



HAL
open science

Habitats urbanisés : des trappes écologiques potentielles pour les oiseaux sauvages ?

Virginie Demeyrier

► **To cite this version:**

Virginie Demeyrier. Habitats urbanisés : des trappes écologiques potentielles pour les oiseaux sauvages ?. Ecologie, Environnement. Montpellier SupAgro, 2016. Français. NNT : 2016NSAM0028 . tel-01589669

HAL Id: tel-01589669

<https://theses.hal.science/tel-01589669>

Submitted on 18 Sep 2017

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par SupAgro

**Préparée au sein de l'école doctorale GAIA
Et de l'unité de recherche CEFE**

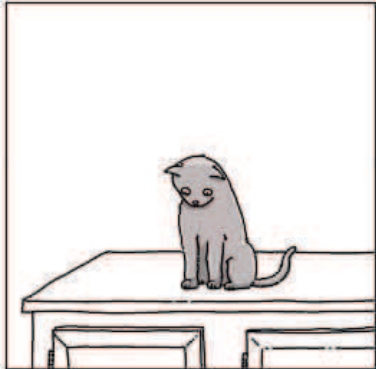
**Spécialité : Écologie, Évolution, Ressources Génétiques,
Paléobiologie**

Présentée par Virginie Demeyrier

**Habitats urbanisés : des trappes
écologiques potentielles pour les oiseaux
sauvages ?**

Soutenue le 14 décembre 2016 devant le jury composé de

Dr. Anne Charmantier, DR CNRS, CEFE Montpellier	Directeur de thèse
Dr. Arnaud Grégoire, MCF, Université de Montpellier	Co-encadrant de thèse
Dr. Sylvie Massemin-Chalet, MCF Université de Strasbourg	Rapporteur
Dr. Romain Julliard, Professeur, MNHN, CESCO Paris	Rapporteur
Dr. Clotilde Biard, MCF, Université UPMC, Paris	Examineur
Dr. Sylvie Hurtrez-Boussès, Professeur, Université de Montpellier	Examineur



REMERCIEMENTS

Voici venu le grand moment des remerciements ...

Pour commencer, je remercie Arnaud Grégoire, tout d'abord pour m'avoir mis le pied à l'étrier sur ce projet (en 2012, hé oui déjà !) et de m'avoir fait confiance en me laissant les rennes du terrain en ville et puis ensuite pour avoir prolongé l'aventure en co-encadrant cette thèse toujours avec bienveillance et bonne humeur. Je remercie ma directrice Anne Charmantier qui a rendu cette thèse possible. Je tiens également à remercier particulièrement Philippe Perret pour m'avoir appris les ficelles du terrain mésange et de la base de données et pour avoir fait partie des gens qui ont cru en mes capacités dès le tout début. Je remercie Marcel Lambrechts, membre originel du projet mésange en ville, qui m'a notamment accompagnée sur toute ma première saison de terrain et qui a fait preuve d'une gentillesse incroyable ces derniers mois. J'ai aussi une pensée chaleureuse pour Jacques Blondel avec qui j'ai eu l'honneur de partager un bureau durant mon séjour au CEFE.

J'ai eu la chance d'intégrer un projet de grande ampleur qui ne serait pas ce qu'il est sans ses fondateurs Jacques et Philippe mais également sans tous les membres, chercheurs, post-doctorants, doctorants et techniciens qui se démènent tout au long de l'année et encore plus pendant la saison de terrain : (j'espère n'oublier personne dans cette longue liste) de la Rouvière à la Corse : Pablo Giovannini, Amélie Fargevieille, Boris Delahaie, Annick Lucas, Claire Loiseau, Claire Doutrelant, Samuel Caro, Charles Perrier, Céline Teplitsky, Gabrielle Dubuc Messier, Pascal Marrot, Christophe De Franceschi. Je tiens à vous remercier pour les moments partagés et l'aide que vous avez pu m'apporter ponctuellement sur la collecte des données « charbo ». Et comme les mésanges ont la cote partout en France, j'ai eu la chance de mettre en place des collaborations avec des chercheurs que j'estime et que je remercie : Clotilde Biard, Bruno Faivre, Sylvie Massemin, Louis Sallé pour les mesures de personnalité au niveau national et Marta Szulkin et Charles Perrier pour m'avoir mis un pied dans le bain de la génomique.

Le projet « mésanges en ville » n'aurait pas pu exister et se maintenir sans l'investissement de la Ville de Montpellier et du Zoo de Lunaret dont les agents ont effectué un travail de suivi remarquable, je vous remercie sincèrement : Matthieu Abouladzé, Vincent Perret, Frédéric Lidon, Virginie Faucon, Gaëlle LePrado, Gilles Tessier, Cyndie Méjean et Luc Gomel pour le zoo ainsi que Pascal Pagano, Stéphane Pouplard, Rémi Spitaliéry, Michel Bonnet, Philippe Croze, Stéphanie Grosset et Laurent Guillaume. Cette thèse a été aussi réalisée grâce au financement de l'European Research Council (Starting grant ERC-2013-StG-337365-SHE). Je tiens également à ajouter un mot pour Thierry Noell qui nous a apporté son soutien sur ce projet. Depuis deux saisons, j'ai hérité d'un acolyte de terrain au top du top et d'un ami : Samuel Perret (mon petit Sammy ;)), merci mille fois pour tout. J'ai également une pensée pour Stéphane Hello à qui nous avons notamment fait transporter l'openfield à travers le zoo (et avant l'optimisation Perret 2.0, c'était une vraie épreuve). Je tiens également à remercier mes stagiaires de choc : Ananda Christophe et Aude Caizergues pour leur investissement en mode warrior sur le terrain.

Parmi les personnes qui ont contribué à la bonne marche de ce projet, je tiens à remercier les membres de mon comité de thèse : Jean-Louis Martin, qui m'a évité de tomber dans la trappe conceptuelle, Bruno Faivre et son œil avisé en termes de mésanges urbaines, Philippe Perret, pour son expertise sur les mésanges et Vincent Devictor, qui m'a apporté un éclairage plus populationnel ainsi que les fameuses données démographiques. Je tiens également à remercier mon jury de thèse : Sylvie Massemin, Romain Julliard, Clotilde Biard et Sylvie Hurtrez-Boussès, j'espère que vous apprécierez mon travail.

Une thèse au CEFÉ ne serait rien sans les gens qui y travaillent, et en particulier l'équipe d'Ecologie Spatiale des Populations qui m'a accueillie et où j'ai pu trouver ma place et développer mes connaissances scientifiques. Je remercie chaleureusement les membres de cette équipe : Claire D., Thierry, David, Elise, Marie, Romain, Vincent, Jeremy, Elisa, Amélie L., Clara, Sara, Frankoize, Aloïs (dit l'homme idéal), Tangi, Alice B., Clémence et le dernier arrivé Hugo dans notre bureau, avec une attention particulière pour Doris qui a su faire preuve d'une bienveillance remarquable en cette fin de thèse.

Et parce que la vie d'un thésard au CEFÉ, c'est également des rencontres humaines incroyables, je tiens particulièrement à remercier Amélie (ou Captain, et parce que $i^2=-1$), Maria (merci aussi pour le radiateur ;)) et Alice qui ne sont pas seulement des co-bureaux mais des amies aujourd'hui, sans oublier Magick Annick, avec qui j'ai partagé « quelques heures » de laboratoire mais surtout de grands moments humains, Claire, que je compte bien aller embêter jusqu'à Porto et enfin, Nathalie, Thiziri et Céline pour les pauses café prolifiques en idées loufoques et pour leur écoute et soutien précieux.

Dans un contexte moins professionnel, je tiens à remercier mes amis qui ont suivi et/ou subi mes aventures de thésarde, en première ligne : les copains montpelliérains Aurore, avec qui j'ai débuté au CEFÉ (et que nous avons poursuivi jusqu'à Lisbonne avec Amélie) et son « chéri » Nicolas (il me reste des entrées pour la salle d'escalade ;)), mes chtis préférés Emilie et Sébastien et Stéphane le fameux « ami commun » (et qui assure en amitié), merci les amis et vivement les prochains week-ends et sorties ! Adeline, merci pour ton amitié depuis la prépa et les déjeuners au CNRS. Je tiens également ici à coucher sur le papier mon amitié sincère et profonde envers « les filles » : Emilie, mon amie d'enfance, je n'ai pas de mots pour décrire notre amitié, Ludivine, qui aurait dit en licence qu'on irait jusque-là ? (Je veux, je peux ! Et avec le sourire !), Jessica et Elodie, sans vous la vie serait moins belle et plus monotone, Fanny, tu es la personne la plus gentille du monde, Marine et Anaïs, merci pour la bonne humeur. A cette belle brochette féminine, j'ai envie d'ajouter un petit mot pour Naëlle, pour les soirées de la loose à Montélimar, pour Mélanie et sa petite famille, Greg et Chloé, vous êtes des rayons de soleil, pour Amandine, « c'est incroyable cette amitié » comme diraient nos grands-mères, et pour Sophie et ses deux petites bouilles, on a un peu vieilli depuis la licence 1 quand même. Enfin, j'ai une pensée affectueuse pour mes amis parisiens Arnaud et Sébastien, on va maintenant pouvoir se voir plus régulièrement. Pour terminer ces remerciements, mes mots iront vers ma famille, tout d'abord, vers mes parents et mon frère qui ont été d'un soutien indéfectible depuis que je me suis engagée dans cette voie, ma grand-mère qui sera fière de moi je l'espère, Suzanne qui a toujours cru en moi, les Dom's dits Poupoune et Gramgroum dont l'accueil parisien a toujours été exceptionnel, Sandrine, merci d'être toujours là pour moi. Je garde la meilleure pour la fin, celle qui a été là pour le début de ma vie d'adulte et que j'ai bien l'intention de continuer à emmener partout : Kiara.

TABLE DES MATIERES

<u>CHAPITRE I. INTRODUCTION</u>	1
1. <u>L'urbanisation : un phénomène singulier ?</u>	3
a) <u>Un phénomène croissant</u>	3
b) <u>La ville, un habitat particulier</u>	5
i. <i>Caractéristiques biotiques et abiotiques et effets associés</i>	5
ii. <i>L'urbanisation, un filtre pour les espèces sauvages ?</i>	7
2. <u>Trappe écologique et milieu urbain</u>	8
a) <u>Qu'est-ce qu'une trappe écologique ?</u>	8
b) <u>Sévérité des trappes écologiques</u>	9
c) <u>Le milieu urbain : une trappe écologique ?</u>	10
d) <u>Les cavités artificielles comme trappe écologique pour les mésanges urbaines ?</u>	10
3. <u>Variation phénotypique et démographie en milieu urbain et processus impliqués</u>	11
a) <u>Variation phénotypique et milieu urbain</u>	11
b) <u>Plasticité phénotypique ou adaptation génétique des oiseaux au milieu urbain ?</u>	14
c) <u>Démographie de la Mésange charbonnière en ville</u>	16
4. <u>Enjeux et objectifs de la thèse</u>	18
<u>CHAPITRE II. METHODES GENERALES</u>	21
1. <u>Modèle biologique : la Mésange charbonnière, <i>Parus major</i></u>	23
2. <u>Sites d'étude</u>	23
3. <u>Collecte des données</u>	26
4. <u>Mesures d'urbanisation à fine échelle</u>	29
a) <u>Estimation des ressources</u>	29
b) <u>Estimation des perturbateurs anthropiques</u>	31
i. <i>Estimation de la proximité des routes et des chemins</i>	31
ii. <i>Recensement des sources lumineuses à proximité des niochirs</i>	32
c) <u>Utilisation des estimateurs dans les analyses</u>	33

5. <u>Procédures expérimentales mises en place</u>	33
a) <u>Autour des ressources</u>	33
i. <i>Expérience de supplémentation alimentaire</i>	34
ii. <i>Expérience de réduction des nichées</i>	35
b) <u>Autour des personnalités</u>	36
i. <i>Agressivité en main</i>	36
ii. <i>Rythme respiratoire</i>	37
iii. <i>Exploration d'un nouvel environnement</i>	37
iv. <i>Réseau national et agressivité en main</i>	39
6. <u>Analyses de données</u>	39

CHAPITRE III. TAILLE DE CAVITE ET TRAPPE ECOLOGIQUE EN MILIEU URBAIN.....41

Manuscrit 1 : Demeyrier V., Lambrechts M.M., Perret P. & Grégoire A., 2016. Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment. *Animal Behaviour* 118, 181-190.....47

Manuscrit 2 : Lambrechts M.M., Abouladzé M., Bonnet M., Demeyrier V. Doutrelant C., Faucon V., le Prado G., Lidon F., Noell T., Pagano P., Perret P., Pouplard S., Spitaliéry R. & Grégoire A., 2013. Nest-box size influences where secondary-cavity exploiters roost and nest: a choice experiment. *Journal of Ornithology* 154, 563-566.....57

CHAPITRE IV. CARACTERISTIQUES ENVIRONNEMENTALES LOCALES ET TAILLE DES CAVITES VS. SUCCES REPRODUCTION : UN ROLE CLE DES RESSOURCES ?.....61

Manuscrit 3 : Demeyrier V., Charmantier A., Lambrechts M.M. & Grégoire A., Disentangling drivers of reproductive performance in urban great tits: a food supplementation experiment. *Journal of Experimental Biology* (En révision).....67

Manuscrit 4 : Demeyrier V., Lambrechts M.M., Perret S., Charmantier A.* & Grégoire A.*, Are urban great tits rearing too many nestlings? A brood size reduction experiment. *Pour Biology Letters* (in prep).....95

CHAPITRE V. DIFFERENCIATION PHENOTYPIQUE EN MILIEU URBAIN.....115

Manuscrit 5 : Demeyrier V., Caizergues A., Grégoire A., Lambrechts M.M., Perret S. & Charmantier A. Urban and rural morphotypes in great tits. Pour *Ibis* (In prep).....123

Manuscrit 6 : Demeyrier V., Grégoire A. & Charmantier A. Urbanization is associated with divergence in behaviour and pace of life in great tits. Résumé accepté pour soumission dans un numéro spécial lié à l'urbanisation dans *Frontiers in Ecology and Evolution* (In prep)...159

- 1. Contexte d'étude et méthodes développées.....161**
 - a) Contexte.....161
 - b) Méthodes développées.....162
- 2. Résultats préliminaires.....163**

CHAPITRE VI : DISCUSSION ET PERSPECTIVES.....173

- Ressource alimentaire et reproduction des mésanges en milieu urbain.....175
- Phénotypes et processus évolutifs : vers une adaptation locale des mésanges urbaines ?.....176
- Estimation de la valeur sélective.....179

BIBLIOGRAPHIE.....181

LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS ORALES

Publiés

Demeyrier V., Lambrechts M.M, Perret P. & Grégoire A. 2016. Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment. *Animal Behaviour* 118, 181-190.

Vaugoyeau M., Adriaensen F., Artemyev A., Banbura J., Barba E., Biard C., Blondel J., Bouslama Z., Bouvier J.-C., Camprodon J., Cecere F., Charmantier A., Charter M., Cichon M., Cusimano C., Czeszczewik D., **Demeyrier V.**, et al., 2016. Interspecific variation in the relationship between clutch size, laying date and intensity of urbanization in four species of hole-nesting birds. *Ecology and Evolution* doi: 10.1002/ece3.2335.

Lambrechts M.M., Marrot P., Fargevieille A., Giovannini P., Lucas A., **Demeyrier V.**, Midamegbe A., Perret P., Charmantier A., Grégoire A. & Doutrelant, C., 2016. Nest-size is not closely related to breeding success in Blue Tits: A long-term nest-box study in a Mediterranean oak habitat. *The Auk* Vol. 133, 198-204.

Lambrechts M.M, Blondel J., Bernard C., Caro S., Charmantier A., **Demeyrier V.**, Doutrelant C., Dubuc-Messier G., Fargevieille A., de Franceschi C., Giovannini P, Grégoire A., Hurtrez-Boussès S., Lucas A., Mainwaring M.C., Marrot P, Mennerat A., Perret S. & Perret P., 2015. Exploring biotic and abiotic determinants of nest size in Mediterranean great tits (*Parus major*) and blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Ethology* doi:10.1111/eth.12 49.

Lambrechts M.M., **Demeyrier V.**, Fargevieille A., Giovannini P., Lucas A., Marrot P., Midamegbe A., Perret P., Charmantier A., Doutrelant C. & Grégoire A., 2014. Great Tits build shallower nests than Blue Tits. *Avian Biology Research* 7(4): 251-254.

Moller A. P., Adriaensen F., Artemyey A., Banbura J., Barba E., Biard C., Blondel J., Bouslama Z., Bouvier J.-C., Camprodon J., Cecere F., Charmantier A., Charter M., Cichon M., Cusimano C., Czeszczewick D., **Demeyrier V.** & al., 2014. Variation in clutch size in relation to nest size in birds. *Ecology and Evolution* 4(18), 3583-3595.

Lambrechts M.M., Abouladzé M., Bonnet M., **Demeyrier V.**, Doutrelant C., Faucon V., le Prado G., Lidon F., Noell T., Pagano P., Perret P., Pouplard S., Spitaliéry R. & Grégoire A., 2013. Nest-box size influences where secondary-cavity exploiters roost and nest: a choice experiment. *Journal of Ornithology* 154, 563-566.

En révision

Demeyrier V., Charmantier A., Lambrechts M.M. & Grégoire A., Disentangling drivers of reproductive performance in urban great tits: a food supplementation experiment. *Journal of Experimental Biology* (En révision).

En préparation

Demeyrier V., Lambrechts M.M., Perret S., Charmantier A.* & Grégoire A.*, Are urban great tits rearing too many nestlings? A brood size reduction experiment. Pour *Biology Letters* (in prep).

Demeyrier V., Caizergues A., Grégoire A., Lambrechts M.M., Perret S. & Charmantier A. Urban and rural morphotypes in great tits. Pour *Ibis* (In prep).

Demeyrier V., Grégoire A. & Charmantier A. Urbanization is associated with divergence in behaviour and pace of life in great tits. Résumé accepté pour soumission dans un numéro spécial lié à l'urbanisation dans *Frontiers in Ecology and Evolution* (In prep).

Perrier C., Lozano del Campo A., Szulkin M., **Demeyrier V.**, Grégoire A. & Charmantier A. Urban bird population genomics: insight from RADseq analyses of great tits inhabiting an urban area. In prep (Molecular Ecology)

Communications orales

Artificial cavities: potential ecological traps in urbanized habitats? Workshop on Parids, Moulis (France), February 24th-25th 2014.

Ma thèse en 180 secondes. Finaliste régionale 2014, PRES Sud de France.

Maladaptive reproductive investment and behavioral variation in urban habitat. ESEB 2015, Lausanne (Switzerland), August 10th-14th 2015.

Comparative approach on Great Tits personality in cities. Workshop on Parids, Montpellier (France), February 4th-5th 2016.

Maladaptive reproductive investment and behavioral variation in urban habitat. Poster. BOU 2016, Leicester (UK), April 5th-7th 2016.

Maladaptive reproductive investment in an urban habitat. Ecology and Behaviour 2016, Lyon (France), June 27th-July 1st 2016.

CHAPITRE I. INTRODUCTION

1. L'urbanisation : un phénomène singulier ?

a) Un phénomène croissant

Les Nations Unies ont défini les zones urbanisées par des critères de densité de population, de proportion d'emplois hors secteur agricole, de présence d'infrastructures (rues pavées/goudronnées, électricité, réseau d'eau potable, ...) et de la présence de services de santé et éducatifs dont les seuils varient à la discrétion des différents pays (United Nations, 2014). Nous verrons plus tard, que pour comprendre comment la faune sauvage est affectée par ce type de phénomène, il faut changer de point de vue et regarder cet habitat depuis l'œil de l'espèce cible (voir notamment le Chapitre II). L'urbanisation est un phénomène mondial en pleine expansion en termes de population humaine globale mais également de surfaces anthropisées. En 1900, seulement 10 % de la population mondiale vivait en ville, en 2000, ce chiffre avait atteint les 50 % (Marzluff, 2001 ; Aronson et al., 2014), et les Nations Unies prévoient que 66 % de la population mondiale sera urbaine en 2050 (United Nations, 2014). L'augmentation de la population humaine urbaine conduit à une artificialisation des espaces naturels de plus en plus importante avec des conséquences pour la faune et la flore sauvages non négligeables en interaction avec d'autres processus comme la fragmentation des habitats (Grimm et al., 2008, Aronson et al., 2014). Actuellement, les villes représentent 3 % de la surface terrestre du globe (Aronson et al., 2014). La ville de Montpellier, où se déroule le cœur de ce projet de recherche, ne déroge pas à la règle, comme en témoignent les cartes de 1925 et de 2009 (cartes IGN issues du logiciel Delta de la ville de Montpellier, Figure 1). Malgré cela, le milieu urbain présente des caractéristiques bien spécifiques ayant permis la colonisation et l'installation de certaines espèces pouvant parfois atteindre des densités importantes (Luniak, 2004) et modifiant les processus d'assemblage des communautés (Aronson et al., 2014).

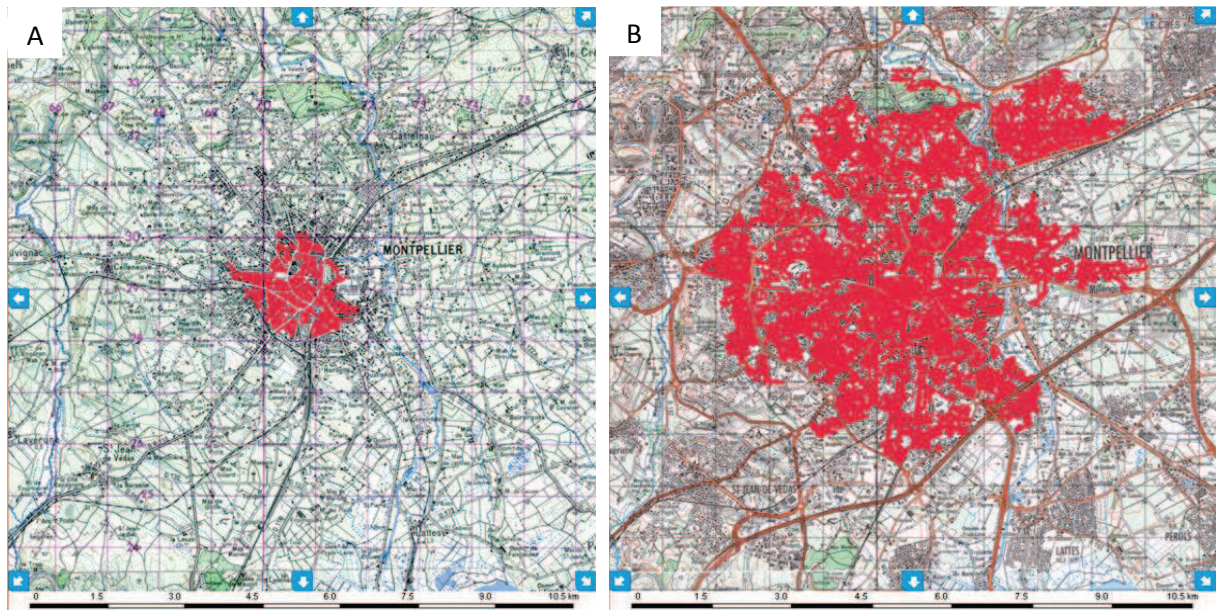


Figure 1 : Cartographie de la ville de Montpellier et de son expansion urbaine (en rouge) entre 1925 (A) et 2009 (B).

De ce fait, cette expansion constante et la singularité d'un milieu comme celui-ci offrent également une opportunité à la communauté scientifique de développer les études en milieu urbain afin de mieux comprendre son fonctionnement et les enjeux en termes de colonisation et de maintien des populations sauvages et domestiques. De plus, le milieu urbain constitue un habitat idéal afin d'étudier les processus écologiques et évolutifs dans des milieux subissant des modifications profondes sur des pas de temps relativement courts. En quelques décennies, les études en milieu urbain se sont multipliées de manière exponentielle, notamment chez les oiseaux (Marzluff et al., 2001). Si l'on effectue une recherche dans le moteur de recherche Web of Science avec les mots-clés « urban* » et « bird* » en sujet d'étude, cette tendance est confirmée (Figure 2). Dans un premier temps, les études se sont focalisées sur le fonctionnement des communautés (Marzluff, 2001) mettant en évidence des densités de population importantes (Luniak, 2004) bien que la diversité spécifique soit réduite (Clergeau et al., 2006 ; McKinney, 2006). Plus récemment, des études intra-spécifiques ont émergé afin de mieux comprendre les réactions des espèces à l'habitat urbain ainsi que les mécanismes régissant celles-ci, du fait des caractéristiques spécifiques inféodées au milieu urbain (Shochat et al., 2006) et c'est également dans ce cadre que s'inscrit ce projet d'étude.

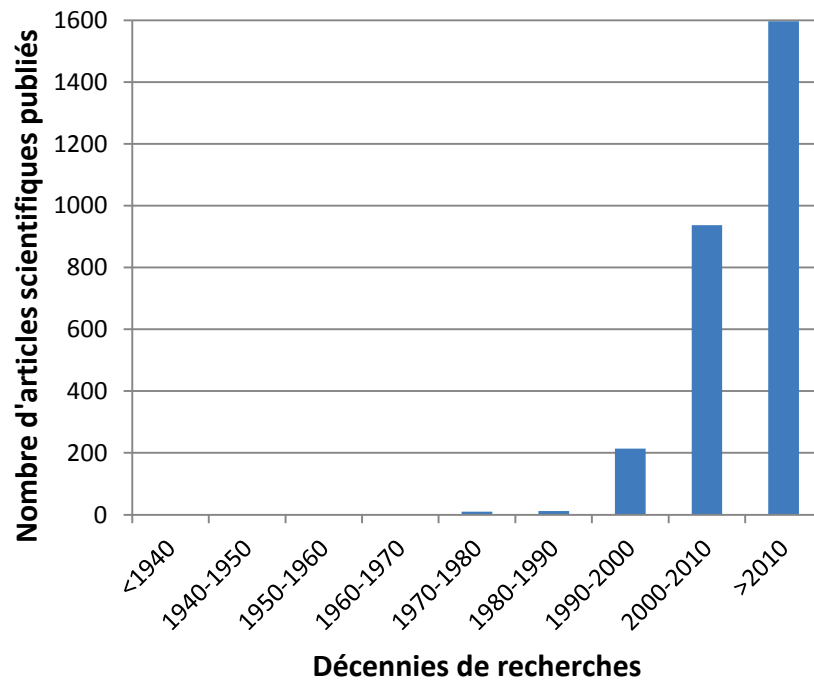


Figure 2 : Nombre de publications scientifiques traitant d'études sur le milieu urbain et sur les oiseaux depuis 1900 (décompte réalisé à partir de la base de données Web of Science).

b) La ville, un habitat particulier

i. *Caractéristiques biotiques et abiotiques et effets associés*

L'urbanisation représente un des extrêmes en termes d'altération de l'environnement (Shochat et al., 2006), avec des facteurs biotiques et abiotiques propres. Les pressions de prédation et parasitaire s'en trouvent modifiées ainsi que les ressources alimentaires, en quantité et en qualité, et la disponibilité des sites de reproduction. Le milieu urbain impose également des contraintes propres aux milieux anthropisés telles que la pollution lumineuse, sonore et chimique en plus du dérangement direct lié à la présence humaine (Slabbekoorn et Peet, 2003 ; Isaksson et al, 2009 ; Longcore, 2010 ; Hedblom et Söderström, 2011). L'urbanisation croissante induit généralement une dégradation du milieu naturel et impose des pressions de sélection favorisant certaines espèces capables de s'adapter à la ville (Clergeau et al., 2006 ; Adams et Lindsey, 2011). Les modifications anthropiques peuvent présenter certains bénéfices. La diminution des pressions de prédation et parasitaires (prédateurs : Anderies et al., 2007 ; Bokony et al., 2009 / parasites : Delgado-V. & French, 2012) en plus des températures hivernales plus clémentes ainsi qu'une ressource alimentaire plus disponible en hiver (Payevsky, 2006 ; Shochat, et al., 2006 ; Hedblom et Söderström, 2011) favoriseraient la survie adulte, principalement en hiver (Chace & Walsh 2006 ; Chamberlain et al. 2009) (Figure 3).

Malgré ces conditions hivernales plus favorables, le succès reproducteur des populations urbaines, en comparaison avec les populations rurales, s'en trouve diminué chez certaines espèces d'oiseaux comme la mésange charbonnière, *Parus major* (Perrins, 1965; Shochat, 2004; Liker et al., 2008 ; Kalinski et al., 2009; Ibanez-Alamo and Soler, 2010; Seress et al., 2012; Whitehouse et al., 2013; Bailly et al., 2016). Chez ces oiseaux, les évènements de reproduction sont plus contraints en ville en termes d'œufs pondus, de survie et de condition juvénile et de succès d'envol en comparaison avec le milieu naturel (Chamberlain et al., 2009). En effet, d'autres caractéristiques environnementales inféodées au milieu urbain peuvent contraindre ainsi leur reproduction. La forte densité de population peut augmenter la compétition intra- et interspécifique pour la ressource alimentaire (Chace et Walsh, 2006 ; Shochat et al., 2006 ; Anderies et al., 2007), qui est par ailleurs généralement inappropriée pour ces espèces (Chace et Walsh, 2006). D'autres facteurs de stress peuvent également moduler la survie et la reproduction de ces oiseaux comme le bruit et la pollution chimique (Shochat et al., 2006 ; Anderies et al., 2007) ainsi que la pollution lumineuse (Longcore, 2010) et le dérangement humain (Müller et al., 2006). La pollution chimique ainsi que le dérangement lié à la présence humaine peuvent en effet générer un stress oxydatif important diminuant l'assimilation des nutriments limitant ainsi la croissance des individus (Dauwe et al., 2005 ; Müller et al., 2006 ; Koivula et al., 2011). Par ailleurs, la pollution liée à la lumière artificielle modifie la phénologie de la reproduction pouvant impacter négativement les performances reproductrices par désynchronisation avec la disponibilité en ressources (Longcore, 2010) (Figure 3).

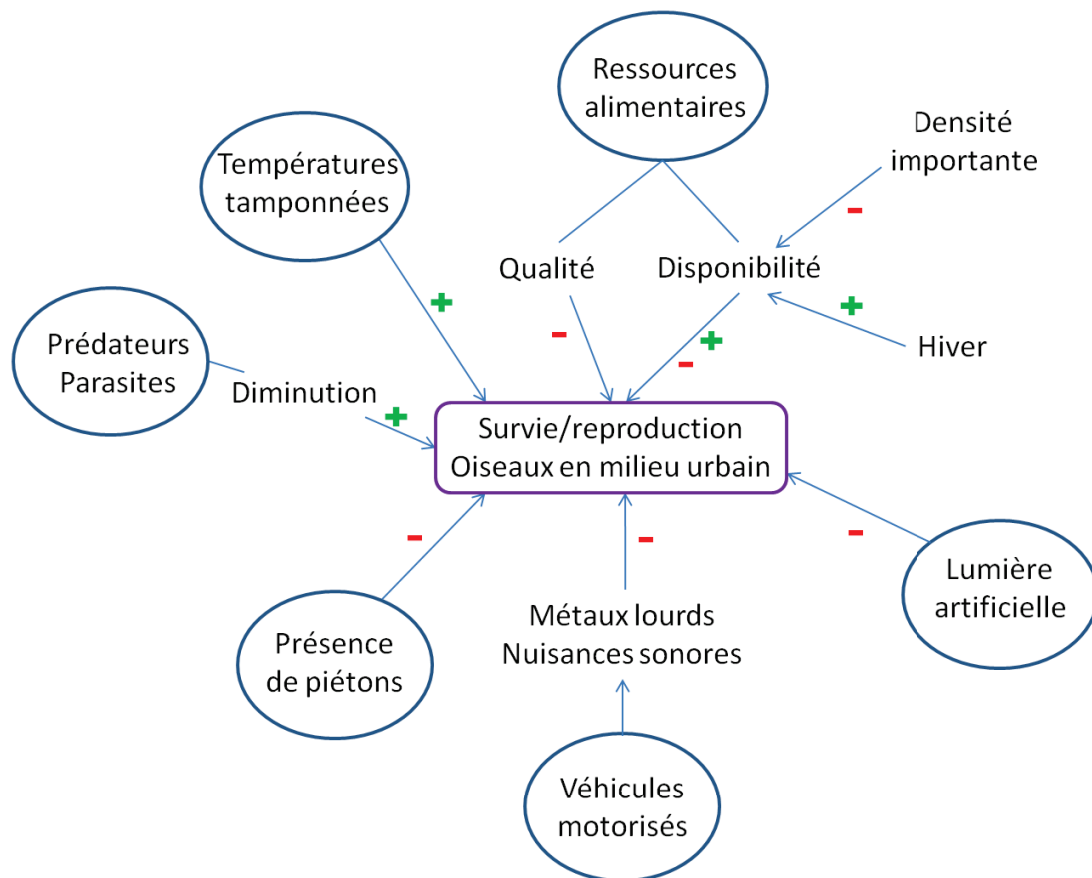


Figure 3 : Principaux effets des facteurs environnementaux influençant la survie et la reproduction des oiseaux en ville

ii. *L'urbanisation, un filtre pour les espèces sauvages ?*

Les espèces composent avec l'urbanisation de manière différente. L'urbanisation peut agir comme un filtre, où les espèces pourraient être classées en trois catégories : « *urban adapters* », « *urban exploiters* » et « *urban avoiders* » (Shochat et al., 2006 ; Kark et al., 2007 ; Isaksson, 2015), selon leur seuil de tolérance aux conditions urbaines et leur capacité d'adaptation (Brown et Graham, 2015). Les « *urban exploiters* » sont des espèces prospères en milieu urbain tandis que les espèces « *urban adapters* » arrivent à persister en milieu urbain mais leurs effectifs ne vont pas être en croissance. Les « *urban avoiders* », quant à eux, sont des espèces évitant les milieux urbanisés, généralement à cause de leur restriction de régime alimentaire ou de stade de développement très sensibles aux perturbateurs anthropiques (Shochat et al., 2006 ; Kark et al., 2007 ; Isaksson, 2015). Les « *urban avoiders* » sont des espèces très affectées par l'urbanisation et vont avoir tendance à disparaître dans cet environnement (McKinney, 2002 ; Marzluff & Rodewald, 2008). Les individus des catégories « *urban exploiters* » et « *urban adapters* » sont capables d'évoluer en réponse aux différentes pressions de sélection urbaine (Isaksson, 2015).

2. Trappe écologique et milieu urbain

a) Qu'est-ce qu'une trappe écologique ?

Dans les milieux naturels non perturbés, la sélection d'habitat de vie et de reproduction est réalisée par les individus grâce à des indices de qualité récoltés dans le dit habitat (Hickford et Schield, 2010 ; Kristan, 2003 ; Schlaepfer et al., 2002). Ces indices servent aux décisions comportementales et à la modulation des traits d'histoire de vie (Schlaepfer et al., 2002). Démographiquement, un choix d'habitat peut entraîner une dynamique source-puits, où le bilan démographique est positif dans les habitats riches dits « sources » contrairement aux habitats pauvres dit « puits », où ce bilan est négatif (Hickford et Schield, 2010). Les habitats « sources » sont préférentiellement sélectionnés par les individus et les habitats « puits » sont colonisés par défaut. Dans cette configuration, la sélection est adaptative (Mänd et al., 2005) (Figure 4, droite bleue).

Dans les environnements perturbés, le couplage indice/qualité de l'habitat peut être modifié et/ou les indices standards peuvent disparaître. Les organismes peuvent alors choisir de manière mal adaptée des habitats de qualité inférieure, ce qui correspond au cas des trappes ou pièges écologiques (Delibes et al., 2001 ; Gilroy et Sutherland, 2007 ; Hickford et Schield, 2010 ; Mänd et al., 2005 ; Patten et Kelly, 2010 ; Pärt et al., 2007 ; Robertson et Hutto, 2006 ; Robertson et al., 2013 ; Schlaepfer et al., 2002). D'une certaine manière, les « puits » sont préférés aux « sources » (Delibes et al., 2001 ; Hickford et Schiel, 2010 ; Pärt et al., 2007) à cause d'un choix maladaptatif (Kristan, 2003) (Figure 4, droite rouge). La ressource des bons habitats est sous-évaluée, ou inversement, celle des mauvais habitats surévaluée (Gilroy et Sutherland, 2007).

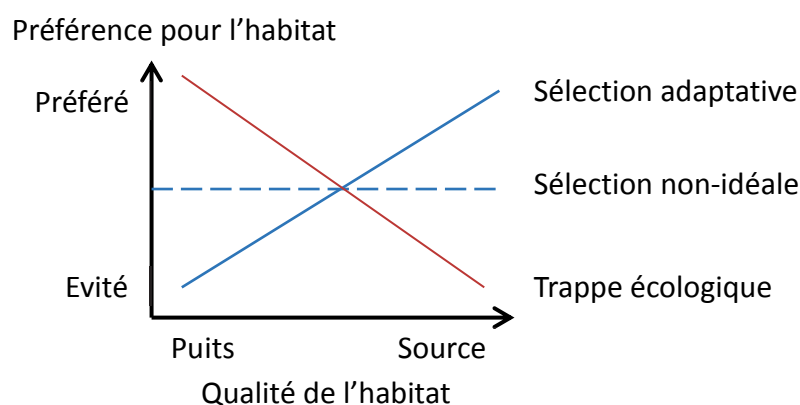


Figure 4 : Préférences des individus pour un habitat et sélection associée à cette préférence (d'après Pärt et al., 2007)

b) Sévérité des trappes écologiques

Le maintien dans l'environnement d'une trappe écologique dépend de sa sévérité, de l'apprentissage des espèces à décrypter les nouveaux indices de qualité d'habitat et de la capacité adaptative de ces espèces. En effet, ce choix maladaptatif d'habitat a des effets négatifs sur la valeur sélective (ou fitness) des individus mais aussi sur la persistance des populations à long terme (Gilroy et Sutherland, 2007 ; Patten et Kelly, 2010 ; Pärt et al., 2007 ; Schlaepfer et al., 2002). Les trappes écologiques peuvent être visibles au niveau individuel comme populationnel. L'estimation de la productivité d'un milieu peut par exemple cacher une trappe écologique au niveau individuel. En effet, l'attraction d'un habitat de basse qualité résultant en une densité importante peut compenser une reproduction basse au niveau individuel (Pärt et al., 2007). Les trappes écologiques peuvent mener jusqu'à l'extinction d'une population si la taille de la population concernée est critique avant l'adaptation au nouvel environnement. De plus, l'impact d'une trappe écologique peut être plus important dans les milieux à faible densité où il y a peu de compétition et donc où la plupart des individus ont accès à leur habitat préféré entraînant un déclin rapide de la population. En revanche, dans les populations à forte densité, certains individus sont contraints de s'installer dans l'habitat le moins préféré, en réalité de meilleure qualité, ces individus présentant alors une meilleure valeur sélective, et la population est ainsi maintenue et peut persister assez longtemps pour s'adapter (Kristan, 2003 ; Schlaepfer et al., 2002). En plus de la proportion d'individus piégés, la capacité d'apprentissage et d'évolution de la population influent sur la sévérité de la trappe (Robertson et al., 2013 ; Sih et al., 2011).

Les trappes de préférence égale constituent une situation intermédiaire où il n'y a pas de sélection d'un habitat préférentiel, on parle de sélection non-idéale (Patten et Kelly, 2010 ; Pärt et al., 2007) (Figure 4, droite en pointillés), notamment par le fait que les deux types d'habitats possèdent les mêmes indices de qualité environnementale (Robertson et Hutto, 2006). Les conséquences démographiques des trappes de préférence égale sont moins fortes que celles des trappes dites sévères (Robertson et Hutto, 2006). La plasticité phénotypique et la sélection sexuelle via la variation génétique offrent une échappatoire aux trappes écologiques par ajustement vers des phénotypes plus adaptés (Schlaepfer et al., 2002 ; pour plasticité adaptative et comportementale : Robertson et al., 2013 ; Sih et al., 2011).

c) Le milieu urbain : une trappe écologique ?

Les milieux perturbés sont généralement associés à des modifications anthropiques dont l'urbanisation est l'un des phénomènes les plus marquants (Kristan, 2003 ; Schlaepfer et al., 2002 ; Robertson et Hutto, 2006 ; Gilroy et Sutherland, 2007 ; Pärt et al., 2007 ; Patten et Kelly, 2010). L'activité humaine induit, en effet, des changements dans les milieux conduisant à la modification de la composition en espèces et de l'offre alimentaire pouvant être néfaste pour la survie et la reproduction (Pärt et al., 2007). Ce changement rapide du paysage naturel conduit les espèces natives à l'adaptation (Gilroy et Sutherland, 2007). L'environnement urbain fait partie de changements rapides de l'environnement induits par l'Homme (Human-Induced Rapid Environment Change, HIREC) favorisant le déclin des espèces, tamponné par la plasticité comportementale (Robertson et al., 2013 ; Sih et al., 2011). L'HIREC augmente la discordance décrite précédemment entre les indices environnementaux et les conditions historiquement associées (Robertson et al., 2013). De nombreux facteurs écologiques sont impliqués dans la création des trappes comme l'augmentation du risque de prédation, les erreurs de reproduction, la diminution de la disponibilité et/ou qualité des proies, l'augmentation de la compétition pour l'alimentation et les mauvaises conditions abiotiques pour le développement des jeunes (Robertson et al., 2013). La réponse comportementale permet d'éviter les nouveaux ennemis, d'utiliser de nouvelles ressources/habitats, d'éviter les nouveaux stressseurs abiotiques et de s'ajuster aux changements de conditions spatio-temporelles (Sih et al., 2011).

d) Les cavités artificielles comme trappe écologique pour les mésanges urbaines ?

Les indices du milieu naturel perdurent dans le milieu urbain comme les cavités présentes dans les bâtiments, attirant les espèces cavicoles secondaires, c'est-à-dire des espèces utilisant les cavités déjà existantes, (Brown et Graham, 2015) comme la mésange charbonnière. Chez ces espèces, la taille de la cavité apparaît comme un indice déterminant dans le choix du site de reproduction (Löhrl, 1986), avant même l'apparition des ressources alimentaires nécessaire à l'élevage des poussins. Ce choix est réalisé de manière à ce que les ressources alimentaires en invertébrés soient abondantes au moment de la période d'élevage. Le choix du site de reproduction se fait alors à travers des indices de qualité du milieu et non directement par les ressources alimentaires elles-mêmes (Mänd et al., 2005).

Ces cavités de tailles très variables peuvent avoir une incidence sur les oiseaux s'y installant en termes de survie et de reproduction (Marzluff, 2001 ; MacGowan, 2001). En effet, chez les espèces d'oiseaux cavicoles secondaires, l'investissement reproducteur peut être modulé par la taille de la cavité où elles se sont installées pour nicher (Karlsson et Nilsson, 1977 ; Van Balen J.H., 1984).

En milieu urbain, la présence de cavités artificielles et de nichoirs peut laisser supposer une ressource alimentaire abondante, par mimétisme des cavités forestières naturelles et ainsi favoriser l'installation des mésanges en ville (Payevsky, 2006 ; Hedblom et Söderström, 2011), ce qui constitue une surestimation potentielle de la qualité de l'habitat. Si l'indice de la taille de la cavité est découplé de son environnement, une trappe écologique peut alors être créée (Schlaepfer et al., 2002 ; Gilroy et Sutherland, 2007). En effet, des grandes cavités peuvent laisser penser une ressource alimentaire plus importante que dans des petites cavités, par leur association historique avec les cavités forestières et la surface foliaire qui leur est inféodée (Lambrechts et al., 2010 ; Robles et al., 2011 ; Lambrechts et al., 2012). Une grande cavité constitue alors un indice majeur de grande disponibilité des chenilles sur les feuilles des arbres pour le nourrissage des jeunes dans un milieu naturel (Mänd et al., 2005). Cette possibilité n'a jamais été évaluée à ce jour en milieu urbain et sera étudiée dans le chapitre III. Par ailleurs, la présence d'une trappe écologique en ville peut avoir des conséquences sur un grand nombre de traits qu'ils soient morphologiques, d'histoire de vie ou comportementaux (voir le chapitre V).

3. Variation phénotypique et démographie en milieu urbain et processus impliqués

a) Variation phénotypique et milieu urbain

Les contraintes singulières associées aux milieux urbanisés sont susceptibles de favoriser des phénotypes particuliers, différents des populations rurales. En effet, d'après la littérature, l'habitat urbain présente une forte variation phénotypique inter-populationnelle, bien plus importante que celle observée en milieu naturel. Cela signifie que le niveau de divergence phénotypique observé entre les populations sauvages est significativement inférieur à celui observé dans les populations issues de milieux modifiés par l'Homme (Figure 5, Hendry et al., 2008). Cette variation s'exprime à différents niveaux : comportemental, morphologique, physiologique ou encore génétique (Gliwick, 1994 ; Beckmann et Berger, 2003 ; Sol et al., 2013 ; Shochat et al., 2006).

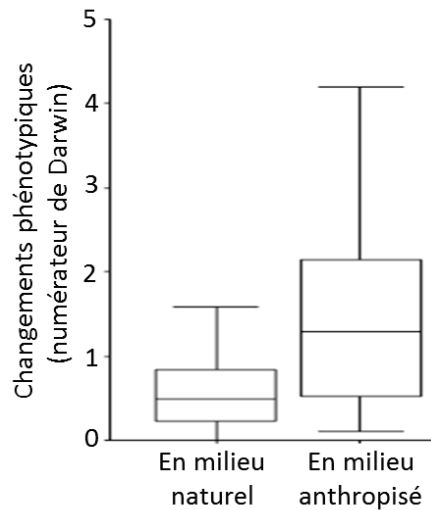


Figure 5 : Différences phénotypiques moyennes entre habitats naturels et habitats anthropisés, c'est-à-dire modifié par l'Homme (adapté de Hendry et al., 2008). Le numérateur de Darwin prend en compte la différence de moyenne du trait concerné et le temps depuis lequel les populations divergent.

Les variations phénotypiques associées au milieu urbain mettent en exergue des questionnements sur l'apparition de phénotypes « urbains » spécifiques. Dans la littérature, la Mésange charbonnière est généralement située dans la catégorie des « *urban adapters* » (Hong et al., 2013 ; Isaksson, 2015). Chez cette espèce, grâce à la littérature grandissante, des prédictions sur les phénotypes peuvent être réalisées, notamment aux niveaux morphologique et comportemental (voir Chapitre V). Ces modifications phénotypiques sont susceptibles d'influencer la reproduction et la survie de ces individus.

La morphologie des oiseaux urbains en comparaison avec les oiseaux ruraux est en effet très étudiée chez plusieurs espèces comme le Moineau domestique (*Passer domesticus*), le Merle noir (*Turdus merula*), la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) et la Mésange charbonnière. De manière générale, les oiseaux urbains sont plus petits et plus légers que les oiseaux ruraux (Bokony et al., 2009), que ce soit au stade poussin (Ibanez-Alamo et Soler, 2010 ; Brahmia, 2013 ; Meillère et al., 2015) ou au stade reproducteur (Liker et al., 2008, Bokony et al., 2012). Ces modifications phénotypiques sont souvent associées à des individus reproducteurs en moins bonne condition physique ou avec des capacités d'élevage réduites (Liker et al., 2008 ; Bokony et al., 2009) et des contraintes environnementales importantes sur la croissance des poussins, notamment en termes de ressources alimentaires (Shochat, 2004 ; Payevsky, 2006 ; Ibanez-Alamo and Soler, 2010, Meillère et al., 2015). En accord avec cette littérature, nous nous attendons donc à observer une réduction de taille et de poids sur les oiseaux de notre dispositif urbain en comparaison avec notre site forestier (voir Chapitre V).

Les contraintes associées au milieu urbain peuvent également engendrer des phénotypes particuliers en termes de développement de signaux colorés. En effet, la coloration jaune du plumage chez les mésanges résulte d'un compromis entre l'allocation des caroténoïdes alimentaires pour la coloration, jouant sur la sélection sexuelle, et pour des fonctions physiologiques comme la réponse immunitaire en protection du stress oxydatif (Isaksson et al., 2009). De plus, la taille des patches comme la cravate (ou bavette) noire, basée sur la mélanine, chez la Mésange charbonnière jouerait un rôle sur les relations de dominance et d'agressivité entre les individus (Senar et al., 2014), via des variations physiologiques comme des variations hormonales (taux de testostérone) en lien également avec les traits de personnalité des oiseaux. Ces variations phénotypiques associées à la couleur ne seront pas traitées dans ce manuscrit mais feront l'objet d'études à venir.

Parmi les traits phénotypiques remarquables, la personnalité est un trait directement lié à la capacité de coloniser de nouveaux milieux et de s'y adapter. La personnalité est étudiée sur de nombreuses espèces en milieu naturel, et particulièrement sur les mésanges bleues et charbonnières. Elle peut être définie par l'ensemble des différences comportementales entre les individus qui sont consistantes à travers le temps et les contextes. Elle joue un rôle direct sur la valeur sélective des individus et leur adaptation à l'environnement (Réale et al., 2007; Dingemanse et al., 2010). D'après des études précédentes, les individus les plus téméraires vont être capables de s'installer plus facilement en ville, principalement grâce à leur tendance à explorer rapidement un nouvel environnement et leur capacité d'innovation (Sih et al., 2004 ; Korsten et al., 2010 ; Sol et al., 2013). Ces oiseaux sont généralement plus agressifs et prennent plus de risques, en revanche, ils sont moins aptes à exploiter de nouvelles ressources quand le milieu devient très contraignant (Korsten et al., 2010 ; Patrick et Browning, 2011), du fait de leur facilité à créer des routines (Korsten et al., 2010 ; Titulaer et al., 2012). A contrario, les individus timides sont plus attentifs aux stimuli externes et s'ajustent plus précautionneusement aux changements du milieu (Sih et al., 2004 ; Titulaer et al., 2012), ils vont alors mettre plus de temps à coloniser un nouvel environnement mais sont moins susceptibles de s'y faire piéger (Figure 6, Robertson et al., 2013).

