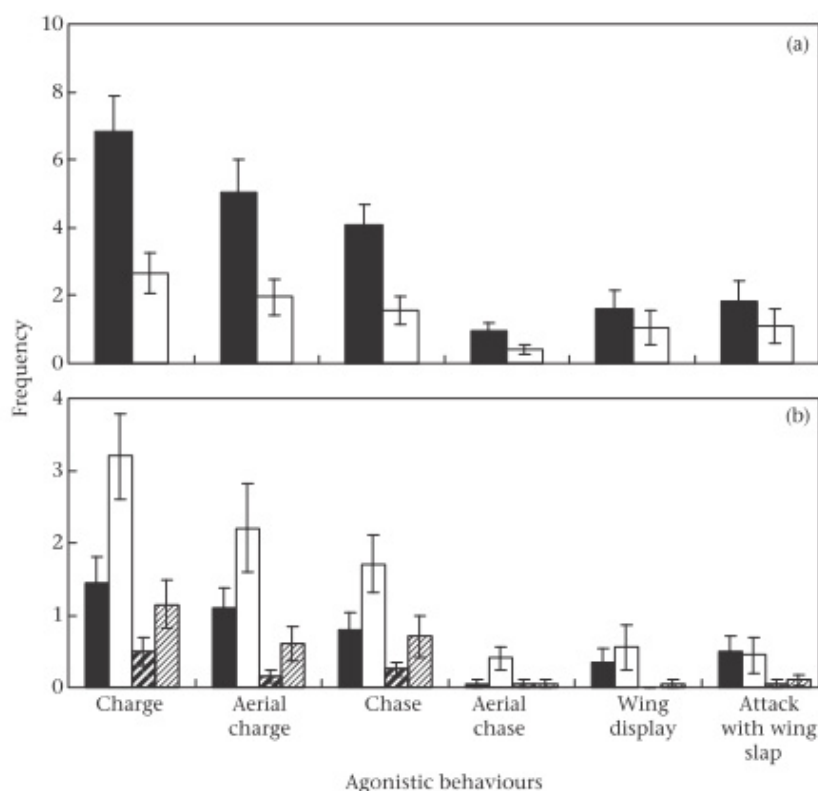


Figure 2. Comparison of the absolute frequencies (means and SE) of agonistic behaviours of males and females (a) for all intruders (black bars: males; white bars: females) and (b) only for intruders of known sex (black bars: male responses towards male intruders; white bars: male responses towards female intruders; black and striped bars: female responses towards male intruders; white and striped bars: female responses towards female intruders).

conspecifics feeding at a distance, and, eventually, decide to join them. Disputes over the exploitation of ephemeral food patches occur regularly, although at a low and unpredictable rate in space and time. Our experimental design just facilitated both the observation of such disputes and the quantification of aggressive behaviour.

Overall, Zenaida doves were more involved than females in territorial defence, thus confirming earlier observations made by

Sol et al. (2005) in the same population. A similar pattern of sex-related difference in territorial defence has been observed both in temperate (Baeyens 1981; Pierotti 1981; Southern 1981; Hand 1986; Fernández & Azkona 1994; Zilberman et al. 2001) and in tropical (Busch et al. 2004; Fedy & Stutchbury 2005) monogamous bird species, as well as in other socially monogamous vertebrate

Table 2
Comparison between the percentages of observed and expected joint defence for the pairs in which the female took part in territorial defence

Pair number*	Percentage of joint defence	
	Observed	Expected
1	20	20
2	0	21.30
3	10	19.75
4	20	32
5	0	24.85
7	18.75	35.16
8	16.67	22.92
9	12.5	31.25
11	23.08	35.50
12	10	18
13	0	19.83
14	8.33	20.83
16	4.17	23.61
17	7.69	13.27
18	0	19.28
Mean	10.08	23.84
SD	8.20	6.64

* N = 15.

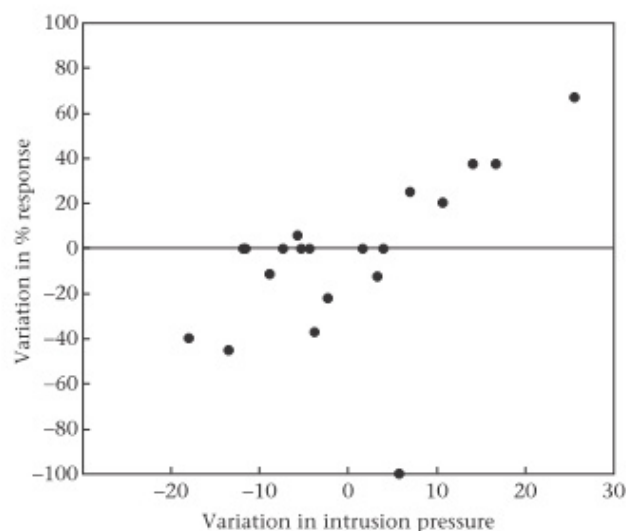


Figure 3. Variation in female reactivity to intruders in relation to variation in intrusion pressure between the first and second tests.

species (Mitani 1987; Kolm & Berglund 2004; Whiteman & Côté 2004). Some exceptions to that rule exist, though. For instance, Greenberg & Gradwohl (1983) reported that male and female dot-winged antwrens, *Microrhophias quixensis*, were equally involved in territory defence, although males appear to be more aggressive than females in other species of antbirds (Bard et al. 2002; Fedy & Stutchbury 2005). However, although female Zenaida doves were less likely than males to react aggressively to intruders, when they reacted they used the various agonistic behaviours with the same relative frequency as males, as previously observed in western gulls, *Larus occidentalis* (Hand 1986), but contrary to what has been reported in ring-billed gulls, *Larus delawarensis* (Southern 1981). Thus, although males were more engaged in territorial defence than females, they did not appear to be more intense than females in their aggressive behaviour. This might be explained by the fact that, most often, agonistic behaviours of low intensity (i.e. charges and chases) were sufficient to deter intruders. The observed low level of escalated fights might be because most intruders were only trying to exploit an overabundant food source rather than really attempting to take over a territory or mate. However, the distinction between the two types of intruders is difficult to make in the field. In addition, birds that are facing little opposition when attempting to feed on the territory of their neighbours may progressively become keener on attempting to take over the territory.

A larger involvement of males in territorial defence can be expected if males are more efficient at deterring intruders. However, we did not observe any difference in efficiency between males and females during territorial defence, as attempts by both sexes to deter intruders were equally successful. Alternatively, females may be less prone than males to engage in territorial defence if they must invest heavily in, or recover from, reproduction (Pierotti 1981; Rosell & Thomsen 2006; see also Mitani 1987). Although the reproductive status of female residents was not known in the present study, Zenaida doves are known to be able to make up to four breeding attempts per year (Wiley 1991). The possibility then exists that female Zenaida doves were less inclined to engage in territorial defence in order to save energy for future reproduction and/or to regain energy lost during recent breeding attempts. The observation that level of female investment in territorial defence varied depending on the level of intruder pressure is compatible with this interpretation.

We observed a significantly biased sex ratio among intruders, with an excess of females, in a population where the sex ratio of banded birds is 50:50 (Monceau et al. 2011, F. Cézilly, unpublished data). A significantly female-biased sex ratio was also observed at two different sites in Barbados where food is overabundant and Zenaida doves forage in flocks (Monceau et al. 2011). This suggests that females may spend less time than males on their territory and/or that the sex ratio of floaters is female biased in the population (see Monceau et al. 2011). We found, however, no evidence for sex-specific territorial defence. The reaction of male and female residents was not conditional on the sex of the intruder, and the use of the various agonistic behaviours did not depend on whether the intruder was a male or a female. This is in contrast with a majority of studies of territorial defence in socially monogamous bird species living in temperate environments (Baeyens 1981; Fernández & Azkona 1994; Zilberman et al. 2001), as well as in other socially monogamous vertebrate species (Brotherton & Rhodes 1996; Kokita & Nakazono 2001; Kolm & Berglund 2004). However, a similar pattern has been observed in other tropical bird species, with year-round territoriality, such as the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis* (Busch et al. 2004) and the white-bellied antbird, *Myrmeciza longipes* (Fedy & Stutchbury 2005). Fedy & Stutchbury (2005) suggested that long-term monogamy and

pair bonding are associated with equal territorial defence regardless of the sex of intruders, whereas sex-specific territorial defence would be more frequent in species in which divorces occur. Although no detailed information on the mating system of Zenaida doves is yet available, preliminary observations on our ringed population in Barbados suggest that the species could indeed be characterized by long-term pair bonds. Some pairs of individuals have been observed maintaining a bond for more than 4 years, while widowed birds have been observed to remain unmated during several months after the death of their mate (F. Cézilly, unpublished data).

Our results suggest that shared territorial defence in Zenaida doves might consist of a cooperative strategy between pair members, in which each individual benefits from preventing intruders from displacing itself or its mate. However, cooperation in territorial defence does not necessarily translate into complex coordination of attacks. Resident pairs rarely acted in tandem, unlike carrion crows, *Corvus corone* (Bossema & Benus 1985) and western gulls (Hand 1986). Rather, individuals appeared to avoid simultaneous attacks of intruders, as the observed number of joint attacks was less than expected by chance. This might be some kind of coordinated strategy, however, if both members of a pair are equally efficient at deterring an intruder and if early detection and response to intruders is an essential component of territorial defence. By avoiding engaging simultaneously in the pursuit and attack of the same intruder, a pair of Zenaida doves might be more efficient at dealing with intrusions occurring simultaneously or in rapid succession. Cooperation between mates may then be particularly efficient at preventing territory take-over by other pairs, whereas intrusion by a single bird would not necessarily threaten territory ownership (see Williams & McKinney 1996). Although lower than that of the male, the female's contribution to territory defence might thus be crucial, particularly in better-quality territories if they experience higher intrusion pressure, or when resource availability is low in the environment and competition for territories is more intense.

All intruders were expelled from territories during our observations, suggesting that, contrary to what has been observed in some other monogamous bird species (Butler & Janes-Butler 1982), particularly in species maintaining year-round territoriality (Hyman 2005; Akçay et al. 2009), intrusions by close neighbours were not tolerated more than intrusions by less familiar individuals. Familiarity, as assessed from distances between the territories of residents and intruders, did not appear to influence the intensity of territorial defence (results not shown). Whether this was because of a lack of cognitive ability to distinguish between familiar and unfamiliar conspecifics (Jitsumori et al. 1999; Mateo 2004) or whether it reflects a particular strategy remains to be documented. A moderate rate of territorial intrusions, however, may make the adoption of a conditional strategy of little benefit (Switzer et al. 2001; Hinsch & Komdeur 2010), particularly if intruders rarely escalate fights, or if the risk of serious injury during fights is low. Indeed, our quantitative assessment of agonistic behaviour as shown in Fig. 2 indicates that only a minority of intrusions gave rise to escalated fights. Although such escalated fights can last for a few minutes during which time repeated wing slaps can occur, we never observed any bird being seriously injured under such circumstances. Sol et al. (2005), however, reported high rates of naturally occurring aggressive interactions in Zenaida doves in Barbados, with up to 60 aggressive acts (per observation session lasting 30 min) by territory owners reacting to spontaneous cases of intrusion. We never observed similar levels of aggression, either during casual observations of pairs on their territories or during the course of our experiments. Actually, the maximum rate of aggressive acts observed in the present study was about six times less than that reported by Sol et al. (2005). However, Sol et al. (2005)

provided little information about the recording of territorial behaviour, so the observed discrepancy between the two studies is difficult to interpret. One possibility is that the population density decreased over time. Indeed, the density of breeding pairs reported by Sol et al. (2005) for their study site in 2002 seems very high compared to what we have observed at the same place between 2007 and 2011.

In conclusion, the pattern of territorial defence observed in Zenaida doves does not appear to be influenced by sexual conflict and mate guarding, but may rather correspond to a cooperative relationship based upon the mutual benefits arising from securing an all-purpose territory in a socially monogamous species with year-round reproduction. To what extent this pattern is characteristic of perennial monogamy in a tropical environment characterized by year-round reproduction remains to be established in future empirical studies and theoretical investigations.

Acknowledgments

We are particularly grateful to Mr Steve Devonish, Director of Natural Heritage (division of the Ministry of Environment and Drainage) for granting us the permission to capture and ring Zenaida doves in Barbados, and the Centre de Recherche par le Bagueage des Populations d'Oiseaux (MNHN, Paris) for providing us with engraved aluminium rings. We thank Nicole Atherley, Laurent Bruzy, Karine Monceau, Jérôme Moreau, Sébastien Motreuil, George Prato and Amélie Slaski for help in catching and banding birds, and Sophie Beltran for her help in preliminary tests. We thank Mark Gillingham for help with loglinear models and checking the English language, and two anonymous referees for useful comments on the manuscript. The study was supported by ANR (programme blanc Monogamix) and the Conseil Régional de Bourgogne.