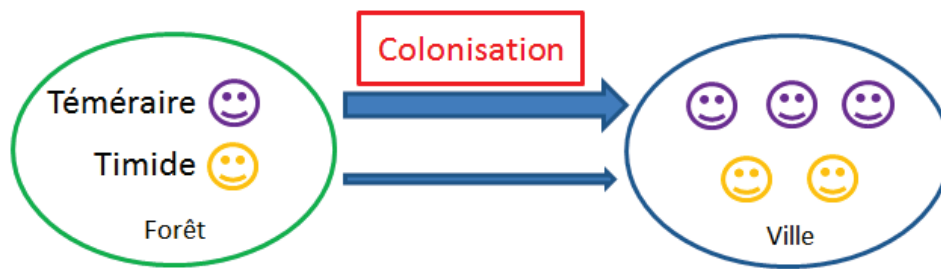


Figure 6 : Colonisation du milieu urbain en fonction de la personnalité des individus (d'après Robertson et al., 2013).

Dans le cas de notre étude, nous nous attendons alors à retrouver des individus plus téméraires et agressifs en milieu urbain comparativement au milieu forestier. Sur notre dispositif urbain, nous nous attendons également à ce que ces individus plus téméraires soient associés à une valeur sélective plus basse que les individus plus timides face aux prédictions de la littérature théorique (voir Chapitre V).

b) Plasticité phénotypique ou adaptation génétique des oiseaux au milieu urbain ?

La présence des populations de mésanges en milieu urbain soulève des questions à caractère évolutif, notamment en termes d'adaptation et de plasticité. On peut s'interroger sur le fait que les différences phénotypiques observées entre habitats, et au sein de l'habitat urbain, soient dues à de la variation plastique ou génétique et si cette variation est adaptative. En effet, la plasticité phénotypique, la différenciation génétique et les effets maternels peuvent agir seuls ou de concert afin de produire une réponse adaptative aboutissant au phénotype urbain (Figure 7, Partecke, 2014).

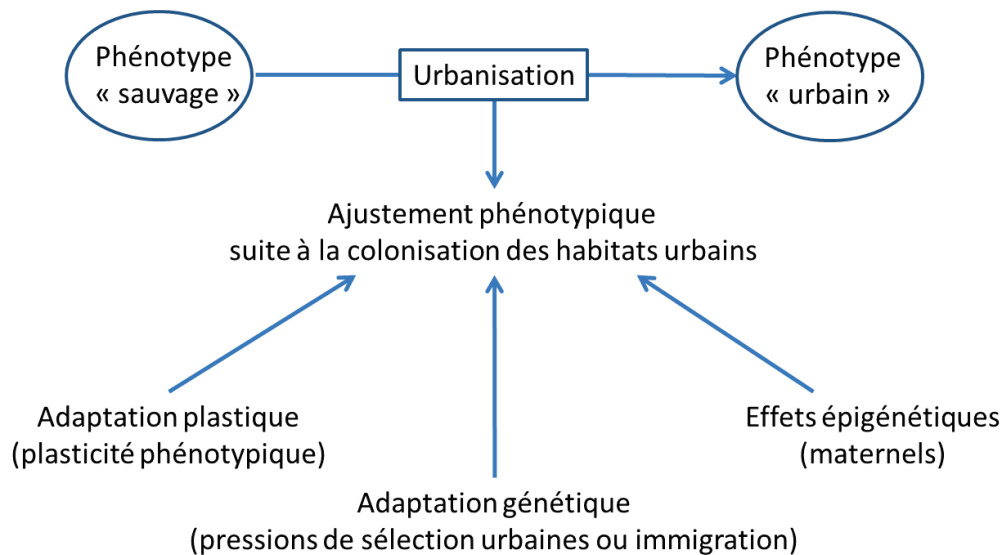


Figure 7 : Mécanismes d'ajustements phénotypiques au milieu urbain (d'après Partecke, 2014).

D'après les travaux de Hendry et al., en 2008, la variabilité phénotypique en milieu urbain aurait une forte composante plastique. Cela a été mis en lumière grâce à des approches de génétique quantitative ou des expériences d'élevage en jardin commun (Hendry et al., 2008). Les caractéristiques biotiques et abiotiques associées à la ville imposent de nouvelles pressions de sélection que ce soit sur le comportement, la morphologie ou même sur la structuration génétique des populations. La plasticité comportementale notamment facilite l'adaptation à cet environnement en répondant aux besoins caractéristiques imposés par ce milieu (Shochat et al., 2006). Chez le faucon de Maurice, *Falco punctatus*, les femelles nées en environnement anthropisé, comme le milieu agricole, modifient leur investissement reproductif vers un effort de reproduction plus important au début de leur vie. Ce changement de stratégie apparaît comme adaptatif du fait d'une survie adulte assez faible et permet d'obtenir une valeur sélective équivalente à des individus issus d'un milieu non perturbé (Cartwright et al., 2014).

Pourtant, l'adaptation locale par microévolution pourrait également être impliquée dans l'observation de phénotypes particuliers en ville. En effet, en 2015, Riyahi et al. suggèrent l'existence d'un gène d'adaptation au milieu urbain chez la Mésange charbonnière. De plus, les pressions de sélection associées au milieu urbain agissent sur la variation génétique existant dans la population en réponse aux différents stressés environnementaux, ce qui constitue un modèle intéressant pour étudier les réponses évolutives en temps réel et le rôle de la variation génétique dans l'adaptation (Isaksson, 2015).

c) Démographie de la Mésange charbonnière en ville

La présence de mésanges charbonnières en ville est très documentée dans différentes villes d'Europe, comme en témoignent les nombreuses études citées dans ce manuscrit. Cependant, la présence d'une espèce dans un milieu n'apporte pas d'informations particulières sur le bilan démographique, positif ou négatif, de la population en question. Actuellement, des informations de démographie peuvent être disponibles grâce à des méthodes de recensement directes, via des individus marqués et suivis, dont on peut estimer la survie ainsi que les performances reproductives. En 2009, Chamberlain et al. ont publié une revue mettant en évidence des performances reproductrices plus basses en milieu urbanisé qu'en milieu naturel chez la Mésange charbonnière, telles que des tailles de ponte plus basses ou encore un succès d'envol diminué. Depuis, d'autres études ont relevé le même patron chez cette espèce (par exemple : Whitehouse et al., 2013 ; Bailly et al., 2016). En revanche, d'après Hõrak et Lebreton (1998), la survie adulte est meilleure en milieu urbain qu'en milieu rural avec un taux de survie, respectivement pour les femelles et pour les mâles, de 0.47 et 0.34 en ville et de 0.38 et 0.26 en forêt. Cette différence de survie est probablement due aux conditions hivernales plus clémentes. A ce jour, les informations disponibles ne permettent pas d'évaluer le statut démographique des populations urbaines avec précision.

Grâce à des données récoltées au niveau national par le programme de Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Echantillonnage Ponctuels Simples (STOC-EPS), nous avons pu évaluer les tendances de fluctuation des effectifs de mésanges charbonnières en France. A partir de ces données issues de différents habitats, nous nous sommes intéressés aux tendances des populations françaises urbaines versus rurales entre 2001 et 2012 (données fournies par V. Devictor). L'effet habitat est bien présent dans la démographie de nos populations de mésanges charbonnières. En effet, les populations ont tendance à décliner en milieu urbain alors qu'elles augmentent dans leur habitat naturel (Figure 8 et Figure 9).

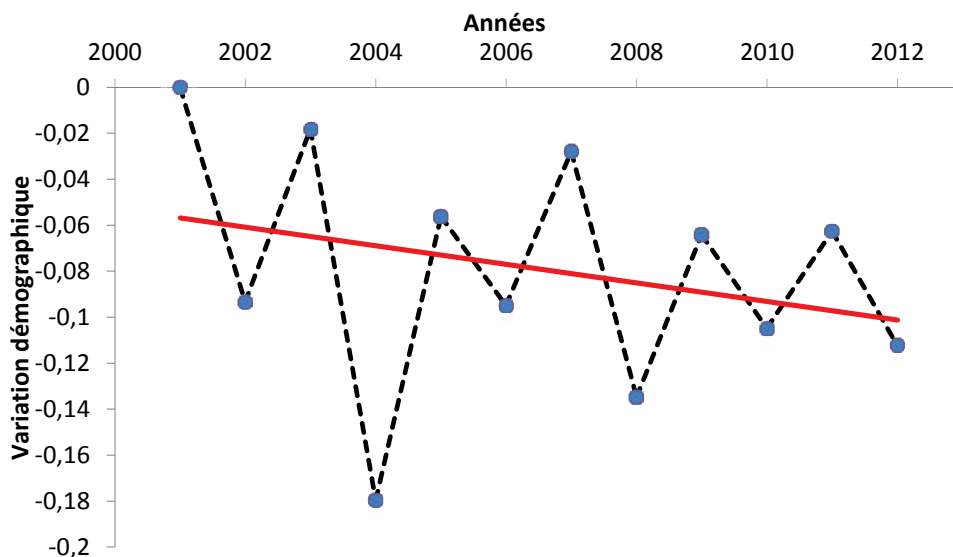


Figure 8 : Tendances populationnelles de la Mésange charbonnière en milieu urbain en France entre 2001 et 2012 (Données STOC EPS, V. Devictor).

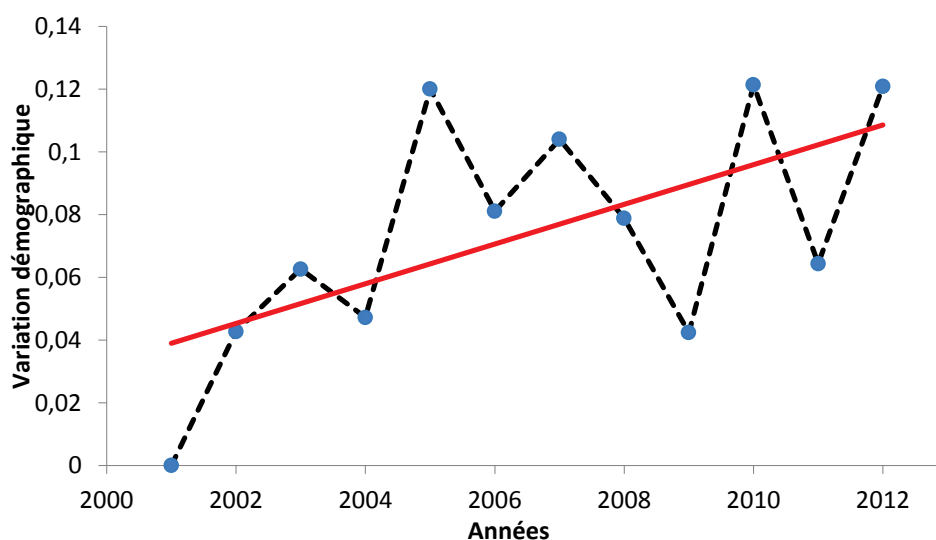


Figure 9 : Tendances populationnelles de la Mésange charbonnière en milieu naturel en France entre 2001 et 2012 (Données STOC EPS, V. Devictor).

Au regard de ces tendances nationales, il était intéressant de se pencher sur cette dynamique au niveau local. Nos nichoirs ont des taux d'occupation élevés et sans réelle tendance au cours des années, ce qui ne nous permet pas d'apporter une information particulière sur la dynamique de nos populations montpelliéraines (entre 70 % et 80 % pour les nichoirs urbains et autour de 50 % pour les nichoirs forestiers, sauf année exceptionnelle, voir chapitre II pour plus de détails).

De manière plus indirecte, les flux d'individus peuvent être étudiés par des approches moléculaires. Une étude de génomique notamment nous permet d'apporter un éclairage sur les flux entre populations urbaines et rurales ainsi qu'au sein de la population urbaine elle-même (Perrier et al., In prep). En effet, il semblerait que la population urbaine de Montpellier soit génétiquement isolée de la population forestière étudiée. Cependant, les individus au sein du milieu urbain ne présentent pas ou très peu de différenciation génétique, ce qui peut nous laisser penser qu'ils ne sont pas isolés les uns des autres à l'intérieur de la ville (Perrier et al., In Prep).

Ce résultat présente un intérêt en termes d'acclimatation et d'adaptation. Les individus acclimatés peuvent être considérés comme des « *urban exploiters* », c'est-à-dire qu'ils sont présents en ville et y survivent sans prospérer pour autant. Le processus d'adaptation permet quant à lui aux espèces adaptées, dites « *urban adapters* » de prospérer. En effet, la migration ainsi que la dispersion, pour notre espèce, entre les milieux rural et urbain favorise plus l'acclimatation que l'adaptation à cet environnement (Kark et al., 2007) du fait du flux de gènes. Si l'on s'attarde aux taux de recrutement de nos deux populations, correspondant aux poussins nés sur nos sites et recapturés à l'âge adulte en reproduction, il ne semble pas y avoir de différence notable entre nos deux populations (environ 16 %, voir Chapitre II). Si un déclin populationnel devait opérer sur notre site urbain, il devrait donc se situer au niveau de la survie adulte, à étudier par des analyses de Capture-Marquage-Recapture, ou de la productivité du milieu lui-même via le succès reproducteur (voir Chapitre V).

4. Enjeux et objectifs de la thèse

L'habitat urbain impose bien des pressions sur les organismes s'y installant. Les enjeux principaux de ce projet sont d'apporter un éclairage sur la trappe écologique potentielle que représente le milieu urbain ainsi que d'améliorer les connaissances sur le potentiel adaptatif des oiseaux en ville. L'étude d'une population sauvage de mésanges charbonnières urbaines, tout en bénéficiant d'une population forestière proche en comparaison, a ainsi permis de s'intéresser à trois volets principaux de questionnements : les cavités artificielles comme trappe écologique potentielle, la contrainte liée à la ressource en milieu urbain et enfin les phénotypes spécifiques à un environnement urbanisé.

Une attention particulière a également été portée sur la quantification du « cocktail » artificiel urbain, comme les pollutions lumineuse, sonore et chimique, et sur la contrainte urbaine sur la ressource. Ces perturbations anthropiques et les ressources urbaines ont été quantifiées et considérées comme facteur explicatif dans la compréhension de la variation observée dans les traits démographiques et individuels des oiseaux.

Les trappes écologiques représentent un enjeu majeur pour la conservation des espèces, d'où l'importance de les identifier et d'en comprendre leurs causes ainsi que leurs conséquences (Pärt et al., 2007 ; Schlaepfer et al., 2002). En effet, les trappes sont généralement difficiles à identifier car dans la plupart des cas, l'agent du déclin des populations résulte d'une combinaison de variables environnementales modifiées dans laquelle les comportements adaptatifs ne seront pas exprimés (Schlaepfer et al., 2002). Grâce à un dispositif expérimental original permettant de découpler l'indice taille de cavité des caractéristiques environnementales originelles, une trappe écologique a pu être mise en lumière sur notre site urbain (voir Chapitre III) et ouvrir la voie sur des questionnements plus généraux sur les contraintes associées et le potentiel adaptatif de ces oiseaux en milieu urbain.

Le manque de ressources trophiques dans les villes et leur pauvreté nutritionnelle sont deux éléments souvent mentionnés pour expliquer la réduction du succès reproducteur observé chez les populations urbaines d'oiseaux (Chamberlain et al. 2009). La disponibilité et la qualité des ressources alimentaires en ville constituent un facteur essentiel pour la valeur sélective des individus. Le succès d'un événement de reproduction peut être contraint par celles-ci en impactant la survie et la condition des poussins et des adultes (Perrins, 1991; Hõrak et al., 1999; Reed et al., 2013) mais également l'effort reproducteur chez les adultes (Martin, 1987; Karell et al., 2009). De ce fait, deux expérimentations ont été menées sur nos oiseaux urbains afin d'améliorer la condition et la survie des individus : une supplémentation des poussins durant la phase d'élevage au nid d'une part et une réduction de la taille des nichées d'autre part (Chapitre IV). Cette approche expérimentale avait pour objectif d'identifier les contraintes liées au milieu urbain et expliquant les différences de morphologies et de traits d'histoire de vie entre oiseaux forestiers et oiseaux urbains.

Ce projet vise également à comprendre quels types d'individus se reproduisent en ville en quantifiant un certain nombre de traits phénotypiques classiques tels que des mesures de condition corporelle et de morphométrie mais également des traits plus originaux comme des traits comportementaux (voir Chapitre V). En effet, la personnalité des oiseaux semble être souvent un trait clé dans la colonisation de nouveaux milieux et à leur adaptation ; notamment dans des environnements perturbés (Roberston et al., 2013). Une attention particulière a donc été portée à la personnalité des oiseaux. Dans le cadre des trappes, ce trait représente d'ailleurs un questionnement original dans la mesure où les personnalités « téméraires » sont attendues à favoriser la colonisation de nouveaux habitats, cependant les personnalités « timides » sont prédites à être les mieux en mesure de décrypter les découplages indice/qualité réelle (Roberston et al., 2013).

CHAPITRE II. METHODES GENERALES

1. Modèle biologique : la Mésange charbonnière, *Parus major*

Le modèle d'étude est la Mésange charbonnière, *Parus major*. Il s'agit d'une des espèces les plus étudiées dans le domaine de l'écologie évolutive en milieu naturel (Karlsson et Nilsson, 1977 ; Perrins et McCleery, 1989). La mésange charbonnière est une espèce généraliste et très commune (Van Balen, 1984; Site : Vigie Nature, MNHN, 2009) dont l'aire de répartition s'étend sur toute l'Eurasie (de l'Europe au Japon), ainsi qu'en Afrique du Nord (Cramp et Perrins, 1993). Elle est cavicole secondaire, c'est-à-dire qu'elle occupe des cavités déjà existantes. Elle niche principalement dans les forêts mixtes anciennes avec une préférence marquée pour les feuillus et plus particulièrement les chênes (van Balen, 1973 ; Mänd et al., 2003 ; Robles et al., 2011). Cette préférence est due au fait que la mésange charbonnière est principalement insectivore, bien qu'omnivore l'hiver. Elle capture les chenilles présentes sur les feuilles des arbres, majoritairement sur les chênes, pour nourrir ses jeunes, d'où l'importance de nicher sur un territoire contenant de la végétation (Remacha et Delgado, 2009). Elle accepte cependant volontiers de s'installer dans les nichoirs artificiels proposés par l'Homme (Cholewa et Wesolowski, 2011 ; Dauwe et al., 2004). La mésange charbonnière est un oiseau anthropophile très présent dans les villes (Clergeau et al., 2006 ; Remacha et Delgado, 2009).

La mésange charbonnière est une espèce monogame socialement, qui se reproduit de mars à juin. Sa période de reproduction est synchrone avec le pic d'abondance des chenilles pour l'élevage des jeunes (Banbura, 1997 ; Bradshaw et Holzapfel, 2006 ; Caro et al., 2007 ; Charmantier et al., 2008).

2. Sites d'étude

Le suivi de ces oiseaux ainsi que les expérimentations sont menés dans la ville de Montpellier, France (43°36'43''N, 3°52'38''E). Cette ville comptait 272 084 habitants en 2013, avec une densité de 4 783 habitants/km². Elle s'étend sur environ 57 km² avec environ 11 km² d'espaces verts. A l'automne 2010, 243 nichoirs en bois ont été mis en place sur cinq sites distincts dans cette ville, chaque site (excepté le zoo) étant globalement représentatif du gradient d'urbanisation (Figure 10), c'est-à-dire qu'ils contiennent tous à la fois des parcs et des rues. La position de chaque nichoir a été relevée au GPS afin d'établir des cartes par secteur, utiles au suivi de base mais également pour l'évaluation des paramètres d'urbanisation.

Au début de la saison de reproduction 2011, seulement 167 nichoirs étaient encore présents. De fait, 74 nichoirs ont été vandalisés ou volés. Au cours des saisons suivantes, le nombre de nichoirs a fluctué entre 163 et 183 nichoirs (Tableau 1), selon les disparitions et nos efforts de maintien du dispositif.

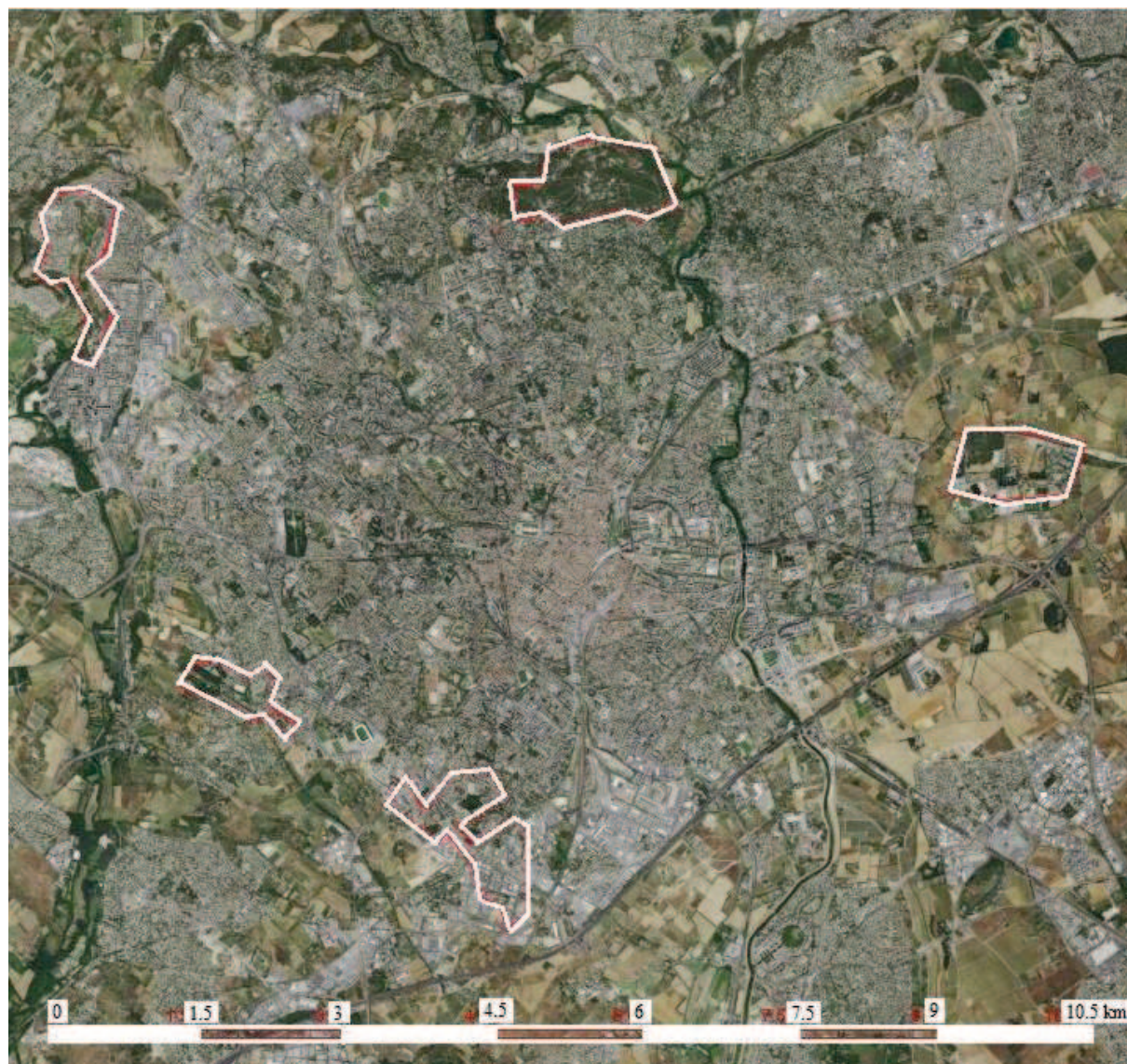


Figure 10 : Répartition des sites dans la ville de Montpellier

Tableau 1: Recensement des nichoirs de 2011 à 2016 (P : petit nichoir, M : moyen, G : grand, S : Schwegler, T : triplet)

	2011					2012					2013					2014					2015					2016										
	P	M	G	S	T	Tot	P	M	G	S	T	Tot	P	M	G	S	T	Tot	P	M	G	S	T	Tot	P	M	G	S	T	Tot	P	M	G	S	T	
Font Colombe	8	7	8	/	2	25	7	9	6	/	1	23	8	9	8	1	/	26	8	9	8	1	/	26	8	9	8	1	/	26	8	8	8	2	/	26
Grammont	10	10	10	/	10	40	10	10	10	/	10	40	10	13	11	10	/	44	10	12	14	8	/	44	10	12	14	8	/	44	10	12	14	8	/	44
Mas Nouguier	9	10	8	/	5	32	9	10	8	/	5	32	9	12	9	7	/	37	9	12	9	7	/	37	9	12	9	7	/	37	9	12	9	7	/	37
Mosson	8	6	6	/	3	23	6	6	7	/	3	22	10	9	10	1	/	30	9	7	7	1	/	24	9	7	7	1	/	24	8	7	6	2	/	23
Zoo	12	12	12	/	11	47	11	12	12	/	11	46	12	12	12	10	/	46	13	12	13	11	/	49	13	12	13	11	/	49	12	10	13	11	/	46
Total Ville	47	45	44	/	31	167	43	47	43	/	30	163	49	55	50	29	/	183	49	52	51	28	/	180	49	52	51	28	/	180	47	49	50	30	/	176
Rouvière	/	/	/	/	51	51	/	/	/	56	56	/	/	/	69	69	/	/	/	73	6	79	/	/	/	71	6	77	/	/	/	72	20	92		
Total Rouvière	/	/	/	/	51	51	/	/	/	56	56	/	/	/	69	69	/	/	/	73	6	79	/	/	/	71	6	77	/	/	/	72	20	92		

De plus, un dispositif forestier historique situé à 20 km à l'ouest de Montpellier dans la forêt de la Rouvière sur la commune de Montarnaud (43°64'82''N, 3°69'43''E) nous fournit également des données issues d'une population de mésanges charbonnières non urbanisées, cohabitant avec une population importante de mésanges bleues *Cyanistes caeruleus* du fait de la disponibilité de nichoirs avec des trous d'entrée de deux tailles différentes. Il s'agit d'une forêt principalement dominée par le chêne blanc, *Quercus humilis*. Les nichoirs en béton de bois (type Schwegler, 1B) sont de taille quasi-équivalente aux nichoirs de taille moyenne en ville. Entre 51 et 79 de ces nichoirs a une taille de trou d'entrée du nichoir (32 millimètres) permettant l'entrée des mésanges charbonnières. Depuis la saison 2014, 6 triplets en bois ont également été installés et leur nombre est passé à 21 pour la saison de reproduction 2016 (Tableau 1)

La répartition des nichoirs au travers des sites urbains a été choisie de manière à obtenir une large gamme de végétation et de niveaux d'anthropisation qui sont pris en compte dans l'analyse des données de reproduction des mésanges. Ils représentent les différents types de couverts végétaux disponibles dans la ville de Montpellier et son agglomération. Les secteurs sont plus ou moins fréquentés par les piétons avec les parcs et les rues et plus ou moins végétalisés, de la zone industrielle aux parcs arborés. La distance moyenne entre chaque nichoir est de 100 mètres afin d'éviter que l'occupation locale soit influencée par la compétition intra-spécifique et de maximiser l'utilisation des nichoirs (Remacha et Delgado, 2009). Les nichoirs sont également placés à une hauteur d'environ 2,90 mètres, pour limiter les perturbations humaines directes. De plus, les nichoirs sont fixés par des supports métalliques avec des clous en aluminium en accord avec les recommandations des exploitants forestiers. Les nichoirs ont été posés sur une grande variété d'essences d'arbres tels que des chênes (*Quercus ilex*), des platanes (*Platanus hybrida*), des pins (*Pinus halepensis* et *Pinus pinea*), des micocouliers (*Celtis australis*), des acacias (*Robinia pseudoacacia*), ou encore des oliviers (*Olea europaea*) (pour plus de détails sur les essences dominantes à Montpellier, voir Caula et al., 2008 ; 2009). Pour chaque position de nichoir, un tirage aléatoire a été effectué pour déterminer le type de nichoir, triplet ou isolé, et la taille de celui-ci pour les nichoirs isolés. De même, la position des tailles de nichoirs dans les triplets a subi un tirage aléatoire.

Les nichoirs en bois présentent tous les mêmes caractéristiques de conception, hormis la surface au plancher qui est déclinée selon trois tailles en concordance avec la gamme naturelle acceptée par la mésange charbonnière (petit=36 cm², moyen=121 cm², grand=210 cm², Lambrechts et al., 2010). Les nichoirs sont placés de deux manières différentes, en triplet (Figure 11A), pour les saisons 2011 et 2012 (respectivement n=31 et 30, Tableau 1), ou isolés (133<n<154, Tableau 1) (Figure 11B). Les nichoirs isolés permettent d'appliquer une contrainte sur le choix de la taille du nichoir tandis que les triplets permettent aux mésanges de choisir la taille de la cavité. Les triplets proposent trois alternatives aux mésanges pour des modalités environnementales communes sur le territoire du nichoir. Depuis 2013, les triplets en ville ont été remplacés par des nichoirs isolés en bois (petit, moyen ou grand) ou par des nichoirs en béton de type Schwegler (surface au plancher=113 cm², Lambrechts et al., 2010) (Figure 11C). D'autres nichoirs de type Schwegler ont également été ajoutés sur des emplacements vides cartographiés dès la mise en place du dispositif en 2010, 28<n_{tot}<30, Tableau 1). Face à l'occupation quasi-inexistante des petits nichoirs (n_{max}=2 en 2016), ils ne sont jamais pris en compte dans les expérimentations et les analyses de données.

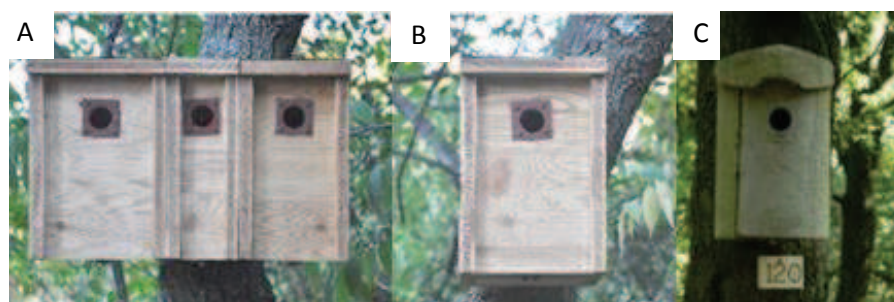


Figure 11 : Nichoirs en bois en triplet (A), isolé (B) et en béton "Schwegler" (C)

3. Collecte des données

Les suivis urbains sont réalisés en collaboration avec la ville de Montpellier et plus particulièrement le service des espaces verts pour les sites de Font Colombe, Mosson et Grammont. Le suivi du zoo de Lunaret, quant à lui, est effectué en collaboration avec l'équipe du zoo.

Le suivi des nichoirs est réalisé hebdomadairement pendant la saison de reproduction de mars à juillet, de la construction du nid à l'envol des poussins. Les relevés effectués dans chaque nichoir servent principalement à répondre aux conditions de détermination de l'existence des trappes écologiques et aux questions d'adaptation potentielle des mésanges au milieu urbain (étude de la morphologie des oiseaux et des traits d'histoire de vie). Le taux d'occupation des nichoirs relevé dans les triplets permet de tester la préférence pour une taille de nichoir. La taille de ponte sert à étudier les traits d'histoire de vie et le lien entre la taille du nichoir et l'investissement reproductif initial. Il est facile de la déterminer car la mésange pond un œuf par jour. De ce fait, si pendant deux jours consécutifs la taille de ponte ne varie pas, on peut considérer qu'elle est complète. S'en suivent 14 jours d'incubation avant l'éclosion à partir du dernier œuf pondu. Enfin, pour vérifier le succès reproducteur, le nombre de poussins présents et plus précisément le nombre de poussins envolés à 21 jours sont notés. Les poussins étant bagués à 15 jours avec des bagues métalliques fournies par le Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), il est possible d'identifier clairement les poussins envolés ou non dans les nichoirs.

A partir de 2012, la condition corporelle des poussins à 15 jours est mesurée grâce à deux variables (Naef-Daenzer et al., 2001 ; Müller et al., 2006). La masse corporelle est mesurée grâce à un peson d'une précision de 0,1 gramme et la taille du tarse-métatarse par un pied à coulisse électronique d'une précision de 0,02 millimètres. Ces mesures supplémentaires servent à l'étude des traits morphologiques en fonction des conditions locales de développement des oiseaux et également à appuyer la vérification de la dernière condition pour déceler la présence des trappes écologiques. En effet, s'il s'agit bien d'une trappe écologique liée à la mauvaise estimation des ressources par les parents, la condition individuelle des poussins est susceptible d'être affectée. A partir de la saison 2013, les adultes reproducteurs ont également été capturés afin d'être mesurés de la même manière que les poussins (mesure du tarse-métatarse et masse corporelle). Ils sont capturés dans le nichoir soit directement sur le nid à notre arrivée, soit grâce à une trappe mécanique, soit grâce à une trappe télécommandée type « balle de ping-pong », soit au bâton lors de l'entrée des adultes dans le nichoir pour nourrir les poussins. Les captures d'adultes ont lieu quand les poussins ont entre 9 et 15 jours. Deux traits du plumage des adultes sont également mesurés : la longueur de l'aile pliée, du poignet au bout de la rémige primaire la plus longue, à l'aide d'une règle à butée d'une précision de 0,5 millimètres et celle de la queue, du croupion au bout des rectrices regroupées, grâce à un réglet d'une précision de 0,5 millimètres également.

Le sexe et l'âge (un an ou plus) des individus sont déterminés d'une part par la présence ou l'absence d'une plaque incubatrice pour ce qui concerne le sexe, et d'autre part par la couleur des plumes de couverture sur les ailes pour l'âge (Svensson, 1992). Pour compléter cette série de mesures sur les adultes, des plumes jaunes du plastron sont prélevées, pour des travaux sur la coloration. Enfin, quelques microlitres de sang sont prélevés soit dans la veine brachiale ou dans le cou en suivant des protocoles utilisés en routine dans l'équipe. Le sang est conservé dans un eppendorf contenant 1 millilitre de solution tampon Queens. Ces échantillons sont destinés à des analyses de génomique.

Les secondes pontes qui sont des pontes initiées 30 jours après que le premier œuf a été pondu sur le site durant la saison de reproduction ($n_{ville}=32$, $n_{forêt}=25$ entre 2011 et 2016) ainsi que les pontes de remplacement suite à un échec de reproduction ($n_{ville}=167$, $n_{forêt}=40$ entre 2011 et 2016) ne sont pas prises en compte dans les analyses (Nager and van Noordwijk, 1992). Cette restriction permet d'analyser des données à investissement reproductif équivalent et de limiter les biais entre individus.

De 2011 à 2016, les taux d'occupations urbain et forestiers ont fluctué entre 30 % et 90 % dans les nichoirs destinés aux mésanges charbonnières (Tableau 2). Ces taux variables peuvent s'expliquer en partie par l'installation de nouveaux nichoirs qui ne seront exploités que la saison suivante par exemple (Rouvière, 2013 : ajout de 13 nichoirs pendant l'hiver).

Tableau 2 : Taux d'occupation des nichoirs pour mésange charbonnière (%)

	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Ville	69,2	83,6	75,8	77,3	70,6	82,5
Rouvière	46,7	47,1	28,8	89,8	52,2	56,6

Entre 2011 et 2016, 490 et 152 premières pontes ont été suivies respectivement en ville et dans la forêt de la Rouvière. Au cours des saisons de reproduction de 2012 à 2016, 2601 et 869 poussins ont été mesurés ainsi que 368 et 127 adultes, au moins une fois, entre 2013 et 2016 respectivement sur le dispositif urbain et sur le dispositif forestier. Le taux de recrutement (mesuré ici comme le nombre de poussins retrouvés reproducteurs parmi l'ensemble des poussins envolés) est similaire entre nos deux sites soit 16 % en ville et 16.5 % en forêt, ce qui a par ailleurs été trouvé sur une autre population en milieu agricole où le taux de recrutement est de 15.2 % (Rodriguez et al., 2016). En revanche, le taux de retour adulte global, c'est-à-dire les adultes que nous avons capturés au moins deux fois au cours des différentes saisons de reproduction, varie entre notre dispositif urbain et forestier, avec des taux respectifs de 29 % et 55 %.

Des études supplémentaires, analysant nos données de Capture-Marquage-Recapture (e.g. Lebreton et al.1992), permettront d'évaluer plus précisément si le taux de survie adulte en ville est réellement très bas dans notre population et/ou si la probabilité de recapture est plus affectée (Taux de retour = Probabilité de survie * Probabilité de recapture).

Dans ce cadre général, j'ai coordonné la réalisation du suivi entre les partenaires (personnes issues de la ville et du CNRS), tout en prenant en charge un des cinq sites (deux depuis 2015) et la totalité des expérimentations et des mesures des poussins à 15 jours et des adultes.

4. Mesures d'urbanisation à fine échelle

Ces mesures d'urbanisation ont été réalisées en 2012 lors de mes travaux de fin d'études d'ingénieur agronome. Elles ont été utilisées dans la plupart des analyses de ce projet et apportent une information complémentaire, se distinguant des autres études en milieu urbain généralement focalisées sur les parcs (Björklund et al., 2009 ; Hedblom et Söderström, 2011 ; Markowski et al., 2013). Nous avons cherché à quantifier un certain nombre de descripteurs du site de reproduction pour les différents couples nichant sur notre dispositif urbain. Pour cela, le secteur autour de chaque nichoir qui a été quantifié correspond à un disque de 50 mètres de rayon. Le rayon de 50 mètres autour des nichoirs correspond au rayon de prospection des mésanges charbonnières pour trouver leur alimentation sans entrer en interférence avec les autres mésanges présentes dans les nichoirs aux alentours (Remacha et Delgado, 2009 ; Bokony et al., 2011 ; Hedblom et Söderström, 2011 ; Lu et al., 2011). Sur cette aire, nous avons quantifié des descripteurs estimant au mieux deux éléments clés impactant la reproduction de cette espèce : les ressources d'une part et les perturbations anthropiques d'autre part.

a) Estimation des ressources

Face à l'ampleur du dispositif et des expérimentations mises en place, la mesure directe des ressources (l'abondance de chenilles et autres invertébrés) n'était pas envisageable à l'échelle de temps du projet. Il a donc fallu déterminer un estimateur le plus exhaustif possible. Le couvert végétal est classiquement le meilleur proxy mesurable des ressources alimentaires en insectes dans les études sur les mésanges (Blondel et al., 2006 ; Hinsley et al., 2002).

Dans la littérature, un régime alimentaire composé d'environ 75 % de chenilles chez les poussins de mésange charbonnière a été mis en évidence (Isaksson et Andersson, 2007 ; Wilkin et al., 2009 ; Cholewa et Wesolowski, 2011). Pourtant, dans certains environnements pauvres en chenilles, ce régime présumé est modifié en fonction des ressources disponibles (araignées, sauterelles, ...). Afin de choisir le bon couvert végétal, estimateur des ressources en insectes, il est nécessaire de vérifier le régime alimentaire réel des poussins de mésange charbonnière en milieu urbain. Il existe plusieurs protocoles d'observation de l'approvisionnement des parents (Isaksson et Andersson, 2007 ; Lu et al., 2011). Devant les contraintes de temps imposées par la croissance des poussins, il a été décidé d'observer le régime alimentaire des jeunes au moment des visites pour les 15 jours des poussins tout en suivant les modalités des protocoles de la littérature. Les mesures et le baguage des poussins durent entre 20 et 40 minutes par nichoir, ce qui correspond aux durées d'observation déterminées précédemment. Durant cet intervalle de temps, le type d'alimentation apporté aux jeunes est relevé selon deux classes : les chenilles (6 items) et les autres arthropodes (17 items). Ainsi, bien qu'il n'y ait pas de parents avec des proies à tous les nichoirs étudiés, une idée globale du régime alimentaire en ville peut être apportée.

Au vu des données de régime alimentaire observées, il ne semblait pas judicieux de ne prendre en compte que le couvert en chênes verts et chênes blancs, sources de chenilles (Blondel et al., 2006). En effet, il a fallu considérer plusieurs niveaux de couverts végétaux afin de ne pas oublier une source en insectes potentielle. Une cartographie de la végétation dans un rayon de 50 mètres autour des nichoirs été réalisée en 2012, afin d'y associer la disponibilité en ressources. Nous avons donc réalisé une estimation du couvert en chênes verts et blancs, en arbres dans le périmètre du nichoir mais aussi du couvert végétal global, toutes strates confondues. Les couverts en arbres et en végétation globale ont pu être calculés à partir de photographies aériennes de la ville de Montpellier (orthophotographies issues du logiciel Delta de la ville de Montpellier, campagne photographique de 2011). En revanche, pour le couvert en chênes verts et blancs, les cartes n'étant pas assez précises, nous avons dû relever sur le terrain autour de chaque nichoir la présence de ces essences pour ensuite les reporter sur les photographies aériennes afin d'en estimer leur surface dans l'aire de prospection des mésanges. Ainsi, pour chaque nichoir, nous avons obtenu des estimations de densités de chênes verts et blancs, d'arbres et enfin de couvert végétal toutes strates confondues. Ces densités nous servent alors de proxy pour l'estimation de la quantité de ressources disponibles autour des nichoirs et les uns par rapport aux autres, ce qui est classiquement utilisé. (Figure 12)

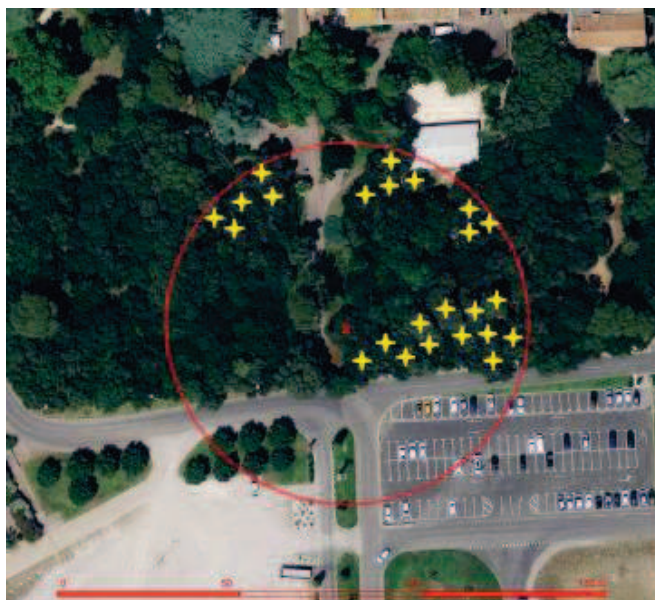


Figure 12 : Exemple du relevé de végétation autour du nichoir 31 du site de Grammont
(en rouge, le nichoir et la zone de prospection, en jaune, les chênes de la zone)

b) Estimation des perturbateurs anthropiques

i. Estimation de la proximité des routes et des chemins

D'après la littérature, l'estimation de la proximité des routes et des chemins est un bon indicateur des perturbations liées au bruit, au dérangement humain et à la pollution. L'estimation de ces perturbations est généralement réalisée dans un périmètre de 50 mètres ou dans la rue adjacente aux nichoirs pour les nichoirs qui sont situés dans les rues. Il s'agit de déterminer la fréquentation en termes de piétons et de voitures à proximité des nichoirs (Dauwe et al., 2004 ; Isaksson et al, 2009 pour la pollution / Fernandez-Juricic, 2001 ; Slabbekoorn et Peet, 2003 ; Katti et Warren, 2004 pour le bruit / Remacha et Delgado, 2009 ; Hedblom et Söderström, 2011 pour le dérangement humain). Cette estimation est effectuée pendant la réalisation des tournées matinales de mesures et baguage des poussins de 15 jours. Pour chaque nichoir, le nombre de voitures et de piétons passant dans la rue du nichoir ou dans la rue la plus proche sont comptés. Le comptage est effectué pendant cinq minutes. Le comptage autour des nichoirs non occupés est réalisé lors d'une des tournées hebdomadaires de suivi. La validité des comptages effectués est testée à partir de données issues d'Opendata Montpellier¹, où la fréquentation moyenne des routes est indiquée ($R^2=0.85$).

Pour chaque nichoir, on obtient alors un niveau de perturbation anthropique, hors lumière artificielle, susceptible d'impacter la reproduction. Les données piétons et voitures sont traitées séparément afin de pouvoir discriminer le dérangement humain des pollutions sonores et chimiques en termes d'hydrocarbures et de métaux lourds.

ii. Recensement des sources lumineuses à proximité des nichoirs

Le recensement des sources lumineuses est effectué dans un rayon de 100 mètres autour des nichoirs. On considère que la mésange prospecte dans un rayon de 50 mètres autour des nichoirs (Remacha et Delgado, 2009 ; Lu et al., 2011). Dans la littérature, en termes de pollution lumineuse, on trouve que l'intensité lumineuse décline jusqu'à 50 mètres depuis la source de lumière. Donc, une mésange prospectant à 50 mètres de son nichoir pourra être affectée par toutes les sources lumineuses situées jusqu'à 100 mètres de son nichoir (Kempnaers et al., 2010 ; Longcore, 2010).

A partir des données Mapinfo fournies par la ville de Montpellier¹, j'ai réalisé sous Système d'Information Géographique (QuantumGis 1.7.4) une cartographie des éclairages municipaux du type réverbère. Cette carte obtenue est superposée avec la carte d'emplacement des nichoirs afin de déterminer les zones de pollution lumineuse. Un pourcentage de recouvrement en lumière de la zone de prospection des mésanges autour du nichoir est ainsi obtenu (Figure 13).

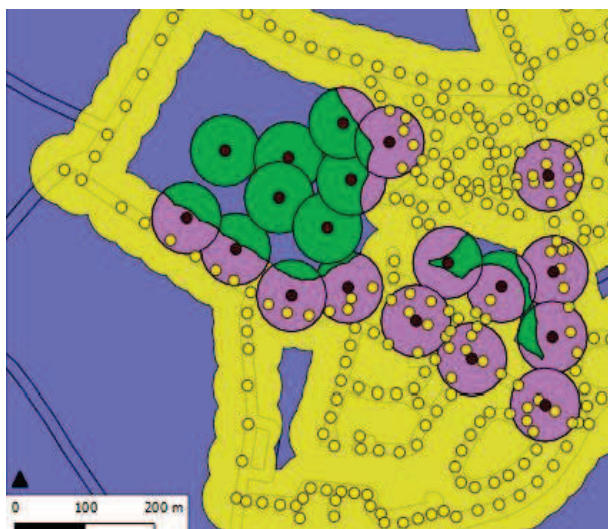


Figure 13 : Zones de pollution lumineuses autour des nichoirs du site de Font Colombe (en bleu : la ville de Montpellier, en jaune : les lampadaires et la pollution lumineuse associée, les points noirs : les nichoirs, en vert : l'aire de prospection des mésanges et en violet : la pollution lumineuse associée à chaque nichoir).

¹ opendata.montpelliernumerique.fr/

c) Utilisation des estimateurs dans les analyses

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée sur ces six variables (couvert en chênes, couvert en arbres, couvert végétal toutes strates confondues, fréquentation piétonnière, fréquentation en voiture, pollution lumineuse). Deux axes majeurs ont été retenus expliquant 73,2% de la variance totale. Le premier axe représente le degré de naturalité, ou d'urbanisation de l'habitat selon le sens de lecture, regroupant toutes les variables exceptée la fréquentation piétonnière, et explique 56,6% de la variance. Plus la valeur est positive, moins le milieu est urbanisé et plus il s'approche du milieu naturel. Le deuxième axe, quant à lui, explique 16,7% de la variance et n'est représenté que par la fréquentation piétonnière. Plus la valeur le long de l'axe est forte, plus la fréquentation en piéton est forte. (Figure 14).

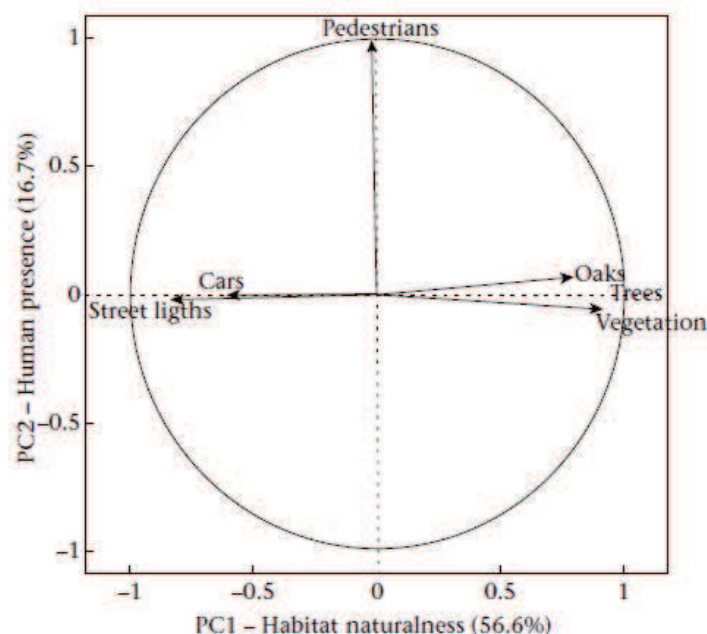


Figure 14 : Variables environnementales dans le premier plan issu de l'ACP

5. Procédures expérimentales mises en place

a) Autour des ressources

De manière à compléter le travail réalisé sur le questionnement des trappes écologiques en ville en lien avec la taille de cavité, deux expériences ont été menées afin d'évaluer si la ressource est le paramètre mal estimé au moment du choix de la cavité et de l'investissement initial dans la reproduction.

i. Expérience de supplémentation alimentaire

Durant les saisons de reproduction 2013 et 2014, une expérience d'apport de ressources alimentaires aux poussins dans les nichoirs a été réalisée. D'après la littérature (Eeva et al., 2009 ; Gienapp et Visser, 2006 ; Grieco, 2001, 2002(a) et (b) ; Koivula et al., 2011 ; Sillanpää et al., 2010), des alimenteurs ont été disposés dans tous les grands et moyens nichoirs en bois de notre dispositif (Figure 15). Les alimenteurs sont remplis tous les 2 jours à partir du jour 0 ou 1 après l'éclosion selon le nombre et l'âge des poussins, avec deux types de larves : *Alphitobius diaperinus* ou buffalos jusqu'à 9 jours puis *Tenebrio molitor* ou vers de farine (Tableau 3).