References

- Akçay, Ç., Wood, W. E., Searcy, W. A., Templeton, C. N., Campbell, S. E. & Beecher, M. D. 2009. Good neighbour, bad neighbour: song sparrows retaliate against aggressive rivals. *Animal Behaviour*, **78**, 97–102.
- Altmann, J. 1974. Observational study of animal behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227–267.
- Baeyens, G. 1981. The role of the sexes in territory defence in the magpie (*Pica pica*). *Ardea*, **69**, 69–82.
- Bard, S. C., Hau, M., Wikelski, M. & Wingfield, J. C. 2002. Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the spotted antbird, a neotropical suboscine. *Condor*, **104**, 387–394.
- Bond, J. 1993. *A Field Guide to the Birds of the West Indies*, 5th edn. Boston: Houghton Mifflin Harcourt.
- Bossema, I. & Benus, R. F. 1985. Territorial defence and intra-pair cooperation in the carrion crow (*Corvus corone*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **16**, 99–104.
- Brotherton, P. N. M. & Rhodes, A. 1996. Monogamy without biparental care in a dwarf antelope. *Proceedings of the Royal Society B*, **263**, 23–29.
- Burger, J. 1984. *Pattern, Mechanism and Adaptive Significance of Territoriality in Herring Gulls (Larus argentatus)*. Washington D.C.: American Ornithologists Union.
- Busch, D. S., Wingfield, J. C. & Moore, I. T. 2004. Territorial aggression of a tropical passerine, *Zonotrichia capensis*, in response to a variety of conspecific intruders. *Behaviour*, **141**, 1173–1188.
- Butler, R. G. & Janes-Butler, S. 1982. Territoriality and behavioral correlates of reproductive success of great black-backed gulls. *The Auk*, **99**, 58–66.
- Cézilly, F. 2006. *Le Paradoxe de l'Hippocampe, une Histoire Naturelle de la Monogamie*. Paris: Buchet-Chastel.
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. Chichester: J. Wiley.
- Davies, N. B. 1980. The economics of territorial behaviour in birds. *Ardea*, **68**, 63–74.
- Dechaume-Moncharmont, F.-X., Monceau, K. & Cézilly, F. 2011. Sexing birds using discriminant function analysis: a critical appraisal. *The Auk*, **128**, 78–86.
- Dolman, C. S., Templeton, J. & Lefebvre, L. 1996. Mode of foraging competition is related to tutor preference in *Zenaida aurita*. *Journal of Comparative Psychology*, **110**, 45–54.
- van Dongen, W. F. D. & Mulder, R. A. 2008. Male and female golden whistlers respond differently to static and dynamic signals of male intruders. *Behavioral Ecology*, **19**, 1025–1033.
- Douglas, S. B. & Mennill, D. J. 2010. A review of acoustic playback techniques for studying avian vocal duets. *Journal of Field Ornithology*, **81**, 115–129.
- Ens, B. J., Safriel, U. N. & Harris, M. P. 1993. Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour*, **45**, 1199–1217.
- Fedy, B. C. & Stutchbury, B. J. M. 2005. Territory defence in tropical birds: are females as aggressive as males? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**, 414–422.
- Fernández, C. & Azkona, P. 1994. Sexual differences in conspecific territorial defense of marsh harriers (*Circus aeruginosus*). *Journal of Raptor Research*, **28**, 23–26.
- Galeotti, P., Sacchi, R. & Perani, E. 1997. Cooperative defense and intrasexual aggression in scops owls (*Otus scops*): responses to playback of male and female calls. *Journal of Raptor Research*, **31**, 353–357.
- Gittins, S. P. 1980. Territorial behavior in the agile gibbon. *International Journal of Primatology*, **1**, 381–399.
- Goldberg, J. L., Grant, J. W. A. & Lefebvre, L. 2001. Effects of the temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in the Zenaida dove. *Behavioral Ecology*, **12**, 490–495.
- Greenberg, R. & Gradwohl, J. 1983. Sexual roles in the dot-winged antwren (*Microhousia quixensis*), a tropical forest passerine. *The Auk*, **100**, 919–925.
- Griffin, A. S., Savani, R. S., Hausmanis, K. & Lefebvre, L. 2005. Mixed-species aggregations in birds: Zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. *Animal Behaviour*, **70**, 507–515.
- Hall, C. L. 2004. A review of hypotheses for the function of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**, 415–430.
- Hall, C. L. & Kramer, D. L. 2008. The economics of tracking a changing environment: competition and social information. *Animal Behaviour*, **76**, 1609–1619.
- Hall, M. L. & Peters, A. 2008. Coordination between the sexes for territorial defence in a duetting fairy-wren. *Animal Behaviour*, **76**, 65–73.
- Hand, J. L. 1986. Territorial defense and associated vocalizations of western gulls. *Journal of Field Ornithology*, **57**, 1–15.
- Hinsch, M. & Komdeur, J. 2010. Defence, intrusion and the evolutionary stability of territoriality. *Journal of Theoretical Biology*, **266**, 606–613.
- Hyman, J. 2005. Seasonal variation in response to neighbors and strangers by a territorial songbird. *Ethology*, **111**, 951–961.
- Jitsumori, M., Natori, M. & Okuyama, K. 1999. Recognition of moving video images of conspecifics by pigeons: effects of individuals, static and dynamic motion cues, and movement. *Animal Learning & Behavior*, **27**, 303–315.
- Kokita, T. 2002. The role of female behavior in maintaining monogamy of a coral-reef filefish. *Ethology*, **108**, 157–168.
- Kokita, T. & Nakazono, A. 1999. Pair territoriality in the longnose filefish, *Oxymonacanthus longirostris*. *Ichthyological Research*, **46**, 297–302.
- Kokita, T. & Nakazono, A. 2001. Sexual conflict over mating system: the case of a pair-territorial filefish without parental care. *Animal Behaviour*, **62**, 147–155.
- Kolm, N. & Berglund, A. 2004. Sex-specific territorial behaviour in the Banggai cardinalfish, *Pterapogon kauderni*. *Environmental Biology of Fishes*, **70**, 375–379.
- de Kort, S. R., Elermire, E. R. B., Cramer, E. R. A. & Verhencamp, S. L. 2009. The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral Ecology*, **20**, 200–206.
- Lack, D. L. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. London: Methuen.
- Lefebvre, L. 1996. Raging dove. *Natural History*, **105**, 34–37.
- Logue, D. M. 2005. Cooperative defence in duet singing in birds. *Cognition, Brain, Behavior*, **9**, 497–510.
- Macedo, R. H., Karubian, J. & Webster, M. S. 2008. Extra-pair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? *The Auk*, **125**, 769–777.
- Mateo, J. M. 2004. Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici*, **41**, 729–745.
- Mays, H. L. & Hopper, K. R. 2004. Differential responses of yellow-breasted chats, *Icteria virens*, to male and female conspecific model presentations. *Animal Behaviour*, **67**, 21–26.
- Miller, R. B. & Anderson, M. J. 2004. Remedies for pseudoreplication. *Fisheries Research*, **70**, 397–407.
- Mitani, J. C. 1987. Territoriality and monogamy among agile gibbons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**, 265–269.
- Monceau, K., Wattier, R., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Motreuil, S. & Cézilly, F. 2011. Territoriality vs. flocking in the Zenaida dove, *Zenaida aurita*: resource polymorphism revisited using morphological and genetic analyses. *The Auk*, **128**, 15–25.
- Mundahl, J. T. 1982. Role specialization in the parental and territorial behavior of the killdeer. *Wilson Bulletin*, **94**, 515–530.
- Murphy, T. G., Hernández-Mucino, D., Osorio-Beristain, M., Montgomerie, R. & Omland, K. E. 2009. Carotenoid-based status signalling by females in the tropical streak-backed oriole. *Behavioral Ecology*, **20**, 1000–1006.
- Pierotti, R. 1981. Male and female parental roles in the western gull under different environmental conditions. *The Auk*, **98**, 532–549.
- Préault, M., Derégnaucourt, S., Sorci, G. & Faivre, B. 2002. Does beak coloration of male blackbirds play a role in intra and/or intersexual selection? *Behavioural Processes*, **58**, 91–96.
- Ralls, K., Cypher, B. & Spiegel, L. K. 2007. Social monogamy in kit foxes: formation, association, duration, and dissolution of mated pairs. *Journal of Mammalogy*, **88**, 1439–1446.
- Roberts, S. C. & Dunbar, R. I. M. 2000. Female territoriality and the function of scent-marking in a monogamous antelope (*Oreotragus oreotragus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**, 417–423.
- Rogers, A. C., Langmore, N. E. & Mulder, R. A. 2007. Function of pair duets in the eastern whiptail: cooperative defense or sexual conflict? *Behavioral Ecology*, **18**, 182–187.

- Rosell, F. & Thomsen, L. R. 2006. Sexual dimorphism in territorial scent marking by adult Eurasian beavers (*Castor fiber*). *Journal of Chemical Ecology*, **32**, 1301–1315.
- Scriba, M. & Goymann, W. 2008. The decoy matters! Hormonal and behavioural differences in the reaction of territorial European robins towards stuffed and live decoys. *General and Comparative Endocrinology*, **155**, 511–516.
- Sol, D., Elie, M., Marcoux, M., Chrostovsky, E., Porcher, C. & Lefebvre, L. 2005. Ecological mechanisms of a resource polymorphism in Zenaida doves of Barbados. *Ecology*, **97**, 2397–2407.
- Sokal, R. & Rohlf, F. J. 1995. In: *Biometry*. 3rd edn. New York: W. H. Freeman.
- Southern, L. 1981. Sex-related differences in territorial aggression in ring-billed gulls. *The Auk*, **98**, 179–181.
- Stutchbury, B. J. M. & Morton, E. S. 2008. Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds. *Wilson Journal of Ornithology*, **120**, 26–37.
- Svart, J. A. A. 2004. The wild animal as a research animal. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, **17**, 181–197.
- Switzer, P. V., Stamps, J. A. & Mangel, M. 2001. When should a territory resident attack? *Animal Behaviour*, **62**, 749–759.
- Webster, S. J. & Lefebvre, L. 2001. Problem solving and neophobia in a columbiform–passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*, **62**, 23–32.
- Whiteman, E. A. & Côté, I. 2004. Monogamy in marine fishes. *Biological Reviews*, **79**, 351–375.
- Wiley, J. W. 1991. Ecology and behavior of the Zenaida dove. *Ornitologia Neotropical*, **2**, 49–75.
- Williams, M. & McKinney, F. 1996. Long-term monogamy in a river specialist: the blue duck. In: *Partnerships in Birds* (Ed. by J. M. Black), pp. 73–90. Oxford: Oxford University Press.
- Zilberman, R., Moav, B. & Yom-Tov, Y. 2001. Territoriality and mate guarding in the orange-tufted sunbird (*Nectarina osea*). *Israel Journal of Zoology*, **47**, 275–286.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer.

~~ CHAPITRE 6 ~~

Taux de Survie :

Estimation, Influence de l'Hétérozygotie et de la Taille des Individus

I – Introduction

L'étude sur le long terme par capture-marquage-recapture des espèces fournit des informations précieuses sur les paramètres démographiques des populations naturelles tels que le taux de survie et l'espérance de vie des individus ainsi que sur les facteurs environnementaux, comportementaux, morphologiques et génétiques qui influencent ces paramètres.

Une forte dichotomie a été démontrée entre les taux de survie des espèces vivant en milieu tempéré et ceux des espèces vivant en milieu tropical. De façon générale, les espèces des milieux tempérés sont caractérisées par un taux de survie plus faible que les espèces des milieux tropicaux. Bien que Karr et al. (1990) n'aient pas trouvé de différence entre les taux de survie des oiseaux forestiers du Panama et du Nord de l'Amérique, des études ultérieures ont ré-établi le paradigme (Faaborg and Arendt 1995, Johnston et al. 1997, Francis et al. 1999, Jullien et Clobert 2000, Sandercock et al. 2000, de Swardt et Peach 2001, Ghalambor et Martin 2001, Peach et al. 2001). Au cours des premiers travaux menés sur le sujet, les auteurs ont noté que la taille des pontes chez les oiseaux tropicaux était plus petite que celle de leurs homologues des zones tempérées (Murray 1985, Skutch 1985, Martin 1996). Ces différences de traits d'histoire de vie pourraient être des adaptations aux environnements tropicaux typiquement définis par un climat aux variations saisonnières moins marquées, des ressources alimentaires plus stables, une saison de reproduction plus longue, des soins parentaux étendus après l'envol des juvéniles et un taux de prédation au nid plus élevé. Murray (1985) a avancé que la survie des adultes devait être allongée précisément à cause du faible taux de fécondité.