Figure 15 : Alimenteur dans un nichoir de grande taille

Tableau 3 : Proportions utilisées pour remplir les alimenteurs en fonction de l'âge et du nombre de poussins.

Type de larves	<i>Alphitobius diaperinus</i>					<i>Tenebrio molitor</i>		
Jour après l'éclosion	0 ou 1	2	4	6	8	10	12	14 ou 15
Nb de poussins	Quantité / Nichoir (g)							
1	0.5	1	1.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
2	1	1.5	3	5	5	5	5	5
3	1	2.5	4.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5
4	1.5	3	6	10	10	10	10	10
5	2	4	7.5	12.5	12.5	12.5	12.5	12.5
6	2.5	4.5	9	15	15	15	15	15
7	3	5.5	10.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5
8	3	6	12	20	20	20	20	20
9	3.5	7	13.5	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5

Ces quantités apportées correspondent à un apport entre 20 % et 50 % de la biomasse nécessaire aux poussins pendant la période de nourrissage, elles sont calculées à partir de la quantité pour des nichées moyennes de 8 poussins. Le complément en Nutribird est apporté dans les alimenteurs sur la base d'environ une cuillère à café rase (5 grammes ou 3 millilitres) au jour 6 (apport en caroténoïdes de 0.0015 mg par cuillère à café). Les quantités sont modulées en fonction de la quantité de larves apportée (dépendant donc de la taille et de l'âge de la nichée).

Les nichoirs alimentés sont déterminés en fonction des éclosions progressives et de la taille du nichoir, indépendamment sur chaque site. Un nichoir sur deux est donc traité, et l'autre sert de témoin pour chaque taille de nichoir. A chaque remplissage, la date et le niveau de consommation des vers sont notés.

ii. Expérience de réduction des nichées

Au cours des saisons de reproduction 2015 et 2016, une expérience de réduction de nichées a été mise en place, à partir de différentes expériences de réduction de nichées décrites dans la littérature (Banbura et al., 2008 ; Banbura et al., 2013 ; Garcia-Navas et Sanz, 2010 ; Horak, 2003 ; Parejo et Danchin, 2006 ; Stenning, 2008). Cette expérience permettait de tester si une réduction du coût d'élevage des poussins en ville améliorerait le succès d'envol et la condition corporelle des oiseaux.

En cours d'incubation, une fois la ponte finie, une partie des œufs est remplacée par des œufs en plastique peints, au début de la phase d'incubation. Le remplacement des œufs prélevés permet de limiter l'abandon des nichées, mais aussi de ne pas affecter le coût d'incubation ni l'efficacité de l'incubation pour les autres œufs de la ponte. Les œufs prélevés sont conservés entiers (non cassés) congelés. D'après la littérature, deux ou trois œufs ou poussins sont prélevés. Dans les études portant sur la mésange charbonnière, seuls deux œufs ou poussins sont prélevés. Sur notre dispositif, au cours de l'incubation, deux œufs sont prélevés selon leur emplacement et congelés. Ils sont immédiatement remplacés par des œufs type canari, peints en blanc, vendus dans le commerce, en plastique, de taille semblable aux œufs de mésange charbonnière. Les œufs de chaque nichée sont numérotés fictivement de 1 à x en partant du haut à gauche et en tournant dans le sens des aiguilles d'une montre. Pour des nichées de 1 à 4 œufs, les œufs 1 et 3 sont prélevés, pour des nichées supérieures à 4 œufs, les œufs 3 et 5 sont prélevés. Les œufs en plastique mis en remplacement sont placés exactement au même endroit que les œufs prélevés dans le nid.

Cette expérience a été mise en place sur tous les nichoirs en bois de grande ou moyenne taille. Les nichoirs à nichée réduite sont déterminés en fonction des pontes progressives et de la taille du nichoir, indépendamment sur chaque site. Un nichoir sur deux est donc traité, et l'autre est témoin pour chaque taille de nichoir.

b) Autour des personnalités

Les contraintes singulières associées aux milieux urbanisés nous ont amenés à se questionner sur les phénotypes particuliers présents en ville et notamment la personnalité. Le dispositif de mesure des personnalités a été mis en place pour les saisons de reproduction de 2014 à 2016, soit durant trois saisons, en ville mais également sur notre site forestier. Ces mesures ont été réalisées au moment de la capture des adultes reproducteurs, juste avant de débiter les mesures morphologiques. Chaque parent a suivi cette séquence de manipulation : capture au nichoir, test d'agressivité en main, pause dans un sac dans le noir, mesure du rythme respiratoire (paramètre de réponse au stress), passage dans le sas de l'open-field, test open-field (ou test d'arène), et enfin baguage, mesures avant de le relâcher. Ainsi, trois mesures de personnalité ont été réalisées.

i. *Agressivité en main*

La mesure d'agressivité en main est réalisée dans les quelques secondes qui suivent la capture au nichoir. L'oiseau est tenu le plus haut possible par les cuisses et dos à l'expérimentateur. Pendant les trente secondes de test, l'expérimentateur approche son doigt cinq fois vers l'oiseau et observe sa réaction pour lui attribuer un score (Tableau 4). Les scores sont modulés à plus ou moins 0.5 point près. La douleur associée au pincement n'est pas prise en compte dans l'attribution du score.

Tableau 4 : Grille d'attribution du score d'agressivité en main

Score	Descriptif du score
3	L'oiseau écarte les plumes de la queue et des ailes puis attaque les doigts en burinant (parfois en alternant avec du pincement).
2	Les ailes ne sont pas écartées, la queue oui, l'oiseau ne burine pas mais pince systématiquement lorsque le doigt est approché.
1	Les ailes et la queue ne sont pas écartées, l'oiseau ne pince que s'il est provoqué (doigt « agressif »), le pincement est plus lent et moins intense
0	L'oiseau ne pince pas ou une seule fois, même si on lui caresse la tête

ii. Rythme respiratoire

Le rythme respiratoire est mesuré d'après le protocole établi par Torné-Noguera et al. (2014). L'oiseau est tenu immobilisé sur le dos afin de voir clairement les mouvements respiratoires au niveau du plastron. Les mouvements respiratoires sont comptés pendant 30 secondes après avoir passé 5 minutes dans un sac noir, servant à faire redescendre en partie le stress de la capture. La mesure est réalisée 2 fois de suite.

iii. Exploration d'un nouvel environnement

L'exploration d'un nouvel environnement est un paramètre souvent étudié afin de déterminer la personnalité des individus. Pour cela, nous avons mis en place un test d'open-field (Stuber et al., 2013; Aplin et al., 2013 ; Dingemanse et al., 2002 ; Dingemanse et al., 2012), où l'oiseau aura la possibilité d'explorer une cage isolée de l'extérieur. La cage (61*39*40 cm) est placée dans une voiture ou sur un chariot à proximité du nichoir, notamment pour le zoo qui n'est pas accessible en voiture. Une mesure de la température ambiante est réalisée afin de pouvoir contrôler pour ce paramètre dans nos analyses. La conception de la cage est telle que les conditions de luminosité sont standardisées. Le passage de l'oiseau dans le sas (11*12*11 cm) pendant une à deux minutes permet de faire redescendre le niveau de stress de l'oiseau avant le début du test. Le test dure quatre minutes, la caméra est placée à 1,10 mètres de la cage, on mesure son activité dans ce nouvel environnement : sa capacité à explorer la cage – nombre de zones explorées et nombre de changement de zone – et le nombre de sauts (Figure 16A).

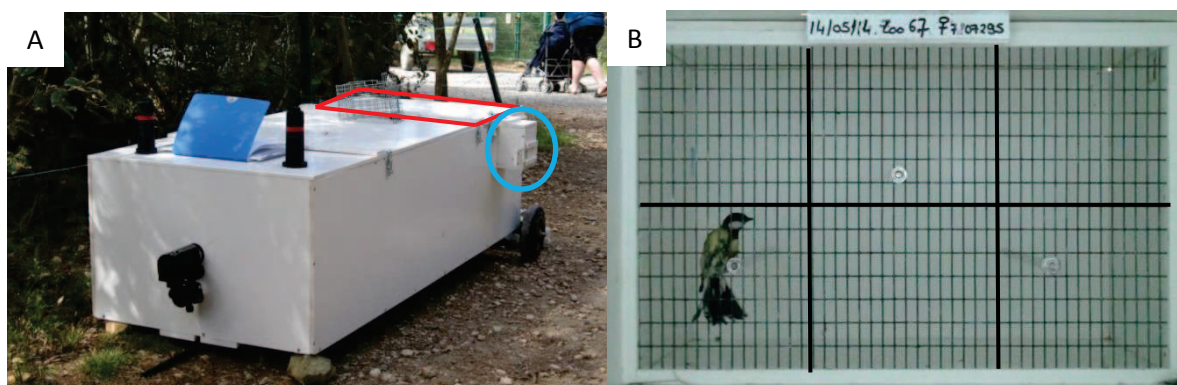


Figure 16 : Dispositif Open-field au zoo (A), le cadre rouge délimite la zone d'exploration et le cercle bleu de le sas d'entrée (photo : A. Charmantier) et vue interne de la zone d'exploration de la cage Open-field.

Les vidéos sont analysées grâce au logiciel JWatcher (Blumstein et al., 2012). La cage est divisée en six zones aériennes et trois zones au sol (Figure 16B). Cinq paramètres sont alors extraits : le taux d'exploration, soit le nombre de zones explorées pendant les quatre minutes de vidéos sur le nombre total de zones, le nombre de changements de zones pendant ces quatre minutes, le nombre de sauts pendant ce même laps de temps, le temps d'exploration, qui est le temps que met l'oiseau pour visiter son maximum de zones et enfin, la vitesse d'exploration correspondant au ratio du temps d'exploration sur le nombre de changements de zones effectués pendant les quatre minutes de test. Ces paramètres permettent d'évaluer la capacité exploratoire de l'oiseau ainsi que son activité dans un nouvel environnement.

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée sur ces cinq variables. Deux axes majeurs ont été retenus expliquant 88,8% de la variance totale. Le premier axe représente le niveau d'activité global de l'oiseau dans ce nouvel environnement et explique 60% de la variance. Le deuxième axe explique 28,8% de la variance et est principalement représenté par la vitesse d'exploration de l'oiseau (Figure 17).

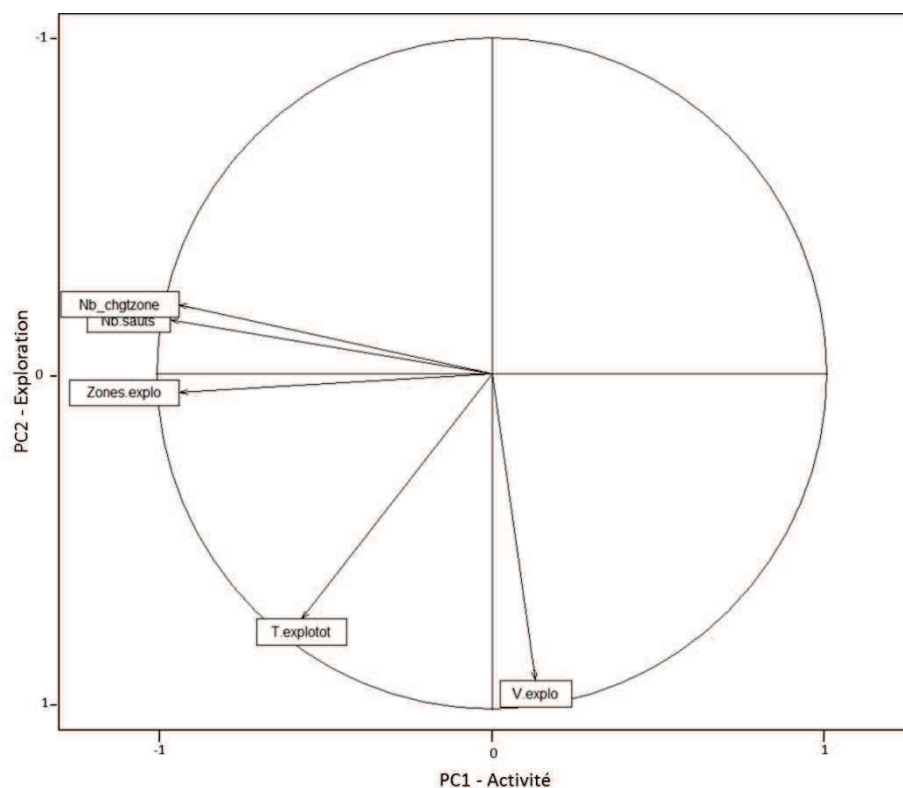


Figure 17 : Variables issues des vidéos open-field dans le premier plan issu de l'ACP

iv. Réseau national et agressivité en main

Une collaboration avec les villes de Paris, Dijon, Strasbourg et Moulis a été mise en place afin de collecter des données d'agressivité en main au cours des saisons de reproduction 2015 et 2016. Ces données permettent d'obtenir des répliques urbains et ruraux dans le cadre de la comparaison des personnalités inter-habitats. De manière à corriger plus facilement pour l'effet spatial relativement à celui de l'habitat, des paires géographiques (urbain et rural) ont été formées pour la plupart des sites répliques.

Les données complémentaires demandées et associées à cette mesure sont le lieu, la date et l'heure de la mesure, le sexe de l'individu, son âge, l'âge des poussins au moment de la mesure et le nom de l'observateur. Pour faire face au fort effet observateur, les expérimentateurs participant à cette collaboration sont des mesureurs aguerris. Par site réplique, nous espérons avoir une vingtaine de mâles et une vingtaine de femelles reproducteurs en situation de première ponte par année (Tableau 5).

Tableau 5: Données d'agressivité en main récoltées en 2015 et 2016 sur le réseau mésange français.

	2015					2016				
	Ville		Forêt		Total	Ville		Forêt		Total
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle		Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	
Montpellier	47	50	18	18	133	61	66	14	18	159
Strasbourg	8	5	9	9	31	7	9	7	14	37
Paris	11	12	11	18	52	13	11	15	15	54
Moulis	0	0	24	21	45	/	/	/	/	/
Dijon	8	7	30	23	68	3	12	17	20	52

6. Analyses de données

Afin d'analyser les données récoltées et de répondre aux différentes questions scientifiques associées, nous avons réalisé des modèles linéaires mixtes grâce aux packages lme4 (Bates et al., 2014) et lmerTest (Kuznetsova et al., 2016) sur le logiciel R. Les différents modèles, distributions d'erreurs et effets simples étudiés (fixes et aléatoires) sont résumés dans le tableau suivant (Tableau 6). Les interactions entre les différents facteurs sont décrites dans chaque manuscrit. La sélection des modèles a été réalisée par la méthode pas à pas descendant, avec une p-value de 0.05 (ou 0.1, pour certains modèles) comme seuil pour les effets fixes.

Tableau 6 : Résumé des effets pour chaque modèle statistique des différents chapitres

Variable à expliquer	Famille	Effets fixes													Effets aléatoires			
		Taille Nichoir	Expérience	PC1-Naturalité	PC2-Piétons	Habitat	Année	Taille Tarse	Taille Ponte	Age Poussin	Nb Poussins	Nb Eclotions	Sexe	Age Reproducteur	Température	Nichoir	N° Bague	Id mère
Pour les trappes			Triplet/Isolé															
Occupation	Binomiale	x	x	x	x		x										x	
Taille de ponte	Normale	x	x	x	x		x										x	
Eclotion	Quasi-poisson	x		x	x		x		x								x	
Envol	Quasi-poisson	x		x	x		x		x								x	
Masse des poussins	Normale	x		x	x		x	x		x	x						x	
Date de ponte	Normale	x		x	x		x										x	
Pour l'alimentation			Alimentation															
Masse des poussins 9j	Normale	x	x	x	x		x			x							x	x
Masse des poussins 15j	Normale	x	x	x	x		x	x		x							x	x
Envol	Binomiale	x	x	x	x		x				x						x	x
Masse des reproducteurs	Normale		x	x	x		x	x		x		x	x				x	
Pour la réduction			Réduction															
Masse des poussins	Normale	x	x	x	x		x	x		x							x	x
Envol	Quasi-poisson	x	x	x	x		x		x								x	x
Masse des adultes	Normale		x	x	x		x	x		x		x	x				x	
Taille de ponte	Normale	x		x	x		x											x
Pour les morphotypes																		
Masse des poussins	Normale	x		x	x	x	x	(x)		x							x	x
Taille du tarse des poussins	Normale	x		x	x	x	x			x							x	x
Masse des reproducteurs	Normale			x	x	x	x	(x)				x	x				x	
Taille du tarse des reproducteurs	Normale			x	x	x	x					x	x				x	
Taille de l'aile des reproducteurs	Normale			x	x	x	x	x				x	x				x	
Taille de la queue des reproducteurs	Normale			x	x	x	x	x				x	x				x	
Pour les personnalités			Personnalité															
Agressivité en main	Normale			x	x	x	x					x	x	x			x	
Rythme respiratoire	Normale			x	x	x	x					x	x	x			x	
PC1-Activité	Normale			x	x	x	x					x	x	x			x	
PC2-Exploration	Normale			x	x	x	x					x	x	x			x	
Date de ponte	Normale		x	x	x	x	x					x	x				x	
Taille de ponte	Normale		x	x	x	x	x					x	x				x	
Eclotion	Normale		x	x	x	x	x		x			x	x				x	
Envol	Quasi-poisson		x	x	x	x	x		x			x	x				x	

CHAPITRE III. TAILLE DE CAVITE ET TRAPPE
ECOLOGIQUE EN MILIEU URBAIN

Résumé du chapitre

Objectifs :

Le choix d'un site de vie et de reproduction par les individus est une étape cruciale pour la survie au niveau individuel ou populationnel. Grâce à l'utilisation d'indices environnementaux, ce choix est censé être optimal (Hickford et Schield, 2010 ; Schaepler et al., 2002). Pourtant, dans des environnements perturbés comme les milieux urbanisés, les indices habituels de qualité environnementale peuvent être amenés à induire en erreur les individus par une discordance avec la qualité réelle de l'habitat (Robertson et al., 2013). Les individus peuvent alors choisir des sites de qualité moindre du fait de la présence d'indices indiquant un habitat de bonne qualité qui ne l'est plus, conduisant les individus dans une trappe écologique (Robertson et Hutto, 2006, voir chapitre I pour plus de développements sur les trappes écologiques). C'est dans ce contexte que nous nous sommes intéressés au site de reproduction des mésanges et en particulier aux cavités qu'elles utilisent. La présence de cavités déjà existantes est nécessaire pour la nidification des mésanges et la taille de cette cavité joue un rôle sur l'investissement de celles-ci dans la reproduction. Des travaux ont d'ores et déjà démontré que la Mésange charbonnière préfère les grandes cavités dans lesquelles elles présentent un investissement reproductif (en nombre d'œufs pondus) plus important (Löhrl, 1986). Pour que cet investissement reproductif soit adaptatif, la taille de la cavité doit donc aussi être corrélée dans une certaine mesure avec les ressources disponibles au moment de l'élevage des jeunes, ce qui est attendu dans un système forestier naturel (Lambrechts et al. 2010). Il est donc intéressant de s'interroger sur la capacité des mésanges à découpler l'effort reproducteur à fournir de la taille de la cavité dans un milieu où cette taille de cavité est fréquemment dissociée des ressources qui seront disponibles. C'est dans cette optique que nous avons cherché à tester l'existence d'une trappe écologique en liaison avec la taille des cavités artificielles et la disponibilité des ressources en milieu urbain par la mise en place d'un dispositif expérimental original. Si la cavité représente un indice pour évaluer l'investissement reproductif à fournir, nous prédisions que les mésanges i) préféreraient les plus grandes cavités, ii) pondraient plus d'œufs dans ces grandes cavités et iii) du fait du découplage avec la ressource locale, elles produiraient moins de jeunes à l'envol, traduisant un mécanisme de trappe écologique associé aux cavités artificielles (Manuscrit 1).

De plus, ce dispositif particulier nous a permis de nous intéresser à l'occupation de ces cavités hors période de reproduction. D'anciennes études suggèrent que les espèces cavicoles secondaires comme la Mésange charbonnière préféreraient des petites cavités pour nicher hors épisode de reproduction (Van Balen, 1984 ; Löhrl, 1986) pour des raisons d'économies énergétiques et de limitation des risques de mortalité (Dhondt et al., 2010 ; Mainwaring, 2011). Il était donc intéressant de se pencher également sur ce changement de préférence potentielle pour une taille de cavité entre les différents épisodes saisonniers (Manuscrit 2).

Méthodes :

Pour les saisons de reproduction 2011-2012, trois tailles de nichoirs (petits, moyens et grands) ont été proposées aux mésanges charbonnières, dans la gamme utilisée dans le milieu naturel. Ces nichoirs ont été disposés de deux manières : en triplet, afin de tester la préférence pour une taille de cavité pour des caractéristiques environnementales similaires, et isolé, afin de contraindre la reproduction dans une taille de nichoir donnée. Les caractéristiques environnementales autour de chaque nichoir, ressources et perturbateurs anthropiques, ont été quantifiées lors de la saison de reproduction 2012 et prises en compte pour chaque condition à vérifier (pour plus de détails voir Chapitre II). La préférence pour une taille de cavité a été quantifiée avec le taux d'occupation de chaque taille de nichoir dans les triplets, l'investissement initial dans la reproduction a été mesurée avec la taille de ponte, et enfin le succès reproducteur final a été obtenu en sortie grâce au nombre de poussins envolés. Ces trois éléments étaient accessibles grâce au suivi de base de nos populations de mésanges et nous ont permis de tester l'hypothèse d'une trappe écologique potentielle dans les grandes cavités. La mesure de condition corporelle des poussins en 2012 nous a également apporté un éclairage supplémentaire sur les performances de reproduction de ces oiseaux dans ces différentes tailles de cavité (Manuscrit 1).

La préférence hivernale pour la taille de cavité a pu être relevée grâce aux triplets de ce dispositif. Les nichoirs ont été visités au début des saisons de reproduction et la présence d'excréments d'oiseau et de plumes ont été notées dans des nichoirs occupés par des mésanges charbonnières durant la saison de reproduction associée, permettant ainsi de déterminer l'occupation hivernale de ces cavités de différentes tailles (Manuscrit 2).

Résultats :

L'occupation plus importante des grands nichoirs dans les triplets nous a permis de valider la préférence des mésanges charbonnières pour les grandes cavités (dans les triplets : $Taux_{Petit}=0$, $Taux_{Moyen}=0.09$, $Taux_{Grand}=0.47$, $p<0.001$). De plus, la taille de ponte est significativement plus grande d'environ un œuf (Taille du nichoir, $p=0.014$) dans les grandes cavités, triplets et nichoirs isolés confondus, traduisant d'un investissement reproducteur plus important dans les grands nichoirs. Pour ces deux résultats, le degré d'urbanisation, ressources comprises, est présent en effet additif, c'est-dire que l'occupation et la taille de ponte sont plus bas dans les milieux les plus artificialisés (PC1, respectivement $p=0.012$ et $p=0.041$). Enfin, les grandes cavités envoient moins de poussins que les cavités de taille moyenne à taille de ponte égale, environ un poussin de moins (Taille du nichoir, $p=0.041$). De plus, les poussins de notre dispositif ne diffèrent pas dans leur condition corporelle selon la taille de la cavité (Manuscrit 1).

L'occupation hors épisode de reproduction de nos nichoirs en triplet, par le relevé d'excréments, est plus importante dans les moyennes et grandes cavités relativement aux petites ($Taux_{Petit}=0.05$, $Taux_{Moyen}=0.62$, $Taux_{Grand}=0.86$, $p=0.018$). De plus, la présence de plumes a été relevée principalement dans les grandes cavités, de manière plus sporadique dans les moyennes cavités alors qu'aucune plume n'a été trouvée dans les petites cavités ($Taux_{Petit}=0$, $Taux_{Moyen}=0.05$, $Taux_{Grand}=0.71$, $p<0.001$) (Manuscrit 2).

Conclusion :

Le choix actif des grandes cavités, et ce même hors saison de reproduction, et l'investissement plus important dans celles-ci aboutissant à une reproduction moins efficace nous a permis de conclure sur la présence d'une trappe écologique dans les grands nichoirs sur notre dispositif urbain. La différence de succès d'envol ne résulte pas d'un succès d'éclosion plus bas, ce qui nous permet de mettre en lumière les contraintes d'élevage des poussins imposées par le milieu urbain, quelle que soit la taille de cavité ou encore le degré d'urbanisation. L'hypothèse la plus probable est que les ressources alimentaires peuvent être le facteur limitant en milieu urbain. Les femelles réalisent alors des pontes trop grandes dans un environnement trop pauvre en ressources alimentaires pour l'élevage des jeunes (Cholewa et Wesolowski, 2011 ; Wilkin et al., 2009). Cette hypothèse est soutenue par les masses corporelles relativement faibles de nos poussins urbains, comparativement à des poussins ruraux (Chamberlain et al., 2009 ; Solonen, 2001).

Ces résultats soulèvent donc des questionnements écologiques en termes de qualité et quantité des ressources disponibles en ville, ce qui a alors été étudié sur notre dispositif par des approches expérimentales (Chapitre IV). Des questionnements évolutifs sur l'adaptation des populations de mésanges charbonnières à l'environnement contraignant qu'est le milieu urbain sont également mis en lumière par ces résultats, notamment en termes de phénotypes adaptés aux milieux urbanisés (Chapitre V). Dans un cadre plus appliqué, ces résultats apportent un éclairage sur l'attention particulière qui doit être apportée sur la mise en place et la gestion de ces cavités par les collectivités territoriales dans un but de conservation de la faune sauvage, notamment dans des lieux habituellement peu exploités où la ressource alimentaire peut manquer (Mänd et al., 2005).

Manuscrits associés :

Manuscrit 1 : Demeyrier V., Lambrechts M.M., Perret P. & Grégoire A., 2016. Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment. *Animal Behaviour* 118, 181-190.

Manuscrit 2 : Lambrechts M.M., Abouladzé M., Bonnet M., Demeyrier V. Doutrelant C., Faucon V., le Prado G., Lidon F., Noell T., Pagano P., Perret P., Pouplard S., Spitaliéry R. & Grégoire A., 2013. Nest-box size influences where secondary-cavity exploiters roost and nest: a choice experiment. *Journal of Ornithology* 154, 563-566.



Contents lists available at ScienceDirect

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav

Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment



Virginie Demeyrier*, Marcel M. Lambrechts, Philippe Perret, Arnaud Grégoire

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CEFE UMR 5175, Campus CNRS, Université de Montpellier, Montpellier, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 11 February 2016
Initial acceptance 16 March 2016
Final acceptance 23 May 2016

MS number 16-00118R

Keywords:

clutch size
cue
great tit
habitat quality
maladaptive behaviour
nestbox
urbanization

An ecological trap occurs when animals prefer to settle in poor-quality habitats even though alternative high-quality habitats are available. Thus, to find evidence of a trap one must show (1) a habitat preference and (2) a mismatch between the settlement decision and reproduction or survival. However, demonstrations of traps in the wild are currently limited because the misleading cues have to be identified and are usually difficult to manipulate experimentally. Places where humans transform habitats, such as urbanized areas, are particularly prone to this ecological phenomenon. Here we tested whether the size of a human-made structure (artificial cavities) can induce maladaptive breeding responses via an ecological trap mechanism in an urban secondary-cavity nesting bird, the great tit, *Parus major*. Previous studies showed that great tits prefer to breed in large cavities; cavity size is thus used as a cue in nest site selection. Reproductive investment in great tits has also been shown to be influenced by the breeding cavity size. However, this behaviour can only be adaptive if cavity size matches the quality of the breeding habitat. This is not necessarily the case in urbanized environments where natural habitat has been removed or breeding habitat modified. We performed a cavity choice experiment, providing an opportunity for great tits to choose between three cavity size options, and monitored their subsequent breeding attempts. We found that urban great tits preferred the largest artificial cavities for breeding when they could choose between small, medium-sized and large cavities. Individuals from the largest cavities also invested more in egg production, yet had a lower fledging success than those from medium-sized cavities, experimentally showing a trap mechanism in free-living animals. With this study, we shed light on maladaptation associated with human-transformed habitat.

© 2016 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Adaptation-based theory predicts that organisms use environmental cues to estimate habitat quality to improve their choice of where to live and breed (Hickford & Schield, 2010; Kristan, 2003; Schlaepfer, Runge, & Sherman, 2002). In a natural system, where cues match the real quality of the environment, the associated choice is expected to lead demographically to a source–sink dynamic (e.g. Dias, 1996). In these conditions, rich source habitats are preferred to poor sink ones, and individuals will settle in poorer sink habitat only when a better option is not available (i.e. default choice B in Fig. 1). However, in systems facing human-induced rapid environmental change (HIREC, e.g. Hale & Swearer, 2016; Sih, 2013), cues exploited for habitat selection could be decoupled from the true quality of the habitat, potentially causing maladaptive responses. Because of HIREC, poor quality habitat may become

attractive but in fact reduce survival or reproduction. These kinds of habitat have been defined as ecological or evolutionary traps (Gilroy & Sutherland, 2007; Hale, Tremblay, & Swearer, 2015; Robertson & Hutto, 2006; Robertson, Rehage, & Sih, 2013; Schlaepfer et al., 2002) and can, in extreme cases, become attractive sinks (option A in Fig. 1; Delibes, Ferreras, & Gaona, 2001). Ecological traps are predicted to occur especially in human-transformed habitat representing one aspect of HIREC (Hale & Swearer, 2016; Robertson et al., 2013). For instance, in natural conditions, sea turtle hatchlings use the moon light reflecting on the oceanic horizon to find the ocean essential for survival, but the attractive artificial light from the human-made beach front might guide the hatchlings inland, therefore preventing survival. The artificial beach environment would thus represent an ecological trap for the turtle hatchlings (Witherington, 1997).

In the ecological framework, Robertson and Hutto (2006) defined three proximate causes for ecological traps where habitat attractiveness is decoupled from habitat quality. First, the cues used in habitat selection might change in expression (e.g. intensity, type,

* Correspondence: V. Demeyrier, CEFE-CNRS, UMR 5175, 1919, route de Mende, F34293 Montpellier Cedex 5, France.

E-mail address: virginie.demeyrier@cefe.cnrs.fr (V. Demeyrier).

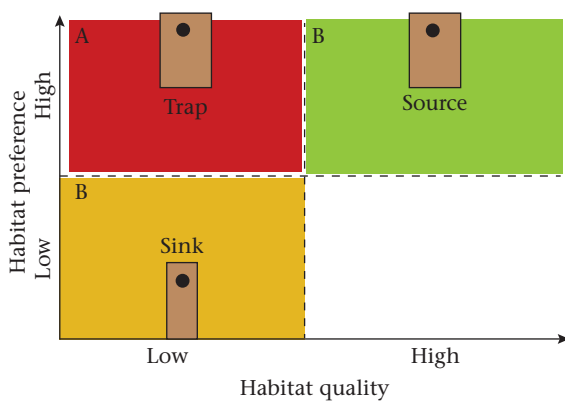


Figure 1. Preference for habitat in relation to its quality. (A: perturbed environment; B: natural environment, adapted from Gilroy & Sutherland, 2007).

number) making a habitat more attractive without changing habitat quality. Second, the cues used in habitat selection might not be altered in a rich habitat that is transformed into a poor habitat. Third, integrating the two previous causes, habitat attractiveness might increase whereas at the same time habitat quality declines. However, demonstrating an ecological trap in the wild is usually difficult because the cues involved in the preference and selection of the habitat have to be identified with precision. In addition, these cues are extremely difficult to manipulate experimentally following robust experimental designs (e.g. Johnson, 1980; Robertson & Hutto, 2006). Experimental demonstration of an ecological trap in the wild is therefore limited despite the extensive efforts of empirical research to assess behavioural effects of traps (e.g. Hale & Swearer, 2016; Robertson & Hutto, 2006).

At least one of the three main causes of ecological traps is expected to occur in urbanized environments, considered to be among the extreme examples of HIREC. Urbanization is a fast-developing process worldwide, currently involving more than 50% of the human population (Gaston, Visser, & Hölker, 2015; Marzluff, 2001) and more than 3% of the global terrestrial area (Aronson et al., 2014). This urban expansion induces degradation of the natural environments and will especially promote species able to successfully adapt to cities (Adams & Lindsey, 2011; Clergeau, Croci, Jokimäki, Kaisanlahti-Jokimäki, & Dinetti, 2006). Urban areas have recently been described as potential ecological traps for wildlife, especially when animals are attracted to the massive presence of artificial human-fabricated cues, cues that reflected true habitat quality in rich natural environments, but that are misleading in a transformed, poor, urbanized environment (MacGowan, 2001; Marzluff, 2001; Robertson et al., 2013). Among the human-fabricated cues that might be used in habitat selection are artificial cavities exploited as breeding sites, such as human-made nestboxes. Preference for a certain box design as reflected in its shape or size is species-specific and perhaps population-specific or even a matter of individual choice (e.g. Lambrechts et al., 2010). For instance, previous studies in secondary-cavity nesting great tits, *Parus major*, have shown that females prefer to breed in large nestboxes (Löhrl, 1986; Maziarz, Wesolowski, Hebda, & Cholewa, 2015; Møller et al., 2014). In addition, clutch size has been shown to increase with the size of the nesting cavity, either through individual plastic adjustment or nonrandom distribution of individuals varying in reproductive capacity (Karlsson & Nilsson, 1977; Löhrl, 1980; Slagsvold, 1987; Van Balen, 1984). Breeding in a large cavity might limit hyperthermia risks, reduce nestling competition for space or decrease predation risks inside the cavity, therefore not penalizing larger broods (Löhrl, 1986; Van Balen,

1984). However, these behavioural responses to nestbox size would be adaptive only if cavity size were closely associated with the quality of the breeding environment. For instance, cavity size associated with brood size also has to be linked to some extent to food availability in the habitat at the time the nestlings are reared, to increase fledging success. In natural conditions, the cavity size used for nesting is expected to be positively associated with the tree trunk diameter and therefore with a larger volume of the tree canopy providing more niches for arthropods, such as caterpillars, required to rear the nestlings (Lambrechts et al., 2010, 2012; Robles, Ciudad, & Matthysen, 2011). It has therefore been hypothesized that cavity size could be used as a cue to estimate the quality of the selected breeding habitat and at the same time be used to adjust clutch size, and thus brood size, to the future arthropod availability required to rear the nestlings (Mänd, Tilgar, Lohmus, & Leivits, 2005). However, the more attractive larger boxes, when present in poorer urbanized environments, might disassociate cavity size and the associated clutch size from the future prey availability required to rear the nestlings, whatever the potential benefits of breeding in larger cavities listed above, and therefore might proximately cause an ecological trap because of one of the three main reasons outlined in Robertson and Hutto (2006). To our knowledge, this scenario has never been experimentally studied (Mainwaring, 2015; Robertson et al., 2013).

To test formally whether artificial cavities may become potential ecological traps in urbanized environments, three conditions have to be verified (Gilroy & Sutherland, 2007; Robertson et al., 2013; Schlaepfer et al., 2002). First, urban breeders should have a stronger preference for larger boxes when they have the option to choose between larger, medium-sized and smaller nestboxes. Second, clutch size should be positively associated with box size; the birds are expected to lay more eggs in the more attractive larger boxes. Finally, if the size of the box becomes disconnected from habitat richness in the more urbanized environments, and if these environments are globally restrictive for food resources and/or experience higher anthropogenic disturbance, fledging success is predicted to be lower in the larger more attractive boxes. To examine these three conditions, we performed a 2-year choice experiment in which wild urban great tits could breed in one of three box sizes within the range of the cavity sizes accepted by this species (Lambrechts et al., 2010). The cue for nest site selection provided (i.e. cavity size) therefore did not differ from the natural, nonurbanized, conditions. We also quantified the level of urbanization around each of the nestboxes following procedures applied in previous studies in urban areas to account for the potential heterogeneity of urban areas and their potential consequences for the avifauna (e.g. Dauwe, Janssens, Bervoets, Blust, & Eens, 2004; Titulaer, Spoelstra, Lange, & Visser, 2012).

METHODS

Study Species, Area and Data Collection

The field experiment was conducted in 2011 and 2012 in the city of Montpellier, south of France (43°36'43"N, 3°52'38"E) on wild urban great tits from March to July. The area was equipped in autumn 2010 with 243 nestboxes placed along an urbanization gradient. Because of vandalism, at the beginning of the 2011 breeding season, only 168 nestboxes were still there and in the 2012 breeding season, 163. We chose three box designs encompassing the size range of breeding cavity accepted by great tits throughout Europe (Johnson, 1980; Lambrechts et al., 2010). Small, medium-sized and large boxes differed only by internal base area (small = 6 × 6 cm, 36 cm², 43–48 boxes versus medium = 11 × 11 cm, 121 cm², 45–47 boxes, versus large = 14.5 × 14.5 cm, 210 cm², 43–44 boxes), and hence

their volume. Nestboxes were offered in two modalities: triplet (31–30 boxes, respectively, in 2011 and 2012) or single box (133–137 boxes). Testing preference specifically for the place to breed is not easy in natural conditions (Johnson, 1980). A key point is to separate unambiguously ‘free preference’ where the various options (here three boxes differing in size) are available in the same place from ‘imposed choice’ where only one option is available in the same place (here only one of the three box types). In triplets, the three box types were fixed together on the same tree (Fig. 2a) and we randomly assigned the position (left, middle, right) of the three nestbox types (small versus medium versus large). Thus, the order of three box types that belonged to the same triplet differed between territories (e.g. the largest box was either on the left, in the middle or on the right). Tits thus had to choose their nestbox size for the same external environmental modalities indicating their cavity size preference. Other territories contained only one of the three box types, so in these territories the birds had no choice but to use the single box type provided (Fig. 2b). This made sure that we obtained information on reproductive output in different box types, not only those of the preferred size. The distance between neighbouring single boxes or triplets was ca. 100 m to limit intraspecific competition (Remacha & Delgado, 2009). The monitoring was split into five multihabitat areas (i.e. containing parks and streets, see Fig. 3).

The nestboxes were visited once a week from the beginning of the breeding season (late March) until the fledgling phase. Data on three main breeding components were collected to address the trap hypothesis: box occupation rate, clutch size and fledging success (i.e. number of fledglings controlled for clutch size). Hatching success (i.e. number of hatchlings controlled for clutch size) was also quantified to evaluate whether impaired reproductive output

was detected just after the incubation period or after the chicks’ feeding period. To minimize disturbance, adult birds were never trapped. Our analysis focused on first breeding attempts assumed to be initiated at most 30 days after the first egg in that year, following Nager and van Noordwijk (1995). We excluded second broods, that is, clutches that were initiated more than 30 days after the first egg was laid in that year, and replacement clutches after a failed breeding attempt. We defined a repeat clutch as a clutch that was initiated within a week of nest desertion (e.g. see Doutrelant et al. (2008) for an experimental study of repeat clutches). A repeat nest could be built on top of a deserted first breeding attempt or could be initiated in a neighbouring box. In set-ups without human intervention, the exact cause of nest desertion is most often unknown (e.g. the unnoticed predation of one of the parents).

Nestling body condition was measured between 14 and 16 days posthatching, using a Pesola balance for weight and a calliper for tarsus length (Blondel et al., 2006). The evaluation of body condition has been extensively discussed in Garcia-Berthou (2001) and Green (2001). The overall agreement on the way of estimating body condition in wild birds is to study body mass with tarsus length in the explanatory variables.

Urban Environmental Measures

Both the triplets and single boxes were randomly placed in different levels of urbanization. We measured the degree of urbanization within a 50 m radius around each box covering the surface of a great tit territory (Perrins, 1979). Four main urban characteristics that could affect great tit breeding performance were

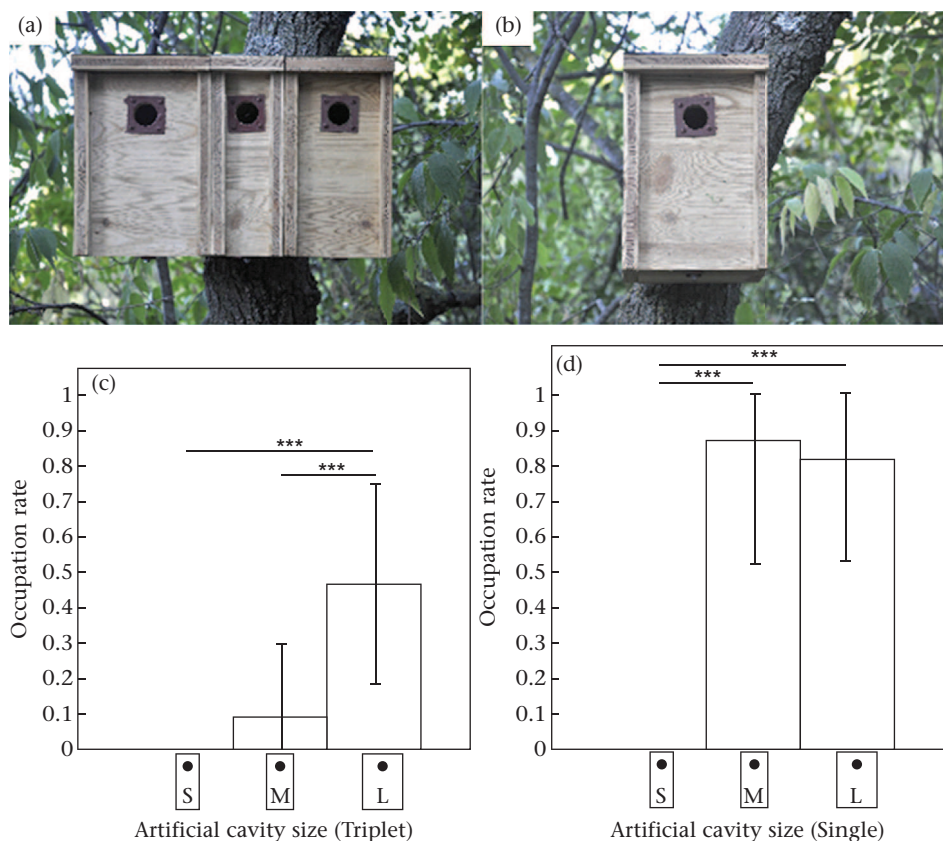


Figure 2. Comparison of preference according to nestbox size. (a) Set-up of a triplet ($N = 57$), (b) set-up of a single nestbox ($N_S = 86$, $N_M = 81$, $N_L = 83$), (c) occupation rate in triplets, (d) occupation rate in single nestboxes. S, M, L stand for small, medium and large size. Mean \pm SE are indicated. * $P < 0.001$.

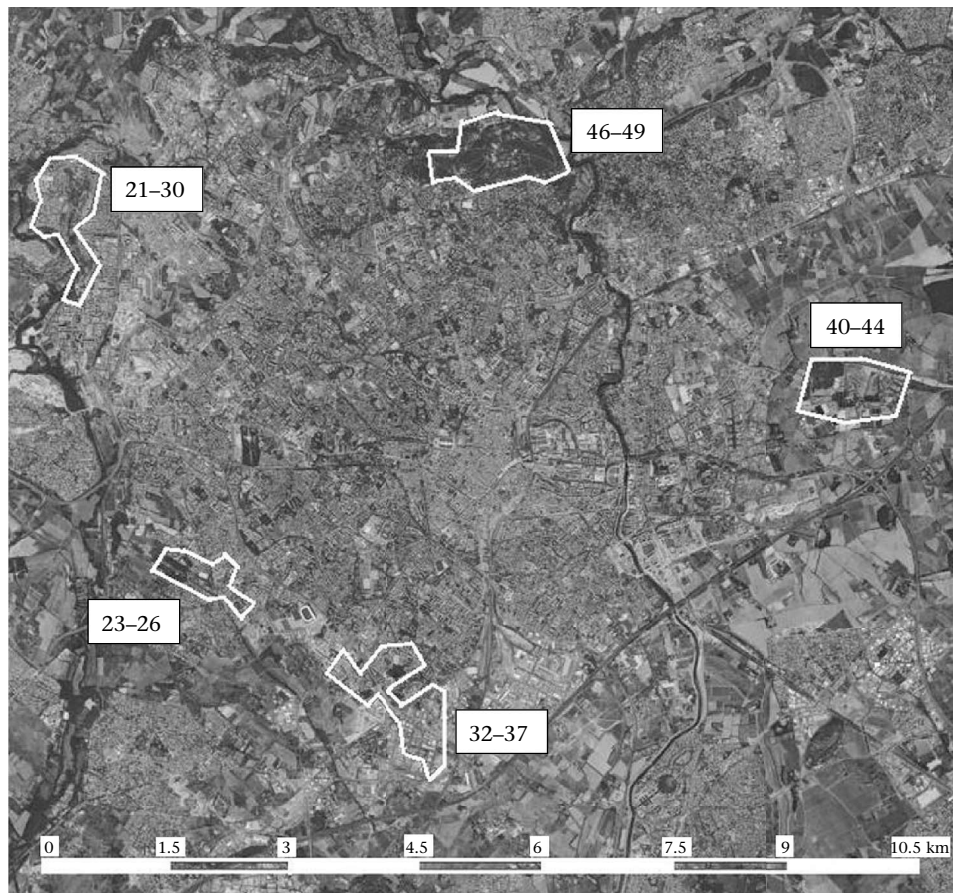


Figure 3. Nestbox distribution on an aerial picture of the city of Montpellier (in white, and the number of nestbox per site).

quantified: (1) vegetation cover reflecting resources (measured in three ways); (2) car traffic reflecting background noise and chemical pollution; (3) pedestrian presence; and (4) presence of artificial light. Vegetation cover was estimated to approximate the spatial variation in prey for great tits (Hinsley, Hille, Gaveau, & Bellamy, 2002; Mackenzie, Hinsley, & Harrison, 2014) and was measured from aerial pictures taken by the city of Montpellier, in summer 2011, analysed with the software Delta (<http://www.montpellier.fr/4053-cartographie-ancienne-de-montpellier.htm>). We quantified the surface covered by (1) oaks (preferred as foraging sites by tits, Mackenzie et al., 2014), (2) trees and (3) green spaces included lawns taking into account the fact that great tits are foraging generalists (Perrins, 1979; see Appendix 1). Presence of motorized traffic and pedestrians (Hedblom & Söderström, 2011; Katti & Warren, 2004) was measured by 5 min counts of motorized and nonmotorized traffic and cross-validated with information available from independent measurements taken during longer periods by the Montpellier urban service (open-data.montpelliernumerique.fr/, $R^2 = 0.96$, $P < 0.001$; see Appendix 2). Artificial night lighting, a measure of light pollution, was quantified by the spatial surface overlap between the 50 m around each nestbox and 50 m around all street lamps (Kempenaers, Borgström, Loès, Schlicht, & Valcu, 2010; Longcore, 2010; open-data.montpelliernumerique.fr/, QuantumGis 1.7.4; see Appendix 2). Additional information is available in Appendix 1 and 2. To control for local habitat characteristics, two major principal component analysis axes reflecting urban local environment characteristics were obtained from six original variables (three types of vegetation cover, motorized traffic, human presence and artificial light): PC1

corresponded clearly to the overall degree of environmental artificiality (56.6% of the variance), called naturalness degree below, with higher values indicating more natural areas (i.e. higher vegetation cover and less disturbance from other sources), whereas PC2 (16.7%) loaded mainly the human presence (Fig. 4).

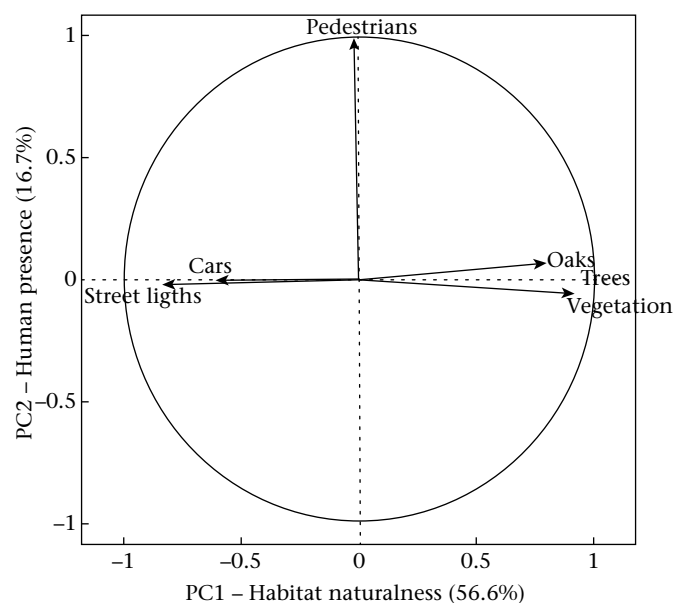


Figure 4. Variables diagram from the PCA (PC1 and PC2 axes).

Statistical Analysis

We used the breeding monitoring data from 2011 to 2012 to compare breeding parameters and nestling body condition in 2012, along the urbanization gradient. We used data from 148 clutches and 130 broods. Vandalism did not differ between box types, nor according to the level of urbanization as reflected in PC1 and PC2 (all $P > 0.05$). However, vandalism was higher during the first year of the study (2011). This implies that it could not explain the results associated with the urbanization gradient in our analysis which excluded vandalism from the data set. It decreased the overall sample size but not in a biased manner.

We used general linear mixed models (GLMM) to analyse the occupation rate with a binomial error distribution with glmer function (R package lme4, Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2014), the clutch size with a normal error distribution with lmer function (R package lme4, Bates et al., 2014) and finally the fledging success, i.e. the number of fledglings per brood, with a quasi-Poisson error distribution with glm function.

Other breeding variables, hatching success and nestling body condition, were analysed, respectively, using a quasi-Poisson error distribution with glm function and a normal error distribution with lmer function in the same package.

Explanatory variables in all models were nestbox size (small, medium or large), constraint on the choice (single box or triplet), PC1 (habitat naturalness), PC2 (human disturbance), year and relevant interactions (nestbox size*constraint on the choice, nestbox size*PC1, nestbox size*PC2, nestbox size*year).

Additional explanatory variables were included in specific models: clutch size in interaction with nestbox size in the model explaining hatching and fledging success; tarsus length, nestling number and weighing hour in the model explaining nestling body condition.

Nestbox number was entered as a random effect since 56% of nestboxes were occupied each year in the 2-year experiment and

nestlings from the same nestbox in 2012 were not independent. A backward procedure was used for model selection (Type III). We looked at model residuals to verify that models properly fitted the data.

Ethical Note

The current work was conducted by agreement with the host research institute CEFÉ (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, C34172-11) and the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique). In addition, the specific work was conducted following authorizations obtained from the national authorities in France: (1) authorization to work with and capture wild birds from the national organization (Permit number 1904, CRBPO – Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux – Museum Paris to A.G.); (2) authorization to work with and capture wild birds in the specific county (Authorization number 2012167-003 from Hérault department to A.G.); (3) authorization certificate for animal experimentation (A34-470 from the Direction Départementale de la Protection des Populations de l'Hérault to A.G.).

RESULTS

First, the occupation rate differed significantly between the box sizes in triplets, being higher for the largest (Table 1, Fig. 2c). For the territories with only one nestbox type, the large and medium-sized nestboxes were occupied at similar rates (Fig. 2d). We also found that small boxes were never occupied, whether single or triplet. In addition, the nestbox occupation rate was higher in less urbanized habitat and in the second year of the experiment, independently of the size of the box (Table 1).

Second, the great tits produced on average larger clutches in the large boxes than in the medium-sized ones (Table 1, Fig. 5a). There was no effect of the nestbox set-up (single versus triplet). Clutch

Table 1

Results of GLMM on nestbox occupation rate (binomial error distribution), clutch size (normal error distribution), hatching success (quasi-Poisson error distribution) and fledging success (quasi-Poisson error distribution)

Fixed effects	Occupation rate				Clutch size				Hatching success				Fledging success			
	Estimate	SE	Z	P	Estimate	SE	t	P	Estimate	SE	t	P	Estimate	SE	t	P
Random effects	variance		SD		variance		SD		variance		SD		variance		SD	
Fixed effects																
Intercept	0.44	0.28	1.57	0.12	8.26	0.20	41.9	<0.001	0.94	0.21	4.37	<0.001	0.65	0.29	2.24	0.03
Nestbox size:	0.06	0.36	0.17	0.86	-0.67	0.25	-2.71	0.01		NS			0.91	0.44	2.06	0.04
medium (M)																
Nestbox size: small (S)	-5.61	1.05	-5.36	<0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
PC1: naturalness degree	0.20	0.08	2.52	0.01	0.14	0.07	2.00	0.04	–	NS	–	–	–	NS	–	–
PC2: human disturbance		NS				NS				NS				NS		
Year: 2012	1.07	0.29	3.71	<0.001	-0.86	0.20	-4.38	<0.001	-0.14	0.07	-1.88	0.06	-0.35	0.08	-4.24	<0.001
Constraint: triplet	-0.35	0.39	-0.19	0.37	–	NS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Clutch size (CS)	–	–	–	–	–	–	–	–	0.11	0.02	4.51	<0.001	0.11	0.02	-1.88	0.06
Nestbox size (M)*Constraint	-2.69	0.61	-4.41	<0.001	–	NS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Nestbox size (S)*Constraint	-13.75	1377	-0.01	0.99	–	NS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Nestbox size (M)*CS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	NS	–	–	-0.12	0.06	-2.06	0.04
Nestbox size*Year	–	NS	–	–	–	NS	–	–	–	NS	–	–	–	NS	–	–
Nestbox size*PC1	–	NS	–	–	–	NS	–	–	–	NS	–	–	–	NS	–	–
Nestbox size*PC2	–	NS	–	–	–	NS	–	–	–	NS	–	–	–	NS	–	–
Random effects																
Nestbox	<0.001	<0.001			0.60	0.78			–	–						–
Residual					1.25	1.12										
Sample size																
Nestbox (small)																
Nestbox (medium)											61				54	
Nestbox (large)											87				76	
Nestbox (triplet)																

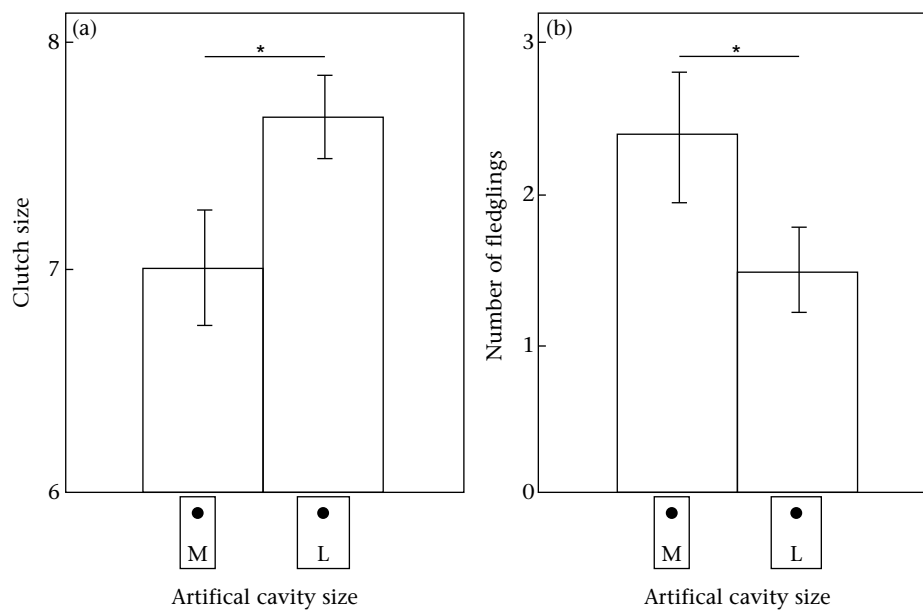


Figure 5. Comparison of (a) initial breeding investment and (b) reproductive output according to nestbox size. M, L stand for medium ($N = 61$) and large ($N = 87$) size. Mean \pm SE are indicated. * $P < 0.05$.

size was higher in less urbanized territories and in the first year of the study, always independently of the nestbox size (Table 1).

Third, there was no significant effect of nestbox size or urbanization degree on hatching success. However, larger clutch sizes produced more hatchlings (Table 1).

Fourth, the number of fledglings was lower in the largest box type than in the medium-sized one (Table 1, Fig. 5b), controlling for clutch size. The number of fledglings was also lower in the second year of the experiment but increased with clutch size (Table 1). There was an interaction between nestbox size and clutch size on the number of fledglings (Table 1, Fig. 6). Indeed, medium-sized boxes had more fledglings than large boxes for most of the clutches, apart from exceptionally large clutches (over eight) in which more nestlings fledged in large boxes. There was no statistically significant effect of our urban environmental measures on the number of fledglings (Table 1).

Finally, fledgling body condition did not vary with nestbox size (Table 2). Overall, fledgling body mass was low (mean \pm SE: 15.04 ± 0.11 g, range 8.2–19.5) taking rural sites as a reference (i.e. mean: 17.5 g in Hinsley et al., 2002; studies reviewed in Chamberlain et al., 2009).

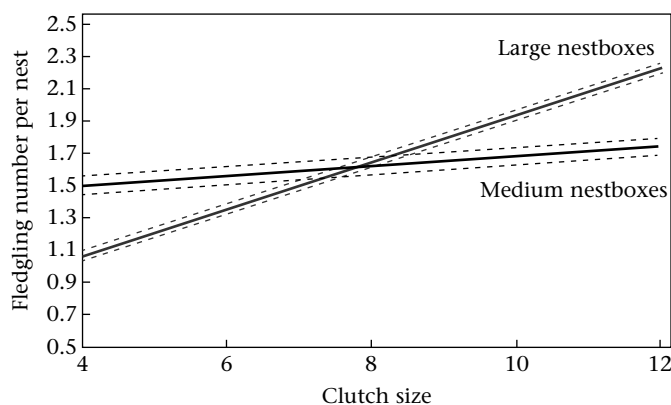


Figure 6. Comparison of reproductive output according to nestbox size (medium ($N = 61$) and large ($N = 87$)) and clutch size. Mean \pm SE are indicated.

DISCUSSION

Our main aim was to evaluate whether artificial breeding cavity size could lead great tits to take wrong decisions in relation to reproduction in an urban habitat. As predicted by the ecological trap hypothesis, the use of attractive larger cavities (measured with the occupation rate), which also induced higher initial breeding investment (measured with the clutch size), resulted in lower fledging success.

The great tits clearly preferred the larger cavities when there was the option to choose between three cavity sizes that only differed in the nest chamber size attached. Although the smallest boxes were never occupied in our study population, great tits accept these small cavity sizes in other European study sites (Van Balen, 1984). Without the triplet set-up, such an active choice and preference for nest sites would have been difficult to demonstrate in nonexperimental natural conditions (e.g. see Johnson, 1980). External visual stimuli were apparently not important in nest site

Table 2

Results of GLMM on body condition of 15-day-old nestlings (normal error distribution)

	Estimate/variance	SE/SD	<i>t</i>	<i>P</i>
Fixed effects				
Intercept	−18.78	2.00	−9.37	<0.001
Nestbox size: medium (M)		NS		
Nestbox size: small (S)	–	–	–	
PC1: Naturalness		NS		
PC2: Human disturbance		NS		
Tarsus length	1.44	0.10	14.11	<0.001
Nestling age	0.52	0.09	5.89	<0.001
Nestling number	−0.25	0.09	−2.73	0.01
Nestbox size * PC1		NS		
Nestbox size * PC2		NS		
Random effects				
Nestbox	1.04	1.02		
Weighing hour				
Residual	0.96	0.98		
Sample size				
Nestbox (medium)		122		
Nestbox (large)		191		

Estimate and SE are given for fixed effects and variance and SD for random effects.

attractiveness because the occupation rate of the more visible larger triplets (total bottom floor: 210 plus 121 plus 36 cm²) was not higher than that of the less visible smaller single boxes (210 or 121 or 36 cm²). However, additional experimental studies will be required to identify the proximate underlying mechanisms involved in how chamber size is perceived and estimated (e.g. see Löhrl, 1980).

As previously reported (Karlsson & Nilsson, 1977; Löhrl, 1980; Slagsvold, 1987; Van Balen, 1984), we also found that clutch size was positively affected by cavity size. However, we unambiguously demonstrated that the additional reproductive investment associated with nestbox size did not result in an improved fledging success in an overall disturbed environment. Interestingly, the level of urbanization was retained as an additive effect in the occupation rate and clutch size models, i.e. both increased with habitat naturalness degree, and never as an interaction term with cavity size. This supports the idea that birds independently adjust their reproductive investment according to cavity size and level of urbanization.

Concerning the impaired breeding success, we found no difference in hatching success according to cavity size, indicating that the effect is mainly present during the nestling stage and highlighting the potential role of resources. In insectivorous birds, resources required to rear the nestlings appear delayed from the period when the nest site is chosen and initial clutch is laid (Lambrechts et al., 2010, 2012; Mänd et al., 2005; Robles et al., 2011). The absence of any naturalness degree effect on fledging success supports the idea that our urban area is overall restrictive.

We hypothesize that lower breeding performance in urbanized environments could partly be due to insect-rich native vegetation often being replaced by insect-poor exotics to decorate streets or parks (Mackenzie et al., 2014), which do not provide caterpillars or other invertebrates needed to rear all the nestlings (Cholewa & Wesolowski, 2011; Isaksson & Andersson, 2007; Wilkin, King, & Sheldon, 2009). Probably, when females lay clutches that are overall too large to adequately rear nestlings in good body condition, it is because of a lack of food availability (Anderies, Katti, &

Shochat, 2007). In each box type, there were 'lower quality' and 'higher quality' individuals as reflected in clutch size. The additional observation that there was a significant interaction between clutch size and cavity size on fledging success supports the idea that the weakest individuals (laying fewer eggs, Perrins, 1979) cope less well with habitat constraints caused by urbanization. This result was not due to a differential hatching success across box sizes and urbanization levels. The higher clutch size in the largest nestbox type could be due to plasticity or to a higher quality of breeders in these large, attractive cavities. However, if this observation did not result from plasticity, the trap effect would be higher, i.e. the higher quality individuals that had better access to the larger cavities were more trapped. Although this was not the aim of the present work, we found no significant effect of nestbox size on the onset of egg laying (see Appendix 3). This suggests that the best individuals, laying earlier (Auld & Charmantier, 2011; Sheldon, Kruuk, & Merilä, 2003), did not always occupy the largest cavities.

We observed that both breeding success and fledging condition were generally low compared with observations in rural sites, regardless of the size of the nest chamber, also supporting findings in other study areas in Europe (Chamberlain et al., 2009; Solonen, 2001). This assessment highlights questions about fledging survival. Using as a reference the study of Naef-Daenzer, Widmer, and Nuber (2001), who used radiotracking to test postfledging survival in association with fledging weight in a relatively rich forest environment, 56% of our measured nestlings ($N = 349$) weighed less than the survival limit weight they estimated (Fig. 7). This was supported by the fact that urban productivity in the city of Montpellier never reached two fledglings per breeding attempt on average. However, long-term studies will be required to quantify properly population sustainability at an ecological scale.

Based on the former result, we propose a simple proximate explanation for the existence of maladaptive clutch sizes in urbanized environments in the sense that the larger, most attractive, cavities led the urban breeders to produce too many eggs. Whether this breeding response can be attributed to intraindividual plasticity or additive genetic variation across individuals remains

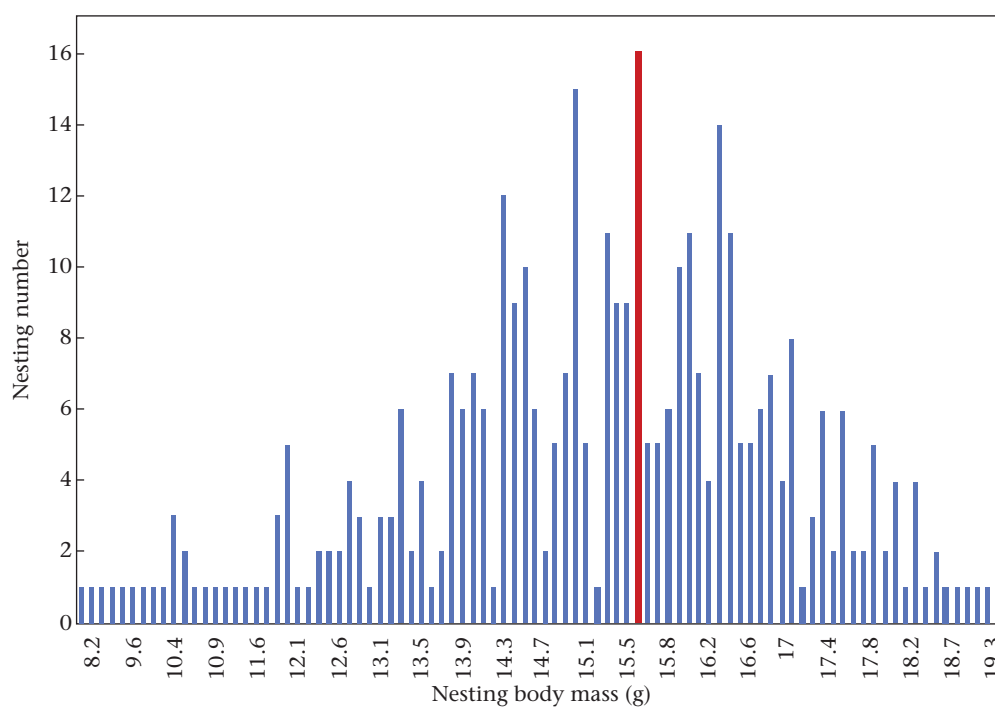


Figure 7. Number of nestlings in relation to their body mass (blue: measured nestling mass; red: threshold mass for surviving after fledging from Naef-Daenzer et al., 2001).

unclear. Plasticity could be the prevailing force only if individuals were strictly randomly distributed across the different box types. However, it has been demonstrated that clutch size in great tits has a heritability of up to 0.48 (e.g. [Cooke & Buckley, 1989](#)). Thus, gene flow from rural towards urbanized environments might maintain nonadaptive clutch sizes in urban landscapes ([Dhondt, Adriaensen, Matthysen, & Kempenaers, 1990](#); [Hörak, 1993](#); [Postma & van Noordwijk, 2005](#)). From an evolutionary perspective three issues arise. First, if the ecological trap is severe enough, the phenomenon may persist with the recruitment of naïve breeders each year (inducing an attractive sink population for large cavities). Second, local urban birds could respond by avoiding large cavities after breeding failure in them. Finally, local adaptation could occur if a proportion of the breeders develop the capacity to disentangle the local environmental condition from its natural cue ([Schlaepfer et al., 2002](#)). This study clearly indicates that supplying human-made nesting sites does not necessarily only increase reproductive opportunities, but could also have unexpected consequences. Caution is thus recommended when citizens or conservation agencies erect artificial cavities to attract wildlife.

Finally, and to go further, a food supplementation experiment could be a good way to disentangle the influences of resources from other urban environmental constraints in the expression of breeding success. We suppose that if resources are indeed limiting in urban areas, a supplementation experiment could improve fledging success and nestling body condition and therefore reduce the trap effect.

Acknowledgments

We thank all the people that assisted in the field work: Pascal Pagano, Stéphane Pouplard, Rémy Spitalieri, Matthieu Abouladzé, Frédéric Lidon, Virginie Faucon and Gaëlle Le Prado. Martyn Stenning and Anne Charmantier kindly provided comments. This work was supported by the French ANR (ANR-09-JCJC-0050-01), ERC Starting Grant (ERC-2013-StG-337365-SHE), the city of Montpellier, the University of Montpellier and OSU-OREME. M.L. and A.G. formulated the research. V.D., M.L., P.P. and A.G. performed the research and analysed the data. V.D. wrote the manuscript, M.L. and A.G. discussed the results, commented on and edited the manuscript.

References

- Adams, C. E., & Lindsey, K. J. (2011). Anthropogenic ecosystems: The influence of people on urban wildlife populations. In J. Niemelä, J. H. Breuste, T. Elmquist, G. Guntenspergen, P. James, & N. E. McIntyre (Eds.), *Urban ecology* (pp. 116–128). Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Anderies, J. M., Katti, M., & Shochat, E. (2007). Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology*, *247*, 36–49.
- Aronson, M. F. J., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., et al. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*, 20133330.
- Auld, J. R., & Charmantier, A. (2011). Life history of breeding partners alters age-related changes of reproductive traits in a natural population of blue tits. *Oikos*, *120*, 1129–1138.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R Package Version 1.1–7. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Blondel, J., Devieux, A., Maistre, M., & Perret, P. (1991). Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, *88*, 9–14.
- Blondel, J., Thomas, D. W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P., & Lambrechts, M. (2006). A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in Mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, *58*(8), 661–673.
- Bokony, V., Seress, G., Nagy, S., Lendvai, A. Z., & Liker, A. (2011). Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landscape and Urban Planning*, *104*, 75–84.
- Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J., & Gaston, K. J. (2009). Avian productivity in urban landscapes: A review and meta-analysis. *Ibis*, *151*, 1–18.
- Cholewa, M., & Wesolowski, T. (2011). Nestling food of European hole-nesting passerines: Do we know enough to test the adaptive hypotheses on breeding seasons? *Acta Ornithologica*, *46*(No. 2), 105–116.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-J., & Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenization by urbanization: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, *127*, 336–344.
- Cooke, F., & Buckley, P. A. (1989). *Avian genetics: A population and ecological approach*. London, U.K.: Academic Press.
- Dauwe, T., Janssens, E., Bervoets, L., Blust, R., & Eens, M. (2004). Relationships between metal concentrations in great tit nestlings and their environment and food. *Environmental Pollution*, *131*, 373–380.
- Delibes, M., Ferreras, P., & Gaona, P. (2001). Attractive sinks, or how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. *Ecology Letters*, *4*, 401–403.
- Dhondt, A. A., Adriaensen, F., Matthysen, E., & Kempenaers, B. (1990). Nonadaptive clutch sizes in tits. *Nature*, *348*, 723–725.
- Dias, P. (1996). Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, *11*, 326–330.
- Doutrelant, C., Grégoire, A., Grnac, N., Gomez, D., Lambrechts, M. M., & Perret, P. (2008). Female coloration indicates female reproductive capacity in blue tits. *Journal of Evolutionary Biology*, *21*, 226–233.
- Fernandez-Juricic, E. (2001). Avian spatial segregation at edges and interiors of urban parks in Madrid, Spain. *Biodiversity Conservation*, *10*, 1303–1316.
- García-Berthou, E. (2001). On the misuse of residuals in ecology: Testing regression residuals versus the analysis of covariance. *Journal of Animal Ecology*, *70*, 708–711.
- Gaston, K. J., Visser, M. E., & Hölker, F. (2015). The biological impacts of artificial light at night: The research challenge. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *370*, 20140133.
- Gilroy, J. J., & Sutherland, W. J. (2007). Beyond ecological traps: Perceptual errors and undervalued resources. *Trends in Ecology and Evolution*, *22*, 351–356.
- Green, A. J. (2001). Mass/length residuals: Measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, *82*, 1473–1483.
- Hale, R., & Swearer, S. E. (2016). Ecological traps: Current evidence and future directions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*, 20152647. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2647>.
- Hale, R., Tremblay, E. A., & Swearer, S. E. (2015). Evaluating the metapopulation consequences of ecological traps. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*, 20142930.
- Hedblom, M., & Söderström, B. (2011). Effects of urban matrix on reproductive performance of great tit (*Parus major*) in urban woodlands. *Urban Ecosystem*, *15*, 167–180.
- Hickford, M. J. H., & Schield, D. R. (2010). Population sinks resulting from degraded habitats of an obligate life-history pathway. *Oecologia*, *166*, 131–140.
- Hinsley, S. A., Hille, R. A., Gaveau, D. L. A., & Bellamy, P. E. (2002). Quantifying woodland structure and habitat quality for birds using airborne laser scanning. *Functional Ecology*, *16*, 851–857.
- Hörak, P. (1993). Low fledging success of urban great tits. *Ornis Fennica*, *70*, 168–172.
- Isaksson, C., & Andersson, S. (2007). Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, *38*, 564–572.
- Isaksson, C., Sturve, J., Almroth, B. C., & Andersson, S. (2009). The impact of urban environment on oxidative damage (TBARS) and antioxidant systems in lungs and liver of great tits, *Parus major*. *Environmental Research*, *109*, 46–50.
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, *61*, 65–71.
- Karlsson, J., & Nilsson, S. G. (1977). The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis*, *119*, 207–211.
- Katti, M., & Warren, P. S. (2004). Tits, noise and urban bioacoustics. *Trends in Ecology and Evolution*, *19*, 109–110.
- Kempenaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E., & Valcu, M. (2010). Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology*, *20*, 1736–1739.
- Kristan, W. B. (2003). The role of habitat selection behavior in population dynamics: Source-sink systems and ecological traps. *Oikos*, *103*, 457–468.
- Lambrechts, M., Adriaensen, F., Ardia, D. R., Artemyev, A. V., Atienzar, F., Bañbura, J., et al. (2010). The design of artificial nest-boxes for the study of secondary hole-nesting birds: A review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica*, *45*, 1–26.
- Lambrechts, M., Wiebe, K. L., Sunde, P., Solonen, T., Sergio, F., Roulin, A., et al. (2012). Nest box design for the study of diurnal raptors and owls is still an overlooked point in ecology, evolutionary and conservation studies. *Journal of Ornithology*, *153*, 23–34.
- Löhr, H. (1980). Weitere Versuche zur Frage "Bruttraum und Gelegrösse" bei der Kohlmeise, *Parus major*. *Journal für Ornithologie*, *121*, 403–405.
- Löhr, H. (1986). Experimente zur Bruthöhlenwahl der Kohlmeise (*Parus major*). *Journal für Ornithologie*, *127*, S51–S59.
- Longcore, T. (2010). Sensory ecology: Night lights alter reproductive behavior of blue tits. *Current Biology*, *20*, R893–R895.
- Lu, X., Yu, T., & Ke, D. (2011). Helped ground tit parents in poor foraging environments reduce provisioning effort despite nestling starvation. *Animal Behaviour*, *82*, 861–867.
- MacGowan, K. (2001). Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American crows. In J. Marzluff, R. Bowman, & R. Donnelly (Eds.), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 365–381). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic.

- Mackenzie, J. A., Hinsley, S. A., & Harrison, N. M. (2014). Parid choices in urban habitat and their consequences for fitness. *Ibis*, 156, 591–605.
- Mainwaring, M. C. (2015). The use of man-made structures as nesting sites by birds: A review of the costs and benefits. *Journal of Nature Conservation*, 25, 17–22.
- Mänd, R., Tilgar, V., Lohmus, A., & Leivits, A. (2005). Providing nest boxes for hole-nesting birds – Does habitat matter? *Biodiversity and Conservation*, 14, 1823–1840.
- Marzluff, J. M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. In J. M. Marzluff, R. Bowman, & R. Donnelly (Eds.), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 19–47). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic.
- Maziarz, M., Wesolowski, T., Hebda, G., & Cholewa, M. (2015). Natural nest-sites of great tits (*Parus major*) in a primeval temperate forest (Białowieza National Park, Poland). *Journal of Ornithology*, 156, 613–623.
- Møller, A. P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bañbura, J., Barba, E., Biard, C., et al. (2014). Variation in clutch size in relation to nest size in birds. *Ecology and Evolution*, 4, 3583–3595.
- Naef-Daenzer, B., Widmer, F., & Nuber, M. (2001). Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology*, 70, 730–738.
- Nager, D. G., & van Noordwijk, A. J. (1995). Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of great tit breeding in a heterogeneous environment. *American Naturalist*, 146, 454–474.
- Perrins, C. M. (1979). *British tits*. London, U.K.: Collins.
- Postma, E., & van Noordwijk, A. J. (2005). Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature*, 433, 65–68.
- Remacha, C., & Delgado, J. A. (2009). Spatial nest-box selection of cavity-nesting bird species in response to proximity to recreational infrastructures. *Landscape and Urban Planning*, 93, 46–53.
- Robertson, B. A., & Hutto, R. L. (2006). A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology*, 87(5), 1075–1085.
- Robertson, B. A., Rehage, J. S., & Sih, A. (2013). Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 552–560.
- Robles, H., Ciudad, C., & Matthysen, E. (2011). Tree-cavity occurrence, cavity occupation and reproductive performance of secondary cavity-nesting birds in oak forests: The role of traditional management practices. *Forest Ecology and Management*, 261, 1428–1435.
- Schlaepfer, M. A., Runge, M. C., & Sherman, P. W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 474–480.
- Sheldon, B. C., Kruuk, L. E. B., & Merilä, J. (2003). Natural selection and inheritance of breeding time and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution*, 57, 406–420.
- Sih, A. (2013). Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: A conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85, 1077–1088.
- Slabbekoorn, H., & Peet, M. (2003). Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424(6946), 267–267.
- Slagsvold, T. (1987). Nest site preference and clutch size in Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, 18, 189–197.
- Solonen, T. (2001). Breeding of the great tit and blue tit in urban and rural habitats in southern Finland. *Ornis Fennica*, 78, 49–60.
- Titulaer, M., Spoelstra, K., Lange, C., & Visser, M. E. (2012). Activity patterns during food provisioning are affected by artificial light in free living great tits (*Parus major*). *PLoS One*, 7(5).
- Van Balen, J. H. (1984). The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the great tit *Parus major* and some other hole-nesting species. *Ardea*, 72, 163–175.
- Wilkin, T. A., King, L. E., & Sheldon, B. C. (2009). Habitat quality, nestling diet, and provisioning behavior in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 40, 135–145.
- Witherington, B. E. (1997). The problem of photopollution for sea turtles and other nocturnal animals. In J. R. Clemmons, & R. Buchholz (Eds.), *Behavioral approaches to conservation in the wild* (pp. 303–328). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

APPENDIX 1. RESOURCE ESTIMATION

Evaluating resource availability precisely is usually difficult to achieve in the wild. Great tit nestlings are usually fed with caterpillars, representing on average 75% of the nestling diet across study sites in Europe (Cholewa & Wesolowski, 2011; Isaksson & Andersson, 2007; Wilkin et al., 2009). That is why vegetation cover and particularly oak cover is used to estimate caterpillar resource availability (Blondel et al., 2006; Hinsley et al., 2002). When the breeding environment is caterpillar-poor, nestling diets can be modified in relation to the availability of invertebrates other than caterpillars (e.g. spiders, grasshoppers; Blondel, Devieux, Maistre, & Perret, 1991; Cholewa & Wesolowski, 2011; Perrins, 1979).

In our urban study area in 2012, we checked the diet of great tit nestlings and observed parental foraging behaviour before estimating the vegetation cover used as a proxy of resource availability.

We observed great tit parents delivering prey to 15-day-old nestlings following published protocols (e.g. Isaksson & Andersson, 2007; Lu, Yu, & Ke, 2011). Parents were observed for 20–40 min, and observed prey were divided into two categories: caterpillars (six items) versus other arthropods (17 items).

Based on these observations, we found that the birds looked for food not only in oaks but also in other tree species, and even in small bushes in the breeding site. We also observed that caterpillars, spiders and other invertebrates were delivered to the nestlings. Based on these observations, we defined different classes of vegetation covering the potential vegetation sources not only of caterpillars, but also those of other invertebrates. We used vegetation cartography covering a circle with a 50 m radius around each nestbox assuming that the other studies also showed that great tits foraged in a 50 m radius around their nesting cavity without being in competition with great tit neighbours (Bokony, Seress, Nagy, Lendvai, & Liker, 2011; Hedblom & Söderström, 2011; Lu et al., 2011; Remacha & Delgado, 2009).

We estimated three vegetation covers: (1) oak cover combining broad-leaved and evergreen oak species (e.g. *Quercus pubescens*, *Quercus ilex*), (2) tree cover and (3) global vegetation cover (including lawn). We computed vegetation cover using aerial pictures provided by the city of Montpellier. We used Delta software, a local software with maps and aerial pictures of the city of Montpellier. Because these aerial pictures did not allow us to identify oaks, the presence of oak canopy near the nestboxes had to be verified in the field and indicated on aerial pictures to estimate their surface area (Fig. A1).

APPENDIX 2. URBAN DISTURBANCE ESTIMATION

Street Proximity Estimation

In line with the literature, street proximity is a good indicator of noise, presence of humans and chemical pollution (e.g. Katti & Warren, 2004; Slabbekoorn & Peet, 2003 for noise; Fernandez-Juricic, 2001; Hedblom & Söderström, 2011; Remacha & Delgado, 2009 for direct human disturbance; Dauwe et al., 2004; Isaksson, Sturve, Almroth, & Andersson, 2009 for chemical pollution).

We estimated urban disturbance within a 50 m radius around each nestbox or in the streets where the nestboxes were erected. We quantified during 5 min counts the number of pedestrians, bicycles and cars passing near the occupied boxes, when nestlings were 15 days old and their body size was measured. When nestboxes were not occupied, counts were done during the weekly occupation monitoring.

Data of presence of cars versus pedestrians were analysed separately to distinguish between the different types of human disturbance, direct via presence versus indirect via noise or pollution.

Light Pollution Estimation

The inventory of light sources was done in a 100 m radius around each nestbox. Great tits forage in a 50 m radius around their breeding cavity. According to the literature, light intensity as a measure of light pollution declines up to 50 m from the light source. Therefore, great tits that are foraging in a 50 m radius around the nestbox could be impacted by an artificial light located at 100 m from the nestbox (Kempnaers et al., 2010; Longcore, 2010).

Based on the Mapinfo data from the city of Montpellier (open-data.montpelliernumerique.fr/), we created cartography of public street lights with the Geographic Information System (QuantumGIS 1.7.4). This map was layered with the nestbox map to determine light pollution areas. We therefore obtained a light covering percentage in the foraging area of great tits (Fig. A2).

APPENDIX 3. LAYING DATES

Table A1
Results of GLMM on laying dates

	Variance/Estimate	SD/SE	<i>t</i>	<i>Pr(> t)</i>
Random effect				
Nestbox number	13.175	3.630		
Residual	28.804	5.367		
Fixed effects				
Intercept	35.49	0.94	37.60	<0.001
Nestbox size: medium	1.14	1.17	0.97	0.32
PC1	1.24	0.33	3.72	<0.001
Year: 2012	4.53	0.94	4.79	<0.001

Normal error distribution, $N = 148$; nonsignificant effects: PC2, Nestbox size * PC1, Nestbox size * Year, Nestbox size * PC2. Variance and SD are given for random effects and estimate and SE for random effects.

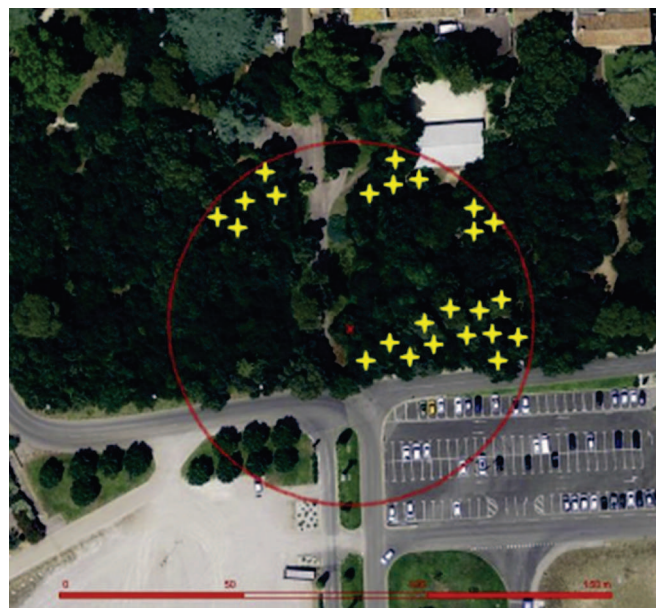


Figure A1. Example of an aerial picture of nestbox. The nestbox is shown in red and the oak trees where the great tits forage are in yellow.

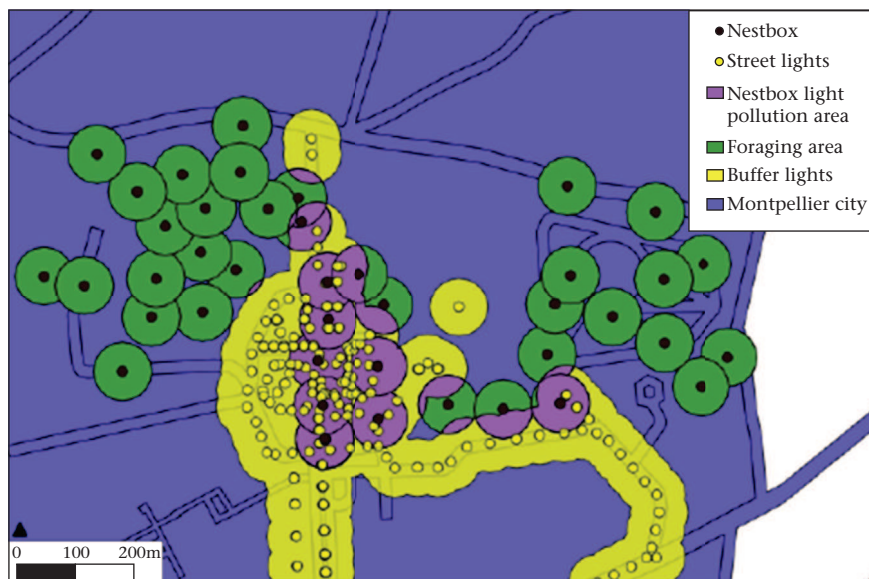


Figure A2. Light pollution around nestboxes (yellow: street light pollution; green: foraging area of great tits; purple: light pollution area for each nestbox).

Nest-box size influences where secondary-cavity exploiters roost and nest: a choice experiment

Marcel M. Lambrechts · Matthieu Abouladzé · Michel Bonnet · Virginie Demeyrier · Claire Doutrelant · Virginie Faucon · Gaëlle le Prado · Frédéric Lidon · Thierry Noell · Pascal Pagano · Philippe Perret · Stéphane Pouplard · Rémy Spitaliéry · Arnaud Grégoire

Received: 29 June 2012 / Revised: 11 September 2012 / Accepted: 15 November 2012 / Published online: 7 December 2012
© Dt. Ornithologen-Gesellschaft e.V. 2012

Abstract The impact of nest-box characteristics (design, position, content) on decisions where to roost or nest have rarely been experimentally investigated. Older studies claimed that secondary cavity-exploiters, such as tits (*Paridae*), prefer smaller boxes for roosting and larger boxes for breeding. Surprisingly, these aspects of box preference have to our knowledge not been examined in choice experiments. We therefore allowed free-ranging birds to use, as roosting or nesting sites, three box designs attached together on the same support, covering the range of box sizes used to attract Great (*Parus major*) or Blue (*Cyanistes caeruleus*) Tits in long-term investigations. We observed that medium-sized and large boxes contained disproportionately more avian excrements before nesting than small boxes. The large boxes also contained disproportionately more body plumages prior to nesting and Great Tit nests. Nest-box size therefore influenced where

the birds roosted and nested. Potential costs and benefits of exploitation of boxes differing in size are briefly discussed.

Keywords Roosting · Cavity choice · Nest boxes · *Parus major* · Great Tit

Zusammenfassung

Die Nistkastengröße beeinflusst, wo Sekundär-Höhlenbrüter schlafen und brüten: ein Wahlexperiment

Der Einfluss von Nistkasten-Charakteristika (Design, Lage, Inhalt) auf die Entscheidungen eines Vogels bei der Schlafplatz- und Neststandortwahl wurde bisher kaum experimentell untersucht. Ältere Arbeiten behaupten, dass Sekundär-Höhlenbrüter wie etwas Meisen (*Paridae*) kleinere Kästen zum Schlafen und größere Kästen für die Brut bevorzugen. Überraschenderweise wurden diese Aspekte der Nistkastenwahl unseres Wissens nach noch nicht in Wahlexperimenten untersucht. Wir gaben daher Wildvögeln die Möglichkeit, drei verschiedene Nistkastenvarianten, die das in Langzeitstudien an Kohl- (*Parus major*) und Blaumeisen (*Cyanistes caeruleus*) verwendete Größenspektrum abdeckten, und die wir jeweils zusammen an einer gemeinsamen Halterung anbrachten, zum Schlafen und Nisten zu nutzen. Wir beobachteten, dass mittelgroße und große Nistkästen vor der Brutzeit überproportional mehr Vogelexkremente enthielten als kleine Kästen. In großen Kästen fanden sich darüber hinaus vor der Brutzeit überproportional mehr Körperfedern und Kohlmeisen-Nester. Die Nistkastengröße beeinflusste also die Schlafplatzwahl der Vögel. Potentielle Kosten und Vorteile einer unterschiedlichen Kastennutzung nach Größe werden kurz diskutiert.

Communicated by T. Friedl.

M. M. Lambrechts (✉) · V. Demeyrier · C. Doutrelant · P. Perret · A. Grégoire
CEFE-CNRS UMR5175, 1919 route de Mende,
34293 Montpellier, France
e-mail: marcel.lambrechts@cefe.cnrs.fr

M. Abouladzé · V. Faucon · G. le Prado · F. Lidon
Parc Zoologique Lunaret, 50 avenue Agropolis,
34090 Montpellier, France

M. Bonnet · P. Pagano · S. Pouplard · R. Spitaliéry
Ville de Montpellier, Direction Paysage et Nature,
34000 Montpellier, France

T. Noell · A. Grégoire
Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon,
34095 Montpellier cedex 5, France

Introduction

Secondary cavity-exploiting birds use tree cavities or man-made boxes, which vary in design, position and content (Lambrechts et al. 2010, 2012; Mainwaring 2011). They apparently prefer roosting or nesting sites minimising energy loss or mortality risks, probably linked to spatio-temporal variation in micro-climate, competition, predation or parasitism (Christe et al. 1994; Pinowski et al. 2006; Dhondt et al. 2010; Mainwaring 2011). Accordingly, box characteristics are taken into account when deciding where birds will roost (e.g. entrance-hole size, Kempenaers and Dhondt 1991; cavity content, Christe et al. 1994; Pinowski et al. 2006; Ekner and Tryjanowski 2008; ambient air temperature, Vel'ký et al. 2010) or nest (e.g. Löhr 1986; references in Karlsson and Nilsson 1977; Van Balen 1984).

Publications explained more than 40 years ago that secondary cavity-exploiting birds, such as tits (*Paridae*), prefer small cavities or boxes for winter roosting and larger cavities or boxes for breeding (e.g. Kluijver 1951, pp. 9–10; Perrins 1965, p. 604; Löhr 1986; references in Karlsson and Nilsson 1977; Van Balen 1984). Perrins (1979, p. 154) also explained that “since they tend to defaecate in the roosting site, they may avoid roosting in good nesting sites in order to keep them clean”. Surprisingly, the disparity between the size of boxes used for roosting and the size of boxes used for nesting has to our knowledge not been examined in field experiments.

Here, we present the results from a choice experiment where free-ranging secondary cavity-nesting passerines could choose between three box types differing in internal size and bottom area following recommendations presented in Lambrechts et al. (2010). The three box types were attached together to construct triplets that were fixed to the trunks of trees. The position of the large, intermediate-sized, and small box within a triplet changed across territories. We tested the prediction that box design is taken into account when deciding where to roost and nest, and that boxes containing excrements prior to the breeding season should not be used for nesting.

Methods

We placed 31 triplets in public parks and streets in the city of Montpellier, southern France (43°36'N, 3°52'E). The three box types used to construct the triplets had bottom areas and other box size characteristics accepted by free-ranging Great (*Parus major*) and Blue (*Cyanistes caeruleus*) Tits (Van Balen 1984; Lambrechts et al. 2010), excluding birds larger than Great Tits. We used intermediate-sized boxes with dimensions most frequently used for the study of European tits (Lambrechts et al. 2010). Box

types differed in internal bottom area (large = 14.5 cm × 14.5 cm, 210 cm²; medium = 11 cm × 11 cm, 121 cm²; small = 6 cm × 6 cm, 36 cm²), but did not differ in other design characteristics that might influence box choice (entrance hole: 32 mm, circular; wall thickness: 19 mm; material: layer larch, *Larix decidua*; internal height: 23 cm; internal depth under the entrance hole: 16 cm). Boxes belonging to the same triplet had the same orientation and height above the ground (291 ± SD 35 cm).

According to Kluijver (1951), territorial resident passerines, like Great Tits, can defend more than one roosting site. However, bird movements between roosting sites can be induced by the disturbance from roosting checks (Mainwaring 2011). To avoid movements between boxes due to monitoring, we did not check the boxes at night. We quantified presence of bird excrements (white-coloured, shape) and body plumages (colour, shape, size) within the boxes prior to the breeding season, i.e. when the birds were absent during the day. In 2011, we monitored boxes once a week from 17 March onwards, i.e. at least 4 months after boxes became available. Because nest-building started in most cases after the onset of monitoring, we could quantify presence and relative differences in abundances of avian excrements and body plumages across boxes within the majority of the triplets monitored, therefore covering a study period between autumn 2010 and the second half of March 2011. In 2012, we visited boxes between the end of January and the first 2 weeks of February and removed all excrements. One week after the first visit (between 7 and 15 February), we monitored the boxes again to quantify presence or absence of excrements defining four abundance classes (0 vs. 1–10 vs. 10–20 vs. >20 excrements), and removed all excrements again. Later in the season, we visited boxes weekly from 19 March onwards following the same procedures as in 2011. We therefore obtained information on production of avian excrements during two study periods prior to the breeding season in 2012, i.e. (1) during the first half of February, and (2) between the second half of February and the onset of nest building. During the first 2 weeks of February 2012, ambient temperatures were exceptionally low (Meteorological station, CEFÉ-CNRS: minimum: -8.4 ± 3.5 °C, maximum: 4.2 ± 2.8 °C; see also fig. 1 in Lambrechts et al. 1997), which should have favoured roosting and faecal production in cavities (Vel'ký et al. 2010).

To identify box occupants, 12 observers noted presence or absence of avian excrements, feathers, nest material, eggs or nestlings. The observers used basic protocols applied for many years in European study sites (e.g. Perrins 1979). Contents of boxes were noted at least twice during each of the reproductive stages (nest building, egg laying, incubation, nestlings). Clutches that were initiated more than 30 days after the first egg was laid in that year and

clutches that were suspected to be repeat clutches of already failed breeding attempts were not considered (cf. Nager and van Noordwijk 1995).

To test the initial prediction from the literature that birds produce excrements in the smaller boxes and avoid nesting in boxes containing excrements, we selected for analysis the triplets that contained excrements in at least one of the three box types prior to the onset of nesting. Neighbouring triplets were ca. ≥ 100 m apart, and 95 % of the triplets that contained excrements were between 200 m and >10 km apart. In addition, neighbouring triplets with first clutches were simultaneously occupied for nesting and egg production. The probability that a single bird or breeding pair occupied simultaneously two triplets was therefore low.

We analysed differences in nest-box occupation rates amongst box types using Fisher Exact tests for $r \times k$ tables (Raymond and Rousset 1995). Because year effects were statistically non-significant ($P > 0.40$), data from 2011 to 2012 were pooled for additional statistical analyses (Table 1).

Results and discussion

Of the 65 bird species observed in the city of Montpellier, the Great Tit is the commonest species (Caula et al. 2008).

Table 1 Percentage of boxes with small, intermediate-sized and large floor areas having avian excrements or body plumages prior to the onset of nest building, or having a first clutch from Great Tits (*Parus major*)

	Small	Intermediate	Large
2011			
Excrements	11 % (9)	55 % (9)	89 % (9)
Body plumages	0 % (9)	11 % (9)	44 % (9)
Nests with eggs	0 % (9)	11 % (9)	67 % (9)
2012			
Excrements			
First half February	0 % (12)	67 % (12)	75 % (12)
Excrements			
Mid-Feb nesting	0 % (12)	54 % (11)	67 % (9)
Body plumages	0 % (12)	0 % (12)	58 % (12)
Nests with eggs	0 % (12)	33 % (12)	75 % (12)
Total			
Excrement	5 % (21)	62 % (21)	86 % (21)
Feathers	0 % (21)	5 % (21)	52 % (21)
Nests with eggs	0 % (21)	24 % (21)	71 % (21)

Data are from triplets that had avian excrements in at least one of the boxes prior to the breeding season. Some boxes were visited for the first time after the onset of nest building so that data on presence of excrements were not always available for boxes monitored between mid-February and nesting. In 2012, one triplet had eggs in both medium-sized and large boxes, but only the large box produced hatchlings. Sample sizes are given in parentheses

Small sedentary avian secondary-cavity exploiters other than Great Tits, Blue Tits, Starlings (*Sturnus vulgaris*), Black Redstarts (*Phoenicurus ochruros*) or House and Tree Sparrows (*Passer domesticus* and *P. montanus*) are rare. In 2011, we found bird excrements in 9 triplets, and in 2012, 12 triplets had excrements. Many avian cavity-exploiters must therefore have roosted outside the 31 triplets we provided or they must have used cavities in trees or human constructions nearby. Bird species other than breeding Great Tits were not observed in the triplets that contained avian excrements or feathers prior to nesting, perhaps because Great Tits excluded other avian cavity-exploiters, such as Blue Tits (Perrins 1979; Dhondt and Eyckerman 1980; Kempnaers and Dhondt 1991), or because the box designs excluded avian species other than tits (Lambrechts et al. 2010). In addition, during a 5-year study, bird species other than tits were never seen roosting during night checks of medium-sized boxes placed in another study plot near Montpellier (site Montarnaud-Rouvière, own observations; Lambrechts et al. 2010). We therefore do not have evidence that birds other than tits exploited the triplets with excrements prior to breeding.

The medium-sized (M) and large (L) boxes contained disproportionately more avian excrements than the small (S) boxes in triplets (all data combined: $P = 0.0177$). The proportion of boxes that contained excrements did not differ significantly between the large and medium-sized boxes (L vs. M: $P = 0.13$), whereas the medium-sized and large boxes contained disproportionately more excrements than the small boxes (L vs. S: $P < 0.001$; M vs. S: $P < 0.001$) (Table 1). Similar results were obtained during the cold spell in 2012. In the first half of February 2012, the average number of excrements per week was similar for the intermediate-sized and large boxes (9 ± 7 vs. 10 ± 9 excrements, respectively), whereas none of the small boxes contained excrements. In addition, more than 50 % of the large boxes contained feathers prior to the onset of nesting. Surprisingly, only one medium-sized box and none of the small boxes contained feathers (Table 1), although smaller roost-chambers may increase the probability to be in contact with the chamber wall (Merilä and Hemborg 2000). The simplest explanation is that the birds avoided the small boxes for roosting. We also found that Great Tits bred disproportionately more in the large than in the medium-sized (L vs. M: $P = 0.002$) and small boxes (L vs. S: $P < 0.001$) (Table 1), and accepted large boxes with excrements for nesting even when we gave them the option to avoid these boxes as breeding sites.