En dehors des conditions environnementales, la survie des individus peut être influencée par leurs caractéristiques phénotypiques ou génétiques propres, telles que la taille corporelle ou l'hétérozygotie sur l'ensemble du génome. Il a été démontré que les espèces aviaires les plus grandes vivaient le plus longtemps et avaient une dépense énergétique quotidienne plus basse (Western et Ssemakula 1982, Speakman 2005, Furness et Speakman 2008). À notre connaissance, il n'existe pas d'étude qui se soit penchée sur la relation entre taille du corps et le taux de survie adultes des individus au sein d'une même espèce. Cependant, Rotella et ses collaborateurs (2003) ont mis en évidence chez la Fuligule à tête noire *Aythya affinis* que les femelles les plus grandes présentaient une longévité réduite. D'une manière générale chez les oiseaux, les femelles les plus grandes tendent à avoir un investissement dans la reproduction, des couvées ainsi qu'un succès reproducteur plus

importants que les plus petites (Sedinger et al. 1995, Larsson et al. 1998). Chez certaines espèces, elles sont susceptibles également de pondre des œufs plus gros (Williams 1994). Ainsi, si les femelles les plus grandes se reproduisent plus souvent et s'investissent plus lors des épisodes reproducteurs, le coût de la reproduction devrait également augmenter, ce qui expliquerait une survie réduite chez ces individus (Rotella et al. 2003).

La qualité génétique est également un facteur influant positivement sur la survie des individus chez certaines espèces au travers de corrélations entre hétérozygotie et aptitude phénotypique. Un degré d'hétérozygotie réduit à l'échelle du génome conduit à une augmentation du risque de l'expression d'allèles délétères récessifs, ou une overdominance d'allèles hétérozygotes dans une population à nombreux génotypes homozygotes même s'ils ne sont pas délétères, ce phénomène étant communément connu sous le nom de dépression de consanguinité (Crnokrak et Roff 1999, Keller et Waller 2002, Charlesworth et Willis 2009). Dans ce cas, une corrélation positive entre l'hétérozygotie globale des individus et leur aptitude phénotypique est attendue. De nombreuses études ont révélé que cette relation pouvait porter sur divers facteurs reflétant l'aptitude phénotypique : des traits liés à la santé de l'individu, son développement, sa taille, ses capacités reproductrices, son statut, son succès reproducteur, des signaux sexuellement sélectionnés ou la survie (pour une synthèse voir Kempenaers 2007 et Chapman 2009). L'un des effets principaux d'une diversité génétique individuelle réduite est une diminution de la probabilité de survie, souvent à un stade précoce du développement de l'individu (embryonnaire ou juvénile, par exemple Van de Castele et al. 2003) mais aussi à l'âge adulte (Markert et al. 2004, Foerster et al. 2003, Merilä et al. 2003, Olano-Marin et al. 2011). Mise à part une étude réalisée par Monceau et al. (2013) sur notre modèle biologique, aucune information n'est disponible à propos de l'influence de l'hétérozygotie sur l'aptitude phénotypique chez les oiseaux tropicaux.

Chez les columbidés, il semble exister, de façon concordante avec la théorie développée ci-dessus, une divergence de survie entre les oiseaux issus de milieux tempérés et ceux issus des latitudes tropicales. La Tourterelle des bois *Streptopelia turtur*, espèce migrant sur de longues distances, présente une probabilité de survie moyenne de 51% sur l'île d'Oléron en France (Eraud et al. 2009). En Grande Bretagne, les taux de survie sont de 54% chez le Pigeon columbin *Columba oenas*, 64% chez la Tourterelle Turque *Streptopelia decaocto* et 61% chez le Pigeon ramier *Columba palumbus* (Aebischer 1995). Chez les espèces proches de la Tourterelle à queue carrée et vivant sous des latitudes non tropicales, le taux de survie varie de 54% à 65% chez la Tourterelle à ailes blanches *Zenaida asiatica* au Texas (Collier et al. 2012) et de 26% à 72% chez la Tourterelle triste *Zenaida macroura* à

travers les Etats-Unis (Otis et al. 2008). Il est à noter que dans cette dernière étude le taux de survie le plus élevé correspond à un état qui ne pratique pas la chasse à la Tourterelle triste alors que la quasi-totalité du reste des états la pratique à tel point que l'espérance de vie de cette espèce ne dépasse pas les 1.5 ans chez les adultes alors que dans les états sans chasse, des enregistrements de longévité comprise entre 7.5 et 12.8 ans ont été faits (Baskett 1993). De précédentes analyses démographiques avaient été réalisées sur une population de Tourterelles à queue carrée de Puerto-Rico sur une zone où la chasse était interdite (Rivera-Milán et Vázquez 2000) indiquant une probabilité de survie moyenne de 77%. De plus, sur l'île de Guana, située dans l'archipel des îles Vierges Britanniques, la longévité de *Z. aurita* était de 5 ans et de 4 ans chez les Colombes moineaux *Columbina passerina* (Boal et al. 2006).

Sur l'île de la Barbade, la chasse à la tourterelle ne se pratique plus que de manière sporadique (et de façon illégale) d'autant plus que l'espèce a colonisé les milieux urbanisés. Les causes de mort les plus courantes sont donc liées à une variété de maladies (gale aviaire, infections bactériennes,...), à des prédateurs tels que les chats et les mangoustes, à des collisions avec des véhicules ou des constructions humaines. Afin d'évaluer les paramètres démographiques de notre population et les facteurs les influençant, nous avons utilisés 6 ans de données de capture-marquage-recapture récoltées sur le site de Sunset Crest. Nos objectifs étaient de déterminer le taux de survie adulte au sein de notre population ainsi que d'explorer l'influence du sexe, de l'hétérozygotie et de la taille corporelle sur ces estimations, de manière à compléter des informations qui, comme nous l'avons vu, font défaut chez les espèces tropicales.

II – Matériel et Méthodes

Le marquage individuel de 1063 tourterelles à queue carrée depuis 2007 sur l'île de la Barbade et leurs ré-observations successives au cours des années suivantes a permis de constituer une solide base de données dont l'analyse a été initiée au cours de cette thèse. Un même individu peut être revu à différents points du temps. Dans notre étude nous avons considéré différentes époques de capture situées au printemps (chaque année depuis 2007) et à l'automne (chaque année depuis 2009). Un individu qui n'est pas revu au cours d'une saison de terrain peut être mort depuis la dernière fois qu'il a été vu, ou bien être présent mais n'avoir pas été rencontré, ou avoir été rencontré sans qu'il soit possible de lire la combinaison de

bagues colorées. Un individu qui n'est plus revu à partir d'un certain point du temps, peut être mort ou avoir définitivement quitté la zone d'étude ce qui correspond à un phénomène d'immigration permanente. Les méthodes d'estimation des taux de survie basées sur la ré-observation d'individus vivants ne peuvent pas séparer la mortalité vraie de l'immigration permanente. Dans certains cas, il est possible de combiner les recaptures visuelles avec les retours de bagues d'oiseaux trouvés morts. Dans notre cas, nous avons trouvé en de rares occasions des oiseaux bagués morts, le plus souvent suite à une collision avec un véhicule et des bagues nous ont été retournées après qu'un oiseau bagué ait été tué par un chat domestique. Mais ces cas restent anecdotiques et cette information n'a pas été incluse dans l'estimation des taux de survie.

L'analyse des taux de survie et de l'influence du sexe, de la taille et de l'hétérozygotie a été conduite en collaboration étroite avec Roger Pradel. Elle a été limitée aux individus adultes bagués et ré-observés à Sunset Crest entre le printemps 2007 et le printemps 2013. Au total la base comptait 523 mâles (dont 386 adultes de Sunset Crest) et 527 femelles (dont 356 adultes de Sunset Crest). Les calculs de survie ont été effectués par la méthode de capture-recapture avec le logiciel E-SURGE (Thomson et al. 2009) version 1.9.0 qui permet l'utilisation d'effets individuels aléatoires (Gimenez et Choquet 2010) nécessaires pour la prise en compte d'une forte hétérogénéité de détection entre individus. Les modèles utilisés permettent également la prise en compte de covariables individuelles telles que le sexe, les mesures biométriques ou l'hétérozygotie multilocus (MLH). Les modèles ont été comparés entre eux en utilisant le critère d'Akaike modifié pour tenir compte de l'hétérogénéité.

Les survies ont d'abord été calculées sur une base saisonnière en tenant compte des intervalles inégaux entre les dates médianes des sessions successives et mesurées en équivalent annuel afin de les rendre comparables. Le modèle de régression obtenu a permis de reconstituer la courbe d'évolution des survies en fonction des différentes co-variables. La survie annuelle a été obtenue en multipliant les survies saisonnières après avoir tenu compte de la durée de chaque saison.

III – Résultats

Une première série de modèles (non présentés dans le détail) a permis de déterminer que la probabilité de capture différait selon la saison (plus faible en automne qu'au printemps) et selon le sexe des individus, les deux effets étant additifs.

La modélisation de la survie aboutit à mettre en évidence un effet positif de MLH et, dans une moindre mesure, de la longueur de l'aile (Tableau 5). Les modèles substituant la longueur du tarse à celle de l'aile ont donné des résultats tout à fait similaires et ne sont pas présentés ici. Ces deux effets s'ajoutent à celui de la saison, la survie calculée entre le printemps et l'automne d'une même année étant plus faible que celle calculée entre l'automne de l'année n et le printemps de l'année $n+1$. Un modèle substituant les effets additifs de chaque locus à MLH n'a pas fourni d'évidence pour la présence d'effets locaux (QAIC= 2261.289 vs 2256.094).

Tableau 5 Présentation des meilleurs modèles par ordre décroissant. Dans tous les cas la probabilité de capture est seulement dépendante de la saison et du sexe (effets additifs). NPI = nombre de paramètres identifiables.

Modèle	NPI	QAICc	Delta QAICc	Probabilité d'être le meilleur modèle	Poids QAICc
Survie (MLH + saison)	17	2256.62	0	1	0.3125
Survie (MLH + aile + saison)	18	2257.25	0.63	0.729	0.2278
Survie (saison)	16	2258.2	1.58	0.453	0.1416
Survie (MLH ² +MLH+ saison)	18	2258.38	1.77	0.413	0.1293
Survie (aile + saison)	17	2258.88	2.26	0.323	0.1009
Survie ([aile*sexe] + saison)	19	2259.15	2.54	0.281	0.0878
Poids Aile	Poids MLH	Poids MLH²			
0.4165	0.7575	0.1293			

La figure 31 illustre la variation du taux de survie moyen et pour chaque saison séparément en fonction de la taille de l'aile pour une valeur de MLH égale à 0,75 (valeur médiane). La figure 32 illustre la variation du taux de survie en fonction de MLH pour une valeur de la longueur de l'aile fixée à 150,6 mm (valeur moyenne). La pente de cette relation est égale à 1,42.

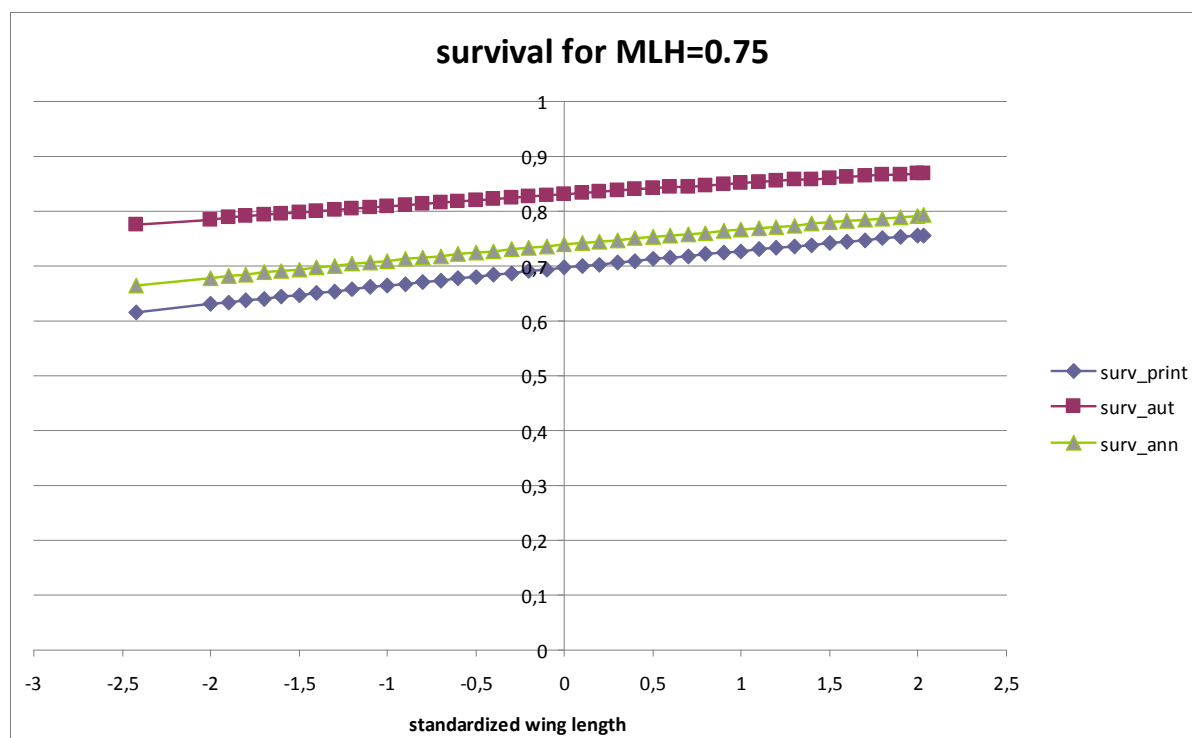


Figure 31 Relation entre la survie et la taille de l'aile pour une valeur de MLH fixée à 0,75. La valeur standardisée de l'aile (Ailsd) est calculée d'après la formule : $Ailsd = (Aile - 150.640371) / 7.06740924$. Les résultats en bleu correspondent aux résultats pour le printemps, ceux en violet correspondent aux résultats pour l'automne et ceux en vert, aux résultats pour l'année.

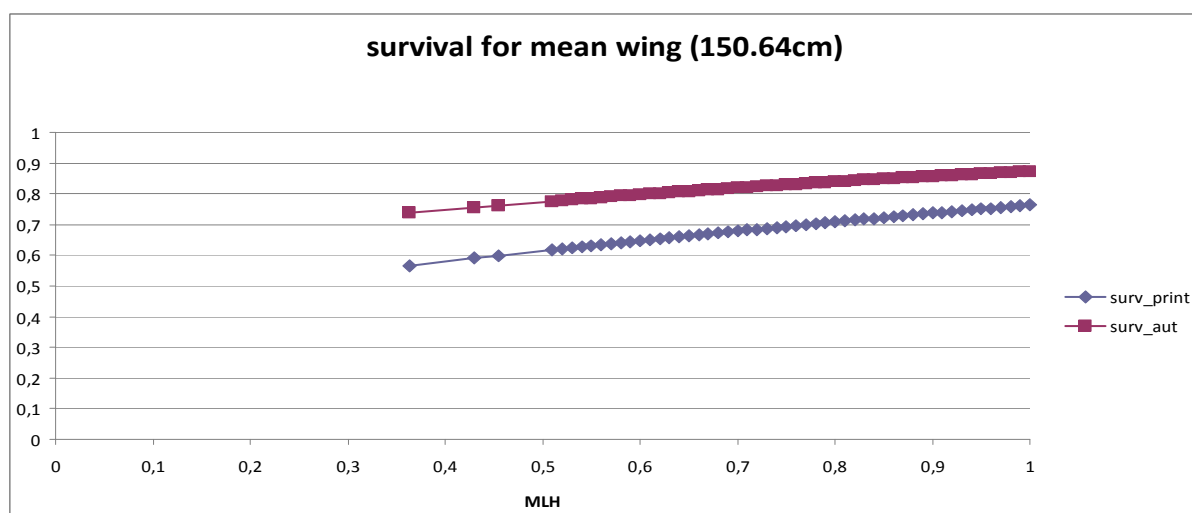


Figure 32 Relation entre la survie adulte et l'hétérozygotie multilocus pour une longueur d'aile fixée à 150,6 mm. Les résultats en bleu correspondent aux résultats pour le printemps et ceux en violet, aux résultats pour l'automne.

IV – Discussion

La modélisation du taux de capture indique que les femelles étaient revues de façon moins fréquente que les mâles. Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette différence en lien avec les différences d'activité entre sexes décrite précédemment. Par exemple, si l'on se fie aux observations faites par Wiley (1991), les femelles auraient pu être plus souvent occupées à incuber les œufs, et donc peu visibles, pendant nos observations conduites dans la journée. Deuxièmement, un certain nombre de mâles ont pu attirer l'attention des observateurs lorsqu'ils chantaient, ce qui a pu contribuer à ce différentiel de ré-observation. L'hypothèse que les mâles seraient moins farouches que les femelles et se laisseraient approcher à de plus courtes distances ne peut pas non plus être écartée.

La valeur médiane obtenue pour le taux de survie adulte dans notre population (calculée pour une valeur médiane de l'hétérozygotie et une valeur moyenne de la longueur d'aile) était égale à 0,74 et très proche de la valeur moyenne de 0,77 précédemment publiée pour les populations portoricaines (Rivera-Milán et Vásquez 2000). Même si cette valeur doit être a priori considérée comme une sous-estimation de la survie réelle du fait de la possibilité d'immigration permanente, nous pensons qu'elle est en fait assez représentative de la vraie valeur. En effet, au cours des différents déplacements effectués sur l'île de la Barbade nous n'avons jamais revus d'oiseau bagués en dehors de notre zone d'étude. Par ailleurs des vérifications plus systématiques aux abords immédiats de la zone d'étude n'ont pas non plus permis de revoir des oiseaux bagués.

L'effet de l'hétérozygotie mis en évidence à partir des modèles de capture-recapture constitue un résultat original car un tel effet sur la survie adulte a rarement été démontré de manière convaincante au sein des populations naturelles. L'écart entre le modèle incorporant un effet de MLH et un modèle s'en dispensant est inférieur à 2, ce qui signifie qu'il n'existe qu'une différence marginale dans la qualité de l'ajustement des données à ces deux modèles. Toutefois, notre analyse indique aussi que le poids de MLH n'est pas négligeable (proche de 0,76) alors que le poids de la longueur de l'aile semble, en comparaison, plus modeste. Nous pouvons cependant remarquer que le modèle incorporant seulement l'effet de l'aile et celui de la saison s'ajuste un peu moins bien aux données que celui ajoutant en plus celui de MLH. Ces résultats sont en accord avec la littérature. L'effet de l'hétérozygotie sur l'aptitude phénotypique est supposé être faible la plupart du temps, de l'ordre de 1 à 2% (Balloux et al. 2004, Slate et al. 2004, Ruiz-López et al. 2012). La pente de la relation observée semble de ce point de vue assez élevée, avec une différence en survie annuelle de l'ordre de 20% entre les

deux individus le plus et le moins hétérozygote dans l'échantillon. Toutefois, cette différence doit être traduite en différence d'espérance de vie une fois atteint l'âge adulte (calculé comme l'inverse du logarithme népérien du taux de survie adulte). Celle-ci vaut 4,5 ans pour un individu possédant la valeur maximum observée pour l'hétérozygotie contre 2 ans et un mois pour un individu possédant la valeur minimum, pour une longueur d'aile standard. Il s'agit ici de la différence maximale, et des calculs plus complexes devront être effectués pour calculer l'intensité de la sélection sur l'hétérozygotie. Notons toutefois que le même calcul pratiqué sur la longueur d'aile pour une valeur de MLH égale à 0,75 donne une moindre variation de l'espérance de vie allant de 2,45 à 4,3 années.

L'effet positif de la taille de l'aile sur la survie pourrait s'expliquer par le fait qu'une aile plus grande confèrerait aux individus une aptitude au combat plus importante. Les plus grands individus seraient ainsi susceptibles d'acquérir et de défendre un territoire plus facilement et plus efficacement. Dès lors, la possession d'un territoire leur assurerait un accès continu à des ressources alimentaires de qualité et pourrait de surcroît augmenter leurs chances d'attirer un partenaire et de se reproduire. De même, nous avons constaté au chapitre 4 que les individus les plus hétérozygotes avaient tendance à conserver leur territoire plus que leurs homologues moins hétérozygotes lorsqu'ils restaient célibataires après la perte de leur partenaire. Un phénomène similaire pourrait alors expliquer en partie la plus grande probabilité de survie des oiseaux hétérozygotes: ceux-ci étant plus vigoureux, ils maintiendraient plus efficacement leur territoire et auraient par conséquent des conditions de vie, liées entre autres aux ressources alimentaires, plus stables.

V – Conclusion

Bien que Monceau et al. (2013) n'aient trouvé chez les Tourterelles à queue carrée adultes aucune corrélation entre l'hétérozygotie et divers critères d'aptitude phénotypique (stratégie d'alimentation, aptitude au combat – au travers de la taille de l'aile -, condition corporelle et asymétrie fluctuante), nos résultats préliminaires indiquent que l'hétérozygotie à l'échelle du génome exerce une influence positive sur la probabilité de survie des individus. Un approfondissement des analyses de capture-marquage-recapture pourra peut-être nous fournir des indices supplémentaires quant au processus amenant les oiseaux adultes les plus fortement hétérozygotes à avoir une probabilité de survie annuelle supérieure.

**~ ~ CONCLUSION ET
PERSPECTIVES ~ ~**

Tout au long de ce manuscrit, nous avons parcouru divers aspects de l'écologie des tourterelles à queue carrée au travers des interactions entre contexte environnemental, caractéristiques individuelles (des attributs morphologiques à la qualité génétique en passant par les traits comportementaux), modalités du régime d'appariement associé à l'espèce, telles que choix du partenaire et réappariement, et paramètres démographiques de la population suivie. Ces travaux nous ont permis d'apporter des informations précieuses et de compléter les connaissances accumulées ces six dernières années sur la population de tourterelles de la Barbade. Cet ensemble de renseignements développe de façon générale le savoir concernant les espèces tropicales, en particulier chez les columbidés notoirement peu examinés par rapport à d'autres genres, et participe à réduire le biais en faveur des études sur les oiseaux des régions tempérées.

Dimorphisme sexuel ...

Dans un premier temps, nous avons achevé la détermination de l'amplitude du dimorphisme sexuel. Dechaume-Montcharmont et ses collaborateurs (2011) avaient mis en évidence un dimorphisme sexuel réduit pour la taille qui impliquait un chevauchement important entre les sexes. De façon similaire, nous avons mis en évidence un dichromatisme sexuel significatif pour la coloration mélanique du plumage, mais dont la distribution montre un fort chevauchement entre mâles et femelles, les tâches iridescentes étant quant à elle similaires chez les deux sexes (**Chapitre 2**). Il est donc clair que le sexe des individus de cette espèce ne peut pas être déterminé de façon fiable sur la seule base de leur aspect morphologique comme l'ont laissé penser certains auteurs par le passé (Wiley 1991, del Hoyo et al. 1997, Gibbs et al. 2001, Sol et al. 2005), et qu'à l'avenir, les expérimentateurs devront se montrer plus rigoureux et utiliser la méthode de sexage moléculaire pour identifier le sexe des individus, comme le préconisait déjà Monceau (2009).

Patterns d'appariements et qualité individuelle ...

Le **Chapitre 2** a également fait ressortir un lien entre les paramètres de couleur des zones mélaniques et iridescentes et la taille de l'aile, la condition corporelle, le statut territorial mais pas le degré d'hétérozygotie, indiquant que la coloration du plumage pourrait refléter la qualité d'un individu et par conséquent, servir d'indicateur honnête de la qualité

individuelle lors du choix du partenaire. Comme nous venons de le souligner, le degré d'hétérozygotie n'est pas apparu lié à la coloration. Néanmoins, cette dernière l'était avec la taille de l'aile et par extension, probablement avec l'aptitude au combat. Dans le **Chapitre 4**, la capacité à défendre un territoire semblait liée au degré d'hétérozygotie des individus. Il est donc possible que la coloration du plumage soit effectivement liée à l'hétérozygotie individuelle mais que notre taille d'échantillon n'ait pas été assez grande pour détecter un effet, d'autant plus si celui-ci avait été lié à une interaction avec le sexe et/ou le statut territorial de l'individu. Malgré ces résultats négatifs concernant le degré d'hétérozygotie, ce facteur s'est révélé impliqué avec la taille de l'aile dans le pattern d'appariement au sein des couples, les mâles possédant les plus grandes ailes étant en couple avec les femelles au degré d'hétérozygotie le plus élevé. Ceci nous a laissé penser à la possibilité d'un choix mutuel entre les partenaires. De plus, les femelles appariées se trouvaient être plus hétérozygotes que les non-appariées (**Chapitre 3**). Le degré d'hétérozygotie a également été mis en avant lors de nos analyses sur les divorces et les veuvages (**Chapitre 4**) et s'est avéré avoir une influence positive sur la survie chez les adultes (**Chapitre 6**). Ces différents constats soutiennent l'idée que l'hétérozygotie à l'échelle du génome a non seulement une importance manifeste sur l'aptitude phénotypique des individus mais pourrait être également un des critères de sélection lors du choix du partenaire. En outre, il ne serait pas le seul critère pris en compte lors de l'évaluation de la qualité générale d'un partenaire potentiel. En effet, la taille et la condition corporelle sont ressorties au cours de plusieurs chapitres. Les résultats des **Chapitres 2 et 3** précédemment résumés ont été soutenus par le fait que lors de la perte du partenaire, les individus réussissant à se réappairer retrouve un partenaire de qualité équivalente pour la taille du tarse et la masse et de qualité supérieure pour la condition corporelle. Le statut réapparié ou non et la conservation ou la perte du territoire de ces individus étaient également influencés par leurs caractéristiques morphologiques et génétiques (**Chapitre 4**). Par ailleurs, la taille des individus (via la taille de l'aile) influençait fortement leur probabilité de survie (**Chapitre 6**). Nous noterons que la taille de l'aile est un paramètre qui est régulièrement revenu tout au long de nos analyses, probablement parce que du fait que l'aile est très fréquemment utilisée lors d'agressions pour défendre un territoire, la taille de cette partie du corps constitue un bon indicateur de l'aptitude au combat, capacité cruciale chez une espèce dont les individus défendent un territoire toute l'année.