Birds may prefer to roost, defaecate, or nest in larger boxes for several reasons. First, roosting or nesting in larger boxes may facilitate escape from other cavity-exploiters entering the boxes. This explanation assumes excrements left in boxes after roosting would not be more

than by-products of metabolic activity. Alternatively, excrements will probably cumulate less on larger floor areas so that birds can avoid roosting on fresh excrements on consecutive days. In addition, excrements that do not accumulate locally will not significantly change the depth of the nest-chamber under the entrance hole, potentially influencing where birds will breed (Mazgajski 2007). Because we also observed in another study site that Great and Blue Tits accept box floors with excrements for roosting and nesting, we do not reject the idea that freshly produced excrements are signals of individual presence perhaps to be used in defence against non-territorial visitors or established neighbours expanding their territory or home range (see Kluijver 1951). Van Balen (1984) and Löhr (1986) also proposed that larger boxes could increase efficiency in incubation or rearing of nestlings, or allow nestlings to escape from physical contact to decrease risk of hyperthermia or sibling competition for space. Finally, cavity-exploiters may avoid small boxes because repeated visits to these boxes may be a potential source of abrasion of feathers that could penalize flight or insulation capacity (Kempnaers and Dhondt 1991; Merilä and Hemborg 2000; Nilsson and Svensson 1996). Potential costs and benefits of exploitation of boxes differing in size could be investigated with other field experiments adding or removing excrements, experiments adding or removing feathers (cf. Ekner and Tryjanowski 2008) or choice experiments exploring impacts of box dimensions other than those reported in this study. These experiments could be combined with the quantitative study of behavioural activity within these boxes.

Acknowledgments This work was supported by the French ANR (ANR-09-JCJC-0050-01), the city of Montpellier, the University of Montpellier 2, and OSU-OREME. We thank two anonymous referees for constructive comments.

References

- Caula S, Marty P, Martin J-L (2008) Seasonal variation in species composition of an urban bird community in Mediterranean France. *Landsc Urban Plan* 87:1–9
- Christe P, Oppliger A, Richner H (1994) Ectoparasite affects choice and use of roost sites in the great tit, *Parus major*. *Anim Behav* 47:895–898
- Dhondt AA, Eyckerman R (1980) Competition between the great tit and the blue tit outside the breeding season in field experiments. *Ecology* 61:1291–1296
- Dhondt AA, Blondel J, Perret P (2010) Why do Corsican blue tits *Cyanistes caeruleus ogliastreae* not use nest boxes for roosting? *J Ornithol* 151:95–101
- Ekner A, Tryjanowski P (2008) Do small hole nesting passerines detect cues left by a predator? A test on winter roosting sites. *Acta Ornithol* 43:107–111
- Karlsson J, Nilsson SG (1977) The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis* 119:207–211
- Kempnaers B, Dhondt AA (1991) Competition between blue and great tit for roosting sites in winter: an aviary experiment. *Ornis Scand* 22:73–75
- Kluijver HN (1951) The population ecology of the great tit *Parus m. major* L. *Ardea* 39:1–135
- Lambrechts MM, Blondel J, Maistre M, Perret P (1997) A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proc Natl Acad Sci USA* 94:5153–5155
- Lambrechts MM, Adriaensen F, Ardia DR et al (2010) The design of artificial nest boxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithol* 45:1–26
- Lambrechts MM, Wiebe KL, Sunde P et al (2012) Nest box design for the study of diurnal raptors and owls is still an overlooked point in ecology, evolutionary and conservation studies. *J Ornithol* 153:23–34
- Löhr H (1986) Experimente zur Bruthöhlenwahl der Kohlmeise (*Parus major*). *J Ornithol* 127:S51–S59
- Mainwaring MC (2011) The use of nestboxes by roosting birds during the non-breeding season: a review of the costs and benefits. *Ardea* 99:167–176
- Mazgajski TD (2007) Effect of old nest material on nest site selection and breeding parameters in secondary hole nesters—a review. *Acta Ornithol* 42:1–14
- Merilä J, Hemborg C (2000) Fitness and feather wear in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *J Avian Biol* 31:504–510
- Nager RG, van Noordwijk AJ (1995) Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of great tit breeding in a heterogeneous environment. *Am Nat* 146:454–474
- Nilsson J-A, Svensson E (1996) The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc R Soc Lond B* 263:711–714
- Perrins CM (1965) Population fluctuations and clutch size in the great tit *Parus major* L. *J Anim Ecol* 34:601–647
- Perrins CM (1979) *British tits*. Collins, London
- Pinowski J, Haman A, Jerzak L, Pinowski B, Barkowska M, Grodzki A, Haman K (2006) The thermal properties of some nests of the Eurasian tree sparrow *Passer montanus*. *J Therm Biol* 31:573–581
- Raymond M, Rousset F (1995) An exact test for population structure. *Evolution* 49:1280–1283
- Van Balen JH (1984) The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the great tit *Parus major* and some other hole-nesting species. *Ardea* 72:163–175
- Vel'ký M, Kaňuch P, Křištin A (2010) Selection of winter roosts in the great tit *Parus major*: influence of microclimate. *J Ornithol* 151:147–153

CHAPITRE IV. CARACTERISTIQUES
ENVIRONNEMENTALES LOCALES ET TAILLE DES
CAVITES VS. SUCCES REPRODUCTION : UN ROLE
CLE DES RESSOURCES ?

Résumé du chapitre

Objectifs :

Ce chapitre s'inscrit dans la compréhension des facteurs proximaux liés au succès reproducteur en milieu urbain, en particulier la présence de tailles de ponte non-adaptatives dans les grandes cavités en milieu urbain (Chapitre III). En effet, face à l'investissement reproducteur plus important dans les grandes cavités relativement aux moyennes mais à l'envol des jeunes plus bas dans celles-ci, évaluer si la ressource alimentaire est le facteur principal contraignant la reproduction dans ces cavités permettrait d'éclairer le mécanisme sous-jacent. Le faible succès de reproduction pourrait s'expliquer par une taille de ponte non optimale, c'est-à-dire que les femelles réalisent des pontes trop grandes, les parents n'arrivant pas ensuite à nourrir correctement tous les poussins, notamment à cause de la restriction en ressources de l'environnement (Anderies et al., 2007 ; Remacha et Delgado, 2009). Pour les oiseaux, la nature et l'abondance des ressources alimentaires se trouvent modifiées en milieu urbain (Chamberlain et al., 2009) et peuvent ne plus être adéquates pour les espèces concernées (Anderies et al., 2007), en quantité tant qu'en qualité (Mackenzie et al., 2014 ; Isaksson, 2015). De plus, les fortes densités de populations aviaires urbaines accentuent la compétition pour une ressource alimentaire moins conséquente et de qualité moins bonne (Shochat et al., 2004 ; Chace et Walsh, 2006). De ce fait, deux expériences ont été mises en place, l'une de supplémentation (Manuscrit 3) et l'autre de réduction de nichée (Manuscrit 4), ayant toutes les deux pour but de déterminer le rôle des ressources dans la difficulté à conduire leur reproduction de manière satisfaisante, en diminuant le coût de reproduction particulièrement au moment du nourrissage des jeunes. Des performances de reproduction réduites en ville ont déjà été observées chez d'autres espèces d'oiseaux (Chamberlain et al., 2009), comme par exemple chez le moineau domestique, *Passer domesticus* (Meillère et al., 2015) et la ressource est souvent le facteur majeur cité dans la littérature (Solonen, 2001 ; Chamberlain et al., 2009 ; Hedblom et Söderström, 2011). Si la ressource est bien le facteur limitant le succès reproduction des oiseaux en ville (Robb et al., 2008), alors la supplémentation et la réduction de nichée devraient i) améliorer la condition corporelle des individus (poussins et adultes) ainsi que l'envol des poussins, ii) être plus efficace dans les environnements les plus urbanisés, iii) être plus bénéfique dans les grands nichoirs.

Méthodes :

Deux expérimentations ont été successivement mises en place pour tester ces hypothèses sur notre dispositif urbain. Tout d'abord, au cours des saisons de reproduction 2013 et 2014, une expérience de supplémentation des nichées en vers de farine et compléments nutritionnels (vitamines et caroténoïdes) a été réalisée. Une nichée sur deux se voyait proposée cette ressource supplémentaire dans des alimenteurs en plastique à l'intérieur du nichoir, laissant aux parents l'utilisation de celle-ci à leur convenance (Manuscrit 3).

Faisant suite à cette expérimentation, durant les saisons de reproduction 2015 et 2016, les tailles de nichées ont été manipulées afin de diminuer le nombre de becs à nourrir et de réduire le coût d'élevage pour les parents. Au stade d'incubation, deux œufs ont été prélevés dans une nichée sur deux et remplacés par des faux œufs en plastique semblables à ceux de la Mésange charbonnière en taille et en aspect (Manuscrit 4).

Résultats :

L'expérience de supplémentation a fourni des résultats surprenants. En effet, l'alimentation artificielle n'a pas eu d'effet différentiel en fonction de la taille de cavité et/ou du degré d'urbanisation sur la condition corporelle de nos oiseaux urbains. Cependant, les poussins issus des nichées supplémentées et leurs parents avaient une condition corporelle diminuée, particulièrement dans les zones à haute fréquentation piétonnière (PC2, respectivement $p=0.06$ et $p=0.02$). De même, le succès d'envol dans les nichées supplémentées s'en est trouvé diminué dans les milieux les plus urbanisés du dispositif (PC1, $p=0.02$) (Manuscrit 3).

La réduction de nichée a permis, quant à elle, d'améliorer la condition corporelle des poussins quels que soient la taille du nichoir, le degré d'urbanisation et la fréquentation piétonnière (Statut de la nichée, $p<0.001$). La condition corporelle des femelles est également améliorée pour les nichées de taille réduite, bien que les mâles présentent toujours une condition corporelle supérieure aux femelles (Sexe*Statut de la nichée, $p=0.02$). En ce qui concerne le succès reproducteur, il s'en trouve diminué dans les nichées réduites par rapport aux nichées contrôles, indépendamment de la taille de ponte ou de la taille du nichoir (Statut de la nichée, $p<0.001$) (Manuscrit 4).

Conclusion :

L'expérience de supplémentation ainsi que la réduction de nichée, bien que présentant des résultats différents, ont permis de mettre en lumière l'existence d'une contrainte associée à la ressource sur nos oiseaux urbains en période de reproduction. L'effet négatif de notre alimentation artificielle, contraire à nos attentes, peut s'expliquer par plusieurs hypothèses. Tout d'abord, nous pouvons supposer que la nourriture que nous leur avons proposée n'était pas de qualité suffisante pour l'élevage des poussins, notamment en terme de protéines, bien qu'elle soit en accord avec celle habituellement utilisée pour l'élevage (Eeva et al., 2009 ; Sillanpää et al., 2010). L'interaction de notre expérience avec le gradient d'urbanisation, résultant d'un succès d'envol plus bas dans les nichées expérimentées et dans les milieux urbanisés, appuie cette explication potentielle. En effet, dans les milieux les plus contraignants, l'apport d'une alimentation de basse qualité peut pénaliser plus que bonifier la survie des poussins, en ne compensant pas le manque de nourriture naturelle (Cuervo et al., 2011). La qualité des parents peut aussi influencer ce résultat. En effet, si les capacités de recherche alimentaire des parents sont impactées par leur condition corporelle plus mauvaise en milieu urbain (Bokony et al., 2009), alors l'usage plus important de l'alimentation artificielle a pu également intensifier le résultat obtenu (Robb et al., 2008). Cela est d'autant plus intéressant que la fréquentation piétonnière autour du nichoir interagit avec l'effet de la manipulation sur la condition physique des individus. Il est possible que la présence de ressource dans le nichoir favorise la diminution des trajets pour la recherche alimentaire et que la présence d'humains autour des nichoirs génère un stress chez les parents modifiant l'effort d'approvisionnement de ceux-ci (Müller et al., 2006 ; Dubiec, 2011 ; Sol et al., 2013). En revanche, en réduisant les nichées, la condition physique des oiseaux urbains, adultes comme poussins, a été améliorée, par relâchement de la compétition intra-fratrie pour la ressource et/ou par diminution du coût associé à l'effort parental (Banbura et al., 2008). Du fait du coût associé à la ponte et à l'incubation, cette expérience a été d'autant plus bénéfique pour les femelles (Magrath et al., 2007). La réduction de la taille de la nichée influe également sur le succès d'envol, indépendamment de la taille de ponte ou de la taille du nichoir. Les grands nichoirs étaient prédits à engendrer un investissement trop important dans la taille de ponte relativement à la possibilité d'élevage plus tard en saison, comparativement aux nichoirs moyens. En accord avec cette prédiction, dans les grands nichoirs le succès d'envol a été identique entre nichées diminuées et contrôles. Ceci signifie que les nichées des grands nichoirs contrôles, bien qu'ayant initialement deux œufs en plus, n'ont finalement envolés pas plus de jeunes que les nichées réduites ; illustrant clairement le surinvestissement initial.

Cet effet est également observé dans les nichoirs de taille moyenne. En effet, les nichoirs moyens ont envolé moins de jeunes dans les nichées diminuées supportant le fait que les parents ayant à élever plus de jeunes (contrôles) ont été en mesure de les élever jusqu'à l'envol, maintenant le différentiel de taille de nichée initialement mis en place par l'expérimentation (les nichées diminuées avaient 2 poussins en moins à élever). Ce résultat est à relier à nos questionnements sur les tailles de ponte mal-adaptées dans les grandes cavités versus adaptées dans les moyennes cavités en lien avec la ressource alimentaire (voir Chapitre III, manuscrit 1).

Malgré les différentes expérimentations menées sur les nichoirs montpelliérains, nous ne sommes cependant pas en mesure actuellement de décrire de manière satisfaisante le régime alimentaire des mésanges charbonnières en ville. La récolte de crottes (Soininen et al. 2013 ; De Barba et al. 2014) de poussins à l'âge de 15 jours lors de leur baguage et mesure devrait permettre par barcoding (« DNA metabarcoding », Pompanon et al. 2012 ; Bohmann et al. 2014) d'apporter une information qualitative sur leur régime alimentaire. De plus, la mise en place de caméras à rayonnement infrarouge à l'intérieur des nichoirs amènerait également des connaissances sur la nature et la quantité des proies apportées par les parents aux poussins (Peach et al. 2008 ; Kaliński et al. 2009).

Manuscrits associés :

Manuscrit 3 : Demeyrier V., Charmantier A., Lambrechts M.M. & Grégoire A., Disentangling drivers of reproductive performance in urban great tits: a food supplementation experiment. *Journal of Experimental Biology* (En révision).

Manuscrit 4 : Demeyrier V., Lambrechts M.M., Perret S., Charmantier A.* & Grégoire A.*, Are urban great tits rearing too many nestlings? A brood size reduction experiment. *Pour Biology Letters* (In prep).

1 **MANUSCRIT 3**

2
3 **Disentangling drivers of reproductive performance in urban great tits: a**
4 **food supplementation experiment.**

5
6 Virginie Demeyrier, Anne Charmantier, Marcel M. Lambrechts, Arnaud Grégoire

7
8
9 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CEFE UMR 5175, Campus CNRS, Université
10 de Montpellier, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

11
12
13 Running title: Food resources constraints on urban birds

14
15 **KEY WORDS:** breeding cavity size, arthropods resources, ecological trap, pedestrian
16 density, urbanization

17
18 Corresponding author: Virginie Demeyrier CEFE-CNRS, UMR 5175, 1919, route de Mende,
19 F34293 Montpellier Cedex 5 – France, virginie.demeyrier@laposte.net

20
21
22 **In revision in *Journal of Experimental Biology* (original version proposed here)**

23
24
25 **SUMMARY STATEMENT**

26 The present study aims at estimating wild urban great tits breeding performance and at testing
27 experimentally how food resources influence it.

29 **ABSTRACT**

30 Worldwide urban expansion induces degradation of the natural environment, resulting in new
31 constraints in terms of breeding sites, anthropogenic disturbances as well as food resources.
32 The alteration of resource abundance and type may induce non-adaptive investments in
33 reproduction from urban dwellers. Food availability and quality have been identified as
34 potential drivers of the decline in passerine body mass and fledging success in urbanized
35 landscapes, particularly if birds misunderstand cues of food abundance used to adjust their
36 reproductive investment. In a previous study, we demonstrated that larger breeding cavity
37 sizes in urbanized environments represent an ecological trap in great tits, *Parus major*, *i.e.*
38 highly-preferred larger cavities have larger clutches with lower breeding success. Previous
39 studies also showed that urban great tits are smaller or thinner than rural ones, both at nestling
40 and adult stages. Here we present the results of a food-supplementation experiment to
41 examine whether food resources mediate this ecological trap and constrain the reproductive
42 performance of urban birds. We predicted higher performance in food-supplemented broods
43 from larger cavities with stronger effects of the supplementation in more urbanized areas.
44 Surprisingly, we found that food-supplemented nestlings and their parents had lower body
45 mass and condition, especially in areas with more pedestrians. Supplementation was also
46 associated with lower nestling survival until fledging in places presenting lower levels of
47 naturalness, independently of cavity size. This work highlights a lack of knowledge on avian
48 feeding behaviour in cities, a key element to understand how breeding performance is affected
49 by human presence and habitat naturalness.

50

51 INTRODUCTION

52 Urbanization is a fast developing process worldwide, currently involving more than
53 50% of the human population (Marzluff, 2001; Gaston et al., 2015). This urban expansion
54 induces degradation of the natural environments thereby promoting species able to adapt to
55 cities (Clergeau et al., 2006; Adams and Lindsey, 2011) while often threatening native species
56 (Aronson et al., 2014). Indeed, urban habitats involve new constraints in terms of breeding
57 sites and anthropic disturbances (Hedblom and Söderström, 2011) but also offer new
58 resources (Clergeau et al., 2006; Mackenzie et al., 2014). For birds, resource abundance and
59 nature are drastically modified in urban habitats (Chamberlain et al 2009). First, urban
60 breeding habitats are notoriously poor in natural avian food such as caterpillars (Perrins 1965)
61 because of the low density of trees. Second, exotic species of trees are often introduced in
62 urban areas without their associated insect cohorts (Mackenzie et al., 2014) which also
63 contribute to the low abundance of arthropod prey for birds. Third, human waste can represent
64 a new resource type, although its nutritional properties, in particular fat-richness, can be
65 detrimental for avian growth (Meillère et al., 2015). In urban environments, birds could
66 switch to these novel food resources to compensate for the low abundance and poor quality of
67 “natural” food, *e.g.* arthropods, less nutritive than caterpillars (Mackenzie et al., 2014) or
68 other types of food provided by feeders (Robb et al, 2008; Chamberlain et al 2009). These
69 constraints on resources could be worsened by a high density of birds in urban areas because
70 of the attractiveness of breeding sites, the availability of food resources in winter, and a more
71 favorable microclimate (Payevsky, 2006; Hedblom and Söderström, 2011). Such increased
72 population density is thus likely to lead to higher competition for a poor quantity and quality
73 of food (Shochat, 2004; Chace and Walsh, 2006).

74
75 Food resources available in urban areas could thus be expected to be detrimental for
76 birds and to induce a non-adaptive investment in reproduction (Anderies et al., 2007).
77 Resource acquisition is a key factor involved in the trade-off between breeding success and
78 somatic maintenance of parents (Martin, 1987; Karell et al., 2009). During the avian breeding
79 period, the timing and abundance of resources have a critical influence on avian breeding
80 success, since they are strong determinants of nestling body condition and survival (Perrins,
81 1991; Hōrak et al., 1999; Reed et al., 2013). Hence it is not surprising that food availability
82 and quality have been identified as major drivers of the decline in nestling mass and lower
83 fledging success for passerines in urbanized landscapes (Solonen, 2001; Chamberlain et al
84 2009, Hedblom and Söderström, 2011).

85 In 1965, Perrins' study of great tit nestlings (*Parus major*) in gardens revealed that they were
86 lighter than nestlings from a nearby forest, and the urban chicks displayed all the signs of
87 dying of starvation. Likewise, populations of house sparrows are declining in European cities
88 and one of the drivers of this phenomenon could be the poor food conditions (Meillère et al.,
89 2015). Great tits also face reduced breeding performance and nestling body condition in urban
90 environments (Solonen, 2001; Chamberlain et al., 2009; Demeyrier et al., 2016) proposed to
91 be driven by constraints in food availability and accessibility (Remacha and Delgado, 2009),
92 as well as a high heterogeneity of the urban habitat (Amrhein 2014).

93
94 The detrimental effects of low food resources could be exacerbated in urban areas
95 because of artificial cues. In systems facing Human-Induced Rapid Environmental Change
96 (HIREC, e.g. Sih, 2013; Hale and Swearer, 2016), cues exploited for habitat selection could
97 be decoupled from the true quality of the habitat, potentially causing maladaptive responses.
98 Thus, in artificialized habitats like urban areas, animals may have difficulties to evaluate food
99 availability cues used to adjust their reproductive investment (Robertson et al., 2013) leading
100 to an ecological trap. An ecological trap is a form of maladaptive response that occurs when
101 animals prefer to settle in poor quality habitats even when alternative high quality habitats are
102 sufficiently available, because of a mismatch between habitat quality cues and the real quality
103 of it. For instance, resources could be overestimated because of the unreliability of the cue for
104 resource abundance (Robertson et al., 2013). In a recent study (Demeyrier et al., 2016) we
105 have demonstrated in urban great tits that breeding investment according to artificial breeding
106 cavity size represents such a maladaptive response. We experimentally showed that great tits
107 preferred settling in large breeding cavities relatively to smaller options. Individuals from
108 these largest cavities also invested higher in egg production, yet had a lower fledgling success
109 compared to those from medium-sized cavities. One hypothesis to explain these results is that
110 females produce broods that are too large when choosing large cavities, and are then trapped
111 because of a lack of food to rear these relatively large broods (Anderies et al., 2007).
112 Rytkönen and Krams (2003) proposed the same hypothesis to explain the lower breeding
113 success in northern European great tits compared to central European tits.

114
115 The present study aims at testing experimentally the role of food abundance and
116 quality in the maladaptive reproductive investment associated with an artificial cue – breeding
117 cavity size. We performed a feeding experiment on wild urban great tits over two years using
118 nest-boxes varying in size in the city of Montpellier, south of France.

119 Moreover, we investigated in detail variation in breeding performance according to the
120 local breeding environment within our urban population. Indeed, local environmental factors,
121 such as light, noise or chemical pollution, can have behavioral and physiological
122 consequences on bird song, foraging or oxidative stress response, thereby ultimately
123 influencing reproductive success and survival (Katti and Warren, 2004; Kempenaers, 2010;
124 Hedblom and Söderström, 2011). As highlighted by Amrhein (2014), urban habitats need “to
125 be characterized by small-scale variation in environmental factors that include differences in
126 vegetation and natural food resources”, which is rarely the case since urban studies focus
127 mainly on urban parks (e.g. Björklund et al., 2009 in Barcelona, Spain; Hedblom and
128 Söderström, 2011 in Uppsala, Sweden; Markowski et al., 2013, in Lodz, Poland). The nest-
129 box distribution in our urban habitat was designed specifically to take into account the wide
130 variety of urban landscapes composed of both parks and residential or commercial streets.

131
132 Following Robb et al. (2008) suggestion that food is a key limiting factor in the urban
133 environment, we predicted that i) fledgling body condition and fledging success, as well as
134 parental body condition, would be improved by food supplementation, ii) supplementation
135 would be more beneficial in the most urbanized environments, and iii) supplementation would
136 be more beneficial for broods reared in large nest-boxes, where birds are the most impacted
137 by urban constraints (see Demeyrier et al., 2016). Overall, this study aims at understanding
138 how food resources influence the reproductive performance of free-ranging urban great tits.

139
140

141 **MATERIALS AND METHODS**

142 **Ethical Note**

143 The current work was conducted by agreement with the host research institute CEFE
144 (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, C34172-11) and the CNRS (Centre National
145 de la Recherche Scientifique). In addition, the specific work was conducted following
146 authorizations obtained from the national authorities in France: (1) authorization to work with
147 and capture wild birds from the national organization (Permit number 1904, CRBPO, Centre
148 de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, Museum Paris to A.G.); (2)
149 authorization to work with and capture wild birds in the specific county (Authorization
150 number 2012167-003 from Hérault department to A.G.); (3) authorization certificate for
151 animal experimentation (A34-470 from the Direction Départementale de la Protection des
152 Populations de l'Hérault to A.G.).

153

154 **Study site and biological model**

155 Since 2011, urban great tits (*Parus major*) have been monitored from March to July in
156 the city of Montpellier, in the south of France (43°36'43''N, 3°52'38''E). This city counted
157 272 084 residents in 2013, with a density of 4 783 residents/km². It covered an area of around
158 57 km² with around 11 km² of green areas. The city was equipped in autumn 2010 with 243
159 nest-boxes placed along an urbanization gradient. At the beginning of the 2011 breeding
160 season, only 168 nest-boxes were still there, because of human damaging. During the 2012-
161 2015 breeding seasons the number of nest-boxes fluctuated between 163 and 180.

162
163 We chose four nest-box designs that were within the range of dimensions accepted by
164 great tits throughout Europe (Lambrechts M. et al., 2010). The small, intermediate-size and
165 large boxes differed by their bottom area (small=36 cm², for 43 to 50 boxes, vs.
166 intermediate=121 cm², for 45 to 55 boxes, vs. large=210 cm², for 43 to 51 boxes) and hence
167 their volume as well. Nest-boxes were offered in two modalities in 2011-2012: triplet or
168 single box. In triplets, the three box types were fixed together on the same tree randomly
169 ordered across territories. In 2013, triplets (*n*=31) were replaced by single boxes, either
170 wooden type ones or the most classically used model of Schwegler nest-box (inside bottom
171 area=113 cm², Lambrechts et al., 2010). As small nest-boxes were occupied only once or
172 twice by great tits or blue tits, they are not discussed in this study and were not used for the
173 food supplementation experiment. Some Schwegler nest-boxes were likewise placed *de novo*
174 (total of Schwegler nest-boxes: *n*= 28 to 29 boxes across years). The distance between
175 neighbouring boxes was ca. 100 meters, to limit intraspecific competition (Remacha and
176 Delgado, 2009). The monitoring was split in five multi-habitats areas (*i.e.* each containing
177 parks and streets, see Demeyrier et al., 2016).

178
179 All nest-boxes were visited once a week from the beginning of the breeding season
180 (late March) until the fledgling phase, to collect data on occupation rate, clutch size and
181 fledging success. Adults were trapped inside their nest-boxes when nestlings were *ca.* 9 days-
182 old. They were ringed with unique leg rings provided by the CRBPO (Paris, France); their
183 right tarsus length was measured with a calliper and their body mass measured with a Pesola
184 balance. Nestling body mass was also measured at that time, corresponding to the peak of
185 nestling food requirement (Perrins, 1991). When nestlings were 14 to 16 days post hatching,
186 we measured again their body mass, as well as their right tarsus length.

187

188

189 **Urban environmental measures**

190 For each nest-box, we quantified the level of urbanization as well as the potential food
191 resources for tits, using a radius of 50 meters around each box (Hinsley et al., 2002; Hedblom
192 and Söderström, 2011). Vegetation cover (oak cover, tree cover and global vegetation cover)
193 measured from aerial pictures of the city of Montpellier, taken in summer 2011, analysed with
194 the software Delta ([http://www.montpellier.fr/4053-cartographie-ancienne-de-](http://www.montpellier.fr/4053-cartographie-ancienne-de-montpellier.htm)
195 [montpellier.htm](http://www.montpellier.fr/4053-cartographie-ancienne-de-montpellier.htm)) provided an estimate of the presence of insect prey for tits (Mackenzie et al.,
196 2014; see Demeyrier et al., 2016). Motorized traffic estimated perturbation related to noise or
197 pollution, and pedestrian density estimated human presence. These two factors were measured
198 by five-minute counts of motorized and non-motorized traffic (Hedblom and Söderström,
199 2011; Katti and Warren, 2004; see Demeyrier et al., 2016). Artificial night lighting estimated
200 light pollution and was quantified by the spatial surface of artificial light within 50 meters
201 from each box, considering light sources at < 100 meters from each nest-box (Quantum GIS
202 1.7.4, Kempenaers et al., 2010; see Demeyrier et al., 2016). Principal component analyses on
203 these six urban factors (three types of vegetation cover, motorized traffic, pedestrian traffic,
204 artificial lighting) revealed two major axes of anthropic disturbances: PC1 was related to the
205 degree of environment artificiality (56.6% of the variance), called “habitat naturalness”
206 thereafter, while PC2 was related to the human presence (16.6%) (see Demeyrier et al., 2016).
207

208 **Food supplementation experiment**

209 We performed a supplementation experiment in 2013 and 2014, during the first
210 breeding attempts, in order to follow a homogenous sample according to breeding stage. All
211 medium ($n=93$) and large ($n=84$) nest-boxes were equipped with a feeder placed inside the
212 box during this two-year experiment (Sillanpää et al., 2010) (Fig. 1).

213 We randomly assigned a control status (empty feeder) to half the large and half the
214 medium-sized nest-boxes, the other half being experimental nest-boxes where supplementary
215 food was provided in the feeder. All along the breeding season after hatching, the status of
216 nest-boxes (empty/full) was attributed alternatively within nest-boxes of the same size. In line
217 with the literature and previous feeding experiments on blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and
218 great tits (Eeva et al., 2009; Gienapp and Visser, 2006; Grieco, 2001; Grieco, 2001; Grieco,
219 2002a; Grieco, 2002b; Sillanpää et al., 2010), following hatching, feeders were refilled every
220 second day with two species of live mealworms larvae (*Alphitobius diaperinus* and *Tenebrio*
221 *molitor*) and a vitamin and carotenoid complement (Nutribird) (Sillanpää et al., 2010).
222 Mealworm larvae quantities were modulated according to the number of nestlings and their
223 age (Gienapp and Visser, 2006; Grieco, 2001) (see supplemental material Table S1).

224 From 0 to 8 days-old, nestlings were provided with small *Tenebrio* larvae (*Alphitobius*
225 *diaperinus*) and from 8 to 15 days-old, nestlings were provided with miller *Tenebrio* larvae
226 (*Tenebrio molitor*). These quantities represent 20-50% of required biomass for nestlings
227 during the feeding period (Eeva et al., 2009; Grieco, 2001; Grieco, 2002a; Grieco, 2002b).
228 We added to worms a Nutribird complement in feeders, modulated by worm quantity
229 (Sillanpää et al., 2010; Koivula et al., 2011). The Nutribird complement was provided along
230 the proportion of 5 gr of Nutribird (a full coffee spoon) for 15 gr of worms. The supply in
231 carotenoids was 0.0015 mg per full coffee spoon. Each time we refilled the feeder, we
232 checked if larvae were eaten, although a small consumption was difficult to measure. In 21%
233 of refills, at least half of the worms had been removed from the feeder by the birds and were
234 not found in the nestbox.

235

236 **Statistical analyses**

237 We used the breeding monitoring data collected in 2013-2014 from all nest-boxes
238 equipped with an inside feeder to test for a food supplementation effect on nestling body
239 condition and fledging success, along the urbanization gradient within the city. In addition,
240 we evaluated if the food supplementation affected parental physical condition.

241 We used General Linear Mixed Models (GLMM) run with R package lme4, to analyse
242 nestling body condition (at 9 and 15 days-old) with a normal error distribution, nestling
243 survival until fledging with a binomial error distribution (0 or 1 for each nestling), and finally
244 adult body condition with a normal error distribution. We followed a stepwise backward
245 regression model selection (keeping fixed effects with a p -value <0.1).

246 To address our objective to investigate the role of resources on breeding performance
247 using our supplementation experiment, we modeled nestling body condition, individual
248 nestling survival as a proxy of fledging success, and adult body condition within the feeding
249 experiment. Explanatory variables were: nest-box size, feeder status (empty/full), PC1
250 (habitat naturalness), PC2 (human presence), year and all biologically relevant interactions
251 (nest-box size*feeder status, year*feeder status, PC1*feeder status, PC2*feeder status, nest-
252 box size*feeder status*PC1, breeders' age*adult sex, breeders' sex*feeder status, breeders'
253 age*feeder status). Additional explanatory factors were: number of nestlings in the brood
254 when modeling nestling body condition, number of hatchlings when modeling fledging
255 success and finally, number of nestlings, breeders' age (one-year old or more) and breeders'
256 sex when modeling adult body condition. Nest-box number was included as a random effect
257 since 60 % of nest-boxes were occupied more than once within the two-year experiment.

258 Maternal identity (*i.e.* mother ring number) was also included as a random effect, to account
259 for sibling relatedness and also environmental/genetic maternal effects. When modeling adult
260 physical condition, ring number was included as a random effect since 8 % of adults were
261 trapped twice.

262

263

264 **RESULTS**

265 **Nestling body mass and condition negatively impacted by food supplementation and by** 266 **human presence**

267 A general linear mixed model on 9 days-old nestling body mass revealed a negative
268 effect of supplementary food across all habitat naturalness levels and for all nest-box sizes
269 (Body mass, in grams, in relation to feeding status: mean \pm s.d. full=13.17 \pm 2.17;
270 empty=13.64 \pm 2.73; Table 1; Fig. 2).

271

272 When exploring body condition of 15 days-old nestlings (*i.e.* body mass controlled for
273 nestling tarsus length), a GLMM showed a marginally significant interaction between
274 supplementary food and human presence as illustrated in Fig. 3 (see statistical details in Table
275 1). Nestling body condition before fledging was negatively impacted by the supplementary
276 feeding only in areas with high human presence. However, nestlings in low human presence
277 areas were marginally ($p=0.06$; Table 1) in a better body condition when the feeder was full
278 (Fig. 3). There was also a marginal effect of nest-box size whereby nestlings from
279 intermediate-size nest-boxes were in higher body condition than nestlings from large nest-
280 boxes (Table 1). Contrary to our predictions (see introduction), there was no interaction
281 between food supplementation, nest-box-size and the habitat naturalness level.

282

283 **Nestling survival until fledging decreased with supplementation in highly urbanized** 284 **areas**

285 A GLMM exploring individual nestling survival until fledging (fledged=1, died=0)
286 showed a significant interaction between supplementary food and the urbanization gradient
287 (Table 1). Nestling survival until fledging decreased overall in supplemented broods (Fig.
288 4A), and this detrimental experimental effect was strongest in the most urbanized
289 environments (Fig. 4B). This result was exactly opposite to the positive effect of
290 supplementary feeding expected.

291

292 **Adult body condition negatively impacted by the supplementary food and by human**
293 **presence**

294 When exploring adult body condition (*i.e.* body mass controlled for tarsus length, Fig.
295 5A), a GLMM showed a significant interaction between supplementary food and human
296 presence as illustrated in Fig. 5B (statistical details can be found in Table 2). Adult body
297 condition was negatively impacted by the supplementary feeding only in areas with high
298 human presence. Reversely, parents where human presence is low were in a better body
299 condition when the feeder was full (Fig. 5B).

300

301 We also found that birds were marginally in worse body condition when they were one
302 year old rather than older (Body condition in relation to age: mean \pm s.d. 1year=16.46 \pm 0.78,
303 >1year=16.95 \pm 1.02). The classic sexual size dimorphism was also confirmed, with males
304 heavier than females (Body condition in relation to sex: mean \pm s.d.-male=17.25 \pm 0.83,
305 female=16.33 \pm 0.87) yet the experimental effects were similar for both sexes (Table 2).

306

307

308 **DISCUSSION**

309 Reduced body size and body mass in urban nestlings compared to rural ones has been
310 previously documented in several bird species such as the house sparrow (*Passer domesticus*;
311 Meillère et al., 2015) or the blue tit (*Cyanistes caeruleus ultramarinus*, Brahmia, 2013).
312 Interestingly, in some but not all cases, body condition also declined with the degree of
313 urbanization (house sparrow, Liker et al., 2008). Meillère et al. (2015) hypothesized that
314 energetic constraints on developing nestlings or fledglings would be much stronger in urban
315 environments compared to rural ones. They posited that the abundance of urban food was
316 likely to be inadequate (arthropods less available), or the quality of the resources would be
317 insufficient, *i.e.* it would not satisfy nestling nutritional requirements, resulting in constrained
318 growth and development. Hence urban preys available for insectivorous birds are predicted to
319 be low-quality alternatives, which cannot compensate for the lack of high quality food items
320 (Mägi et al., 2009), such as caterpillars (Perrins, 1991). Liker et al. (2008) suggested that
321 manipulating the rearing condition of nestlings would allow to disentangle the different
322 ecological processes involved in the reduced size and body mass of urban birds. We followed
323 this incentive to conduct a food supplementation experiment on urban great tits.

324

325

326

327 **Breeding performances negatively impacted by artificial food**

328 In order to explore whether the decrease in nestling size and mass in urban areas
329 (Shochat, 2004; on great tits: Perrins, 1965; on house sparrows, *Passer domesticus*: Meillère
330 et al., 2015), as well as the previously described ecological trap created by large urban
331 cavities (Demeyrier et al., 2016), were mediated by food abundance, we conducted a food
332 supplementation experiment over two years in the city of Montpellier. Contrary to our
333 expectations, the experiment resulted in an overall negative effect of food supplementation for
334 9 days-old nestling body mass independently of the environmental conditions and for 15
335 days-old nestling and adult body condition in areas with high human presence, while
336 additional food in the nest-box was associated with lower nestling survival until fledging in
337 the most urbanized areas of the city. Although this overall negative effect of food
338 supplementation on nestling and adult morphology and survival was unexpected, at least three
339 possible explanations could account for this experimental outcome, when contrasting our
340 results with the literature.

341

342 The first explanation for the observed pattern is that the food supplemented was not of
343 sufficient quality for a nestling diet, particularly in areas where food resources available are
344 already penalizing their growth (e.g. Meillère et al., 2015). Our choice of diet was based on
345 the most commonly used food for great tits in aviaries (Eeva et al., 2009; Gienapp and Visser,
346 2006; Grieco, 2001; Grieco, 2001; Grieco, 2002a; Grieco, 2002b; Sillanpää et al., 2010).
347 However, negative effects of food supplementation have previously been found in at least two
348 other great tit studies (Sillanpää et al., 2010; Ruffino et al., 2014) and these negative effects
349 have been attributed to a lack of nutrients other than proteins, in the supplementation diet
350 (Eeva et al., 2009). We anticipated this potential problem by adding a vitamin and carotenoid
351 complement, however the results obtained support the idea that this may be not sufficient.

352 A second explanation might be that parental body condition and hence their feeding
353 abilities could also mediate the negative effect of food supplementation. Perhaps the low body
354 condition of parents classically found in urban areas (Bokony et al., 2009 ; Meillère et al.,
355 2015) could impact their foraging capacities, resulting in a greater use of artificial food
356 instead of natural food (Robb et al., 2008). However, parents involved in our experiment did
357 not display decreased body condition along the urban gradient whereas they were impacted by
358 the human presence (Fig. 5B) and so were their nestlings (Fig. 3). So this hypothesis is
359 unlikely to explain the detrimental effect of supplementation which is mostly revealed in
360 areas with higher human presence (Fig. 3) and in most urbanized areas (Fig 4B).

361 Finally, we cannot rule out, as a third possible explanation, that experimental broods
362 were negatively affected by the disturbance caused by the added food within the nest-box.
363 Note that in our study, we provided supplementary food inside each nest-box in order to avoid
364 negative effects of feeding due to increased competition for visible food sources present
365 outside the boxes (Solonen 2001; Robb et al., 2008). In fact, in great tits, high competition in
366 urban areas is most probably responsible for smaller clutch sizes and fewer fledglings per
367 breeding attempt, because of a combination of food shortage and high bird density (Solonen,
368 2001; Hedblom and Söderström, 2011). Yet, the choice of placing feeders inside the boxes
369 could induce a stronger behavioral and possibly stressed-induced reaction from the breeding
370 parents. Even if we habituated the birds with the presence of feeders inside the nest-boxes by
371 adding them before the breeding season, similarly to Eeva et al. (2009) and Sillanpää et al.
372 (2010) studies, we cannot exclude that the novelty of the feeder might be perceived much
373 stronger for a full rather than an empty feeder due e.g. to the worms' movement or smell.
374 However, it is important to notice that feeder status (empty or full) affected body condition of
375 15 days-old nestlings and adults as well as nestling survival until fledgling, always in
376 interaction with another variable associated with local territory environment. Food
377 supplementation was indeed found to have a positive effect in addition to certain levels of
378 naturalness of the breeding sites. Thus, if perturbation due to items in the feeders was the
379 prevailing effect, such interactions would not have been predicted.

380 These non-exclusive potential explanations for our main experimental results are
381 probably not exhaustive. Indeed, we are aware that food supplementation effects could be
382 modulated by environmental factors that are not controlled for in such experiments, such as
383 natural resources or latitudes, but also by bird behavioral variation like food catching, or by
384 the experimental design like timing of supplementation or accessibility of food (Ruffino et al.,
385 2014).

386

387 **Interactive effects of food supplementation and human presence**

388 Interestingly, the experiment resulted in an interaction between the effects of food
389 supplementation and the local pedestrian frequency on 15 days-old nestling body condition
390 (Fig. 3) as well as on adult body condition (Fig. 5B). Nestlings and adults from supplemented
391 broods presented a decreased body condition (relatively to empty feeder treatment) only in
392 areas with numerous pedestrians. Human presence could induce a temporary halt in nestling
393 provisioning because of a behavioral reaction of parents, due to hormonal response to stress
394 (Müller et al., 2006, on blue tits) or due to personality linked response (e.g. flight initiation
395 distance and landing distance, Fernandez-Juricic et al., 2006). Our experiment might have

396 added a disturbance too strong in areas where human presence is already high, resulting in a
397 detrimental effect on nestling body condition. Dubiec (2011) suggested that the response of
398 birds to human presence depends on parental body condition. Indeed, these authors revealed a
399 trade-off between reproduction and survival in great tits: parents with low body condition
400 deserted the nest more easily than parents in high body condition (Dubiec, 2011). This
401 hypothesis could be worth considering in our population because in our experimental design,
402 breeders body condition was influenced by human presence in relation to our feeding
403 experiment even if it was not influenced by urbanization level (Table 2).

404 In areas highly disturbed by human presence, birds could modulate their foraging
405 strategy in relation to the predation risk and travel longer distances in order to provision their
406 nestlings in safer or less stressful conditions (Sol et al., 2013). When facing a high predation
407 risk, as human presence could be perceived, parents might also display longer latency periods
408 before returning to their nest (Bokony et al., 2012), also affecting negatively their nestlings'
409 condition. In poor habitats like urbanized areas, great tit parents might also be immune to
410 human presence since previous studies have shown that great tit females plastically adjust
411 their risk taking behavior according to the risk of nestling starvation (Quinn et al., 2012).
412 When we provided food inside the nest-box, parents could reduce their foraging distance, and
413 hence be more disturbed by pedestrian frequency as indicated by the interaction between
414 human presence and feeding treatment. Indeed, although knowledge on foraging strategies in
415 urban environments is very scarce (Amrhein, 2014), it is likely that parents forage further
416 away from their nest-box in poor habitat, such as the more urbanized areas. Previous studies
417 in several bird species support the idea that human presence can modify the spatial and
418 temporal foraging patterns (Fernandez-Juricic and Tellerian, 2000; Bokony et al., 2012; Sol et
419 al., 2013) and that the tolerance to disturbance is reduced with the increasing stimulus like
420 pedestrian presence (Fernandez-Juricic and Tellerian, 2000).

421

422 **Nestling survival until fledging negatively impacted by food supplementation in highly** 423 **urbanized areas**

424 Nestling survival until fledging was overall decreased in supplemented broods (Fig.
425 4A), and this detrimental experimental effect was strongest in the most urbanized
426 environments (Fig. 4B). This result was exactly opposite to the positive effect of
427 supplementary feeding expected. In a highly constrained (*i.e.* urbanized) environment, the
428 addition of poor quality food could be a penalty for birds rather than a 'bonus', *i.e.* nestling
429 survival until fledging could be negatively impacted in highly urbanized habitat, whereas in a
430 more natural environment, supplementary food, even in a poor quality, could improve the

431 nestling survival until fledging (Fig. 4B). In fact, in natural environments, most studies have
432 found a positive effect of food supplementation or no effect on nestling survival until
433 fledging, according to the review of Robb et al. (2008).

434 Following a feeding experiment in Spotless Starlings (*Sturnus unicolor*), Cuervo et al.
435 (2011) suggested that artificial food could cause nestling satiety, which could lead to less
436 begging for higher quality natural food. In this case, artificial food could not compensate
437 completely the lack of natural food (Cuervo et al., 2011) and it could in fact worsen nestling
438 survival until fledging. One element that is crucially missing in this puzzle is a fine
439 knowledge on great tit diet in cities, and how this diet, and in particular nestling diet, varies
440 across space in the heterogeneous urbanized landscape.

441

442 **Effect of cavity size on breeding performance in relation to our food supplementation** 443 **experiment**

444 An initial aim of the present work was to evaluate if food resources were the key
445 parameter mediating the ecological trap observed in association with artificial cavity size
446 (Demeyrier et al., 2016). Great tits were found to prefer to breed in the largest cavity
447 relatively to smaller options. Individuals from these largest cavities also invested higher in
448 egg production, yet had a lower fledgling success compared to those from medium-sized
449 cavities. Thus, we predicted an interaction between cavity size and food supplementation
450 treatment, with a contribution of local conditions (natural food resources): we envisaged that
451 when provided with additional food supply, larger broods in larger nest-boxes would no
452 longer display lower fledgling numbers than smaller broods in medium-sized boxes.
453 However, no interaction of the two key factors associated with food and cavity size was
454 detected on nestling or parental traits. This did not necessary indicate that the role of food was
455 not present but we were not able to detect it with our protocol. An alternative approach that
456 could be conducted is to manipulate brood size (Banbura et al., 2013; Hřrak, 2003). If
457 breeders had to feed fewer nestlings and if food resources are a major constraint in urbanized
458 areas, a brood size experiment would have the same expectations as this study, *i.e.*
459 understanding how food resources influence the reproductive success of wild urban great tits
460 and whether the ecological trap effect described previously is due to a lack of food and/or to
461 the low quality resources of urban environments. In light of the results from the present
462 manipulation, such a brood size experiment would solve the issue of controlling for food
463 quality in the alleviation of parental effort.

464 **Acknowledgements**

465 We thank all the people that assisted in the field work: Pascal Pagano, Stéphane Pouplard,
466 Rémy Spitaliery from the City Council of Montpellier, Matthieu Abouladzé, Frédéric Lidon
467 from the Zoo of Montpellier, Ananda Christophe and Coline Cannone.

468

469 **Competing interests**

470 The authors declare no competing interests.

471

472 **Auhors contributions**

473 V.D., M.L. and A.G. formulated the research. V.D., M.L., A.C. and A.G. performed the
474 research and analyzed the data. V.D. wrote the manuscript. AC., M.L. and A.G. discussed the
475 results, commented on and edited the manuscript.

476

477 **Funding**

478 This work was supported by the French ANR (ANR-09-JCJC-0050-01), an ERC Starting
479 Grant (ERC-2013-StG-337365-SHE to AC), the city of Montpellier, the University of
480 Montpellier, and the OSU-OREME.

481 **References**

- 482 **Adams, C. E. and Lindsey, K. J.** (2011) Anthropogenic Ecosystems: The Influence of
483 People on Urban Wildlife Populations. *Urban Ecology*, 116-128. Oxford University Press.
- 484 **Amrhein, V.** (2014) Wild bird feeding (probably) affects avian urban ecology. *Avian Urban*
485 *Ecology*, 29-37. Oxford University Press.
- 486 **Anderies, J.M., Katti, M., Shochat, E.** (2007) Living in the city: Resource availability,
487 predation, and bird population dynamics in urban areas. *J. Th. Biol.* **247**, 36–49.
- 488 **Aronson, M.F.J., La Sorte, F.A., Nilon, C.H., Katti, M., Goddard, M.A., Lepczyk, C.A.,**
489 **Warren, P.S., Williams, N.S.G., Cilliers, S., Clarkson, B. et al.** (2014) A global analysis
490 of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic
491 drivers. *Proc. R. Soc. B* **281**:20133330.
- 492 **Banbura, J., Banbura, M., Gladalski, M., Kalinski, A., Marciniak, B., Markowski, M.,**
493 **Michalski, M., Nadolski, J., Skwarska, J., Wawrzyniak, J. and Zielinsky, P.** (2013)
494 Consequences of experimental changes in the rearing conditions of Blue Tit *Cyanistes*
495 *caeruleus* and Great Tit *Parus major* nestlings. *Acta Ornithol.* **Vol. 48**, No. 2, 129-139.
- 496 **Björklund, M., Ruiz, I. and Senar, J.C.** (2009) Genetic differentiation in the urban habitat:
497 the great tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biol. J. Lin. Soc.* **99**, 9-19
- 498 **Bokony, V., Kulcsar, A., and Liker, A.** (2009) Does urbanization select for weak
499 competitors in house sparrows? *Oikos* **119**, 437-444
- 500 **Bokony, V., Kulcsar, A., Toth, Z. and Liker, A.** (2012) Personality traits and behavioural
501 syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*).
502 *PLOS ONE* Vol. 7, Issue 5, e33639.
- 503 **Brahmia, Z., Scheifler, R., Crini, N., Maas, S., Giraudoux, P. and Benyacoub, S.** (2013)
504 Breeding performance of blue tits (*Cyanistes caeruleus ultramarinus*) in relation to lead
505 pollution and nest failure rates in rural, intermediate, and urban sites in Algeria. *Env. Poll.*
506 **174**, 171–178.
- 507 **Chace, J.F. and Walsh, J.J.** (2006) Urban effects on native avifauna: a review. *Land. Urb.*
508 *Plan.* **74**, 46–69.
- 509 **Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J. and**
510 **Gaston, K. J.** (2009) Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis.
511 *Ibis* **151**, 1-18
- 512 **Cleasby, I.R., Burke, T., Schroeder, J. and Nakagawa, S.** (2011) Food supplements
513 increase adult tarsus length, but not growth rate, in an island population of house sparrows
514 (*Passer domesticus*). *BMC Research Notes* **4**, 431.

515 **Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M-J. and Dinetti, M.** (2006).
516 Avifauna homogenization by urbanization: Analysis at different European latitudes. *Biol.*
517 *Conserv.* **127**, 336-344.

518 **Cuervo, J., Soler, J.J., Avilés, J.M., Pérez-Contreras, T. and Navarro, C.** (2011)
519 Experimental feeding affects the relationship between hematocrit and body mass in
520 Spotless Starling (*Sturnus unicolor*) nestlings. *J. Ornithol.* **152**, 201–206.

521 **Demeyrier, V., Lambrechts, M.M., Perret, P., and Grégoire, A.** (2016) Experimental
522 demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment.
523 *An. Behav.* **118**, 181-190.

524 **Dubiec, A.**, (2011) Condition-dependent clutch desertion in great tit (*Parus major*) females
525 subjected to human disturbance. *J. Ornithol.* **152**, 743-749

526 **Eeva, T., Sillanpää, S. and Salminen, J.-P.** (2009). The effects of diet quality and quantity
527 on plumage colour and growth of great tit *Parus major* nestlings: a food manipulation
528 experiment along a pollution gradient. *J. Av. Biol.* **40**, 491–499.

529 **Fernandez-Juricic, E. and Tellerian, J.L.** (2000) Effects of human disturbance on spatial
530 and temporal feeding patterns of Blackbird *Turdus merula* in urban parks in Madrid, Spain.
531 *Bird Study* **47**, 13–21.

532 **Fernandez-Juricic, E., Blumstein, D.T., Abrica, L.M., Adams, L.B., Adams, R.,**
533 **Daneshrad, M. and Rodriguez-Prieto, I.** (2006) Relationships of anti-predator escape
534 and post-escape responses with body mass and morphology: a comparative avian study.
535 *Evol. Ecol. Res.* **8**, 731-752.

536 **Gaston, KJ, Visser, ME and Hölker F.** (2015) The biological impacts of artificial light at
537 night: the research challenge. *Phil.Trans. R. Soc. B* **370**: 20140133.

538 **Gienapp, P. and Visser, M.E.** (2006). Possible fitness consequences of experimentally
539 advanced laying dates in Great Tits: differences between populations in different habitats.
540 *Funct. Ecol.* **20**, 180–185.

541 **Grieco, F.** (2001). Short-term regulation of food-provisioning rate and effect on prey size in
542 blue tits, *Parus caeruleus*. *An. Behav.* **62**, 107–116.

543 **Grieco, F.** (2002a). How different provisioning strategies result in equal rates of food
544 delivery: an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. *J. Av. Biol.* **33**, 331–341.

545 **Grieco, F.** (2002b). Time constraint on food choice in provisioning blue tits, *Parus caeruleus*:
546 the relationship between feeding rate and prey size. *An. Behav.* **64**, 517–526.

547 **Hale, R. and Swearer, S.E** (2016) Ecological traps: current evidence and future directions.
548 *Proc. R. Soc. B* **283**:20152647. DOI:10.1098/rspb.2015.2647

- 549 **Hedblom, M. and Söderström, B.** (2011) Effects of urban matrix on reproductive
550 performance of great tit (*Parus major*) in urban woodlands. *Urban Ecosyst.* **15**, 167–180.
- 551 **Hinsley, S.A., Hille, R.A., Gaveau, D.L.A and Bellamy, P.E.** (2002) Quantifying woodland
552 structure and habitat quality for birds using airborne laser scanning. *Funct. Ecol.* **16**, 851-
553 857.
- 554 **Hörak, P., Tegelmann, L., Ots, I. and Moller, A. P.** (1999). Immune function and survival
555 of great tit nestlings in relation to growth conditions. *Oecologia* **121**, 316-322.
- 556 **Hörak, P.** (2003) When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation
557 experiment in great tits (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **54**, 105-112.
- 558 **Karell, P., Pietiäinen, H., Siitari H., Pihlaja, T., Kontiainen, P. and Brommer, J. E.**
559 (2009) Parental allocation of additional food to own health and offspring growth in a
560 variable environment. *Can. J. Zoo.* **87**, 8-19.
- 561 **Katti, M. and Warren, P.S.** (2004) Tits, noise and urban bioacoustics. *Trends Ecol.Evol.* **19**,
562 109-110.
- 563 **Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E. and Valcu, M.** (2010) Artificial
564 night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Curr.*
565 *Biol.* **20**, 1736-1739.
- 566 **Koivula, M.J., Kanerva, M., Salminen, J.-P., Nikinmaa, M. and Eeva, T.** (2011). Metal
567 pollution indirectly increases oxidative stress in great tit (*Parus major*) nestlings. *Env. Res.*
568 **111**, 362–370.
- 569 **Lambrechts, M.M., Adriaensen, F., Ardia, D., Artmeyer, A., Atienzar, F., Banbura, J.,**
570 **Barba, E., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cooper, C.B., et al.** (2010). The design of
571 artificial nest-boxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of
572 methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithol.* **45**, 1-26.
- 573 **Lambrechts, M.M., Blondel, J., Bernard, C., Caro, S.P., Charmantier, A., Demeyrier,**
574 **V., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevielle, A., de Franceschi C., et al.,**
575 (2016). Exploring Biotic and Abiotic Determinants of Nest Size in Mediterranean Great
576 Tits (*Parus major*) and Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*) *Ethology* **122**, 492-501.
- 577 **Liker, A., Papp, Z., Bokony, V. and Lendvai, A.Z.** (2008). Learn birds in the city: body
578 size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *J Anim Ecol.* **77**,
579 789-795.
- 580 **Mackenzie, J.A., Hinsley, S.A. and Harrison, N.M.** (2014). Parid foraging choices in urban
581 habitat and their consequences for fitness. *Ibis* **156**, 591–605.

582 **Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P. and Tilgar, V.** (2009) Low
583 reproductive success of great tits in the preferred habitat: a role of food availability.
584 *Ecoscience* **16** (2), 145–157.

585 **Markowski, M., Kalinski, A., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Banbura, M., Markowski,**
586 **J., Zielinski, P. and Banbura, J.** (2013). Avian feathers as bioindicators of the exposure
587 to heavy metal contamination of food. *Bull. Env. Cont. Tox.* **91**, 302–305.

588 **Martin, T.E.** (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Review*
589 *Ecol. Syst.* **18**, 453–487.

590 **Marzluff, J. M.** (2001) Worldwide urbanization and its effects on Birds. Avian Ecology and
591 Conservation in an Urbanizing World, 19-47. Kluwer Academic Publishers.

592 **Meillère, A., Brischoux, F., Parenteau, C. and Angelier, F.** (2015) Influence of
593 urbanization on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: a multi-
594 component approach. *PLOS ONE* **10** (8), e0135685.

595 **Mennechez, G. and Clergeau, P.** (2006) Effect of urbanization on habitat generalists:
596 starlings not so flexible? *Acta Oecol.* **30**, 182-191

597 **Müller, C., Jenni-Eiermann, S., Blondel, J., Perret, P., Caro, S.P., Lambrechts, M. and**
598 **Jenni, L.** (2006) Effect of human presence and handling on circulating corticosterone
599 levels in breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *Gen. Comp. Endo.* **148**, 163–171.

600 **Payevsky, V.A.** (2006) Mortality rate and population density regulation in the great tit, *Parus*
601 *major* L.: A review. *Russ. J. Ecol.* Vol. 37, No. 3, 199–207.

602 **Perrins, C.M.** (1965) Population fluctuations and clutch size in the great tit *Parus major* L. *J.*
603 *Anim. Ecol.* **34**, 601-647

604 **Perrins, C.M.** (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* **133**, 49-54.

605 **Quinn, J.L., Cole, E.F., Bates, J., Payne, R.W. and Cresswell, W.** (2012) Personality
606 predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation. *Proc. R. Soc. B*
607 **279**, 1919–1926.

608 **Richner, H.** (1989) Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus corone*
609 *corone*). *J Anim Ecol.* **58**, 427-440

610 **Reed, T.E., Jenouvrier, S. and Visser, M.E.** (2013) Phenological mismatch strongly affects
611 individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *J Anim Ecol.* **82**
612 (1), 131-44.

613 **Remacha, C. and Delgado, J.A.** (2009) Spatial nest-box selection of cavity-nesting bird
614 species in response to proximity to recreational infrastructures. *Land. Urb. Plan.* **93**, 46-53

- 615 **Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E. and Bearhop, S.** (2008) Food for
616 thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations.
617 *Front. Ecol. Environ.* **6** (9), 476–484.
- 618 **Robertson, B. A., Rehage, J. S. and Sih, A.** (2013) Ecological novelty and the emergence of
619 evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* **28**, 552-560.
- 620 **Ruffino, L., Salo, P., Koivisto, E., Banks, P.B. and Korpimäki, E.** (2014) Reproductive
621 responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Front. Zool.* **11**,
622 80.
- 623 **Rytkönen, S. and Krams, I.** (2003) Does foraging behaviour explain the poor breeding
624 success of great tits *Parus major* in northern Europe? *J. Av. Biol.* **34**, 288-297.
- 625 **Shochat, E.** (2004) Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-
626 slicker birds. *Oikos* **106**, 622-626
- 627 **Sih, A.** (2013) Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid
628 environmental change: a conceptual overview. *An. Behav.* **85**: 1077-1088.
- 629 **Sillanpää, S., Salminen, J.-P. and Eeva, T.** (2010). Fluctuating asymmetry in great tit
630 nestling in relation to diet quality, calcium availability and pollution exposure. *Sc. Tot.*
631 *Env.* **408** 3303–3309.
- 632 **Sol, D., Lapiedra, O. and Gonzales-Lagos, C.** (2013) Behavioural adjustments for a life in
633 the city. *An. Behav.* **85**, 1101–1112.
- 634 **Solonen, T.** (2001) Breeding of the great tit and blue tit in urban and rural habitats in southern
635 Finland. *Ornis Fenn.* **78**, 49–60.

636 **Tables**

637 **Table 1:** Results of GLMM on feeding experiment on 9 days-old nestling body mass (normal error distribution), 15 days-old nestling body
 638 condition (normal error distribution) and nestling survival until fledging (binomial error distribution). (Stepwise backward regression model
 639 selection, keeping fixed effects with a p-value<0.1)

	9 days-old body mass				15 days-old body condition				Nestling survival until fledging			
	Est	SE	t	p	Est	SE	t	p	Est	SE	t	p
<u>Fixed effects</u>												
Intercept	13.27	0.35	37.73	<0.001	-10.67	1.80	-5.91	<0.001	0.04	0.65	-0.06	0.95
Feeder - Empty	1.05	0.44	2.40	0.02	-0.47	0.26	-1.81	0.07	1.27	0.62	2.04	0.04
Nest-box size - Medium		ns			0.60	0.34	1.77	0.08	0.82	0.68	1.22	0.22
PC1 - Naturalness	0.25	0.15	1.67	0.1		ns			0.76	0.28	2.70	0.007
PC2 - Human presence		ns			-0.60	0.28	-2.11	0.04		ns		
Year - 2014	-1.05	0.37	-2.82	0.008	-0.95	0.26	-3.58	<0.001	-1.75	0.56	-3.15	0.002
Number of hachtlings	-	-	-		-	-	-			ns		
Number of alive nestlings		ns			-0.18	0.08	-2.22	0.03	-	-	-	
Nestling tarsus Length	-	-	-		1.43	0.09	16.36	<0.001	-	-	-	
Feeder - Empty * Nest-box size		ns				ns				ns		
Feeder - Empty * Year		ns				ns				ns		
Feeder - Empty * PC1		ns				ns			-0.83	0.36	-2.32	0.02
Feeder - Empty * PC2		ns			0.61	0.32	1.87	0.06		ns		
Feeder * Nest-box size * PC1		ns				ns				ns		
<u>Random effects</u>	Var.	Std dev.			Var.	Std dev.			Var.	Std dev.		
Mother	0.66	0.81			1.33	1.15			9.12	3.02		
Nest-box	2.88	1.70			0.24	0.49			0	0		
Residual	2.59	1.61			0.93	0.97						
<u>Sample size</u>												
Mother		62				65				98		
Nest-box		52				56				71		
Observations		388				379				706		

640 **Table 2:** Results of GLMM on adult body condition (normal error distribution). (Stepwise
 641 backward regression model selection, keeping fixed effects with a p-value<0.1)

	Est	SE	t	p
<u>Fixed effects</u>				
Intercept	5.35	2.35	2.27	0.02
Feeder - Empty	-0.13	0.09	-1.22	0.23
PC1 - Naturalness		ns		
PC2 - Human presence	-0.03	0.09	-0.35	0.73
Year - 2014	-0.69	0.12	-6.88	<0.001
Number of alive nestlings		ns		
Breeder tarsus Length	0.60	0.12	4.93	<0.001
Breeder sex - Male	0.43	0.15	2.93	0.004
Breeder age - 1 year-old	-0.25	0.13	-1.88	0.06
Feeder - Empty * Nest-box size		ns		
Feeder - Empty * Year		ns		
Feeder - Empty * PC1		ns		
Feeder - Empty * PC2	0.28	0.11	2.42	0.02
Feeder - Empty * Breeder age		ns		
Feeder - Empty * Breeder sex		ns		
Breeder age * Breeder sex		ns		
<u>Random effects</u>				
	Var.	Std dev.		
Ring number	0.45	0.67		
Residual	0.10	0.29		
<u>Sample size</u>				
Ring number		130		
Observations		140		

643

644

645 **Figures legends**

646

647 **Fig. 1: Feeder inside each nest-box.** (here a large nest-box)

648

649 **Fig. 2: 9 days-old nestling body mass in relation to food supplementation (from model**
650 **residuals).** (Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max)

651

652 **Fig. 3: 15 days-old nestling body condition (from model residuals) in relation to food**
653 **supplementation and human presence.** (mean: full line= full, dotted line=empty and grey
654 line: associated s.e)

655

656 **Fig. 4: Nestling survival until fledging (from model residuals) in relation to food**
657 **supplementation (A) and in relation to supplementation along the habitat naturalness**
658 **gradient (B).** (A: Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max; B: mean: full line= full, dotted
659 line=empty and grey line: associated s.e)

660

661 **Fig. 5: Breeders' body condition (from model residuals) in relation to food**
662 **supplementation (A) and in relation to food supplementation and human presence (B).**
663 (A: Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max; B: mean: full line= full, dotted line=empty and
664 grey line: associated s.e)

665

666 **Figures**

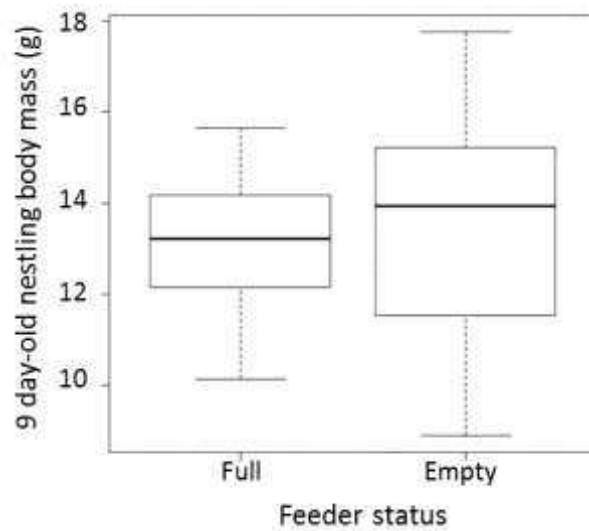
667



668

669 **Fig. 1: Feeder inside each nest-box.** (here a large nest-box)

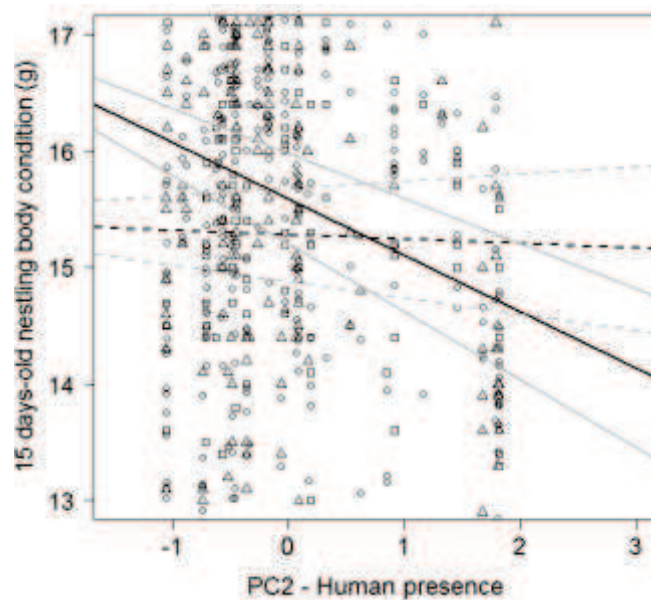
670



671

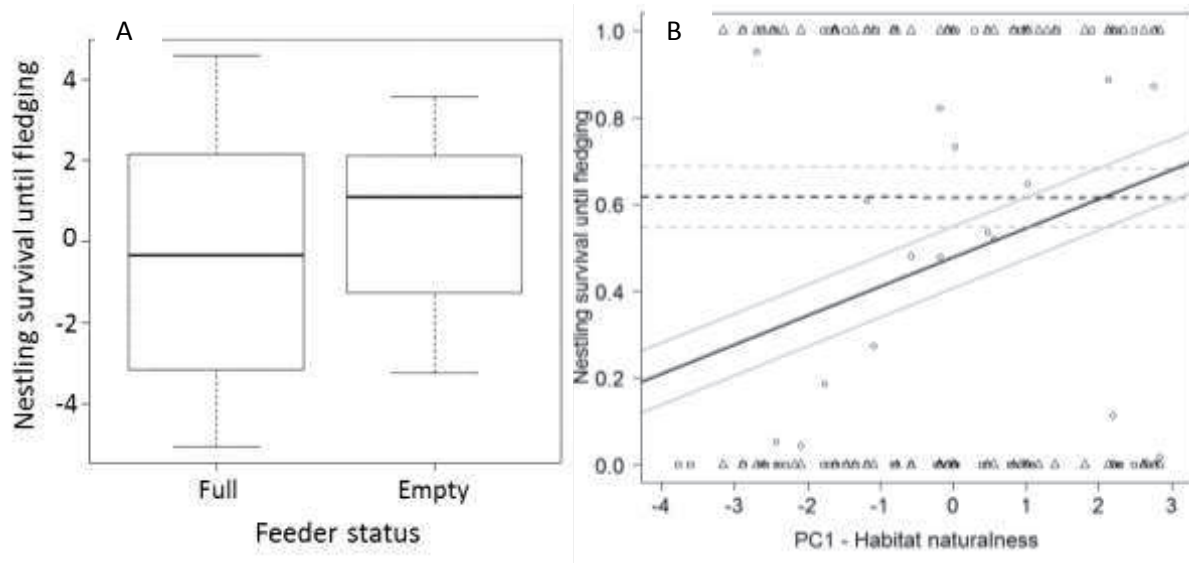
672 **Fig. 2: 9 days-old nestling body mass in relation to food supplementation (from model**
673 **residuals).** (Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max)

674



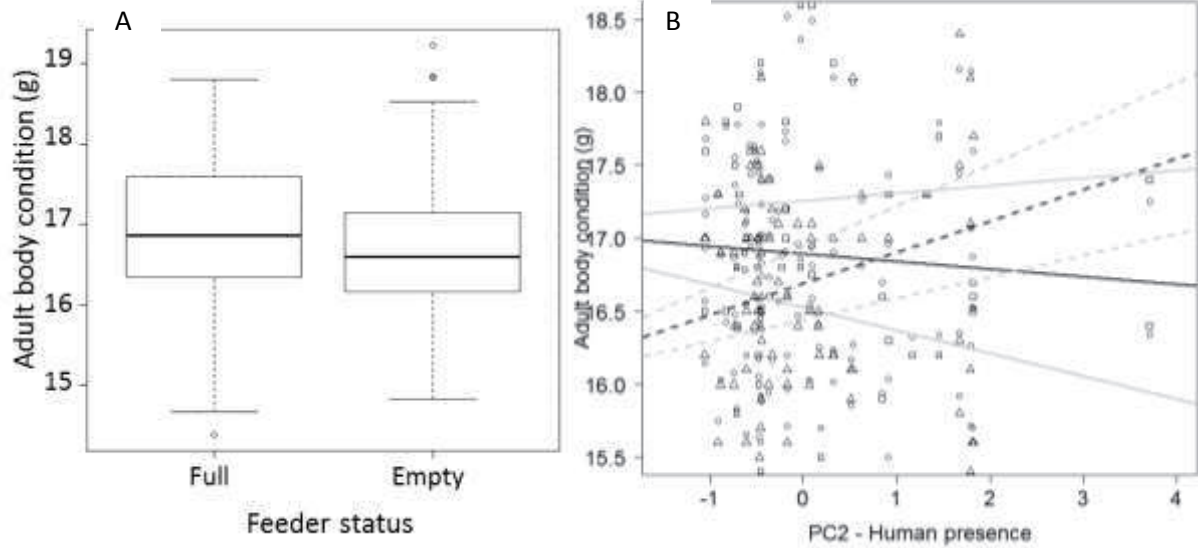
675
676
677
678
679

Fig. 3: 15 days-old nestling body condition (from model residuals) in relation to food supplementation and human presence. (mean: full line= full, dotted line=empty and grey line: associated s.e)



680
681
682
683
684
685

Fig. 4: Nestling survival until fledging (from model residuals) in relation to food supplementation (A) and in relation to supplementation along the habitat naturalness gradient (B). (A: Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max; B: mean: full line= full, dotted line=empty and grey line: associated s.e)



686
 687
 688
 689
 690
 691

Fig. 5: Breeders' body condition (from model residuals) in relation to food supplementation (A) and in relation to food supplementation and human presence (B).
 (A: Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max; B: mean: full line= full, dotted line=empty and grey line: associated s.e)

692 **Electronic supplementary material**

693 **Tab. S1: Proportion used to fill feeders in relation to age and number of nestlings.**

694

Worms species	<i>Alphitobius diaperinus</i>					<i>Tenebrio molitor</i>		
Days after hatching	0 or 1	2	4	6	8	10	12	14 or 15
Nestlings number	Quantity / Nest (g)							
1	0.5	1	1.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
2	1	1.5	3	5	5	5	5	5
3	1	2.5	4.5	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5
4	1.5	3	6	10	10	10	10	10
5	2	4	7.5	12.5	12.5	12.5	12.5	12.5
6	2.5	4.5	9	15	15	15	15	15
7	3	5.5	10.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5
8	3	6	12	20	20	20	20	20
9	3.5	7	13.5	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5

695

696 Nutribird complement was providing with worms larvae to be equivalent to 5 gr or 3 ml (a
 697 full coffee spoon) at day 6 for a 6-nestling brood. The supply in carotenoids was 0.0015 mg
 698 per full coffee spoon.

699

1 **MANUSCRIT 4**

2
3 **Are urban great tits rearing too many nestlings? A brood size reduction**
4 **experiment.**

5
6 Virginie Demeyrier, Marcel M. Lambrechts, Samuel Perret, Anne Charmantier* & Arnaud
7 Grégoire*

8
9
10 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CEFE UMR 5175, Campus CNRS, Université
11 de Montpellier, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

12
13
14 **KEY WORDS:** body condition, food resources, nestling survival, parental investment,
15 artificial nesting cavity

16
17
18 Corresponding author: Virginie Demeyrier CEFE-CNRS, UMR 5175, 1919, route de Mende,
19 F34293 Montpellier Cedex 5 – France, virginie.demeyrier@laposte.net

20
21 **** Joint last authors**

22
23
24 **In prep for *Biology Letters***

25 INTRODUCTION

26 Increasing worldwide urbanization can expose numerous species to extreme environmental
27 perturbations inside cities (McKinney and Lockwood, 1999). Urban habitats are well-known
28 to be an environmental filter for species able to cope with, or adapt to, anthropic disturbance
29 (Brown and Graham, 2015). However, compared to their performance in more natural
30 habitats (e.g. rural areas), avian urban colonizers are generally in lower physical body
31 condition, they grow slower and/or they have a higher brood mortality (Richner, 1989;
32 Solonen, 2001; Kalinski, 2009; Chamberlain et al., 2009). The lower breeding performance in
33 more urbanized areas could be partly explained by a reduction in the availability of food
34 and/or dietary quality (Isaksson, 2015), and also by the presence of cues exploited for habitat
35 selection that are decoupled from the true quality of the habitat, potentially causing
36 maladaptive breeding investment (Demeyrier et al. 2016).

37 First, both the quality and quantity of food resources influence the growth and survival of
38 nestlings (e.g. Naef-Daenzer and Keller, 1999). Several avian studies reported that urban prey
39 are less abundant, are smaller and/or contain less essential nutrients (Mennechez and
40 Clergeau, 2006; Marciniak, 2007; Isaksson and Andersson, 2007; Seress, 2012). There is also
41 a trade-off between the competition for food resources between nestlings and the self-
42 maintenance of the parents (Martin, 1987; Karell et al., 2009) in that an increased
43 reproductive investment might influence future survival and/or fecundity (Merino, 2006;
44 Magrath et al, 2007; Christe et al., 2012).

45 Second, recent works indicated that in artificialized habitats like cities, animals may have
46 difficulties to evaluate food availability cues used to adjust their reproductive investment (e.g.
47 Robertson et al., 2013) leading to ecological traps. An ecological trap is a form of
48 maladaptive response that occurs when animals prefer to settle in poor quality habitats even
49 when alternative high quality habitats are sufficiently available, because of a mismatch

50 between the cues for habitat quality and the real quality. Demeyrier et al. (2016) reported such
51 a phenomenon associated with breeding cavity size in great tits from a Mediterranean city
52 environment. In this study system, females breeding in larger nesting cavities produced more
53 eggs, but had fewer fledglings than females in smaller nesting cavities. The prevailing
54 hypothesis proposed to explain these results is that females produce broods that are too large
55 when choosing large cavities, and are then trapped because of a lack of food to rear these
56 larger broods (Anderies et al., 2007) amplifying the overall effect of shortage of food required
57 to rear the nestlings presented above. Banbura et al. (2013) suggested that “experimental
58 manipulations of rearing environment are considered as the most efficient way to examine
59 how resource limitation influences different aspects of nestling performance”. Brood size
60 manipulation experiments conducted in urbanized environments are relatively rare (e.g.
61 Hõrak et al., 1998; Banbura et al., 2008) and have not taken into account local resources,
62 although the outcome of these experiments might depend on local habitat richness (e.g.
63 Tremblay et al., 2003). We here performed a two-year brood reduction experiment. We did
64 not enlarge broods because Demeyrier et al. (2016) already showed that great tits from this
65 study system had difficulties to rear an entire brood, and also in order to limit nutritional
66 stress for nestlings that already faced strong environmental constraints (Naguib et al., 2011).
67 Following Robb et al. (2008), we predicted that if food is a key limiting factor in our urban
68 Mediterranean study system then, i) fledgling body condition and fledging success, as well as
69 parental body condition, will be improved by a brood reduction, ii) brood reduction will have
70 the strongest impact in the most urbanized environments, and iii) brood reduction will have
71 the highest impact in broods from larger nest-boxes where breeding females were
72 demonstrated to lay maladaptive - too large - clutch sizes (Demeyrier et al., 2016).

73

74

75 MATERIALS AND METHODS

76 Ethic statement

77 The current work has been conducted under the agreement delivered to the host research
78 institute CEFE (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, C34172-11) affiliated to the
79 CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique). In addition, the specific work was
80 conducted following authorizations obtained from the national authorities in France: 1.
81 Authorization to work with and capture wild birds from the CRBPO (Centre de Recherches
82 sur la Biologie des Populations d'Oiseaux Permit numbers 1318, 1904 & 1907, delivered to
83 ML, AG & AC): 2. Authorization to work with and capture wild birds in the specific county
84 (Authorization number 2012167-003 delivered from Hérault department), 3. Authorization
85 certificate for animal experimentation (A34-470 & A34-496 delivered by the Direction
86 Départementale de la Protection des Populations de l'Hérault to AG & AC), 4. Approval of all
87 experimental procedures including egg collection by the Ethics committee for animal
88 experimentation of Languedoc Roussillon (305-CEEA-LR-12066).

89

90 Study site and biological model

91 Since 2011, we monitored breeding wild urban great tits in the city of Montpellier, in the
92 south of France (43°36'43''N, 3°52'38''E). We equipped this city in autumn 2010 with 243
93 nest-boxes, distributed over five multi-habitat areas that represented various levels of
94 urbanization (details in Demeyrier et al., 2016). Brood reduction experiments were conducted
95 during the breeding seasons of 2015 and 2016 in two wooden nest-box types, with samples
96 varying slightly between years (Medium, ground surface = 121 cm², 49<n<52, vs. Large,
97 ground surface=210 cm², 50<n<51). The distance between neighbouring boxes was ca. 100
98 meters, to limit intraspecific competition (Remacha and Delgado, 2009). We visited nest-
99 boxes once a week from late March to mid-July when all fledglings had left their nests.

100 Adults were trapped in their nest-box when they were feeding their 9 to 15 days-old nestlings.
101 We ringed breeders and their 15 days-old nestlings with an unique leg ring provided by the
102 CRBPO (Paris, France). We measured the right tarsus length with a caliper and the body mass
103 with a Pesola balance on all captured parents and 15 days old nestlings.
104 The level of potential food resource availability and urban disturbance was quantified in a
105 radius of 50 meters around each box (cf. Demeyrier et al., 2016). Vegetation cover was
106 quantified with the use of aerial pictures taken in summer 2011 as an estimation of arthropod
107 abundance. We also used five-minute counts of motorized traffic and non-motorized traffic to
108 estimate perturbations due to noise and pollution, and human presence. Finally, we quantified
109 artificial light pollution by buffering artificial night lighting and great tit nest-box territories
110 using Quantum GIS 1.7.4 software. We performed a Principal Component Analysis (PCA) on
111 these factors and retained two major axes: the degree of habitat naturalness represented by
112 PC1 (positive contribution of the vegetation cover, negative contributions of all other
113 variables) and the human presence represented by PC2 (positive contribution of the number of
114 pedestrians; see Demeyrier et al., 2016 for details on the local environmental measures and on
115 this PCA).

116

117 **Brood reduction experiment**

118 We performed a brood reduction experiment in 2015 and 2016 in line with the literature on
119 brood size reduction experiments on blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and great tits (Banbura et
120 al., 2008; Banbura et al., 2013; Garcia-Navas et Sanz, 2010; Hõrak, 2003, Parejo et Danchin,
121 2006, Stenning, 2008), on first breeding attempts only. We randomly assigned a control status
122 (no brood reduction) to half the large and half the medium-sized nest-boxes, the other half of
123 the boxes assigned for egg removal (two eggs per clutch).

124 All along the breeding season for first broods (after clutch completion and before hatching),
125 the status of the brood (reduced versus control) was attributed alternatively between nest-
126 boxes of the same size. The removed eggs were immediately replaced by plastic white-
127 painted eggs which were of similar size as the great tit eggs. The manipulator mentally
128 numbered each egg from the nest from one to x, from the top left and following a clockwise
129 movement. For broods up to four eggs, eggs one and three were removed and for broods with
130 more than four eggs, we removed eggs three and five. The replacement plastic eggs were
131 placed in the nest at exactly at the same position as the removed eggs.

132

133 **Statistical analyses**

134 We analyzed the data from 110 broods ($n = 48$ treated broods) monitored in 2015-2016 to test
135 for a brood reduction effect on the body condition of the nestlings and parents, and on
136 fledging success, that is the number of fledglings per brood.

137 We used General Linear Mixed Models (GLMM) run with the R package lme4 (Bates et al.,
138 2014), to analyze 15 days-old nestling and breeder body condition with a normal error
139 distribution and fledging success with a quasi-Poisson error distribution. We followed a
140 stepwise backward regression model selection (keeping fixed effects with a p -value <0.05).

141 Initial clutch size was also analyzed using a normal error distribution with the same package.

142 Explanatory variables were: nest-box size (Medium vs. Large), brood reduction status
143 (control/reduced), PC1 (habitat naturalness), PC2 (human presence), year and all biologically
144 relevant interactions (nest-box size* brood reduction status, year* brood reduction status,
145 PC1* brood reduction status, PC2* brood reduction status, nest-box size* brood reduction
146 status *PC1, breeder age*breeder sex, breeder sex* brood reduction status, breeder age*
147 brood reduction status).

148 Additional explanatory factors were: number of nestlings in the model explaining nestling
149 body condition, initial clutch size in the model explaining fledging success and finally,
150 nestling number and breeder sex and age in the model explaining adult body condition.

151 In models on nestlings, nest-box number was included as a random effect since 56 % of nest-
152 boxes were occupied twice in the two-year experiment. Mother ring number was also
153 included as a random effect, to account for sibling relatedness and also maternal
154 environmental/genetic effects. In models on adults, ring number was included as a random
155 effect since 20 % of adults were trapped two times.

156

157 **RESULTS**

158 First, body condition of 15 days-old nestlings was significantly higher in reduced broods than
159 in control broods (Fig. 1A), whatever the cavity size or the degree of urbanization (Table 1).

160 In addition, parents from reduced broods were in better physical condition than parents from
161 control broods, the gain in physical condition associated with brood reduction was however
162 higher in the female parents than the male parents (Fig. 1B, Table 1).

163 Second, the fledging success was lowered in reduced brood, independently on nest-box size
164 or clutch size. This result was consistent with the two eggs removed (Fig. 2, Table 1). To go
165 further, when we looked at clutch size, we still have an higher investment in large nest-boxes
166 (see Appendix 1), as described in Demeyrier et al., 2016.

167

168 **DISCUSSION**

169 Our aim was to evaluate the relative contribution of food shortage on breeding performance of
170 urban great tits, taking into account breeding cavity size.

171 First, we found in our population that a removal of two eggs was associated with a significant
172 increase in the physical body condition of both the full-grown nestlings and the parents.

173 Previous avian field studies experimentally decreasing brood size to indirectly examine
174 resource effects on reproductive performance (on great tits, *Parus major*: Pettifor et al., 2001;
175 Christe et al., 2012; on fairy martin, *Hirundo ariel*: Magrath et al., 2007; on blue tits,
176 *Cyanistes caeruleus*: Blondel et al., 1998; Tremblay et al., 2003; Banbura et al., 2008;
177 Banbura et al., 2013; on pied flycatchers, *Fiducela hypoleuca*: Ilmonen et al., 2003) mostly
178 resulted in an overall improvement of performance. By decreasing the family size, sibling
179 competition and/or parental efforts to rear the nestlings were lowered, thereby relaxing the
180 constraint of resource shortage (Banbura et al., 2008). Thus, our results support the idea that
181 food abundance/quality represent an important constraint for urban birds. Interestingly,
182 especially the female parents benefited from brood reduction, shedding light on differences in
183 reproductive investment between sexes. Indeed, brood reduction should lower the cost of
184 reproduction more strongly for males than for females since the latter have high previous
185 investment in reproduction during egg-laying or incubation (e.g. Magrath et al., 2007).
186 Overall, if female great tits were laying fewer eggs in urban contexts, parents should be
187 expected to fledge nestlings which body mass would be within the viable mass threshold
188 (threshold value: 15,7 grams in Naef-Daenzer et al., 2001), which was rarely the case in our
189 population in normal conditions (Demeyrier et al., 2016). This maladaptive breeding strategy
190 is in accordance with our hypothesis that birds do not evaluate properly breeding site capacity
191 to feed satisfactory all the family (ecological trap context, Demeyrier et al., 2016).

192 Second, fledging success was worsened by the brood reduction. This should be the
193 expectation (particularly with a delta of around two eggs between the two treatments) if every
194 things being equal apart this factor that was manipulated. However, this means that even if
195 females from larger cavities were laying more eggs than in smaller cavities (confirming
196 previous findings Demeyrier et al., 2016), they did not take advantage of this higher initial
197 breeding investment even in the situation where two eggs were removed (i.e. reduced

198 treatment; no interaction observed between cavity size and treatment). Thus, our brood size
199 reduction did not seem to offset the cost associated with the initial non-optimal clutch size in
200 the case of large nest boxes. Taken together, the present results confirm the fact that breeding
201 cavity size conduct females to overinvest at initial stages of breeding in presence of large
202 cavities and that cues used to estimate food availability for chicks feeding are not fully
203 reliable. One of the main underlying drivers is potentially exotic species of trees. Indeed these
204 species are often introduced in urban areas without their associated insect cohorts (Mackenzie
205 et al., 2014) which also contribute to the low abundance of arthropod prey for birds.

206 To go further, more detailed analyses of where birds forage and what kind of resources they
207 provide to their young accordingly should be conducted (Ilmonen et al., 2003; Marciniak et
208 al., 2007). Such findings could clearly help urban green spaces managers to improve their
209 planning/conservation strategies.

210 **Acknowledgements**

211 We thank all the people that assisted in the field work: Pascal Pagano, Stéphane Pouplard,
212 Rémy Spitaliery, Matthieu Abouladzé, Frédéric Lidon, Gilles Tessier, Vincent Perret, Cyndie
213 Méjean and Aude Caizergues.

214

215 **Competing interests**

216 The authors declare no competing interests.

217

218 **Auhors contributions**

219 V.D., M.L., A.G. and A.C. formulated the research. V.D., S.P., M.L., A.G. and A.C.
220 performed the research. V.D. analyzed the data and wrote the manuscript. M.L., A.G. and
221 A.C. discussed the results, commented on and edited the manuscript

222

223 **Funding**

224 This work was supported by the French ANR (ANR-09-JCJC-0050-01), an ERC Starting
225 Grant (ERC-2013-StG-337365-SHE to AC), the city of Montpellier, the University of
226 Montpellier, and the OSU-OREME.

227

228 REFERENCES

- 229 **Anderies, J.M., Katti, M. and Shochat, E.** (2007) Living in the city: Resource availability,
230 predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology*
231 247:36-49.
- 232 **Banbura J., Skwarska J., Kalinski A., Wawrzyniak J., Slomeczynski R., Banbura M., and**
233 **Zielinsky P.** (2008) Effects of brood size manipulation on physiological condition of nestling
234 Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Acta Ornithologica*, vol. 43, No. 2, 129-138.
- 235 **Banbura J., Banbura M., Gladalski M., Kalinski A., Marciniak B., Markowski M.,**
236 **Michalski M., Nadolski J., Skwarska J., Wawrzyniak J. and Zielinsky P.** (2013)
237 Consequences of experimental changes in the rearing conditions of Blue Tit *Cyanistes*
238 *caeruleus* and Great Tit *Parus major* nestlings. *Acta Ornithologica*, vol. 48, No. 2, 129-139.
- 239 **Bates D, Maechler, M., Bolker, B., Walker S., Christensen R.H.B., Singmann H., Dai B.,**
240 **Grothendieck G. and Green P.** (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and
241 S4. R package version 1.1–7. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- 242 **Blondel, J., Maistre, M., Perret, P., Hurtrez-Boussès, S. and Lambrechts, M.M.** (1998) Is
243 the small clutch size of a Corsican Blue Tit population optimal? *Oecologia* 117, 80-89.
- 244 **Brown, L.M. and Graham, C.H.** (2015) Demography, traits and vulnerability to
245 urbanization: can we make generalizations? *Journal of Applied Ecology* **52**, 1455–1464.
- 246 **Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J. and**
247 **Gaston, K. J.** (2009) Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis.
248 *Ibis* **151**, 1-18
- 249 **Christe, P., Glaizot, O., Strepparava, N., Devevey, G. and Fumagalli, L.** (2012) Twofold
250 cost of reproduction: an increase on parental effort leads to higher malarial parasitaemia and
251 to a decrease in resistance to oxidative stress. *Proceedings of the Royal Society B* 279, 1142–
252 1149.

253 **Demeyrier, V., Lambrechts, M.M., Perret, P. & Grégoire A.** (2016) Experimental
254 demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment. *An.*
255 *Behav.* 118, 181-190.

256 **Garcia-Navas V. and Sanz J. J.** (2010) Flexibility in the foraging behavior of blue tits in
257 response to short-term manipulations of brood size. *Ethology* 116, 744-745.

258 **Hõrak, P.** (2003) When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation
259 experiment in great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54, 105-112.

260 **Hõrak, P., Ots, I. and Murumägi, A.** (1998) Haematological health state indices of
261 reproducing great tits: a response to brood size manipulation. *Funct. Ecol.* 12, 750-756.

262 **Ilmonen, P., Hasselquist, D., Langefors, A. and Wiehn, J.** (2003) Stress,
263 immunocompetence and leukocyte profiles of pied flycatchers in relation to brood size
264 manipulation. *Oecologia* 136, 148–154.

265 **Isaksson, C. and Andersson, S.** (2007) Carotenoid diet and nestling provisioning in urban
266 and rural great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 38, 564–572.

267 **Isaksson, C.** (2015) Urbanization, oxidative stress and inflammation: a question of evolving,
268 acclimatizing or coping with urban environmental stress. *Functional Ecology* 29, 913–923.

269 **Kalinski, A., Wawrzyniak, J., Banbura, M., Skwarska, J., Zielinski, P. and Banbura, J.**
270 (2009) Haemoglobin concentration and body condition of nestling great tits *Parus major*: a
271 comparison of first and second broods in two contrasting seasons. *Ibis* 151, 667-676.

272 **Karell, P., Pietiäinen, H., Siitari H., Pihlaja, T., Kontiainen, P. & Brommer, J.E.** (2009)
273 Parental allocation of additional food to own health and offspring growth in a variable
274 environment. *Can. J. Zoo.* 87, 8-19.

275 **Magrath, M.J.L., Janson, J., Komdeur, J., Elgar, M.A. and Mulder, R.A.** (2007)
276 Provisioning adjustments by male and female fairy martins to short-term manipulation of
277 brood size. *Behaviour* 144, 1119–1132.

278 **Marciniak, B., Nadolski, J., Nowakowska, M., Loga, B. & Banbura, J.** (2007). Habitat
279 and annual variation in arthropod abundance affects Blue Tit *Cyanistes caeruleus*
280 reproduction. *Acta Ornithol.* Vol.42, No. 1, 53-62.

281 **Martin, T.E.** (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual*
282 *Review of Ecological Systems* **18**, 453–487

283 **McKinney, M. and Lockwood J.** (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing
284 many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 450-453.

285 **Mennechez, G. and Clergeau, P.** (2006) Effect of urbanization on habitat generalists:
286 starlings not so flexible? *Acta Oecol.* **30**, 182-191

287 **Merino, S., Moreno, J., Tomas, G., Martinez, J., Morales, J., Martinez-De La Puente, J.**
288 **and Osorno, J.L.** (2006) Effects of parental effort on blood stress protein HSP60 and
289 immunoglobulins in female blue tits: a brood size manipulation experiment. *Journal of*
290 *Animal Ecology* **75**, 1147–1153.

291 **Naef-Daenzer, B. and Keller, L.F.** (1999) The foraging performance of great and blue tits
292 (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences
293 for nestlings growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* **68**, 708–718.

294 **Naef-Daenzer, B., Widmer, F., and Nuber, M.** (2001). Differential post-fledging survival of
295 great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology*
296 **70**, 30e738.

297 **Naguib, M., Flörcke, C. and van Oers, K.** (2011) Effects of social conditions during early
298 development on stress response and personality traits in Great tits (*Parus major*).
299 *Developmental Psychobiology* **53**, 592–600.

300 **Parejo D. and Danchin E.** (2006) Brood size manipulation affects frequency of second
301 clutches in the blue tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**, 184-194.

302 **Pettifor, R.A., Perrins, C.M. and McCleery, R.H.** (2001) The individual optimization of
303 fitness: variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and
304 offspring recruitment, in manipulated broods of great tits *Parus major*. *Journal of Animal*
305 *Ecology* 70, 62–79.

306 **Remacha C. and Delgado J.A.** (2009) Spatial nest-box selection of cavity-nesting bird
307 species in response to proximity to recreational infrastructures. *Landscape and Urban*
308 *Planning* 93, 46-53

309 **Richner, H.** (1989) Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus corone*
310 *corone*). *J Anim Ecol.* 58, 427-440

311 **Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E. and Bearhop, S.** (2008) Food for
312 thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Front.*
313 *Ecol. Environ.* 6 (9), 476–484.

314 **Robertson, B.A., Rehage, J.A. and Sih, A.** (2013) Ecological novelty and the emergence of
315 evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 28, No. 9, 552-560.

316 **Seress, G., Bokony, V., Pipoly, I., Szép, T., Nagy, K. and Liker, A.** (2012) Urbanization,
317 nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population.
318 *Journal of Avian Biology* 43, 403-414.

319 **Solonen, T.** (2001) Breeding of the great tit and blue tit in urban and rural habitats in southern
320 Finland. *Ornis Fennica* 78, 49–60.

321 **Stenning, M. J.** (2008) Hatching asynchrony and brood size reduction in Blue Tits *Cyanistes*
322 *caeruleus* may be a plastic response to local oak *Quercus robur* bud burst and caterpillar
323 emergence. *Acta Ornithologica*, vol. 43, No. 1, 97-106.

324 **Tremblay, I., Thomas, D.W., Lambrechts, M.M., Blondel, J. and Perret, P.** (2003)
325 Variation in Breeding performance across gradients in habitat richness as exemplified by
326 Corsica blue tits. *Ecology* 84, 3033-3043.

327 **Tables**

328 **Table 1:** General Linear Mixed Model best predicting nestling body condition (body mass
 329 corrected by size), fledging success and breeder body condition (body mass corrected by size)
 330 following a brood reduction experiment.