Liens du couple et rôles des sexes ...

Le **Chapitre 4** a par ailleurs démontré que les liens du couple chez la Tourterelle à queue carrée pouvaient être forts. Les partenaires sont susceptibles de rester en couple non seulement durant toute l'année mais également durant de nombreuses années (jusqu'à six ans dans le cadre des limites de la durée de notre projet), les cas de divorces étant peu nombreux avec un taux qui suivait les prédictions énoncées par la théorie au regard du taux de survie estimée pour notre population. L'intensité des liens du couple est confirmée par le pattern des rôles des sexes au cours des diverses activités liés à la reproduction et au maintien du territoire qui se sont avérées partagées entre mâles et femelles au sein des couples de façon plus ou moins variable selon l'activité prise en compte. Par exemple, le mâle s'est révélé très investi lors de la construction du nid et des soins aux juvéniles alors que dans le même temps, bien que son rôle ait été moindre comparé au mâle, la femelle pouvait supporter de manière aussi énergique la défense du territoire lors de trop nombreuses intrusions ou lorsque le mâle était absent sur le moment (**Chapitre 5**). Ces résultats appuient ceux mis en évidence par Cézilly et Keddar (2012) sur la vigilance au sein des couples de tourterelles : lorsqu'ils se nourrissaient en couple à la fois les mâles et les femelles diminuaient la proportion de temps passé à être vigilant de 30% comparé aux moments où ils se nourrissaient seuls.

En résumé ...

Les découvertes dégagées au cours de ces trois années de thèse rejoignent les grandes hypothèses et les modèles développés pour caractériser l'écologie des espèces socialement monogames résidentes des latitudes tropicales. La pression de sélection sexuelle apparaît forte à la fois chez les mâles et les femelles comme l'indique le dimorphisme sexuel réduit, la présence d'ornementation (tâches iridescentes) chez les deux sexes et le probable choix mutuel (exercé sur la qualité génétique et morphologique chez notre modèle biologique). Les mâles se trouvent être aussi sélectifs dans le choix de leur partenaire que les femelles du fait de leur investissement conséquent lors de la reproduction (construction du nid, soins aux jeunes). Parallèlement, les femelles s'investissent aussi dans des tâches qui sont généralement la responsabilité des mâles (défense territoriale), même si elles le font dans une moindre mesure. Ce partage des tâches confère aux individus des deux sexes des bénéfices non négligeables (défense du territoire plus efficace assurant une disponibilité en ressources toute

l'année ; diminution de la vigilance lors de la prise alimentaire permettant l'augmentation de celle-ci ; meilleure qualité des soins aux jeunes et diminution de la dépense énergétique pour les femelles lors de l'élevage, induisant une augmentation du succès reproducteur et de la qualité phénotypique chez les deux sexes, ...). Cette coordination entre les sexes conduit à des liens forts entre les partenaires. Associés à un taux de survie élevé, ils mènent à un taux de divorce relativement bas.

Pour aller plus loin ...

Bien que ces trois années d'étude aient permis d'accumuler de nombreuses informations au sujet de la population de Tourterelle à queue carrée de la Barbade, il reste encore de vastes sujets à explorer. Tout d'abord, au regard des résultats prometteurs liés à l'hétérozygotie globale, il sera indispensable de mener à son terme le projet sur l'influence de l'hétérozygotie sélectionnée au niveau du CMH (Complexe Majeur d'Histocompatibilité), à la fois sur les patterns d'appariements et la survie des individus. Par ailleurs, l'étude du CMH pourrait être utile pour estimer les conséquences de l'absence de parasites sanguins de type *Plasmodium* et *Haemoproteus* chez les individus de la Barbade, alors que ces parasites sont présents chez d'autres espèces de l'île ainsi que chez les individus de la Guadeloupe (F. Cézilly données non publiées). Aussi, les individus mesurés au spectromètre pourraient être génotypés pour le CMH afin de déterminer si la coloration du plumage reflète la qualité génétique relative au CMH plus que la qualité génétique globale.

L'estimation des paramètres démographiques par les modèles de capture-marquage - recapture et de l'influence des variables morphométriques et génétique n'a été entamée qu'à la fin de ma thèse. Cette voie, au vu de la qualité de la base de données et des premiers résultats présentés au chapitre 6, s'avère également particulièrement prometteuse.

Pour revenir sur la coloration du plumage, il serait intéressant de tenter de capturer plus de couples et les mesurer pour déterminer si un pattern d'appariement particulier existe en fonction de la couleur comme il l'a été mis en évidence chez certaines espèces (par exemple, chez les Mésanges bleues : Andersson et al. 1998). C'était une analyse que j'avais personnellement prévu de faire. Malheureusement, des problèmes rencontrés avec le spectromètre ainsi que l'indisponibilité de celui-ci durant certains moments de mes missions sur le terrain, nous ont ralenti dans la mesure d'un nombre suffisant d'individus. Nous n'avons ainsi récolté les mesures que pour une dizaine de couples, taille d'échantillon

insuffisante pour mettre en évidence un quelconque effet significatif bien qu'ils suggèrent qu'une corrélation entre les paramètres de couleur des partenaires pourrait exister.

Une autre étude d'intérêt serait d'estimer le taux de copulation hors-couple et explorer les modalités de leurs occurrences. Il serait alors possible de définir si l'espèce se conforme à l'hypothèse que le taux de copulation hors couple est corrélé positivement au taux de divorce. De nouveau, nous avions dans l'optique de réaliser également cette étude. Néanmoins, les données sont extrêmement compliquées à récolter étant donné que le baguage au nid est tout simplement impossible à réaliser (la très grande majorité des nids se trouvant situés à au moins 10 m de hauteur dans les palmiers et cocotiers). Nous avions alors dans l'idée de capturer les familles avec juvéniles. Cependant, les juvéniles se trouvent parfois avec un parent, parfois avec l'autre ou avec les deux suivant le moment où nous les voyons sans que l'on sache si nous sommes en présence du parent mâle ou du parent femelle. Ce type de capture nécessite de piéger avec des pièges manuels près desquels l'observateur doit rester pendant plusieurs heures et parfois plusieurs jours sans réussir à capturer. Ce piégeage est donc très peu aisé lorsque de surcroît, il est indispensable de capturer parallèlement le plus d'individus possible. Si cette étude était lancée de façon sérieuse, il conviendrait alors qu'au moins une personne soit entièrement dédiée à la capture des familles et ce, durant plusieurs semaines pour espérer récolter suffisamment de données.

Les découvertes qui ont été faites durant ces six années de suivi de population et les vastes perspectives qu'il reste encore à explorer témoignent des aspects stimulants et pleins de promesses que revêt l'exploration de l'écologie des espèces tropicales, et ceci, sans compter l'incroyable diversité des formes aviaires et de leurs traits comportementaux qui permettraient de tester les nombreuses théories développées autour de leurs adaptations à partir des oiseaux vivant sous nos latitudes.

~ ~ BIBLIOGRAPHIE ~ ~

- Aebischer, N. J.** 1995. Investigating the effects of hunting on the survival of British pigeons and doves by analysis of ringing recoveries. *Journal of Applied Statistics*, **22**, 923-934.
- Afton, A. D. and Paulus, S. L.** 1992. Incubation and brood care. In: *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. Minneapolis et London: Batt, B. D. J.
- Albrecht, T., Kleven, O., Kreisinger, J., Laskemoen, T., Omotoriogun, T. C., Ottosson, U., Reif, J., Sedlacek, O., Horak, D., Robertson, R. J. and Lifjeld, J. T.** 2013. Sperm competition in tropical versus temperate zone birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**.
- Andersson, M. B.** 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Andersson, S., Ornborg, J. and Andersson, M.** 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **265**, 445-450.
- Andreu, J. and Barba, E.** 2006. Breeding dispersal of Great Tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effects of sex, age, and mating status. *Ardea*, **94**, 45-58.
- Aparicio, J. M., Cordero, P. J. and Veiga, J. P.** 2001. A test of the hypothesis of mate choice based on heterozygosity in the spotless starling. *Animal Behaviour*, **62**, 1001-1006.
- Baldauf, S. A., Kullmann, H., Schroth, S. H., Thunken, T. and Bakker, T. C. M.** 2009. You can't always get what you want: size assortative mating by mutual mate choice as a resolution of sexual conflict. *BMC Evolutionary Biology*, **9**.
- Balloux, F., Amos, W. and Coulson, T.** 2004. Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations? *Molecular Ecology*, **13**, 3021-3031.
- Barrowclough, G. F. and Sibley, F. C.** 1980. Feather pigmentation and abrasion: test of a hypothesis. *Auk*, **97**, 881-883.
- Baskett, T. S., Sayre, M. W., Tomlinson, R. E. and Mirarchi, R. E.** 1993. *Ecology and Management of the Mourning Dove* Stackpole Books.
- Beasley, B. A. and Ankney, C. D.** 1988. The effect of plumage color on the thermoregulatory abilities of lesser snow goose goslings. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **66**, 1352-1358.
- Beguin, N., Leboucher, G., Bruckert, L. and Kreutzer, M.** 2006. Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. *Acta Ethologica*, **9**, 65-70.
- Beltran, S. and Boissier, J.** 2008. Schistosome monogamy: who, how, and why? *Trends in Parasitology*, **24**, 386-391.

- Bennett, P. and Owen, J. P.** 2002. *Evolutionary ecology of birds : Life histories, mating systems, and extinction*. London: Oxford University Press.
- Birkhead, T. R. and Møller, A. P.** 1992. *Sperm Competition in Birds*. London: London Academic Press.
- Bjorklund, M.** 1990. A phylogenetic interpretation of sexual dimorphism in body size and ornament in relation to mating system in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, **3**, 171-183.
- Black, J. M.** 1996. *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford: Oxford University Press.
- Black, J. M.** 2001. Fitness consequences of long-term pair bonds in barnacle geese: monogamy in the extreme. *Behavioral Ecology*, **12**, 640-645.
- Boal, C. W., Sibley, F. C., Estabrook, T. S. and Lazell, J.** 2006. Insular and migrant species, longevity records, and new species records on Guana Island, British Virgin Islands. *Wilson Journal of Ornithology*, **118**, 218-224.
- Bond, J.** 1993. *A field guide to the birds of the West Indies*. 5 edn.: Houghton Mifflin Harcourt.
- Boogert, N. J., Bui, C., Howarth, K., Giraldeau, L. A. and Lefebvre, L.** 2010. Does Foraging Behaviour Affect Female Mate Preferences and Pair Formation in Captive Zebra Finches? *Plos One*, **5**.
- Bortolotta, G. R., Gonzalez, L. M., Margalida, A., Sanchez, R. and Oria, J.** 2008. Positive assortative pairing by plumage colour in Spanish imperial eagles. *Behavioural Processes*, **78**, 100-107.
- Bowman, R. and Bird, D. M.** 1986. Ecological correlates of mate replacement in the american kestrel. *Condor*, **88**, 440-445.
- Bradley, J. S., Wooller, R. D. and Skira, I. J.** 1995. The relationship of pair-bond formation and duration to reproductive success in short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 31-38.
- Bradley, J. S., Wooller, R. D., Skira, I. J. and Serventy, D. L.** 1990. The influence of mate retention and divorce upon reproductive success in short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *Journal of Animal Ecology*, **59**, 487-496.
- Breitburg, D. L.** 1987. Interspecific competition and the abundance of nest sites - factors affecting sexual selection. *Ecology*, **68**, 1844-1855.
- Brodsky, L. M. and Weatherhead, P. J.** 1985. Time and energy constraints on courtship in wintering american black ducks. *Condor*, **87**, 33-36.

- Brown, J. L.** 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology*, **8**, 60-65.
- Bryant, D. M.** 1988. Energy expenditure and body mass changes as measures of reproductive costs in birds. *Functional Ecology*, **2**, 23-34.
- Burley, N.** 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist*, **127**, 415-445.
- Busch, D. S., Wingfield, J. C. and Moore, I. T.** 2004. Territorial aggression of a tropical passerine, *Zonotrichia capensis*, in response to a variety of conspecific intruders. *Behaviour*, **141**, 1173-1188.
- Cardillo, M.** 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **266**, 1221-1225.
- Carlier, P. and Lefebvre, L.** 1996. Differences in individual learning between group-foraging and territorial Zenaida doves. *Behaviour*, **133**, 1197-1207.
- Carvalho, C. B. V., Macedo, R. H. and Graves, J. A.** 2006. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: Extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. *Condor*, **108**, 579-590.
- Catry, P., Ratcliffe, N. and Furness, R. W.** 1997. Partnerships and mechanisms of divorce in the great skua. *Animal Behaviour*, **54**, 1475-1482.
- Cézilly, F.** 2006. *Le paradoxe de l'hippocampe: une histoire naturelle de la monogamie*. Buchet Castel.
- Cézilly, F., Boy, V., Tourenq, C. and Johnson, A. R.** 1997. Age-assortative pairing in the Greater Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, **139**, 331-336.
- Cézilly, F., Dubois, F. and Pagel, M.** 2000. Is mate fidelity related to site fidelity? A comparative analysis in Ciconiiforms. *Animal Behaviour*, **59**, 1143-1152.
- Cézilly, F. and Johnson, A. R.** 1995. Re-mating between and within breeding seasons in the greater flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, **137**, 543-546.
- Cézilly, F. and Keddar, I.** 2012. Vigilance and food intake rate in paired and solitary Zenaida Doves *Zenaida aurita*. *Ibis*, **154**, 161-166.
- Cézilly, F. and Nager, R. G.** 1995. Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **262**, 7-12.
- Cézilly, F. and Nager, R. G.** 1996. Age and breeding performance in monogamous birds: The influence of pair stability. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 27-27.

- Chapman, J. R., Nakagawa, S., Coltman, D. W., Slate, J. and Sheldon, B. C.** 2009. A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology*, **18**, 2746-2765.
- Charlesworth, D. and Willis, J. H.** 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics*, **10**, 783-796.
- Chen, D. M., Collins, J. S. and Goldsmith, T. H.** 1984. The ultraviolet receptor of bird retinas. *Science*, **225**, 337-340.
- Choudhury, S.** 1995. Divorce in birds - a review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, **50**, 413-429.
- Clements, J. F.** 2007. *The Clements Checklist of Birds of the World 6th Edition*. Cornell: Cornell University Press.
- Clifton, K. E.** 1990. The costs and benefits of territory sharing for the caribbean coral reef fish, *Scarus iserti*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **26**, 139-147.
- Collier, B. A., Kremer, S. R., Mason, C. D., Peterson, M. J. and Calhoun, K. W.** 2012. Survival, fidelity, and recovery rates of white-winged doves in Texas. *Journal of Wildlife Management*, **76**, 1129-1134.
- Coulson, J. C.** 1972. The significance of the pair-bond in the kittiwake. *Proceedings of the International Ornithological Congress*, **15**, 424-433.
- Crnokrak, P. and Roff, D. A.** 1999. Inbreeding depression in the wild. *Heredity*, **83**, 260-270.
- Davies, N. B.** 1989. Sexual conflict and the polygamy threshold. *Animal Behaviour*, **38**, 226-234.
- de Swardt, D. H. and Peach, W. J.** 2001. Annual survival of Gurney's Sugarbird, *Promerops gurneyi*. *Ostrich*, **72**, 206-209.
- Dechaume-Moncharmont, F. X., Monceau, K. and Cézilly, F.** 2011. Sexing birds using discriminant function analysis: a critical appraisal. *Auk*, **128**, 78-86.
- del Hoyo, J., Elliott, A. and Sargatal, J.** 1997. *Handbook of the Birds of the World. Volume 4: Sandgrouse to Cuckoos*. Barcelone: Lynx Edicions.
- Delhey, K., Johnsen, A., Peters, A., Andersson, S. and Kempenaers, B.** 2003. Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 2057-2063.
- Delhey, K., Peters, A., Johnsen, A. and Kempenaers, B.** 2006. Seasonal changes in blue tit crown color: do they signal individual quality? *Behavioral Ecology*, **17**, 790-798.

- Dhondt, A. A. and Adriaensen, F.** 1994. Causes and effects of divorce in the blue tit *Parus caeruleus*. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 979-987.
- Dolman, C. S., Templeton, J. and Lefebvre, L.** 1996. Mode of foraging competition is related to tutor preference in *Zenaida aurita*. *Journal of Comparative Psychology*, **110**, 45-54.
- Douglas, S. B., Heath, D. D. and Mennill, D. J.** 2012. Low levels of extra-pair paternity in a neotropical duetting songbird, the rufous-and-white wren (*Thryothorus rufalbus*). *Condor*, **114**, 393-400.
- Dubois, F., Cezilly, F. and Pagel, M.** 1998. Mate fidelity and coloniality in waterbirds: a comparative analysis. *Oecologia*, **116**, 433-440.
- Dubovsky, J. A. and Kaminski, R. M.** 1994. Potential reproductive consequences of winter-diet restriction in mallards. *Journal of Wildlife Management*, **58**, 780-786.
- Emlen, S. T. and Oring, L. W.** 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Ens, B. J., Choudhury, S. and Black, J. M.** 1996. Mate fidelity and divorce in monogamous birds. In: *Partnership in birds: the study of monogamy* (Ed. J. M. Black), pp. 344 - 401. Oxford: Oxford University Press.
- Ens, B. J., Safriel, U. N. and Harris, M. P.** 1993. Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour*, **45**, 1199-1217.
- Eraud, C., Boutin, J. M., Riviere, M., Brun, J., Barbraud, C. and Lormee, H.** 2009. Survival of Turtle Doves *Streptopelia turtur* in relation to western Africa environmental conditions. *Ibis*, **151**, 186-190.
- Erickson, C. J. and Morris, R. L.** 1972. Effects of mate familiarity on courtship and reproductive success of ring dove (*Streptopelia risoria*). *Animal Behaviour*, **20**, 341-&.
- Faaborg, J. and Arendt, W. J.** 1995. Survival rates of Puerto Rican birds: Are islands really that different? *Auk*, **112**, 503-507.
- Faivre, B., Preault, M., Thery, M., Secondi, J., Patris, B. and Cezilly, F.** 2001. Breeding strategy and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour*, **61**, 969-974.
- Farabaugh, S. M., Brown, E. D. and Hughes, J. M.** 1992. Cooperative territorial defense in the australian magpie, *Gymnorhina tibicen* (Passeriformes, Cracticidae), a group-living songbird. *Ethology*, **73**, 307-333.

- Fasola, M., Zhang, Y. M., Zhao, D. Q., Dong, Y. H. and Wang, H.** 2001. Age-assortative mating related to reproductive success in Black-crowned Night Herons. *Waterbirds*, **24**, 272-276.
- Fawcett, T. W. and Johnstone, R. A.** 2003. Mate choice in the face of costly competition. *Behavioral Ecology*, **14**, 771-779.
- Fedy, B. C. and Stutchbury, B. J. M.** 2004. Territory switching and floating in white-bellied antbird (*Myrmeciza longipes*), a resident tropical passerine in Panama. *Auk*, **121**, 486-496.
- Figuerola, J. and Green, A. J.** 2000. The evolution of sexual dimorphism in relation to mating patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriformes. *Functional Ecology*, **14**, 701-710.
- Foerster, K., Delhey, K., Johnsen, A., Lifjeld, J. T. and Kempenaers, B.** 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, **425**, 714-717.
- Ford, N. L.** 1983. Variation in mate fidelity in monogamous birds. In: *Current Ornithology*. Vol. 1 (Ed. R. F. Johnson). New York: Plenum.
- Forslund, P. and Pärt, T.** 1995. Age and reproduction in birds: hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 374-378.
- Fowler, G. S.** 1995. Stages of age-related reproductive success in birds: simultaneous effects of age, pair-bond duration and reproductive experience. *American Zoologist*, **35**, 318-328.
- Francis, C., Terborgh, J. and Fitzpatrick, J.** 1999. Survival rates of understory forest birds in Peru. In: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban*. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Fraser, G. S., Jones, I. L., Hunter, F. M. and Cowen, L.** 2004. Mate switching patterns in crested auklets (*Aethia cristatella*): the role of breeding success and ornamentation. *Bird Behavior*, **16**, 7-12.
- Freeberg, T. M.** 1996. Assortative mating in captive cowbirds is predicted by social experience. *Animal Behaviour*, **52**, 1129-1142.
- Freeman-Gallant, C. R., Wheelwright, N. T., Meiklejohn, K. E. and Sollecito, S. V.** 2006. Genetic similarity, extrapair paternity, and offspring quality in Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Behavioral Ecology*, **17**, 952-958.
- Fridolfsson, A. K. and Ellegren, H.** 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*, **30**, 116-121.

- Furness, L. J. and Speakman, J. R.** 2008. Energetics and longevity in birds. *Age*, **30**, 75-87.
- Fusani, L., Van't Hof, T. and Hutchison, J. B.** 2003. Season-related changes in circulating androgen, brain aromatase, and perch-calling in male ring doves. *General and Comparative Endocrinology*, **130**, 142-147.
- Gabriel, P. O. and Black, J. M.** 2013. Correlates and Consequences of the Pair Bond in Steller's Jays. *Ethology*, **119**, 178-187.
- García-Navás, V., Ortego, J. and Sanz, J. J.** 2009. Heterozygosity-based assortative mating in blue tits (*Cyanistes caeruleus*): implications for the evolution of mate choice. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 2931-2940.
- Gaston, K. and Blackburn, T.** 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Wiley.
- Ghalambor, C. K. and Martin, T. E.** 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, **292**, 494-497.
- Gibbs, D., Barnes, E. and Cox, J.** 2001. *Pigeons and Doves: A Guide to the Pigeons and Doves of the World*. Pica.
- Gill, S. A.** 2012. Testing hypotheses for the evolution of long-term monogamy in Neotropical Buff-breasted Wrens (*Cantorchilus leucotis*). *Journal of Ornithology*, **153**, S125-S134.
- Gill, S. A. and Stutchbury, B. J. M.** 2005. Nest building is an indicator of parental quality in the monogamous neotropical buff-breasted wren (*Thryothorus leucotis*). *Auk*, **122**, 1169-1181.
- Gimenez, O. and Choquet, R.** 2010. Individual heterogeneity in studies on marked animals using numerical integration: capture-recapture mixed models. *Ecology*, **91**, 951-957.
- Goodwin, D.** 1983. *Pigeons and doves of the world*. Comstock Pub. Associates.
- Götmark, F.** 1999. The importance of non-reproductive functions of bird coloration, especially anti-predator adaptations. In: *Proceedings of the 22nd international ornithological congress* (Ed. N. J. Adams and R. H. Slotow). Durban, BirdLife South Africa, Johannesburg, Greenwalt.
- Grande, J. M., Negro, J. J. and Torres, M. J.** 2004. The evolution of bird plumage colouration: a role for feather-degrading bacteria? *Ardeola*, **51**, 375-383.
- Grant, P. R. and Grant, B. R.** 2008. Pedigrees, assortative mating and speciation in Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 661-668.

- Green, D. J., Krebs, E. A. and Cockburn, A.** 2004. Mate choice in the brown thornbill (*Acanthiza pusilla*): are settlement decisions, divorce and extrapair mating complementary strategies? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**, 278-285.
- Greenberg, R. and Gradwohl, J.** 1983. Sexual roles in the dot-winged antwren (*Microrhopias-quixensis*), a tropical forest passerine. *Auk*, **100**, 920-925.
- Greenberg, R. and Gradwohl, J.** 1997. Territoriality, adult survival, and dispersal in the checker-throated Antwren in Panama. *Journal of Avian Biology*, **28**, 103-110.
- Griffin, A. S., Savani, R. S., Hausmanis, K. and Lefebvre, L.** 2005. Mixed-species aggregations in birds: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. *Animal Behaviour*, **70**, 507-515.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. and Thuman, K. A.** 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195-2212.
- Grillet, L.** 1988. Causes de mortalité des oiseaux sauvages. *La Gorge Bleue*, **8**, 43-48.
- Groothuis, T. G. G. and Carere, C.** 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **29**, 137-150.
- Gross, M. R.** 2005. The evolution of parental care. *Quarterly Review of Biology*, **80**, 37-45.
- Haggerty, T. M.** 2006. Sexual size dimorphism and assortative mating in Carolina Wrens. *Journal of Field Ornithology*, **77**, 259-265.
- Hall, M. L. and Peters, A.** 2008. Coordination between the sexes for territorial defence in a duetting fairy-wren. *Animal Behaviour*, **76**, 65-73.
- Hansson, B. and Westerberg, L.** 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology*, **11**, 2467-2474.
- Harris, J. B. C., Sekercioglu, C. H., Sodhi, N. S., Fordham, D. A., Paton, D. C. and Brook, B. W.** 2011. The tropical frontier in avian climate impact research. *Ibis*, **153**, 877-882.
- Harris, M. P.** 1973. The biology of the waved albatross *Diomedea irrorata* of hood island, Galapagos. *Ibis*, **115**, 483-510.
- Hart, N. S.** 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, **20**, 675-703.
- Heg, D., Bruinzeel, L. W. and Ens, B. J.** 2003. Fitness consequences of divorce in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Animal Behaviour*, **66**, 175-184.