331

	Nestling body condition			Fledging success			Breeder body condition		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p
<u>Fixed effects</u>									
Brood reduction (BR)	1	23.40	<0.001	1	14.67	<0.001	1	8.71	0.004
Nestbox size		ns			ns		-	-	
PC1 - Naturalness		ns		1	4.92	0.03	1	9.99	0.002
PC2 - Human presence		ns			ns		1	5.60	0.02
Year	1	7.01	0.008	1	6.28	0.01		ns	
Initial clutch size	-	-		1	1.15	0.28	-	-	
Nestling number		ns		-	-			ns	
Tarsus Length	1	170.92	<0.001	-	-		1	32.62	<0.001
Sex	-	-		-	-		1	5.74	0.02
Age	-	-		-	-			ns	
BR* Nestbox size		ns			ns		-	-	
BR * Year		ns			ns			ns	
BR * PC1		ns			ns			ns	
BR * PC2		ns			ns			ns	
BR * Age	-	-		-	-			ns	
BR* Sex	-	-		-	-		1	5.51	0.02
Age * Sex	-	-		-	-			ns	
BR * Nest-box size * PC1		ns			ns		-	-	
<u>Random effects</u>									
	Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.	
Mother	1.07	1.03		-	-		-	-	
Nest-box	0.23	0.48		-	-		-	-	
Ring number	-	-		-	-		0.46	0.68	
Residual	0.97	0.98					0.13	0.37	
<u>Sample size</u>									
Mother		81			86			-	
Nest-box		65			63			-	
Ring number		-			-			132	
Observations		467			98			157	

332 **Figure legends**

333 **Figure 1:** Great tit body condition (Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max, from model
334 residuals) in relation to (A) brood reduction status for 15 days-old nestlings and (B) brood
335 reduction status and sex for breeders

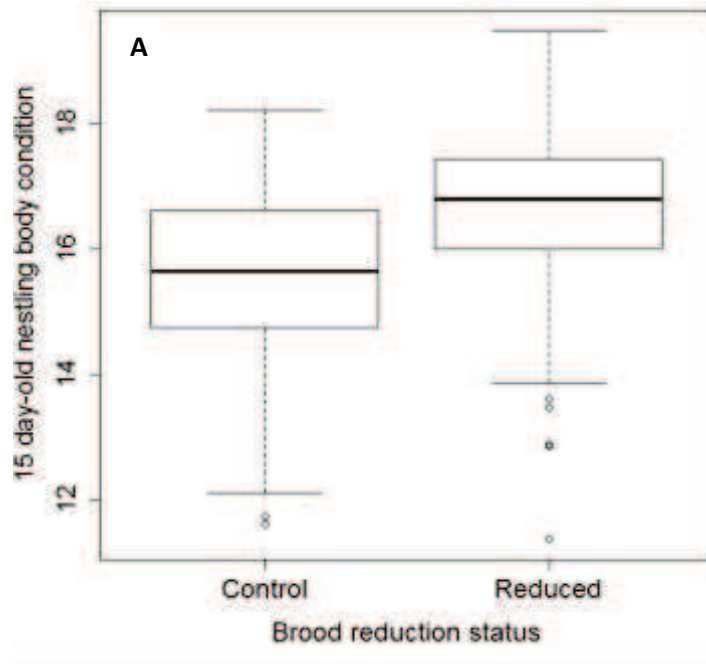
336

337 **Figure 2:** Fledging success (Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max, from model
338 residuals) in relation to brood reduction status

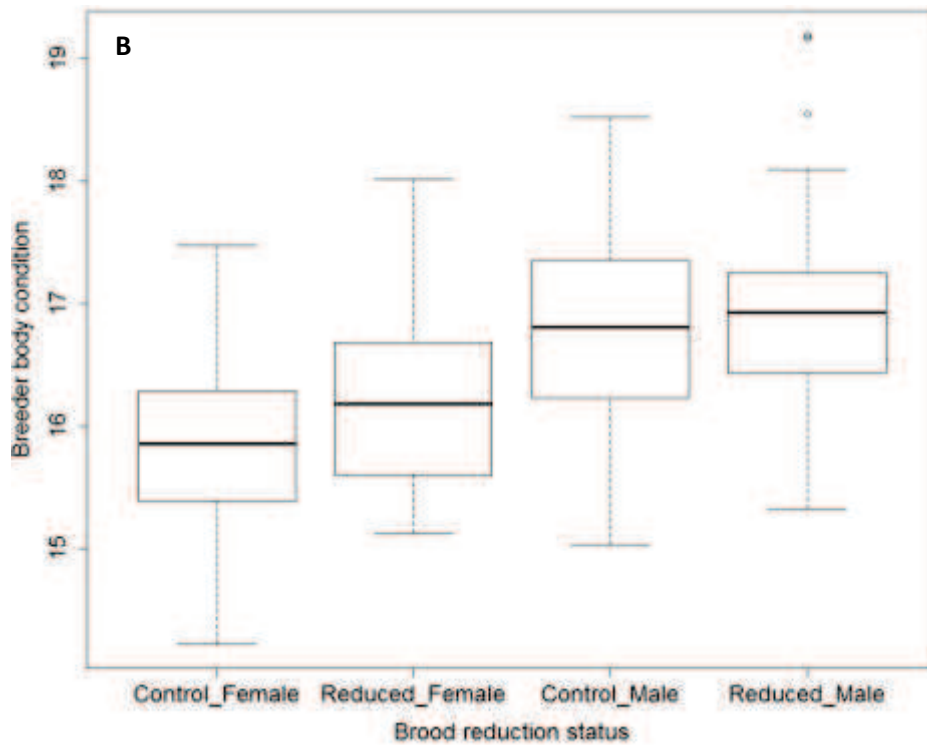
339

340 **Figures**

341 **Figure 1:** Great tit body condition (Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max, from model
342 residuals) in relation to (A) brood reduction status for 15 days-old nestlings and (B) brood
343 reduction status and sex for breeders

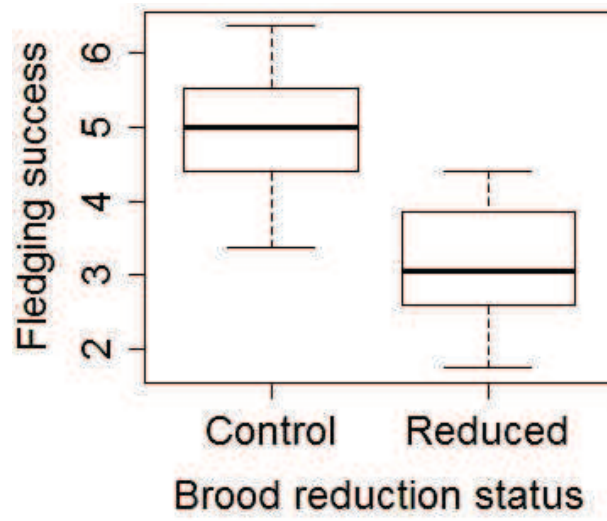


344



345

346 **Figure 2:** Fledging success (Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max, from model
347 residuals) in relation to brood reduction status



348

349 **Appendix 1**

350 Table A1: General Linear Mixed Model best predicting clutch size

	Clutch size		
	df	F	p
<u>Fixed effects</u>			
Nestbox size	1	34.65	<0.001
PC1 - Naturalness		ns	
PC2 - Human presence		ns	
Year	1	9.86	0.002
Nest-box size * PC1		ns	
Nest-box size * PC2		ns	
Nest-box size * Year	1	12.91	<0.001
<u>Random effects</u>			
	Var.	Std dev.	
Mother	1.64	1.28	
Residual	0.08	0.27	
<u>Sample size</u>			
Mother		86	
Observations		613	

CHAPITRE V. DIFFERENCIATION PHENOTYPIQUE
EN MILIEU URBAIN

Résumé du chapitre

Objectifs :

Les contraintes singulières inféodées aux milieux urbanisés sont susceptibles de faire émerger des phénotypes particuliers, se distinguant des populations rurales. C'est dans ce cadre que s'inscrit ce chapitre où différents traits phénotypiques ont été comparés entre les milieux urbains et ruraux ainsi qu'au sein même du gradient urbain. L'étude des traits morphologiques en lien avec l'urbanisation de l'habitat représente la première étape vers une meilleure compréhension de la variation phénotypique inter- et intra-habitat et des processus évolutifs associés à un milieu hautement altéré (Shochat et al., 2006 ; Sih et al., 2011 ; Alberti, 2015). La modification des ressources alimentaires en ville influe sur la reproduction des oiseaux urbains (voir Chapitre IV ; Perrins, 1991 ; Hõrak et al., 1999 ; Visser et al., 2006 ; Reed et al., 2013) ainsi que les contraintes de pollution lumineuse, sonore et chimique sur leurs performances reproductrices (Warren et al., 2006 ; Longcore, 2010 ; Raap et al., 2015 ; Hargitai et al., 2016) ; ces caractéristiques du milieu urbain peuvent donc favoriser ou contraindre certains traits. Sous l'effet d'une sélection naturelle différentielle, des morphotypes associés à l'habitat rural ou urbain peuvent alors apparaître, laissant supposer que les diminutions de taille et de masse observées dans la littérature (Bokony et al., 2009 ; Sprau et al., 2016) pourraient être adaptatives (Manuscrit 5). Parmi les traits phénotypiques, nous nous sommes également intéressés aux traits comportementaux. En effet, la personnalité est un trait directement lié à la capacité des individus à coloniser de nouveaux milieux et à s'y adapter. Dans un contexte de trappe écologique, les personnalités dites téméraires vont plus facilement coloniser un nouvel habitat comme le milieu urbain bien que les personnalités dites timides soient plus à même de décrypter les découplages indices/qualité réelle de l'environnement (Robertson et al., 2013). Il est alors intéressant de faire le lien entre ces traits comportementaux et les traits d'histoire de vie de ces oiseaux, de manière à tester i) si les individus les plus téméraires sont ceux qui subissent le plus fortement les contraintes associées au milieu urbain et ii) si les traits comportementaux et les traits d'histoire de vie présentent des corrélations fortes maintenues entre les différents habitats, selon la théorie du syndrome de train de vie, c'est-à-dire si les traits des individus co-évoluent de manière similaire entre les différents habitats (Réale et al., 2010) (Manuscrit 6, en cours d'écriture).

Selon les différentes études déjà menées en milieu urbain (par ex. Ruiz et al 2002, Partecke et al 2005, Liker et al 2008, Sprau et al 2016), nous pouvons supposer que les oiseaux urbains seront plus petits, plus légers et en moins bonne condition physique que les oiseaux ruraux. Nous prédisons le même patron de réduction des performances le long du gradient d'urbanisation, du fait de plus fortes contraintes dans les milieux les plus urbanisés (Manuscrit 5). Toujours en accord avec la littérature et du fait de notre démonstration de la présence d'une trappe écologique en milieu urbain (voir chapitre III), nous pouvons aussi prédire que les oiseaux urbains seront plus téméraires que les oiseaux ruraux mais présenteront cependant présenteront des performances reproductrices diminuées par rapport à leur congénères ruraux (Manuscrit 6, en cours d'écriture).

Méthodes :

Grâce aux données morphologiques (taille du tarse-métatarse, masse, taille de l'aile repliée et des rectrices de la queue) collectées depuis 2012 sur les poussins et depuis 2013 sur les individus reproducteurs dans le cadre du dispositif de suivi montpelliérain, des analyses statistiques ont pu être réalisées afin de déterminer s'il existe un morphotype urbain en comparaison avec les données forestières, ainsi qu'au sein du gradient urbain (Manuscrit 5).

Depuis la saison de reproduction 2014, des mesures de personnalité ont été mises en place sur tous les reproducteurs capturés en première ponte tant sur le site urbain que sur le site forestier. Trois traits comportementaux ont été mesurés (voir chapitre II pour une présentation détaillée de ces mesures) avant les mesures morphométriques courantes : l'agressivité en main, le rythme respiratoire mesurant les différences physiologiques de réponse au stress (Ferrari et al., 2013) et enfin un test d'arène (ou test open-field) déterminant la réaction de l'animal dans un environnement neutre et nouveau (Verbeek et al., 1994 ; Martin et Réale, 2008 ; Mutzel et al., 2013). Les données issues du test d'arène ont été analysées afin d'extraire deux variables représentant l'activité de l'oiseau d'une part et sa capacité exploratoire de l'autre. Toutes ces variables de comportement ont dans un premier temps été analysées seules puis incluses dans des modèles analysant les traits d'histoire de vie de ces oiseaux, issus du suivi de base, en lien avec leur habitat (Manuscrit 6, en cours d'écriture).

Résultats :

L'analyse des données morphologiques des oiseaux urbains et ruraux a révélé des différences morphologiques entre les oiseaux urbains et ruraux ainsi que le long du gradient d'urbanisation. Les poussins ainsi que les parents urbains sont plus petits que leurs congénères ruraux (respectivement pour les poussins : $p=0.01$ et $p<0.001$; pour les adultes : $p=0.008$ et $p<0.001$). Il est intéressant de souligner qu'en revanche, ils ne diffèrent pas dans leur condition corporelle. Au sein du gradient urbain, les poussins issus des milieux les plus naturels sont plus lourds que ceux des milieux les plus urbanisés ($p=0.05$). En ce qui concerne les adultes, leur condition corporelle est meilleure dans les espaces urbains les plus naturels ($p=0.03$). De manière surprenante, les parents urbains sont également en meilleure condition dans les aires où la fréquentation piétonnière est élevée ($p=0.01$). Les mesures de longueur de plumage liés au vol chez les oiseaux reproducteurs ont également mis en évidence des différences inter- et intra-habitats. Les oiseaux urbains présentent des ailes et des queues plus courtes relativement à leur taille comparativement aux oiseaux ruraux. Ces effets sont également à relier au sexe et à l'âge des individus. Les individus d'un an, soit en première année de reproduction, ont des ailes et une queue plus courtes relativement à leur taille que les oiseaux ruraux (respectivement $p=0.03$ et $p=0.02$). De même, les femelles ont des ailes et une queue plus courtes que les mâles, qui eux ont des ailes et une queue plus courtes en milieu urbain, toujours relativement à leur taille ($p=0.02$ et $p=0.04$). Au sein de l'habitat urbain, les mâles ont également des ailes plus longues dans les habitats les moins urbanisés relativement à leur taille ($p=0.01$) (Manuscrit 5).

L'analyse des traits comportementaux a mis en évidence une différence d'agressivité pour les mâles tant en comparant nos sites urbains et ruraux ($p<0.001$) qu'au sein du gradient d'urbanisation ($p<0.001$) : les mâles urbains sont plus agressifs, mais ceci n'est pas retrouvé chez les femelles. Le rythme respiratoire des oiseaux forestiers est plus lent que celui est des oiseaux urbains ($p=0.03$), ainsi que leur niveau d'activité au sein d'un nouvel environnement ($p<0.001$). Il est intéressant de souligner que l'exploration d'un nouvel environnement de nos oiseaux urbains et ruraux diffère avec l'âge ($p=0.009$). En effet, cette exploration augmente avec l'âge en forêt alors qu'elle diminue en ville. L'étude des traits d'histoire de vie en lien avec les traits comportementaux a mis en évidence un lien entre l'activité des oiseaux dans un nouvel environnement et leur date de ponte ainsi que le succès d'envol des poussins. En milieu urbain, les oiseaux les plus actifs présentent des pontes plus précoces mais un succès d'envol plus bas (respectivement $p=0.03$ et $p<0.001$) alors que les oiseaux ruraux les plus actifs améliorent le succès d'envol de leurs poussins ($p<0.001$).

Au sein du gradient urbain, les individus les plus actifs voient également leur succès d'envol diminué ($p=0.04$), indépendamment du gradient urbain qui impacte également négativement le succès d'envol des nichées ($p=0.01$) (Manuscrit 6, en cours d'écriture). Comme indiqué auparavant, l'analyse des traits comportementaux est en cours et si les premiers résultats sont présentés ici pour présenter les patrons obtenus, ils ne seront pas discutés ici afin d'éviter toute spéculation hasardeuse à ce stade.

Conclusion :

L'étude des morphologies a mis en évidence la présence d'un morphotype urbain comparativement aux oiseaux ruraux. Les différences morphologiques inter-habitat ont souvent été documentées chez de nombreuses espèces d'oiseaux (Liker et al., 2008 ; Ibanez-Alamo et Soler, 2010 ; Brahmia et al., 2013 ; Meillère et al., 2015) mettant en avant comme explication des individus reproducteurs de mauvaise qualité (Bokony et al., 2009) soit les contraintes environnementales liées à la prédation (Sorace et al., 2002) soit la compétition pour la ressource alimentaire (Shochat et al., 2004) moins disponible et de moindre qualité (Meillère et al., 2015). Pourtant, malgré ces traits diminués en milieu urbain comparativement au milieu rural, nous n'avons pas mis en évidence de différence de condition corporelle, pouvant laisser penser qu'être plus petit et plus léger en ville pourrait être adaptatif (Isaksson, 2015). Au sein du gradient urbain, les différences morphologiques sont plus nuancées notamment par l'effet du niveau d'urbanisation mais également de la fréquentation piétonnière sur le territoire des mésanges. De manière intéressante, les individus des zones fortement fréquentées par les piétons sont en meilleure condition corporelle. Il est possible que les oiseaux soient habitués et ne réagissent plus à la présence humaine, contrairement aux oiseaux des zones peu fréquentées qui seront perturbés par le moindre piéton (Blumstein et al., 2005). De plus, dans un contexte de dynamique de population, il est envisageable que les zones fortement fréquentées par les piétons soient des zones évitées par les oiseaux et deviennent des aires où la ressource alimentaire est plus disponible, du fait du relâchement de la compétition (Gilroy et Sutherland, 2007). Ces différences de morphotypes intra et inter-habitat sont à mettre en lien avec les processus évolutifs, plasticité ou adaptation locale, menant à l'adaptation des oiseaux à leur environnement (Edelaar et al., 2008).

Les études génomiques peuvent présenter une première étape vers la compréhension de ces processus (Perrier et al., In prep). Les contraintes associées au milieu urbain engendrent également des phénotypes particuliers de développement de signaux colorés, comme par exemple la coloration jaune du plumage résultant d'un compromis entre l'allocation des caroténoïdes alimentaires pour la coloration, jouant sur la sélection sexuelle ou pour une réponse immunitaire et en protection du stress oxydatif (Isaksson et al., 2009). Tout comme la personnalité, ces modifications phénotypiques sont susceptibles d'influencer la reproduction et la survie de ces individus. Il est donc également intéressant d'étudier le lien potentiel entre personnalité, statut reproducteur et qualité des individus en lien avec des mesures morpho-colorimétriques et physiologiques. En effet, les traits mélaniques étant souvent associés à la testostérone et au statut de dominance, on peut alors s'attendre à un lien entre ceux-ci et la personnalité. Cela a d'ailleurs été démontré récemment (Senar et al., 2014) où les mâles avec cravate plus large seraient plus dominants et agressifs.

Manuscrits associés :

Manuscrit 5 : Demeyrier V., Caizergues A., Grégoire A., Lambrechts M.M., Perret S. & Charmantier A. Urban and rural morphotypes in great tits. Pour *Ibis* (In prep).

Manuscrit 6 : Demeyrier V., Grégoire A. & Charmantier A. Urbanization is associated with divergence in behaviour and pace of life in great tits. Résumé accepté pour soumission dans un numéro spécial lié à l'urbanisation dans *Frontiers in Ecology and Evolution* (In prep).

Dans ce chapitre, le résumé accepté en anglais est présenté puis le contexte général et les premiers résultats qui nécessitent encore d'être affinés avant d'être discutés et rédigés sous forme de publication.

1 MANUSCRIT 5

2 **Urban and rural morphotypes in great tits.**

3
4 Virginie Demeyrier, Aude Caizergues, Arnaud Grégoire, Marcel M. Lambrechts, Samuel
5 Perret & Anne Charmantier

6
7
8
9 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CEFE UMR 5175, Campus CNRS, Université
10 de Montpellier, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

11
12
13
14 **KEY WORDS:** morphological variation, pedestrian density, plumage allometry, resources,
15 urbanization.

16
17 Corresponding author: Virginie Demeyrier CEFE-CNRS, UMR 5175, 1919, route de Mende,
18 F34293 Montpellier Cedex 5 – France, virginie.demeyrier@laposte.net

19 INTRODUCTION

20 Urbanization is an increasing worldwide phenomenon inducing natural environment
21 alterations (Marzluff, 2001; Gaston et al., 2015). Indeed, breeding sites, food resources and
22 human-associated disturbances differ dramatically between urban and rural habitats (Clergeau
23 et al., 2006; Peach et al., 2008; Hedblom and Söderström, 2011; Mackenzie et al., 2014). For
24 birds, resource abundance and nature are drastically modified in urban habitats compared to
25 natural ecosystems in which all urban avian species have originally evolved (Chamberlain et
26 al., 2009). In particular, urban avian species may be affected by a low abundance of
27 caterpillars (Perrins, 1965), a high density of birds (Payevsky, 2006; Hedblom and
28 Söderström, 2011), the presence of exotic species of trees without their associated insect
29 cohorts (Mackenzie et al., 2014) and the fat-richness of human waste potentially detrimental
30 for avian growth (Meillère et al., 2015). These new types of food could be maladapted for
31 birds, possibly inducing a non-adaptive investment in reproduction (Anderies et al., 2007).
32 For temperate forest insectivorous passerines, the timing and abundance of resources have a
33 critical influence on avian breeding success, since they are strong determinants of nestling
34 body condition and survival. This has been particularly well documented in great tits *Parus*
35 *major* (Perrins, 1991; Hõrak et al., 1999; Visser et al., 2006; Reed et al., 2013). Resource
36 acquisition is also a key factor involved in the trade-off between breeding success and somatic
37 maintenance of parents (Martin, 1987; Karell et al., 2009).

38

39 Resources are not the only constraint on bird development, reproduction, and survival in
40 cities. In urban environments, chemical pollutant, artificial lights and noise, or human
41 presence were all demonstrated to have detrimental effects on bird physiology or reproductive
42 success (e.g. Warren et al., 2006; Longcore, 2010; Brahmia et al., 2013; Raap et al., 2015;
43 Hargitai et al., 2016; Ruiz et al., 2016). Indeed, chemical pollutants as heavy metals are
44 common in urban areas with high motorized traffic (Dauwe et al., 2004).

45 Oxidative stress due to these pollutants and also due to the stress induced by the presence of
46 humans perceived by birds as potential predators (Müller et al., 2006), has consequences on
47 nutrients assimilation (Dauwe et al., 2005; Koivula et al., 2011; Müller et al., 2006) and
48 plumage quality (Isaksson et al., 2009). Heavy metals are often coupled with acidifying
49 agents, reducing for instance calcium assimilation in organisms (Dauwe et al., 2005). High
50 levels of oxidative stress could inhibit growth and energy storage, inducing a reduction of
51 body mass and size (Koivula et al., 2011; Müller et al., 2006). Moreover, artificial lights can
52 alter sleep patterns in animals (Da Silva et al., 2015; Raap et al., 2015) and also induce earlier
53 laying and desynchronization between caterpillar abundance peak and nestling food demand
54 (Longcore, 2010), resulting in reduced breeding performance. Hence local environmental
55 factors, such as light or chemical pollution, can have behavioral and physiological
56 consequences on bird song, foraging or oxidative stress response, influencing reproductive
57 success, survival (Katti and Warren, 2004; Kempenaers, 2010; Hedblom and Söderström,
58 2011) and bird morphology (Koivula et al., 2011; Müller et al., 2006). Due to these strong
59 environmental alterations, urbanization constitutes a unique opportunity to study adaptive
60 eco-evolutionary processes of Human-Induced Rapid Environmental Change (HIREC,
61 Shochat et al., 2006; Sih et al., 2011; Alberti, 2015).

62

63 In the context of studying avian adaptation to a drastically new and constraining environment
64 such as cities, morphological traits are particularly interesting because i) they are relatively
65 easy to measure, ii) many morphological measures are functionally different hence provide
66 non-redundant information, iii) different traits are often determined at different life stages (i.e.
67 determined at nestling stage like bone size or renewed every year like feather) and iv) most
68 avian morphological traits are closely related to survival or reproduction hence are under
69 selection (e.g. van Noordwijk et al., 1988 ; Garant et al., 2005 ; Teplitsky et al., 2014).

70 Unfortunately, the full potential of studying morphological traits in birds has not been
71 exploited yet, since a large majority of studies on avian morphology have focused on three
72 traits: body mass, tarsus length and body condition (body mass corrected by body size). This
73 is true for the wide ornithological literature as well as for the more restricted fields of urban
74 avian ecology (e.g. Liker et al., 2008; Bokony et al., 2012; Meillère et al., 2015).
75 Nevertheless, results in the literature are already pointing to divergent city morphotypes. First,
76 several studies on great tits, blue tits (*Cyanistes caeruleus*), house sparrows (*Passer*
77 *domesticus*) and common blackbirds (*Turdus merula* L.) have found that urban nestlings and
78 adults have lower body condition associated with a lower fledging success compared to forest
79 birds (e.g. Perrins, 1965; Shochat, 2004; Liker et al., 2008; Kalinski et al., 2009; Ibanez-
80 Alamo and Soler, 2010; Seress et al., 2012; Whitehouse et al., 2013; Bailly et al., 2016).
81 Recently, Sprau et al. (2016) found that urban great tits were lighter and shorter than rural
82 ones yet they did not investigate body condition. Also, Bokony et al. (2009) found that urban
83 house sparrows are similarly lighter and shorter than forest birds but not in a worse body
84 condition, shedding light on the importance to consider size, mass and body condition as three
85 complementary morphological measures.

86

87 One limitation of previous investigations on morphological ecotypes in urban habitats is that
88 it has so far mainly involved comparisons across strongly contrasted habitats, such as forest
89 *versus* urban parks (e.g. Björklund et al., 2009; Hedblom and Söderström, 2011; Markowski
90 et al., 2013). The urban landscape is however very heterogeneous and outside the heavily
91 studied parks it also offers a wide range of more or less urbanized habitats (Amrhein, 2014).
92 This important heterogeneity in urban biophysical conditions (Alberti, 2015) could translate
93 in contrasted selection pressures, and hence in within-city phenotypic differentiation, resulting
94 from either adaptive plasticity or local adaptation.

95 First, phenotypic plasticity could result in individual phenotypic adjustments in relation to
96 environmental parameters. Second, local adaptation could occur if restricted or non-random
97 gene flow (e.g. matching habitat choice Edelaar et al 2008) allows an evolution of phenotypes
98 that are genetically adapted to the local urban environmental features (Debarre et al., 2013).
99 The Montpellier great tit population was recently revealed genetically homogeneous based
100 RAD-seq SNP markers across the whole genome (Perrier et al, in prep), with no significant
101 genetic structuration along the urban gradient. Hence any phenotypic differentiation across
102 the different city habitats could be attributed to phenotypic plasticity in response to the
103 heterogeneity in urban biophysical conditions, unless the focal phenotype is determined by a
104 very large number of genes that were not revealed by the whole-genome approach of Perrier
105 et al.

106

107 The present study aims at improving our understanding of how urban environmental features
108 shape the morphology of wild urban great tits. Our objective was to compare multi-trait
109 morphometrics in parents and nestlings (tarsus length, body mass, body condition and flight-
110 linked traits) between a pair of urban and rural habitats as well as along an urbanization
111 gradient. These comparisons were used to evaluate the potential of describing avian urban
112 ecotypes while taking into account the urban habitat heterogeneity. Our measures included
113 plumage (wing and tail) allometry in order to explore belated development as well as flight
114 aerodynamism (Thomas, 1996; Pennycuick, 2008). We used a four year monitoring of great
115 tits breeding in nest-boxes in the city of Montpellier and in the Rouvière oak forest 18 km
116 from the city. The nest-box distribution in the urban habitat was designed specifically to take
117 into account the wide variety of urban landscapes, as recommended by Amrhein (2014). Our
118 monitoring set-up was conducted in a variety of areas composed of both parks and residential
119 or commercial streets.

120

121 Based on previous findings discussed above, we first hypothesized that birds from urban
122 environments would be smaller, thinner and in worse body condition than rural ones. Second,
123 we tested whether parent and nestling body condition and morphology also declined across
124 the urban gradient within the city. Third and finally, we hypothesized that birds from the rural
125 environment would have shorter wings and longer tails, conferring higher maneuverability in
126 closed habitats (Thomas, 1996; Rayner, 1988). Again this prediction was tested using both the
127 forest/city contrast as well as within the urban gradient.

128

129 **MATERIALS AND METHODS**

130 **Study sites**

131 Between 2012 and 2015, wild urban great tits were monitored from March to July in the city
132 of Montpellier, in the south of France (43°36'43''N, 3°52'38''E). Birds were monitored in
133 nest-boxes (number of nest-boxes fluctuating between 163 and 180), placed along an
134 urbanization gradient. A long-term monitoring of great tits and blue tits from an oak forest
135 site 18 km from the city of Montpellier (43°64'82''N, 3°69'43''E) provided similar breeding
136 data between 2012 and 2015, thanks to 51 to 73 nest-boxes especially erected for great tits
137 (hole entrance: 32 millimeters, Lambrechts et al., 2016).

138

139 In our urban site, four sizes of nest-boxes were chosen within the range of dimensions
140 accepted by great tits throughout Europe (Lambrechts M. et al., 2010) whereas only one size
141 where erected in our forest site. In the urban site, the small, intermediate-size and large wood
142 boxes differed by their bottom area and hence their volume as well (see Demeyrier et al.,
143 2016; $43 < n_{\text{small}} < 49$, $47 < n_{\text{intermediate-size}} < 55$, $43 < n_{\text{large}} < 51$ between 2012 and 2015). Since 2013,
144 we replaced some of these wooden nest-boxes and placed some *de novo* with the fourth size of
145 nest-box which is the most classically used model of Schwegler nest-box ($28 < n_{\text{Schwegler}} < 29$).

146 Only Schwegler nest-boxes were used in the forest site. Small nest-boxes are not mentioned
147 in this study because they were never occupied. We tried to limit intraspecific competition by
148 setting a ca. 100 meters distance between neighbouring nest-boxes (Remacha and Delgado,
149 2009).

150 In a previous study, the level of urban disturbance and the potential food resources for
151 great tits was quantified for each urban nest-box (see Demeyrier et al., 2016). Using a radius
152 of 50 meters around each box, we measured vegetation cover, as a proxy for the availability
153 of preys for great tits (Hinsley et al., 2002; Mackenzie et al., 2014). We also counted
154 motorized traffic and pedestrian frequency to quantify respectively noise and chemical
155 pollution, and human presence (Hedblom and Söderström, 2011; Katti and Warren, 2004).
156 Finally, light pollution was estimated by the spatial surface of artificial light within 50 meters
157 from each box (Kempeneers et al., 2010). A Principal Component Analysis was run on these
158 urban factors and revealed two major axes: PC1 represented the degree of habitat artificiality,
159 named “habitat naturalness” and PC2 represented the pedestrian presence (see Demeyrier et
160 al. 2016).

161

162 **Bird monitoring**

163 From the beginning of the breeding season until the fledgling phase, nest-boxes were visited
164 weekly. We did not consider second broods ($n_{\text{urban}}=17$, $n_{\text{forest}}=23$, between 2012 and 2015).
165 Moreover, clutches initiated more than 30 days after the first egg was laid in that year
166 ($n_{\text{urban}}=122$, $n_{\text{forest}}=24$, between 2012 and 2015) or replacement clutches after a failed breeding
167 attempt ($n_{\text{urban}}=6$, $n_{\text{forest}}=2$, between 2012 and 2015) were excluded (Nager and van
168 Noordwijk, 1992). Since 2013, 287 breeding birds were trapped inside their nest-boxes while
169 they were feeding 9 to 15 days-old nestlings. We ringed them as well as their nestlings with
170 uniquely numbered metal leg rings provided by the Centre de Recherche Biologique sur les
171 Populations d’Oiseaux (Paris, France). Breeding birds were sexed based on the presence /

172 absence of a brood patch. Breeders' age (1 year old vs. older) was determined based on the
173 colour of their wing covert (Svensson, 1992). We measured breeders' and 15 days-old
174 nestlings' right tarsus length with a calliper (± 0.01 mm) and their body mass with a Pesola
175 balance (± 0.1 g). We also measured breeders' wing length and tail length with a ruler
176 (± 0.5 mm).

177

178 **Statistical analyses**

179 The comparisons of nestling body mass, tarsus length and body condition between habitat
180 types - forest vs. urban - and along the urbanization gradient within the city were based on 4
181 years of data (2012-2015). These data concern 205 broods from the city of Montpellier and 89
182 broods from the Rouvière forest, that were not subject to any experiment other than the
183 breeding monitoring described above. The analyses on breeder morphology ($n_{\text{urban}}=181$;
184 $n_{\text{forest}}=106$) were based on data collected between 2013 and 2015.

185 We used General Linear Mixed Models (GLMM) run with the R package lme4, to
186 analyse nestling body measurements at 15 days-old, breeder body and plumage measurements
187 with a normal error distribution for all nestling and breeder traits. We followed a stepwise
188 backward regression model selection (retaining fixed effects with a p -value <0.05).

189 When modeling nestling morphology, explanatory variables were: nest-box size, habitat
190 (urban/rural) or PC1 (habitat naturalness) and PC2 (human presence), year, number of
191 nestlings and the interaction between urban parameters and nest-box size (PC1*Nest-box size
192 and PC2*Nest-box size). An additional explanatory factor was tarsus length in the model for
193 nestling body condition. Nest-box number was included as a random effect since 60% of nest-
194 boxes were occupied more than once within our monitoring. Mother ring number was also
195 included as a random effect, to account for sibling relatedness as well as maternal
196 environmental/genetic effects.

197 When modeling breeder morphology, explanatory variables were: habitat (urban/rural) or
198 PC1 (habitat naturalness) and PC2 (human presence), year, sex, age and all biologically
199 relevant interactions (habitat*age*sex, PC1*age*sex, PC2*age*sex, habitat*sex*year,
200 PC1*sex*year, PC2*sex*year). Tarsus length was included as a fixed effect in the models
201 explaining body condition, wing length and tail length. Wing length and tail length are
202 hereafter called “relative wing length” or “relative tail length” since the models include a
203 tarsus length fixed effect. Ring number was included as a random effect, since 34% of
204 breeders were trapped at least twice (maximum number of measure for one individual was
205 three).

206

207 **RESULTS**

208 **Urban nestlings smaller and lighter than forest birds and lighter along the habitat**

209 **naturalness**

210 Urban nestlings have a smaller tarsus length and are lighter than forest birds but do not differ
211 in body condition (Table 1, Fig. 1A and B).

212 Across the urban gradient, nestling body mass is positively correlated to habitat naturalness
213 (Table 2, Fig. 2A). However, there is no effect of habitat naturalness (PC1) on nestling tarsus
214 length and body condition. Pedestrian presence (PC2) in relation to nest-box size has an effect
215 on tarsus length: nestlings from Schwegler nest-boxes are taller than nestlings from the other
216 nest-box size when the human presence is high (Table 2, Fig. 2B).

217

218 **Urban breeders smaller and lighter than forest birds**

219 Forest birds are heavier and taller than urban birds whereas interestingly, their body condition
220 (body mass corrected for tarsus length) does not differ between the two habitat types (Table 3,
221 Fig 3A and B). Moreover, adult breeding forest birds are taller than all the other breeders
222 (Table 3, Fig. 3B).

223 Relative wing and tail sizes differ between rural and urban birds, with additional sex and age
224 differences (Table 3). Males have longer relative wing and tail than females and males from
225 rural habitats have longer relative plumage traits than the other birds (Fig 4A and B). Adult
226 and rural breeders show longer relative tail and wing length than one year-old and urban
227 breeders (Fig 5A and B).

228

229 **Adult morphometric differences along the urban gradient**

230 Male breeders, but not female breeders, were heavier in areas with high pedestrian
231 disturbance (Fig. 6A). Breeder tarsus length is positively correlated with the habitat
232 naturalness, although this result was not true for the 2015 breeding birds (Fig. 6B). Breeder
233 body condition is also positively correlated with habitat naturalness (Fig. 7A) and human
234 presence, except again in 2015 (Fig. 7B). Relative wing length is positively linked to habitat
235 naturalness, although this is true only for males and not for females (Fig. 8). There is no effect
236 of habitat naturalness and human presence on relative tail length (Table 4).

237

238 **DISCUSSION**

239 **Rural *versus* urban morphotypes**

240 Based on four years of individual great tit monitoring in the city of Montpellier and in the
241 close-by oak forest of La Rouvière, we showed that urban great tits were smaller and lighter
242 than their rural conspecifics at both nestling and breeder stages. Moreover, relative plumage
243 morphometrics were smaller for urban birds than for rural ones, modulated by age and sex.
244 However, an important finding in our study is that forest and city great tits did not differ in
245 their body condition, despite the difference in overall size and weight.

246

247

248 Reduced body size and/or body mass in urban nestlings had been previously documented in
249 several bird species such as the House sparrow (Meillère et al., 2015), the Common blackbird
250 (Ibanez-Alamo and Soler, 2010) or the Blue tit (*Cyanistes caeruleus ultramarinus*, Brahmia,
251 2013). Such results were also described on adult house sparrows (Liker et al., 2008; Bokony
252 et al., 2012). Liker et al. (2008) hypothesized that smaller and lighter nestlings in urbanized
253 areas could be attributed to the poor quality of breeders (see Bokony et al., 2009) and to
254 strong environmental constraints on nestling growth, such as higher predation rate on both
255 breeders and nestlings (Sorace, 2002; Ibanez-Alamo and Soler, 2010) or higher density of
256 birds increasing competition for food (Shochat et al., 2004; Ibanez-Alamo and Soler, 2010).
257 Payevsky (2006) suggested that adult body size was dependent on nutrition condition at the
258 nestling stage and breeding conditions for great tits were poorer in urban habitat, which could
259 partly explain our results on adults (*i.e.* lighter and smaller breeders, Fig. 3). Meillère et al.
260 (2015) also hypothesized that energetic constraints on developing nestlings or fledglings
261 would be much stronger in urban environments compared to rural ones. They posited that the
262 abundance of urban food was likely to be inadequate (arthropods less available), or the quality
263 of the resources would be insufficient, *i.e.* it would not satisfy nestling nutritional
264 requirements, resulting in constrained growth and development. Moreover, insect-rich native
265 vegetation is often replaced by insect-poor exotics to decorate streets or parks, contributing
266 limiting the abundance of folivorous arthropods communities (Mackenzie et al., 2014).
267 Plumage production could be also impacted by resource availability (Butler et al., 2008). In
268 greenfinches (*Carduelis chloris*), nestlings rearing condition affected structural quality of
269 juvenile feathers (structural complexity and reflectance) and birds with a high quality
270 plumage gained in flight performance and might increase post-fledging body condition
271 (Minias et al., 2015).

272

273 Interestingly, we found that nestling body condition did not differ between forest and urban
274 habitat, which could mean that urban nestlings could indeed be adapted to the urban habitat
275 contrary to previous conclusions when taking into account only body mass. From an
276 evolutionary point of view, urbanization modifies strongly wildlife at all biological levels,
277 from communities to individuals, and associated phenotypes. Interestingly, it has been shown
278 that the level of phenotypic divergence observed between natural and urban sites is greater
279 than for individuals that diverged in more natural contexts (Hendry et al., 2008). The origin of
280 this difference is currently being questioned, plasticity or evolutionary response (e.g.
281 Isaksson, 2015). Plasticity could be adaptive if the plastic response is aligned with selection,
282 promoting some species as urban adapters (Clergeau et al., 2006; Adams and Lindsey, 2011),
283 or maladaptive because of physiological constraints where individuals are “making the best of
284 a bad situation” (Isaksson, 2015). Plasticity could play a role in wildlife acclimatization to the
285 urban environment. Migration or dispersion between urban and rural areas may favour
286 acclimatization rather than adaptation (Kark et al., 2007). The results observed in the present
287 work support the idea that urban avian growth may be overall affected by urban constraints
288 leading to birds presenting body conditions equivalent than the one found in more natural
289 areas, common garden experiments could allow identifying the underlying process. Detailed
290 selection analyses are also required to apprehend the phenotypic landscape across the urban /
291 rural gradient and to understand whether the phenotypic variation observed can be explained
292 by differences in selection direction or force.

293

294 **Phenotype variation along the urban gradient**

295 In our study, when investigating nestling morphology within the city, we found a statistical
296 trend for birds in more urbanized environments (such as commercial streets with scarce
297 vegetation) to show lower body mass for nestlings and shorter size for breeders than birds in
298 more natural settings (such as urban parks), whereas breeder body mass and nestling size

299 increased with human presence. Moreover, males had a longer wing when captured in more
300 natural habitats (Table 4, Fig. 7A), whereas they displayed no difference in relative tail
301 length. Plumage morphology has been well studied at the intra-specific scale (e.g. Sachs,
302 2007; Miles and Ricklefs, 1984) revealing that variation in wing or tail lengths impact birds'
303 aero dynamism (e.g. Thomas, 1996; Rayner, 1988). Short wings and long tails award birds a
304 better maneuverability in flight, as we have found in our results along the urbanization
305 gradient (Fig. 7A and 8). It could be a benefit for birds in the efficiency to behavioral
306 response to human disturbance (e.g. flight initiation distance and landing distance, Fernandez-
307 Juricic et al., 2006).

308

309 Breeder's body condition was positively correlated to habitat naturalness. This result was also
310 found in a house sparrow population, where body condition declined with the degree of
311 urbanization (Liker et al., 2008), whereas the human presence was not investigated.

312 Interestingly, parents were also in higher body condition in areas with high pedestrian
313 passage. We see three main possible explanations for this unexpected result. First, we could
314 hypothesize that birds from areas with a high human presence were used to pedestrian passage
315 and hence were not disturbed in their foraging behaviour, resulting in a better body condition,
316 instead of birds from areas with low human presence who were not used to humans and
317 highly disturbed when there were sometimes humans in their territory. Indeed, birds have
318 been shown to display shorter landing distance and flight initiation distance in areas with high
319 pedestrian frequency (Blumstein et al., 2005). This behavioral reaction could be an adaptation
320 to human presence. Second, the difference between breeder body conditions in relation to
321 human presence could also be due to a release of bird density pressure. Indeed, a high human
322 presence area could be perceived by birds as an area with a high risk of predation and avoided
323 by these birds, resulting in a lower competition for food resources. This biased danger
324 perception would result in areas with a high pedestrian presence having more resources

325 available per breeding pair (Gilroy and Sutherland, 2007), potentially explaining that breeders
326 from these areas were in a better body condition. Third, we could suppose that birds breeding
327 in areas with a high pedestrian passage had a particular phenotype for another unmeasured
328 trait, such as personality traits, well adapted to this type of disturbance (e.g. adjusting easily
329 their taking-risk behaviour, Quinn et al., 2012) and correlated with body condition.

330

331 From an evolutionary point of view, the non-exclusive processes, described previously in the
332 comparison between urban and rural habitats, could also be acting at a finer geographic scale
333 across the wide range of urbanization degrees (Amrhein, 2014), involving phenotypic
334 diversity inside cities themselves. Avian phenotypes could be adapted to this environmental
335 heterogeneity via plasticity or local adaptation, and hence distributed specifically to match the
336 habitat parameters, which is the concept of matching habitat choice or phenotype-dependent
337 habitat preference (Edelaar et al., 2008, Berner and Thibert-Plante, 2015). According to this
338 process and dispersal behaviour (Berner and Thiber-Plante, 2015), individuals are living in
339 the habitat where their performances are highest (Edelaar et al., 2008). Previous studies have
340 tested this theory on several bird species. For instance, male pied flycatchers (*Fiducela*
341 *hypoleuca*) fitness was dependent on male body size in relation to habitat type (Camacho et
342 al., 2015) and female barn owls (*Tito alba*) showed best breeding performance according to
343 their coloration and the habitat (Dreiss et al., 2012). The morphotypes found in our cities
344 could be due to this process. To test this prediction, life history traits on these birds should be
345 studied in relation to habitat and phenotypes.

346

347 **Acknowledgements**

348 We thank all the people that assisted in the field work: Pascal Pagano, Stéphane Pouplard,
349 Rémy Spitaliery, Matthieu Abouladzé, Frédéric Lidon, Virginie Faucon, Gaëlle Le Prado,
350 Ananda Christophe, Coline Cannone, Claire Doutrelant, Annick Lucas, Pablo Giovannini and
351 Amélie Fargevieille. We thank Christophe De Franchesci for his work on the data base.

352

353 **Competing interests**

354 The authors declare no competing interests.

355

356 **Auhors contributions**

357 V.D., M.L., A.G. and A.Ch. formulated the research. V.D., A.Ca. M.L., S.P., A.G. and A.Ch.
358 performed the research. V.D. and A.Ca. analyzed the data. V.D., A.Ch., A.Ca., M.L. and A.G.
359 discussed the results and wrote the manuscript.

360

361 **Funding**

362 This work was supported by an ERC Starting Grant (ERC-2013-StG-337365-SHE to AC), the
363 French ANR (ANR-09-JCJC-0050-01), the city of Montpellier, the University of Montpellier,
364 and the OSU-OREME which provides long-term support.

365

366 **REFERENCES**

- 367 **Adams, C.E. & Lindsey, K.J.** 2011. Anthropogenic Ecosystems: The Influence of People on
368 Urban Wildlife Populations. *Urban Ecology*, 116-128. Oxford University Press.
- 369 **Alberti, M.** 2015. Eco-evolutionary dynamics in a urbanizing planet. *Trends Ecol.*
370 *Evol.* Vol.30, No. 2, 114-126.
- 371 **Amrhein, V.** 2014. Wild bird feeding (probably) affects avian urban ecology. *Avian Urban*
372 *Ecology*, 29-37. Oxford University Press.
- 373 **Anderies, J.M., Katti, M. & Shochat, E.** 2007. Living in the city: Resource availability,
374 predation, and bird population dynamics in urban areas. *J. Th. Biol.* **247**, 36–49.
- 375 **Aronson, M.F.J., La Sorte, F.A., Nilon, C.H., Katti, M., Goddard, M.A., Lepczyk, C.A.,**
376 **Warren, P.S., Williams, N.S.G., Cilliers, S., Clarkson, B. & al.** 2014. A global analysis
377 of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic
378 drivers. *Proc. R. Soc. B* **281**:20133330.
- 379 **Bailly, J., Scheifler, R., Berthe, S., Clément-Demange, V.-A., Leblond, M., Pasteur, B.,**
380 **Faivre, B.,** 2016. From eggs to fledging: negative impact of urban habitat on reproduction
381 in two tit species. *J. Orn.* **157**, 377–392.
- 382 **Berner, D. & Thibert-Plante, X.** 2015. How mechanisms of habitat preference evolve and
383 promote divergence with gene flow. *J. Evol. Biol.* Doi:10:1111/jeb.12683
- 384 **Björklund, M., Ruiz, I. & Senar, J.C.** 2009. Genetic differentiation in the urban habitat: the
385 great tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biol. J. Lin. Soc.* **99**, 9-19
- 386 **Blumstein, D.T., Fernandez-Juricic, E., Zollner, P.A. & Garity, S.C.,** 2005. Inter-specific
387 variation in avian response to human disturbance. *J. App. Ecol.* **42**, 943–953.
- 388 **Bokony, V., Kulcsar, A., & Liker, A.** 2009. Does urbanization select for weak competitors
389 in house sparrows? *Oikos* **119**, 437-444

- 390 **Bokony, V., Kulcsar, A., Toth, Z. & Liker, A.** 2012. Personality traits and behavioural
391 syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*).
392 *PLOS ONE* Vol. 7, Issue 5, e33639.
- 393 **Brahmia, Z., Scheifler, R., Crini, N., Maas, S., Giraudoux, P. & Benyacoub, S.** 2013.
394 Breeding performance of blue tits (*Cyanistes caeruleus ultramarinus*) in relation to lead
395 pollution and nest failure rates in rural, intermediate, and urban sites in Algeria. *Env. Poll.*
396 **174**, 171–178.
- 397 **Butler, L.K., Rohwer, S. & Speidel, M.G.** 2008. Quantifying structural variation in contour
398 feathers to address functional variation and life history trade-offs. *J. Avian Biol.* **39**, 629-
399 639.
- 400 **Camacho, C., Canal, D. & Potti, J.** 2015. Testing the matching habitat choice hypothesis in
401 nature: phenotype-environment correlation and fitness in a songbird population. *Evol.*
402 *Ecol.* **29**, 873-886.
- 403 **Chace, J.F. & Walsh, J.J.** 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Land. and Urb.*
404 *Plan.* **74**, 46–69.
- 405 **Chamberlain, D.E., Cannon, A.R., Toms, M.P., Leech, D.I., Hatchwell, B.J. & Gaston,**
406 **K.J.** 2009. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* **151**,
407 1-18
- 408 **Cleasby, I.R., Burke, T., Schroeder, J. & Nakagawa, S.** 2011. Food supplements increase
409 adult tarsus length, but not growth rate, in an island population of house sparrows (*Passer*
410 *domesticus*). *BMC Research Notes* **4**, 431.
- 411 **Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M-J. & Dinetti, M.** 2006.
412 Avifauna homogenization by urbanization: Analysis at different European latitudes. *Biol.*
413 *Conserv.* **127**, 336-344.

- 414 **Cuervo, J., Soler, J.J., Avilés, J.M., Pérez-Contreras, T. & Navarro, C.** 2011.
415 Experimental feeding affects the relationship between hematocrit and body mass in
416 Spotless Starling (*Sturnus unicolor*) nestlings. *J. Orn.* **152**, 201–206.
- 417 **Da Silva, A., Valcu, M. & Kempenaers, B.** 2015. Light pollution alters the phenology of
418 dawn and dusk singing in common European songbirds. *Phil. Trans. R. Soc. B* **370**:
419 20140126.
- 420 **Dauwe, T., Janssens, E., Bervoets, L., Blust, R., Eens, M.** 2004. Relationships between
421 metal concentrations in great tit nestlings and their environment and food. *Env. Pol.* **131**,
422 373-380.
- 423 **Dauwe, T., Janssens, E., Pinxten, R., Eens, M.** 2005. The reproductive success and quality
424 of blue tits (*Parus caeruleus*) in a heavy metal pollution gradient. *Env. Pol.* **136**, 243-251.
- 425 **Debarre, F., Ronce, O. & Gandon, S.** 2013. Quantifying the effects of migration and
426 mutation on adaptation and demography in spatially heterogeneous environments. *J. Evol.*
427 *Biol.* Vol. **26**, Issue 6, 1185-1202.
- 428 **Demeyrier, V., Lambrechts, M.M., Perret, P. & Grégoire A.** 2016. Experimental
429 demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment.
430 *An. Behav.* **118**, 181-190.
- 431 **Dreiss, A.N., Antoniazza S., Burri, R., Fumagalli, L., Sonnay, C., Frey, C., Goudet, J. &**
432 **Roulin, A.** 2012. Local adaptation and matching habitat choice in female barn owls with
433 respect to melanic coloration. *J. Evol. Biol.* Doi:10.1111/J.1420-9101.2011.02407.x
- 434 **Dubiec, A.** 2011. Condition-dependent clutch desertion in great tit (*Parus major*) females
435 subjected to human disturbance. *J. Orn.* **152**, 743-749
- 436 **Edelaar P., Siepielski A.M. & Clobert J.** 2008. Matching habitat choice causes directed
437 gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution* doi:10.1111/j.1558-
438 5646.2008.00459.x

- 439 **Eeva, T., Sillanpää, S. & Salminen, J.-P.** 2009. The effects of diet quality and quantity on
440 plumage colour and growth of great tit *Parus major* nestlings: a food manipulation
441 experiment along a pollution gradient. *J. Avian Biol.* **40**, 491–499.
- 442 **Fernandez-Juricic, E. & Tellerian, J.L.** 2000. Effects of human disturbance on spatial and
443 temporal feeding patterns of Blackbird *Turdus merula* in urban parks in Madrid, Spain.
444 *Bird Study* **47**, 13–21.
- 445 **Garant, D., Kruuk, L.E.B., Wilkin, T.A., McCleery, R. & Sheldon, B.C.** 2005. Evolution
446 driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature* **433**(7021), 60-55.
- 447 **Gaston, K.J., Visser, M.E. & Hölker F.** 2015. The biological impacts of artificial light at
448 night: the research challenge. *Phil.Trans. R. Soc. B* **370**: 20140133.
- 449 **Gienapp, P. & Visser, M.E.** 2006. Possible fitness consequences of experimentally advanced
450 laying dates in Great Tits: differences between populations in different habitats. *Funct.*
451 *Ecol.* **20**, 180–185.
- 452 **Gilroy, J.J. & Sutherland, W.J.,** 2007. Beyond ecological traps : perceptual errors and
453 undervalued resources. *Trends Ecol. Evol.* Vol. **22**, No. 7, 351-356.
- 454 **Grieco, F.** 2001. Short-term regulation of food-provisioning rate and effect on prey size in
455 blue tits, *Parus caeruleus*. *An. Behav.* **62**, 107–116.
- 456 **Grieco, F.** 2002a. How different provisioning strategies result in equal rates of food delivery:
457 an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. *J. Av. Biol.* **33**, 331–341.
- 458 **Grieco, F.** 2002b. Time constraint on food choice in provisioning blue tits, *Parus caeruleus*:
459 the relationship between feeding rate and prey size. *An. Behav.* **64**, 517–526.
- 460 **Hargitai, R., Nagy, G., Nyiri, Z., Bervoets, L., Eke, Z., Eens, M. & Török, J.** 2016. Effects
461 of breeding habitat (woodland versus urban) and metal pollution on the egg characteristics
462 of great tits (*Parus major*). *Sc. Tot. Env.* **544**, 31-38.
- 463 **Hedblom, M. & Söderström, B.** 2011. Effects of urban matrix on reproductive performance
464 of great tit (*Parus major*) in urban woodlands. *Urban Ecosyst* **15**, 167–180.