- Heitmeyer, M. E.** 1995. Influences of age, body condition, and structural size on mate selection by dabbling ducks. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **73**, 2251-2258.
- Helfenstein, F., Danchin, E. and Wagner, R. H.** 2004. Assortative mating and sexual size dimorphism in Black-legged Kittiwakes. *Waterbirds*, **27**, 350-354.
- Hepp, G. R.** 1984. *Dominance in wintering Anatinae: potential effects on clutch size and time of nesting.*
- Hetmański, T. and Barkowska, M.** 2007. Density and age of breeding pairs influence feral pigeon, *Columba livia* reproduction. *Folia Zoologica*, **56**, 71-83.
- Hill, G. E.** 1999. Mate choice, male quality, and carotenoid-based plumage coloration. In: *Proceedings of the 22nd international ornithological congress* (Ed. N. J. Adams and R. H. Slotow). Durban, BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Hillebrand, H.** 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist*, **163**, 192-211.
- Hillis, D. M., Moritz, C. and Mable, B. K.** 1996. *Molecular Systematics, Second Edition.* Sunderland, Massachusetts, U.S.A: Sinauer Associate.
- Hitchcock, R. R. and Mirarchi, R. E.** 1984. Duration of Dependence of Wild Fledgling Mourning Doves upon Parental Care. *The Journal of Wildlife Management*, **48**, 99-108.
- Höglund, J., Piertney, S. B., Alatalo, R. V., Lindell, J., Lundberg, A. and Rintamaki, P. T.** 2002. Inbreeding depression and male fitness in black grouse. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **269**, 711-715.
- Houston, A. I., Szekely, T. and McNamara, J. M.** 2005. Conflict between parents over care. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 33-38.
- Hunt, S., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. and Griffiths, R.** 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **265**, 451-455.
- Husseneder, C. and Simms, D. M.** 2008. Size and heterozygosity influence partner selection in the Formosan subterranean termite. *Behavioral Ecology*, **19**, 764-773.
- Irwin, R. E.** 1994. The evolution of plumage dichromatism in the new-world blackbirds - social selection on female brightness. *American Naturalist*, **144**, 890-907.
- Ismar, S. M. H., Daniel, C., Stephenson, B. M. and Hauber, M. E.** 2010. Mate replacement entails a fitness cost for a socially monogamous seabird. *Naturwissenschaften*, **97**, 109-113.

- Jawor, J. M., Linville, S. U., Beall, S. M. and Breitwisch, R.** 2003. Assortative mating by multiple ornaments in northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Behavioral Ecology*, **14**, 515-520.
- Jeschke, J. M. and Kokko, H.** 2008. Mortality and other determinants of bird divorce rate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1-9.
- Johnson, K. P., McKinney, F. and Sorenson, M. D.** 1999. Phylogenetic constraint on male parental care in the dabbling ducks. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **266**, 759-763.
- Johnston, J. P., Peach, W. J., Gregory, R. D. and White, S. A.** 1997. Survival rates of tropical and temperate passerines: A Trinidadian perspective. *American Naturalist*, **150**, 771-789.
- Johnston, V. H. and Ryder, J. P.** 1987. Divorce in Larids: A Review. *Colonial Waterbirds*, **10**, 16-26.
- Johnstone, R. A., Reynolds, J. D. and Deutsch, J. C.** 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution*, **50**, 1382-1391.
- Jonart, L. M., Hill, G. E. and Badyaev, A. V.** 2007. Fighting ability and motivation: determinants of dominance and contest strategies in females of a passerine bird. *Animal Behaviour*, **74**, 1675-1681.
- Jullien, M. and Clobert, J.** 2000. The survival value of flocking in neotropical birds: Reality or fiction? *Ecology*, **81**, 3416-3430.
- Karr, J. R., Nichols, J. D., Klimkiewicz, M. K. and Brawn, J. D.** 1990. Survival rates of birds of tropical and temperate forests: will the dogma survive? *American Naturalist*, **136**, 277-291.
- Keller, L. F. and Waller, D. M.** 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 230-241.
- Kempnaers, B.** 1997. Does reproductive synchrony limit male opportunities or enhance female choice for extra-pair paternity? *Behaviour*, **134**, 551-562.
- Kempnaers, B.** 2007. Mate choice and genetic quality: A review of the heterozygosity theory. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol 37, pp. 189-278.
- Kirkpatrick, M., Price, T. and Arnold, S. J.** 1990. The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution*, **44**, 180-193.
- Kleiman, K. G.** 1977. Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology*, **52**, 36-69.
- Kloskowski, J., Grela, P. and Gaska, M.** 2012. The role of male nest building in post-mating sexual selection in the monogamous red-necked grebe. *Behaviour*, **149**, 81-98.

- Kokita, T. and Nakazono, A.** 1999. Pair territoriality in the longnose filefish, *Oxymonacanthus longirostris*. *Ichthyological Research*, **46**, 297-302.
- Kraaijeveld, K.** 2003. Degree of mutual ornamentation in birds is related to divorce rate. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 1785-1791.
- Kroodsma, D. E. and Miller, E. H.** 1996. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Comstock Pub./Cornell University Press.
- Krueger, T. R., Williams, D. A. and Searcy, W. A.** 2008. The genetic mating system of a tropical tanager. *Condor*, **110**, 559-562.
- La Sorte, F. A. and Jetz, W.** 2010. Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **277**, 3401-3410.
- Lack, D.** 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London.
- Larsson, K., van der Jeugd, H. P., van der Veen, I. T. and Forslund, P.** 1998. Body size declines despite positive directional selection on heritable size traits in a Barnacle goose population. *Evolution*, **52**, 1169-1184.
- Lefebvre, L.** 1996. Raging dove. *Natural History*, **105**, 34-37.
- Levin, R. N.** 1996. Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus* .1. Removal experiments. *Animal Behaviour*, **52**, 1093-1106.
- Lieutenant-Gosselin, M. and Bernatchez, L.** 2006. Local heterozygosity-fitness correlations with global positive effects on fitness in threespine stickleback. *Evolution*, **60**, 1658-1668.
- Lindstrom, K.** 1988. Male-male competition for nest sites in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Oikos*, **53**, 67-73.
- Ludwigs, J. D. and Becker, P. H.** 2007. Is divorce in young common terns, *Sterna hirundo*, after recruitment just a question of timing? *Ethology*, **113**, 46-56.
- Maillard, J. F., Tayalay, G., Edmond, L., Mehn, J., Agache, B. and Eraud, C.** 2009. La tourterelle à queue carrée en Martinique: un suivi rigoureux pour une exploitation raisonnée. *Faune sauvage*, **284**, 94-98.
- Mairy, F.** 1977. *Les vocalisations de la Tourterelle rieuse domestique, Streptopelia risoria (L.): aspects structuraux, causaux, sémantiques et phonatoires*. Université de Liège.
- Maness, T. J. and Anderson, D. J.** 2007. Serial monogamy and sex ratio bias in Nazca boobies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 2047-2054.

- Markert, J. A., Grant, P. R., Grant, B. R., Keller, L. F., Coombs, J. L. and Petren, K.** 2004. Neutral locus heterozygosity, inbreeding, and survival in Darwin's ground finches (*Geospiza fortis* and *G-scandens*). *Heredity*, **92**, 306-315.
- Martin, T. E.** 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology*, **27**, 263 – 272.
- Masters, B. S., Hicks, B. G., Johnson, L. S. and Erb, L. A.** 2003. Genotype and extra-pair paternity in the house wren: a rare-male effect? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 1393-1397.
- Mathews, L.** 2002. Territorial cooperation and social monogamy: Factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour*, **63**, 767-777.
- McKinney, F.** 1985. Primary and secondary male reproductive strategies of dabbling ducks. *Ornithol Monogr*, **37**, 68-81.
- McKinney, F.** 1986. Ecological factors influencing the social systems of migratory dabbling ducks. In: *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals* Princeton University Press.
- McKinney, F., Derrickson, S. R. and Mineau, P.** 1983. Forced copulation in waterfowl. *Behaviour*, **86**, 250-294.
- McNamara, J. M. and Forslund, P.** 1996. Divorce rates in birds: Predictions from an optimization model. *American Naturalist*, **147**, 609-640.
- McNamara, J. M., Forslund, P. and Lang, A.** 1999. An ESS model for divorce strategies in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **354**, 223-236.
- Merilä, J., Sheldon, B. C. and Griffith, S. C.** 2003. Heterotic effects on fitness in a wild bird population. *Annales Zoologici Fennici*, **40**, 269-280.
- Mitton, J. B.** 1993. Enzyme heterozygosity, metabolism, and developmental stability. *Genetica*, **89**, 47-65.
- Mitton, J. B., Schuster, W. S. F., Cothran, E. G. and Defries, J. C.** 1993. Correlation between the individual heterozygosity of parents and their offspring. *Heredity*, **71**, 59-63.
- Møller, A. P. and Ninni, P.** 1998. Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **43**, 345-358.
- Monceau, K.** 2009. Biologie des populations de tourterelles à queue carrée sur l'île de la Barbade: Apports de l'outil moléculaire. Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne.

- Monceau, K., Gaillard, M., Harrang, E., Santiago-Alarcon, D., Parker, P. G., Cezilly, F. and Wattier, R. A.** 2009. Twenty-three polymorphic microsatellite markers for the Caribbean endemic Zenaida dove, *Zenaida aurita*, and its conservation in related Zenaida species. *Conservation Genetics*, **10**, 1577-1581.
- Monceau, K., Wattier, R., Dechaume-Moncharmont, F. X., Dubreuil, C. and Cezilly, F.** 2013. Heterozygosity-Fitness Correlations in Adult and Juvenile Zenaida Dove, *Zenaida aurita*. *Journal of Heredity*, **104**, 47-56.
- Monceau, K., Wattier, R., Dechaume-Moncharmont, F. X., Motreuil, S. and Cezilly, F.** 2011. Territoriality versus flocking in the Zenaida dove (*Zenaida aurita*): resource polymorphism revisited using morphological and genetic analyses. *Auk*, **128**, 15-25.
- Moody, A. T., Wilhelm, S. I., Cameron-MacMillan, M. L., Walsh, C. J. and Storey, A. E.** 2005. Divorce in common murrelets : relationship to parental quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 224-230.
- Moravec, M. L., Striedter, G. F. and Burley, N. T.** 2006. Assortative pairing based on contact call similarity in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Ethology*, **112**, 1108-1116.
- Morley, J. I. and Balshine, S.** 2002. Faithful fish: territory and mate defence favour monogamy in an African cichlid fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 326-331.
- Morton, E. S., Derrickson, K. C. and Stutchbury, B. J. M.** 2000. Territory switching behavior in a sedentary tropical passerine, the dusky antbird (*Cercomacra tyrannina*). *Behavioral Ecology*, **11**, 648-653.
- Mulard, H., Danchin, E., Talbot, S. L., Ramey, A. M., Hatch, S. A., White, J. F., Helfenstein, F. and Wagner, R. H.** 2009. Evidence that pairing with genetically similar mates is maladaptive in a monogamous bird. *BMC Evolutionary Biology*, **9**, 12.
- Murray, B. G. J.** 1985. Evolution of clutch size in tropical species of birds. *Ornithological Monographs*, **36**, 505 – 519.
- Murton, R. K., Thearle, R. J. P. and Coombs, C. F. B.** 1974. Ecological Studies of the Feral Pigeon *Columba Livia* var. III. Reproduction and Plumage Polymorphism. *Journal of Applied Ecology*, **11**, 841-854.
- Nealen, P. M. and Breitwisch, R.** 1997. Northern Cardinal sexes defend nests equally. *Wilson Bulletin*, **109**, 269-278.

- Nesbitt, S. A.** 1989. The significance of mate loss in florida sandhill cranes. *Wilson Bulletin*, **101**, 648-651.
- Nicolai, C. A., Sedinger, J. S., Ward, D. H. and Boyd, W. S.** 2012. Mate loss affects survival but not breeding in black brant geese. *Behavioral Ecology*.
- Olano-Marin, J., Mueller, J. C. and Kempenaers, B.** 2011. Heterozygosity and survival in blue tits (*Cyanistes caeruleus*): contrasting effects of presumably functional and neutral loci. *Molecular Ecology*, **20**, 4028-4041.
- Omland, K. E. and Lanyon, S. M.** 2000. Reconstructing plumage evolution in orioles (*Icterus*): Repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution*, **54**, 2119-2133.
- Ortego, J., Calabuig, G., Bonal, R., Munoz, A., Aparicio, J. M. and Cordero, P. J.** 2009. Temporal variation of heterozygosity-based assortative mating and related benefits in a lesser kestrel population. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 2488-2495.
- Otis, D. L., Schulz, J. H. and Scott, D. P.** 2008. *Mourning dove (Zenaida macroura) harvest and population parameters derived from a national banding study*. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Owen, M., Black, J. M. and Liber, H.** 1988. Pair bond duration and the timing of its formation in barnacle geese. In: *Wildfowl in Winter* Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Owens, I. P. F. and Hartley, I. R.** 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **265**, 397-407.
- Palomino, J. J., Martin-Vivaldi, M., Soler, M. and Soler, J. J.** 1998. Functional significance of nest size variation in the Rufous Bush Robin *Cercotrichas galactotes*. *Ardea*, **86**, 177-185.
- Pattenden, R. K. and Boag, D. A.** 1989. Effects of body-mass on courtship, pairing, and reproduction in captive mallards. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **67**, 495-501.
- Peach, W. J., Hanmer, D. B. and Oatley, T. B.** 2001. Do southern African songbirds live longer than their European counterparts? *Oikos*, **93**, 235-249.
- Perez-Staples, D., Osorio-Beristain, M., Rodriguez, C. and Drummond, H.** 2013. Behavioural roles in booby mate switching. *Behaviour*, **150**, 337-357.
- Pianka, E. R.** 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, **100**, 33-&.

- Poirier, N. E., Whittingham, L. A. and Dunn, P. O.** 2003. Effects of paternity and mate availability on mate switching in House Wrens. *Condor*, **105**, 816-821.
- Quinard, A. and Cezilly, F.** 2012. Sex roles during conspecific territorial defence in the Zenaida dove, *Zenaida aurita*. *Animal Behaviour*, **83**, 47-54.
- Raffaele, H., Wiley, J., Garrido, O., Keith, A. and Raffaele, J.** 2003. *Birds of the West Indies*. New Jersey.
- Ramsay, S. M., Otter, K. A., Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M. and Boag, P. T.** 2000. Divorce and extrapair mating in female black-capped chickadees (*Parus atricapillus*): separate strategies with a common target. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 18-23.
- Regosin, J. V. and Pruett-Jones, S.** 2001. Sexual selection and tail-length dimorphism in Scissor-tailed Flycatchers. *Auk*, **118**, 167-175.
- Reichard, U. H. and Boesch, C.** 2003. *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Renison, D., Boersma, D. and Martella, M. B.** 2002. Winning and losing: causes for variability in outcome of fights in male Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Behavioral Ecology*, **13**, 462-466.
- Rivera-Milán, F. F. and Vázquez, M.** 2000. Demography of Zenaida Doves in Puerto Rico. *Condor*, **102**, 385-391.
- Roberts, S. C., Hale, M. L. and Petrie, M.** 2006. Correlations between heterozygosity and measures of genetic similarity: implications for understanding mate choice. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 558-569.
- Rohde, K.** 1992. Latitudinal gradients in species-diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**, 514-527.
- Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q. G., Casassa, G., Menzel, A., Root, T. L., Estrella, N., Seguin, B., Tryjanowski, P., Liu, C. Z., Rawlins, S. and Imeson, A.** 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, **453**, 353-U320.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press.
- Rotella, J. J., Clark, R. G. and Afron, A. D.** 2003. Survival of female Lesser Scaup: Effects of body size, age, and reproductive effort. *Condor*, **105**, 336-347.
- Rowley, I.** 1983. Re-mating in birds. In: *Mate Choice* (Ed. P. Bateson), pp. 331-360. Cambridge: Cambridge University Press.

- Ruiz-López, M. J., Ganan, N., Godoy, J. A., Del Olmo, A., Garde, J., Espeso, G., Vargas, A., Martinez, F., Roldan, E. R. S. and Gomendio, M.** 2012. Heterozygosity-Fitness Correlations and Inbreeding Depression in Two Critically Endangered Mammals. *Conservation Biology*, **26**, 1121-1129.
- Sandell, M. I.** 1998. Female aggression and the maintenance of monogamy: female behaviour predicts male mating status in european starlings. *Proceedings - Royal Society of London. Biological sciences*, **265**, 1307-1311.
- Sandercock, B. K., Beissinger, S. R., Stoleson, S. H., Melland, R. R. and Hughes, C. R.** 2000. Survival rates of a neotropical parrot: Implications for latitudinal comparisons of avian demography. *Ecology*, **81**, 1351-1370.
- Santos, E. S. A., Maia, R. and Macedo, R. H.** 2009. Condition-dependent resource value affects male-male competition in the blue-black grassquit. *Behavioral Ecology*, **20**, 553-559.
- Seddon, N., Amos, W., Mulder, R. A. and Tobias, J. A.** 2004. Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271**, 1823-1829.
- Sedinger, J. S., Flint, P. L. and Lindberg, M. S.** 1995. Environmental influence on life-history traits: growth, survival, and fecundity in Black brant (*Branta bernicla*). *Ecology*, **76**, 2404-2414.
- Şekercioğlu, C. H., Primack, R. B. and Wormworth, J.** 2012. The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation*, **148**, 1-18.
- Senar, J. C.** 1999. Plumage coloration as a signal of social status. In: *Proceedings of the 22nd international ornithological congress* (Ed. N. J. Adams and R. H. Slotow). Durban, BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Sheldon, B. C., Davidson, P. and Lindgren, G.** 1999. Mate replacement in experimentally widowed collared flycatchers (*Ficedula albicollis*): determinants and outcomes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **46**, 141-148.
- Simpson, K., Smith, J. N. M. and Kelsall, J. P.** 1987. Correlates and consequences of coloniality in great blue herons. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **65**, 572-577.
- Skutch, A. F.** 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of neotropical birds, reviewed. Washington, D.C, American Ornithologists s Union, US.
- Slabbekoorn, H., De Kort, S. and Ten Cate, C.** 1999. Comparative analysis of perch-coo vocalizations in *Streptopelia* doves. *Auk*, **116**, 737-748.

- Slabbekoorn, H. and Ten Cate, C.** 1998. Multiple parameters in the territorial coo of the collared dove: Interactions and meaning. *Behaviour*, **135**, 879-895.
- Slagsvold, T.** 1993. Female-female aggression and monogamy in great tits *Parus major*. *Ornis Scandinavica*, **24**, 155-158.
- Slate, J., David, P., Dodds, K. G., Veenvliet, B. A., Glass, B. C., Broad, T. E. and McEwan, J. C.** 2004. Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity: theoretical expectations and empirical data. *Heredity*, **93**, 255-265.
- Smith, J. M.** 1977. Parental investment: A prospective analysis. *Animal Behaviour*, **25**, Part 1, 1-9.
- Sodhi, N. S., Sekercioglu, C. H. and Barlow, J.** 2011. *Conservation of Tropical Birds*. Wiley.
- Sol, D., Elie, M., Marcoux, M., Chrostovsky, E., Porcher, C. and Lefebvre, L.** 2005. Ecological mechanisms of a resource polymorphism in Zenaida Doves of Barbados. *Ecology*, **86**, 2397-2407.
- Soler, J. J., Cuervo, J. J., Moller, A. P. and De Lope, F.** 1998. Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Animal Behaviour*, **56**, 1435-1442.
- Soler, J. J., de Neve, L., Martinez, J. G. and Soler, M.** 2001. Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study. *Behavioral Ecology*, **12**, 301-307.
- Speakman, J. R.** 2005. Body size, energy metabolism and lifespan. *Journal of Experimental Biology*, **208**, 1717-1730.
- Spottiswoode, C. and Moller, A. P.** 2004. Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behavioral Ecology*, **15**, 41-57.
- Stutchbury, B. J. M.** 1998. Breeding synchrony best explains variation in extra-pair mating system among avian species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **43**, 221-222.
- Stutchbury, B. J. M. and Morton, E. S.** 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. London: Academic Press.
- Stutchbury, B. J. M. and Morton, E. S.** 2008. Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds - The 2005 Margaret Morse Nice Lecture. *Wilson Journal of Ornithology*, **120**, 26-37.
- Stutchbury, B. J. M., Morton, E. S. and Piper, W. H.** 1998. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. *Journal of Avian Biology*, **29**, 72-78.

- Stutchbury, B. J. M., Morton, E. S. and Woolfenden, B.** 2007. Comparison of the mating systems and breeding behavior of a resident and a migratory tropical flycatcher. *Journal of Field Ornithology*, **78**, 40-49.
- Szulkin, M., Bierne, N. and David, P.** 2010. Heterozygosity-fitness correlations: a time for reappraisal. *Evolution*, **64**, 1202-1217.
- Taborsky, B. and Taborsky, M.** 1999. The mating system and stability of pairs in kiwi *Apteryx* spp. *Journal of Avian Biology*, **30**, 143-151.
- ten Cate, C.** 1992. Coo types in the collared dove *Streptopelia decaocto*: one theme, distinctive variations. *Bioacoustics*, **4**, 161-183.
- Thomson, D., Cooch, E., Conroy, M., Choquet, R. m., Rouan, L. and Pradel, R.** 2009. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, pp. 845-865. Springer US.
- Tickell, W. L. N.** 1968. The biology of the great albatrosses, *Diomedea Exulans* and *Diomedea Epomophora*. *Antarctic Research Series*, **12**, 1-55.
- Tiira, K., Laurila, A., Enberg, K., Piironen, J., Aikio, S., Ranta, E. and Primmer, C. R.** 2006. Do dominants have higher heterozygosity? Social status and genetic variation in brown trout, *Salmo trutta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 657-665.
- Tobias, J. A., Şekercioğlu, C. H. and Vargas, F. H.** 2013. Bird conservation in tropical ecosystems: challenges and opportunities. In: *Key Topics in Conservation Biology 2* (Ed. D. W. MacDonald and K. J. Willis). Wiley-Blackwell.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Sanz, J. J., Morales, J. and Garcia-Fraile, S.** 2006. Nest weight and female health in the blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Auk*, **123**, 1013-1021.
- Torres, R. and Velando, A.** 2003. A dynamic trait affects continuous pair assessment in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**, 65-72.
- Tregenza, T. and Wedell, N.** 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. *Molecular Ecology*, **9**, 1013-1027.
- Trivers, R. L.** 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* (Ed. B. Campbell), pp. 139-179. Chicago: Aldine.
- Välimäki, K., Hinten, G. and Hanski, I.** 2007. Inbreeding and competitive ability in the common shrew (*Sorex araneus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 997-1005.
- Van de Castele, T., Galbusera, P., Schenck, T. and Matthysen, E.** 2003. Seasonal and lifetime reproductive consequences of inbreeding in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology*, **14**, 165-174.

- van De Pol, M., Heg, D., Bruinzeel, L. W., Kuijper, B. and Verhulst, S.** 2006. Experimental evidence for a causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behavioral Ecology*, **17**, 982-991.
- Wachtmeister, C. A.** 2001. Display in monogamous pairs: a review of empirical data and evolutionary explanations. *Animal Behaviour*, **61**, 861-868.
- Wallman, J., Grabon, M. and Silver, R.** 1979. What determines the pattern of sharing of incubation and brooding in ring doves? *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 481-492.
- Weir, J. T. and Schluter, D.** 2007. The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science*, **315**, 1574-1576.
- Western, D. and Ssemakula, J.** 1982. Life-history patterns in birds and mammals and their evolutionary interpretation. *Oecologia*, **54**, 281-290.
- Whiteman, E. A. and Cote, I. M.** 2003. Social monogamy in the cleaning goby *Elacatinus evelynae*: ecological constraints or net benefit? *Animal Behaviour*, **66**, 281-291.
- Wickler, W. and Seibt, U.** 1983. Monogamy: an ambiguous concept. In: *Mate choice* (Ed. P. P. G. Pateson), pp. 33-50. Cambridge.
- Wiley, J. W.** 1991. Ecology and behavior of the Zenaida dove. *Ornitologia Neotropical*, **2**, 49-75.
- Williams, M. and McKinney, F.** 1996. Long-term monogamy in a river specialist - the Blue Duck. In: *Partnership in birds: the study of monogamy* (Ed. J. M. Black). Oxford: Oxford University Press.
- Williams, T. D.** 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **69**, 35-59.
- Wittenberger, J. F. and Tilson, R. L.** 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and tests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 197-232.
- Wolfenbarger, L. L.** 1999. Female mate choice in Northern Cardinals: Is there a preference for redder males? *Wilson Bulletin*, **111**, 76-83.
- Woodard, J. D. and Murphy, M. T.** 1999. Sex roles, parental experience and reproductive success of eastern kingbirds, *Tyrannus tyrannus*. *Animal Behaviour*, **57**, 105-115.
- Wormworth, J. and Sekercioglu, C. H.** 2011. *Winged Sentinels: Birds and Climate Change*. Cambridge University Press.

- Wosegien, A.** 1997. Experiments on pair bond stability in domestic pigeons (*Columba livia domestica*). *Behaviour*, **134**, 275-297.
- Wyndham, E.** 1986. Length of birds breeding seasons. *American Naturalist*, **128**, 155-164.
- Zamore, M.** 1981. Nesting habits and breeding biology of the Zenaida Dove *Zenaida aurita*. *Forest Protection & Wildlife Conservation Section, Ministry of Agric., Roseau, Dominica*.