- 465 **Hendry, A. P., Farrugia, T. J., & Kinnison, M. T.** 2008. Human influences on rates of
466 phenotypic change in wild animal populations. *Mol. Ecol.* **17**(1), 20-29.
- 467 **Hinsley, S.A., Hille, R.A., Gaveau, D.L.A & Bellamy, P.E.** 2002. Quantifying woodland
468 structure and habitat quality for birds using airborne laser scanning. *Funct. Ecol.* **16**, 851-
469 857.
- 470 **Hörak, P., Tegelmann, L., Ots, I. & Moller, A.P.** 1999. Immune function and survival of
471 great tit nestlings in relation to growth conditions. *Oecologia* **121**, 316-322.
- 472 **Ibanez-Alamo, J.D. & Soler, M.,** 2010. Does urbanization affect selective pressures and
473 life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.)? *Biol. J. Linn. Soc.* **101**,
474 759–766.
- 475 **Isaksson, C., Sturve, J., Almroth, B.C., Andersson, S.** 2009. The impact of urban
476 environment on oxidative damage (TBARS) and antioxidant systems in lungs and liver of
477 great tits, *Parus major*. *Env. Res.* **109**, 46-50.
- 478 **Isaksson, C.** 2015. Urbanization, oxidative stress and inflammation: a question of evolving,
479 acclimatizing or coping with urban environmental stress. *Func. Ecol.* **29**, 913–923.
- 480 **Kaliński, A., Wawrzyniak, J., Bańbura, M., Skwarska, J., Zieliński, P. & Bańbura, J.**
481 2009. Haemoglobin concentration and body condition of nestling great tits *Parus major*: a
482 comparison of first and second broods in two contrasting seasons. *Ibis* **151**, 667–676.
- 483 **Karell, P., Pietiäinen, H., Siitari H., Pihlaja, T., Kontiainen, P. & Brommer, J.E.** 2009.
484 Parental allocation of additional food to own health and offspring growth in a variable
485 environment. *Can. J. Zoo.* **87**, 8-19.
- 486 **Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A. & Banker, E.** 2007. Living in the city: can anyone
487 become an “urban exploiter”? *J. Biogeo.* **34**, 638-651.
- 488 **Katti, M. & Warren, P.S.** 2004. Tits, noise and urban bioacoustics. *Trends Ecol. Evol.* **19**,
489 109-110.

- 490 **Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E. & Valcu, M.** 2010. Artificial night
491 lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Curr.*
492 *Biol.* **20**, 1736-1739.
- 493 **Koivula, M.J., Kanerva, M., Salminen, J.-P., Nikinmaa, M. & Eeva, T.** 2011. Metal
494 pollution indirectly increases oxidative stress in great tit (*Parus major*) nestlings. *Env. Res.*
495 **111**, 362–370.
- 496 **Lambrechts, M., Adriaensen, F., Ardia, D., Artmeyer, A., Atienzar, F., Banbura, J.,**
497 **Barba, E., Bouvier, J-C., Camprodon, J., Cooper, C.B., & al.** 2010. The design of
498 artificial nest-boxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of
499 methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithol.* **45**, 1-26.
- 500 **Lambrechts, M.M., Blondel, J., Bernard, C., Caro, S.P., Charmantier, A., Demeurier,**
501 **V., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevieille, A., de Franceschi, C., Giovannini,**
502 **P, Grégoire, A., Hurtrez-Boussès, S., Lucas, A., Mainwaring, M.C., Marrot, P,**
503 **Mennerat, A., Perret, S. & Perret, P.** 2016. Exploring Biotic and Abiotic Determinants
504 of Nest Size in Mediterranean Great Tits (*Parus major*) and Blue Tits (*Cyanistes*
505 *caeruleus*). *Ethology* **122**, 492-501.
- 506 **Liker, A., Papp, Z., Bokony, V. & Lendvai, A.Z.** 2008. Learn birds in the city: body size
507 and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *J Anim Ecol.* **77**, 789-
508 795.
- 509 **Longcore, T.** 2010. Sensory Ecology: Night lights alter reproductive behavior of blue tits.
510 *Curr. Biol.* **20**, R893-R895.
- 511 **Mackenzie, J.A., Hinsley, S.A. & Harrison, N.M.** 2014. Parid foraging choices in urban
512 habitat and their consequences for fitness. *Ibis* **156**, 591–605.
- 513 **Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P. & Tilgar, V.** 2009. Low
514 reproductive success of great tits in the preferred habitat: a role of food availability.
515 *Ecoscience* **16** (2), 145–157.

- 516 **Markowski, M., Kalinski, A., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Banbura, M., Markowski,**
517 **J., Zielinski, P. & Banbura, J.** 2013. Avian feathers as bioindicators of the exposure to
518 heavy metal contamination of food. *Bull. Env. Cont. and Tox.* **91**, 302–305.
- 519 **Martin, T.E.** 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *An. Review*
520 *Ecol. Syst.* **18**, 453–487.
- 521 **Marzluff, J. M.** 2001. Worldwide urbanization and its effects on Birds. Avian Ecology and
522 Conservation in an Urbanizing World, 19-47. Kluwer Academic Publishers.
- 523 **Meillère, A., Brischoux, F., Parenteau, C. & Angelier, F.** 2015. Influence of urbanization
524 on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: a multi-component
525 approach. *PLOS ONE* **10** (8), e0135685.
- 526 **Mennechez, G. & Clergeau, P.** 2006. Effect of urbanization on habitat generalists: starlings
527 not so flexible? *Acta Oecologia* **30**, 182-191
- 528 **Miles, D.B. & Ricklefs, R.E.** 1984. The correlation between ecology and morphology in
529 deciduous forest passerine birds. *Ecol.* 1629-1640.
- 530 **Minias, P., Wlodarczyk, R., Surmacki, A. & Iciek, T.** 2015. Silver spoon effects on
531 plumage quality in a passerine bird. *R. Soc. open sci.* **2**:140459.
- 532 **Müller, C., Jenni-Eiermann, S., Blondel, J., Perret, P., Caro, S.P., Lambrechts, M. &**
533 **Jenni, L.** 2006. Effect of human presence and handling on circulating corticosterone levels
534 in breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *Gen. Comp. Endocr.* **148**, 163–171.
- 535 **Nager, R G., & van Noordwijk, A. J.** 1992. Energetic limitation in the egg-laying period of
536 Great Tits. *Proc. R. Soc. B* **249**, 259-263.
- 537 **Payevsky, V.A.** 2006. Mortality rate and population density regulation in the great tit, *Parus*
538 *major* L.: A review. *Russ J. Ecol.* Vol. **37**, No. 3, 199–207.
- 539 **Peach, W.J., Vincent, K.E., Fowler, J.A. & Grice, P. V.** 2008. Reproductive success of
540 house sparrows along an urban gradient. *An. Conserv.* **11**, 493–503.
- 541 **Pennycuik, C. J.** 2008. Modelling the flying bird (Vol. 5). Elsevier.

542 **Perrins, C.M.** 1965. Population fluctuations and clutch size in the great tit *Parus major* L. *J.*
543 *Anim. Ecol.*, **34**, 601-647

544 **Perrins, C.M.** 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* **133**, 49-54.

545 **Quinn, J.L., Cole, E.F., Bates, J., Payne, R.W. & Cresswell, W.** 2012. Personality predicts
546 individual responsiveness to the risks of starvation and predation. *Proc. R. Soc. B* **279**,
547 1919–1926.

548 **Raap, T., Pinxten, R. & Eens, M.** 2015. Light pollution disrupts sleep in free-living animals.
549 *Scientific reports* **5**:13557, 1-8.

550 **Rayner, J. M.** (1988). Form and function in avian flight. In *Current Ornithology* (pp. 1-66).
551 Springer US.

552 **Reed, T.E., Jenouvrier, S. & Visser, M.E.** 2013. Phenological mismatch strongly affects
553 individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *J Anim Ecol.* **82**
554 (1), 131-44.

555 **Remacha, C. & Delgado, J.A.** 2009. Spatial nest-box selection of cavity-nesting bird species
556 in response to proximity to recreational infrastructures. *Land. Urb. Plan.* **93**, 46-53

557 **Richner, H.** 1989. Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus corone*
558 *corone*). *J Anim Ecol.* **58**, 427-440

559 **Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E. & Bearhop, S.** 2008. Food for thought:
560 supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Front Ecol*
561 *Environ* **6** (9), 476–484.

562 **Robertson, B.A., Rehage, J. S. & Sih, A.** 2013. Ecological novelty and the emergence of
563 evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* **28**, 552-560.

564 **Ruffino, L., Salo, P., Koivisto, E., Banks, P.B. & Korpimäki, E.** 2014. Reproductive
565 responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Front. Zool.* **11**,
566 80.

567 **Ruiz, S., Espin, S., Rainio, M., Ruuskanen, S., Salminen, J.-P., Lilley, T.M. & Eeva, T.**
568 2016. Effects of dietary exposure on vitamins levels in great tit nestlings – An
569 experimental manipulation. *Env. Pol.* **213**, 688-697.

570 **Rytkönen, S. & Krams, I.** 2003. Does foraging behaviour explain the poor breeding success
571 of great tis *Parus major* in northern Europe ? *J. Avian Biol.* **34**, 288-297.

572 **Sachs, G.** 2007. Tail effects on yaw stability in birds. *J. Th. Biol.* **249**(3), 464-472.

573 **Seress, G., Bókony, V., Pipoly, I., Szép, T., Nagy, K. & Liker, A.** 2012. Urbanization,
574 nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow
575 population. *J. Avian Biol.* **43**, 403–414.

576 **Shochat, E.** 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-
577 slicker birds. *Oikos* **106**, 622-626

578 **Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E., Hope, D.,** 2006. From patterns to
579 emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends Ecol. Evol.* Vol. **21** No.4, 186–
580 191.

581 **Sih, A., Ferrari, M.C.O., Harris, D.J.,** 2011. Evolution and behavioural responses to
582 human-induced rapid environmental change. *Evol. App.* **4**, 367-387.

583 **Sillanpää, S., Salminen, J.-P. & Eeva, T.** 2010. Fluctuating asymmetry in great tit nestling
584 in relation to diet quality, calcium availability and pollution exposure. *Sc. Tot. Env.* **408**
585 3303–3309.

586 **Solonen, T.** 2001. Breeding of the great tit and blue tit in urban and rural habitats in southern
587 Finland. *Orn. Fen.* **78**, 49–60.

588 **Sorace, A.** 2002. High density of bird and pest species in urban habitats and the role of
589 predator abundance. *Orn. Fen.* **79**(2), 60-71.

590 **Sprau, P., Mouchet, A. & Dingemanse, N.J.** 2016. Multidimensional environmental
591 predictors of variation in avian forest and city life histories. *Behav. Ecol.* DOI:
592 10.1093/beheco/arw130

593 **Svensson, L.** (1992) Identification Guide to European Passerines, 4th edn. Svensson, L.,
594 Stockholm, Sweden.

595 **Teplitsky, C., Tarka, M., Møller, A.P., Nakagawa, S., Balbontin, J., Burke, T.A. & al.**
596 2014. Assessing Multivariate Constraints to Evolution across Ten Long-Term Avian
597 Studies. *PLOS ONE* **9**(3), e90444.

598 **Thomas, A. L.** 1996. The flight of birds that have wings and a tail: variable geometry
599 expands the envelope of flight performance. *J. th. biol.* **183**(3), 237-245.

600 **Van Noordwijk, A.J., van Balen, J.H. & Scharloo, W.** 1988. Heritability of body size in a
601 natural population of the Great Tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental
602 conditions during growth. *Genet Res.* **51**, 149-62.

603 **Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Gienapp, P.** 2006. Shifts in caterpillar biomass
604 phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous
605 bird. *Oecologia* Vol. **147**, Issue 1, 164-172.

606 **Warren, P. S., Katti, M., Ermann, M. & Brazel A.** 2006. Urban bioacoustics: it's not just
607 noise. *An. Behav.* **71**, 491-502.

608 **Whitehouse, M.J., Harrison, N.M., Mackenzie, J. & Hinsley, S.A.,** 2013 Preferred habitat
609 of breeding birds may be compromised by climate change: unexpected effects of an
610 exceptionally cold, wet spring. *PLOS ONE* Vol.**8**, Issue 9, e75536.

611

612 **Tables**613 **Table 1:** Results of model analysis of variance on 15 days-old nestling comparing rural and urban environments.

	Body mass			Tarsus length			Body condition		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p
<u>Fixed effects</u>									
Site	1	6.25	0.01	1	11.89	<0.001		ns	
Year	3	30.35	<0.001	3	6.48	<0.001	3	20.29	<0.001
Nestling Number	1	4.19	0.04		ns		1	9.53	0.002
Tarsus Length	-	-	-	-	-		1	730.21	<0.001
<u>Random effects</u>									
	Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.	
Mother	2.34	1.53		0.21	0.47		1.42	1.19	
Nest-box	0.43	0.66		0.06	0.24		0.19	0.44	
Residual	1.65	1.28		0.32	0.57		1.11	1.0	
<u>Sample size</u>									
Mother		213			212			210	
Nest-box		143			142			140	
Observations		1380			1370			1353	

614

615

616

617

618

619

620

621

622

623

624

625 **Table 2:** Results of model analysis of variance on 15 days-old nestling along the urban gradient.

	Body mass			Tarsus length			Body condition		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p
<u>Fixed effects</u>									
PC1 -Naturalness	1	4.05	0.05		ns			ns	
PC2 - Human presence		ns		1	5.47	0.02		ns	
Year	3	26.97	<0.001	3	5.87	<0.001	3	24.19	<0.001
Nest-box size		ns		2	1.69	0.19		ns	
Nestling Number	1	11.17	0.001		ns		1	13.46	<0.001
Tarsus Length	-	-	-	-	-	-	1	504.61	<0.001
PC1*Nest-box size		ns			ns			ns	
PC2*Nest-box size		ns		2	4.96	0.009		ns	
<u>Random effects</u>									
	Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.	
Mother	2.37	1.54		0.13	0.36		1.37	1.17	
Nest-box	0.13	0.36		0.06	0.26		0.38	0.61	
Residual	1.75	1.32		0.34	0.58		1.09	1.04	
<u>Sample size</u>									
Mother		121			121			129	
Nest-box		77			77			84	
Observations		700			697			762	

626
627
628
629
630
631
632

633 **Table 3:** Results of model analysis of variance on adults comparing rural and urban environments.

	Body mass			Tarsus length			Body condition			Relative wing length			Relative tail length		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p
<u>Fixed effects</u>															
Site	1	7.06	0.008	1	9.25	0.002		ns		1	20.58	<0.001	1	2.80	0.09
Year	2	22.85	<0.001	2	11.53	<0.001	2	23.74	<0.001	2	3.88	0.02		ns	
Sex	1	35.49	<0.001	1	43.16	<0.001	1	14.45	<0.001	1	90.63	<0.001	1	112.54	<0.001
Age	1	10.91	0.001	1	1.15	0.29	1	8.84	0.003	1	30.69	<0.001	1	16.21	<0.001
Tarsus length	-	-	-	-	-	-	1	29.84	<0.001	1	4.94	0.03	1	0.09	0.77
Site*Sex		ns			ns			ns		1	5.38	0.02	1	4.43	0.04
Site*Year		ns			ns			ns		2	6.26	0.002		ns	
Site*Age		ns		1	6.52	<0.001		ns		1	4.50	0.03	1	5.94	0.02
Sex*Age		ns			ns			ns		1	5.14	0.02		ns	
Sex*Year		ns			ns			ns			ns			ns	
Site*Sex*Age		ns			ns			ns			ns			ns	
Site*Sex*Year		ns			ns			ns			ns			ns	
<u>Random effects</u>															
	Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.	
Identity	0.27	0.52		0.27	0.52		0.22	0.47		0.20	0.44		3.23	1.80	
Residual	0.44	0.66		0.01	0.12		0.44	0.66		3.09	1.76		1.87	1.37	
<u>Sample size</u>															
Identity		244			246			244			244			224	
Observations		284			287			284			284			258	

634
635
636
637
638

639 **Table 4:** Results of model analysis of variance on adults along the urban gradient.

	Body mass			Tarsus length			Body condition			Relative wing length			Relative tail length		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p
<u>Fixed effects</u>															
PC1-Naturalness		ns		1	0.94	0.33	1	4.84	0.03	1	2.02	0.16		ns	
PC2-Human presence	1	1.42	0.23		ns		1	3.81	0.05		ns			ns	
Year	2	13.5	<0.001	2	8.75	0.001	2	17.28	<0.001	2	3.64	0.03		ns	
Sex	1	19.30	<0.001	1	20.08	<0.001	1	11.76	<0.001	1	24.36	<0.001		ns	
Age	1	12.60	<0.001		ns		1	6.23	0.01	1	35.86	<0.001	1	68.11	<0.001
Tarsus length	-	-	-	-	-	-	1	27.97	<0.001	1	2.51	0.11	1	44.73	<0.001
PC1*Sex		ns			ns			ns		1	6.61	0.01	1	0.091	0.76
PC1*Year		ns		2	6.31	0.006		ns			ns			ns	
PC1*Age		ns			ns			ns			ns			ns	
PC2*Sex	1	4.51	0.03		ns			ns			ns			ns	
PC2*Year		ns			ns		2	4.46	0.01		ns			ns	
PC2*Age		ns			ns			ns			ns			ns	
Sex*Age	1	4.68	0.03		ns			ns		1	6.72	0.01		ns	
Sex*Year		ns			ns			ns			ns			ns	
PC1*Sex*Age		ns			ns			ns			ns			ns	
PC2*Sex*Age		ns			ns			ns			ns			ns	
PC1*Sex*Year		ns			ns			ns						ns	
PC1*Sex*Year		ns			ns			ns						ns	
<u>Random effects</u>															
	Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.		Var.	Std dev.	
Identity	0.05	0.23		0.28	0.52		0.14	0.37		<0.001	<0.001		1.04	1.02	
Residual	0.54	0.74		0.01	0.09		0.39	0.62		3.15	1.77		3.67	1.92	
<u>Sample size</u>															
Identity		140			142			140			142			156	
Observations		157			159			157			159			175	

640 **Figures legends**

641 **Figure 1:** Nestling body mass (**A**) and tarsus length (**B**) in relation to their habitat (from
642 model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max)

643

644 **Figure 2:** Nestling body mass (**A**) in relation to the habitat naturalness (from model
645 residuals, Mean: black line and grey lines: associated s.e) and nestling tarsus length (**B**) in
646 relation to human presence and nest-box size (from model residuals, Mean: full line =
647 Schwegler, dotted line = medium, dashed line = large and grey lines: associated s.e)

648

649 **Figure 3:** Breeder body mass (**A**) in relation to their habitat and breeder tarsus length (**B**) in
650 relation to their habitat and their age (from model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm
651 min and max)

652

653 **Figure 4:** Breeder relative wing length (**A**) and relative tail length (**B**) in relation to their
654 habitat and their sex (from model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max)

655

656 **Figure 5:** Breeder relative wing length (**A**) and relative tail length (**B**) in relation to their
657 habitat and their age (from model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max).

658

659 **Figure 6:** Breeder body mass (**A**) in relation to human presence and sex (from model
660 residuals, Mean: full line = female, dotted line = male and grey lines: associated s.e) and
661 breeder tarsus length (**B**) in relation to habitat naturalness (from model residuals, Mean:
662 dashed line = 2013, dotted line = 2014, full line = 2015 and grey lines: associated s.e)

663

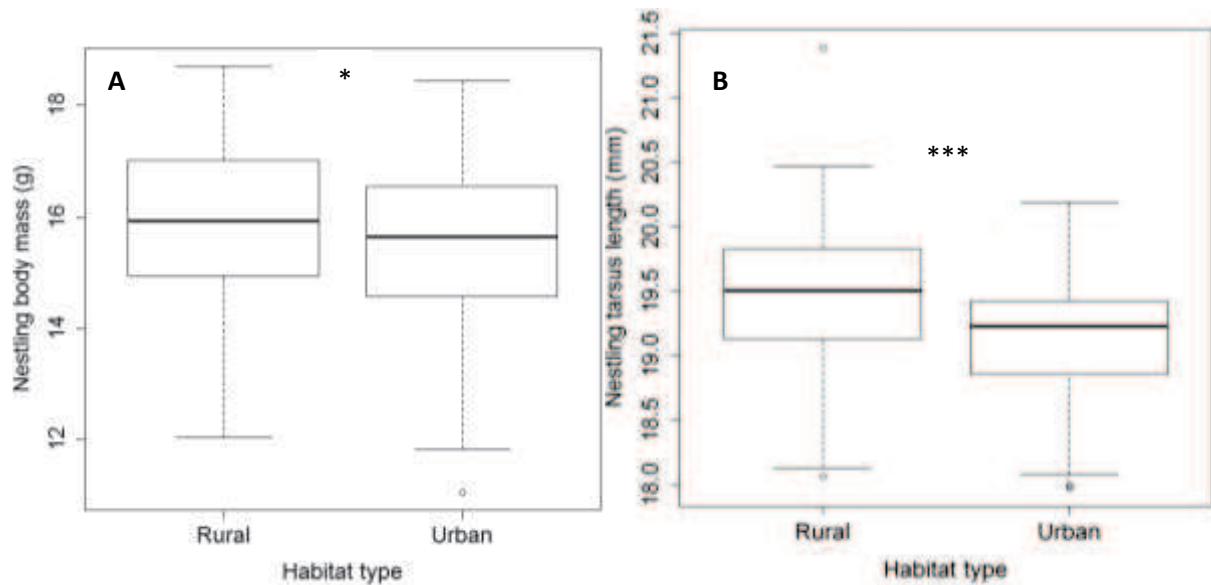
664 **Figure 7:** Breeder body condition (from model residuals) in relation to habitat naturalness
665 **(A)** and to human presence and year **(B)** (from model residuals, mean: dashed line = 2013,
666 dotted line = 2014, full line = 2015 and grey lines: associated s.e)

667

668 **Figure 8:** Breeder relative wing length (from model residuals) in relation to habitat
669 naturalness and sex (Mean: full line = female, dotted line = male and grey lines: associated
670 s.e)

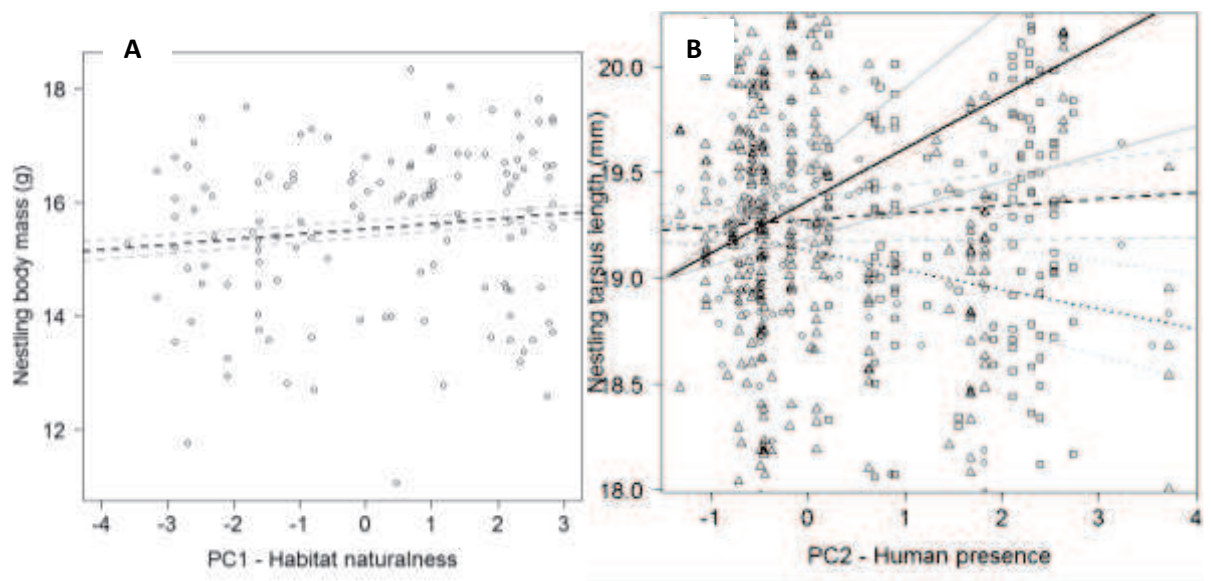
671

672 **Figures**



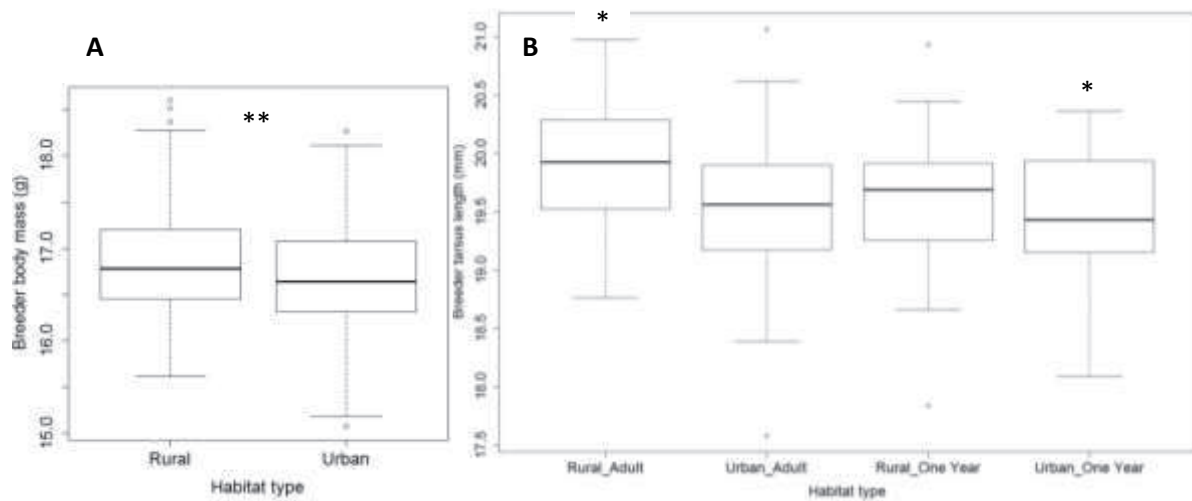
673 **Figure 1:** Nestling body mass (A) and tarsus length (B) in relation to their habitat (from
 674 model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max)
 675

676



677 **Figure 2:** Nestling body mass (A) in relation to the habitat naturalness (from model
 678 residuals, Mean: black line and grey lines: associated s.e) and nestling tarsus length (B) in
 679 relation to human presence and nest-box size (from model residuals, Mean: full line =
 680 Schwegler, dotted line = medium, dashed line = large and grey lines: associated s.e)
 681

682



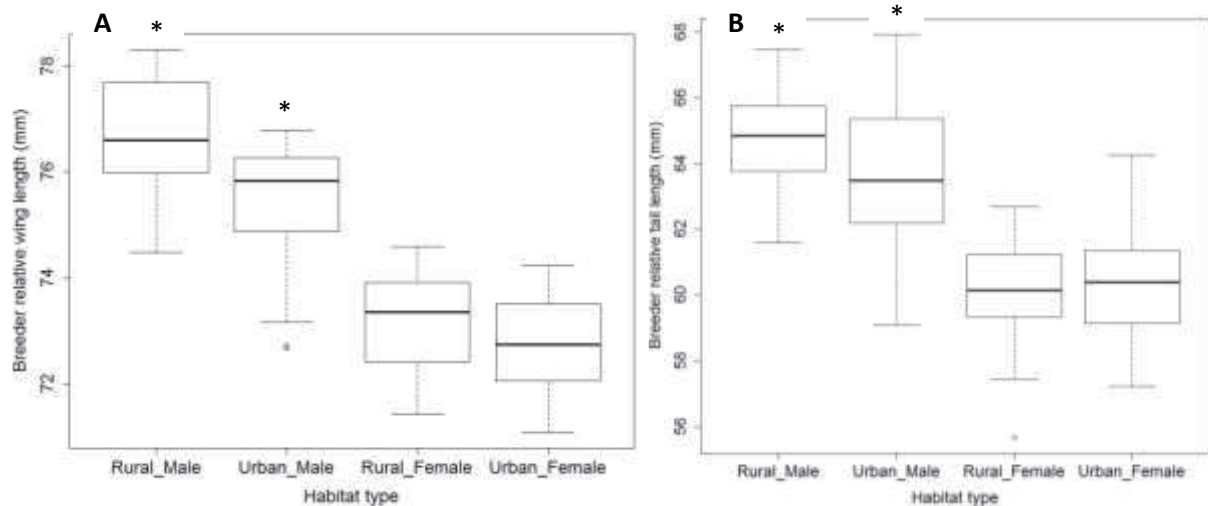
683

684 **Figure 3:** Breeder body mass (A) in relation to their habitat and breeder tarsus length (B) in

685 relation to their habitat and their age (from model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm

686 min and max)

687

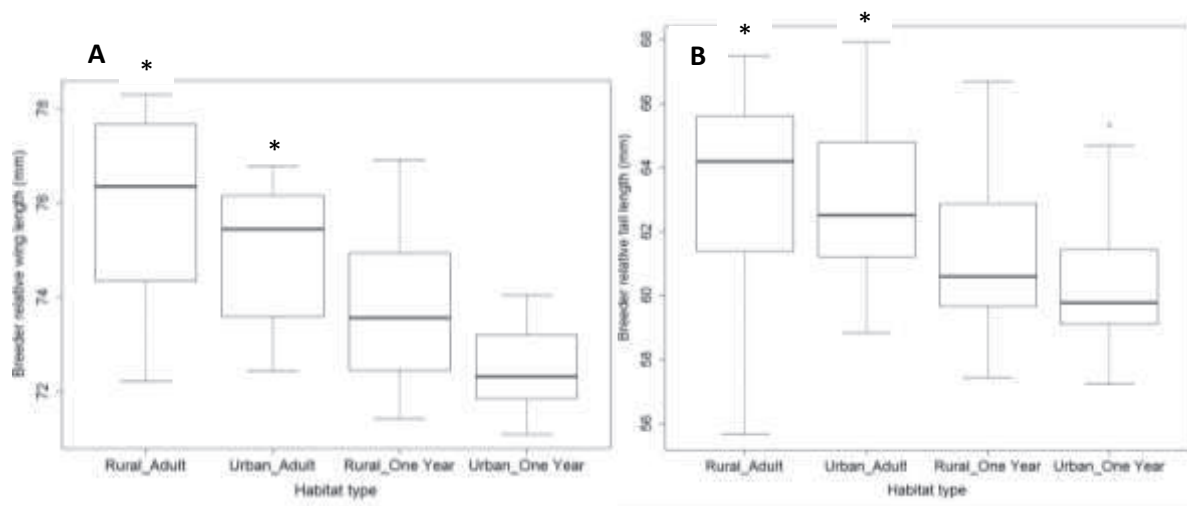


688

689 **Figure 4:** Breeder relative wing length (A) and relative tail length (B) in relation to their

690 habitat and their sex (from model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max)

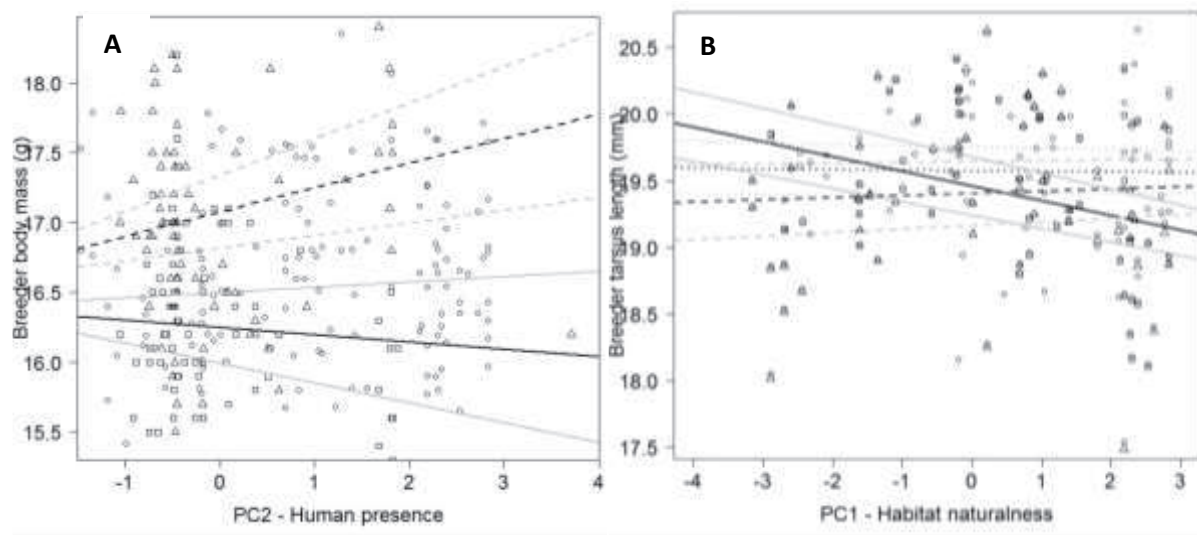
691



692

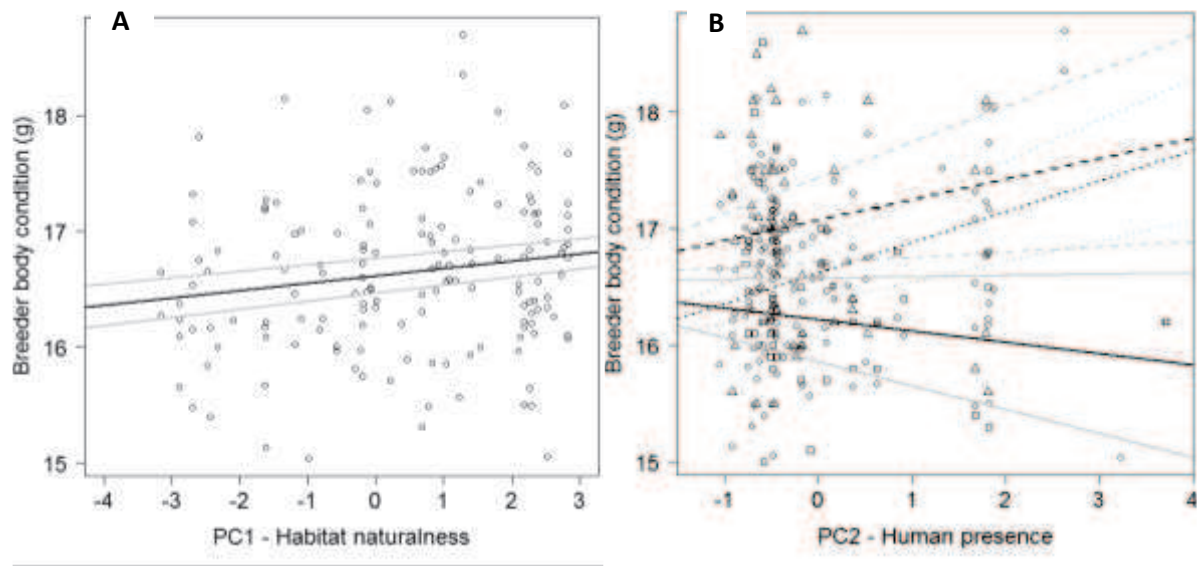
693 **Figure 5:** Breeder relative wing length (A) and relative tail length (B) in relation to their
 694 habitat and their age (from model residuals, Median \pm 1st and 3rd quartile \pm min and max).

695



696

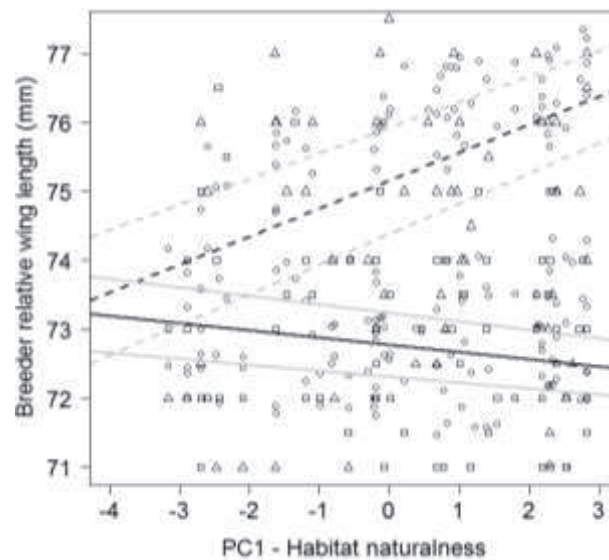
697 **Figure 6:** Breeder body mass (A) in relation to human presence and sex (from model
 698 residuals, Mean: full line = female, dotted line = male and grey lines: associated s.e) and
 699 breeder tarsus length (B) in relation to habitat naturalness (from model residuals, Mean:
 700 dashed line = 2013, dotted line = 2014, full line = 2015 and grey lines: associated s.e)



701
 702 **Figure 7:** Breeder body condition (from model residuals) in relation to habitat naturalness
 703 (A) and to human presence and year (B) (from model residuals, mean: dashed line = 2013,
 704 dotted line = 2014, full line = 2015 and grey lines: associated s.e)

705

706



707
 708 **Figure 8:** Breeder relative wing length (from model residuals) in relation to habitat
 709 naturalness and sex (Mean: full line = female, dotted line = male and grey lines: associated
 710 s.e)

MANUSCRIT 6

Urbanization is associated with divergence in behaviour and pace of life in great tits.

Virginie Demeyrier, Arnaud Grégoire & Anne Charmantier

Abstract accepté pour soumission dans un numéro spécial lié à l'urbanisation dans *Frontiers in Ecology and Evolution* (In prep).

Hormis le résumé rédigé en anglais pour la pré-soumission dans le journal *Frontiers in Ecology and Evolution*, seuls le contexte et les premières analyses sont présentés ici en version préliminaire en français.

Abstract:

As an extension of the classic life history theory, the recently highlighted pace-of-life syndrome (POLS) hypothesis, predicts the coevolution of behavioural, physiological and life history traits. Environmental heterogeneity is predicted to result in spatial variability of selection, thereby producing divergent pace-of-life if gene flow is restricted. The strong contrast between urban and rural environments offers a unique opportunity to compare cohorts of traits for species that are present in both environments. While theory predicts that bold, aggressive individuals with fast life history should better colonize new yet poor habitats such as cities, it is also predicted that on the long run, adaptive processes should favour shyer individuals which are more sensitive to environmental cues hence less susceptible to ecological traps. In this study we compared two personality traits (handling aggression, exploration score in a novel environment), one physiological trait related to stress response (breath rate) and 4 life history traits (laying date, clutch size, hatching success and fledging success) for great tits *Parus major* living in a deciduous forest (La Rouvière) and in the city of Montpellier, south of France. Our results reveal strong phenotypic divergence between forest and city in most traits explored, in particular in personality, whereby urban great tits are more aggressive, more reactive to stress and faster explorers in novel environments compared to rural birds. Urban birds also lay smaller broods earlier in spring compared to their rural conspecifics, and city broods resulted in lower hatching success. Nest-box centered measures of anthropogenic (artificial light, pedestrians and cars) perturbation and resource abundance allowed us to go beyond the simple forest/city comparison and by exploring the phenotypic variation across an urbanization gradient. This revealed that high naturalness in nest-box surroundings is associated with earlier breeding, higher chick mass and higher fledging success, but also with slower breath rate and lower exploration scores for breeders. Our study reveals the existence of divergent urban and rural great tit ecotypes, but also of a linear gradient in life history and personality divergence across an urbanization gradient, while providing information on the cohorts of traits associated with life in the city. Although Montpellier is a millenary city where great tits have a long history of presence, it is still undergoing a rapid urbanization process, which could explain the high prevalence of bold birds in the most urbanized areas, translating into low fitness outcomes.

1. Contexte d'étude et méthodes développées

a) Contexte

La personnalité est un trait de plus en plus étudié chez de nombreuses espèces en milieu naturel et peut être définie comme les différences de traits comportementaux entre individus qui sont constantes dans le temps et à travers différents contextes (Réale et al., 2007 ; Dingemanse et al., 2010). Un ensemble de traits comportementaux liés entre eux est communément nommé syndrome comportemental. L'intérêt grandissant pour l'étude des traits comportementaux est notamment dû au fait qu'ils sont fortement liés à la capacité des individus à coloniser de nouveaux habitats et à s'y adapter (Robertson et al., 2013).

Dans le cadre des trappes écologiques, et plus particulièrement dans les milieux fortement modifiés comme l'habitat urbain, certaines personnalités vont être plus enclines à se retrouver piégées. En effet, les individus dits « téméraires » vont coloniser plus facilement de nouveaux habitats alors que les individus dits « timides » vont coloniser plus lentement ces habitats mais seront plus capables de décrypter les nouveaux indices environnementaux et ainsi d'échapper à la trappe écologique (Robertson et al., 2013). Malgré les capacités d'innovation des oiseaux téméraires (Sol et al., 2013 ; Sih et al., 2004 ; Korsten et al., 2010), notamment en termes de ressources alimentaires (Amy et al., 2012 ; Aplin et al., 2013), leur facilité à créer des routines et l'exploration superficielle de l'environnement les rendent moins sensibles aux indices de changements environnementaux et peuvent les amener à s'installer dans des milieux moins favorables (Titulaer et al., 2012 ; Korsten et al., 2010).

Les traits de personnalités sont des caractéristiques individuelles répétables et héréditaires, qui sont souvent reliés à la valeur sélective des individus, et présentent des corrélations fortes avec leurs traits d'histoire de vie (Réale et al., 2007 ; Duckworth et Kruuk, 2009 ; Montiglio et al., 2012). C'est dans ce contexte qu'il est intéressant de se pencher sur l'étude des syndromes de train de vie où traits comportementaux et traits d'histoire de vie sont étudiés ensemble. Le syndrome du train de vie étudie la coévolution des traits d'histoire de vie, des traits physiologiques et des traits comportementaux des individus (Réale et al., 2010). La spécificité du milieu urbain peut mettre à l'épreuve cette coévolution potentielle entre les différents traits, notamment par des processus de sélection divergente. L'étude de ce syndrome au sein du gradient urbain présente donc un grand intérêt afin de mieux comprendre les processus évolutifs que le régissent. Dans le cadre de notre dispositif, l'étude du syndrome de train de vie pourrait mettre en exergue d'autres agencements corrélatifs entre ces différents traits, différent des patrons observés en milieu naturel.

A partir de la littérature, nous pouvons prédire que les individus urbains devraient être plus téméraires et plus agressifs que les individus forestiers. De même, nous nous attendons à ce que les individus les plus téméraires de notre dispositif urbain soient associés aux milieux les plus urbanisés mais également associés à une valeur sélective plus basse que les individus timides du fait du mauvais décryptage des indices environnementaux et de leur surinvestissement dans la reproduction.

b) Méthodes développées

Les traits d'histoire de vie utilisés dans nos analyses, comme la taille de ponte ou le succès d'envol, sont issus des données collectées lors du suivi de base annuel de la phénologie de reproduction des mésanges de la ville de Montpellier et de la forêt de la Rouvière. Le détail du suivi est précisé dans le chapitre II de cette thèse. Depuis la saison de reproduction 2014, nous avons testé les personnalités des adultes capturés lorsque leurs poussins ont entre 9 et 15 jours, en plus des mesures morphométriques de base. Trois tests ont été réalisés sur ces oiseaux : l'agressivité en main, dans les quelques secondes suivant la capture, le rythme respiratoire, traduisant le niveau de stress basal de l'individu et enfin l'exploration d'un nouvel environnement, grâce à un test d'arène standardisé. Pour ce dernier paramètre mesuré, les oiseaux sont filmés et les vidéos sont ensuite analysées pour en extraire les variables comportementales grâce au logiciel JWatcher (Blumstein et al., 2012). Le détail précis de ces tests est également décrit dans le chapitre II de ce document. Entre 2014 et 2106, nous avons effectué ces mesures sur 317 mésanges urbaines et 115 mésanges forestières, correspondant au suivi de 262 pontes ou évènements de reproduction.

Nous avons vérifié les corrélations entre toutes les variables de comportement (Tableau 1). Du fait de l'absence de corrélation entre les variables d'agressivité et de rythme respiratoire avec les cinq variables liées à l'open-field, nous avons gardé pour les analyses les données brutes des deux premières et la projection des trois autres sur les axes 1 et 2 de l'analyse en composante principale réalisée sur celles-ci (PC1-Activité de l'oiseau, les valeurs les plus négatives traduisant un niveau d'activité plus élevé et PC2-Exploration, les valeurs les plus négatives traduisant une exploration plus importante). Nous avons alors réalisé des modèles linéaires mixtes sur ces quatre variables sélectionnées.

Tableau 1 : Corrélations entre les variables de comportements mesurées

	Nb.sauts	Zones.explo	T.explotot	V.explo	Nb.chgtzone	Agressivité
Nb.sauts	1					
Zones.explo	0,822	1				
T.explotot	0,365	0,578	1			
V.explo	-0,219	-0,133	0,446	1		
Nb.chgtzone	0,977	0,777	0,298	-0,023	1	
Agressivité	-0,009	-0,02	0,061	0,09	-0,0287	1
Rythme.respi	-0,025	-0,03	-0,022	0,016	-0,029	0,052

Dans un second temps, ces données ont été analysées via des modèles linéaires mixtes en lien avec les traits d'histoire de vie de ces oiseaux tels que la taille de ponte, le succès d'éclosion et le succès d'envol de la nichée afin de se positionner dans le contexte des syndromes du train de vie. Nous avons dû prendre en compte dans nos modèles le fait que certaines nichées ont été sujettes à expérimentation en ville. Pour les comparaisons urbain versus rural, les reproducteurs concernés par des expériences ont été enlevés alors que le long du gradient urbain nous avons pu les garder en ajoutant un effet « manipulation » sur l'analyse du succès d'envol.

2. Résultats préliminaires

Dans un premier temps, nous avons étudié les traits de personnalité en fonction de l'habitat. Le tableau suivant résume les principaux résultats pour chaque trait selon la comparaison ville-forêt et le long du gradient urbain (Tableau 2). Le tableau détaillant les résultats statistiques se situe à la fin de ce chapitre (Tableaux S1-A et B).

Tableau 2 : Principaux effets en lien avec l'habitat issus des modèles sur les traits de personnalité.

	Ville-Forêt	Gradient urbain
Agressivité	Mâles plus agressifs, indépendamment du milieu	Mâles plus agressifs, indépendamment du gradient
Rythme respiratoire	Plus élevé en milieu urbain (Figure 1A)	En 2015, diminue avec l'urbanisation croissante (Figure 1B)
PC1 - Activité	Plus d'activité en milieu urbain (Figure 1C)	RAS
PC2 - Exploration	En forêt, augmente avec l'âge En ville, diminue avec l'âge (Figure 1D)	RAS

Dans un second temps, nous avons étudié les traits d’histoire de vie en fonction des traits de personnalité et de l’habitat. Le tableau suivant résume les principaux résultats pour chaque trait selon la comparaison ville-forêt et le long du gradient urbain (Tableau 3). Le tableau détaillant les résultats statistiques se situe à la fin de ce chapitre (Tableaux S2-A et B).

Tableau 3 : Principaux effets des traits comportementaux en lien avec l'habitat issus des modèles sur les traits d'histoire de vie.

	Ville-Forêt	Gradient urbain
Date de ponte	Plus précoce pour les individus les plus actifs en ville (Figure 2A)	RAS
Taille de ponte	Plus petites en ville, indépendamment du comportement	RAS
Eclosion	RAS	RAS
Envol	Meilleur succès en forêt pour les individus les plus actifs et inversement en ville (Figure 2B)	Moins bon succès pour les individus les plus actifs (Figure 2C) Meilleur envol dans milieux plus naturels

Ces premiers résultats seront donc à mettre en relation avec les théories développées sur les trappes écologiques afin de mieux cerner les processus opérant sur notre dispositif ainsi qu’avec la littérature sur le syndrome du train de vie et discuter de la modification ou de la disparition potentielle des corrélations entre les traits étudiés dans le cadre d’un habitat hautement perturbé comme le milieu urbain.

Figures :

Figure 1 : Effets de l'habitat ou du gradient d'urbanisation sur **(A)** le rythme respiratoire en comparaison intersites, **(B)** le rythme respiratoire en comparaison intra milieu urbain selon l'année (trait plein : 2014, pointillés : 2015, tirets : 2016), **(C)** l'activité (plus les valeurs sont négatives, plus l'oiseau est actif) et **(D)** l'exploration (plus la valeur est négative, plus l'oiseau explore) en fonction de l'âge du reproducteur. (Valeurs issues des modèles).

Figure 2 : Effets des traits comportementaux, en particulier l'activité de l'oiseau plus les valeurs sont négatives, plus l'oiseau est actif) sur **(A)** la date de ponte selon l'habitat (trait plein : habitat forestier, pointillés : habitat urbain), **(B)** le succès d'envol selon l'habitat (trait plein : habitat forestier, pointillés : habitat urbain) et **(C)** le succès d'envol au sein du gradient d'urbanisation. (Valeurs issues des modèles).

Figure 1 : Effets de l'habitat ou du gradient d'urbanisation sur **(A)** le rythme respiratoire en comparaison intersites, **(B)** le rythme respiratoire en comparaison intra milieu urbain selon l'année (trait plein : 2014, pointillés : 2015, tirets : 2016), **(C)** l'activité (plus les valeurs sont négatives, plus l'oiseau est actif) et **(D)** l'exploration (plus la valeur est négative, plus l'oiseau explore) en fonction de l'âge du reproducteur. (Valeurs issues des modèles).

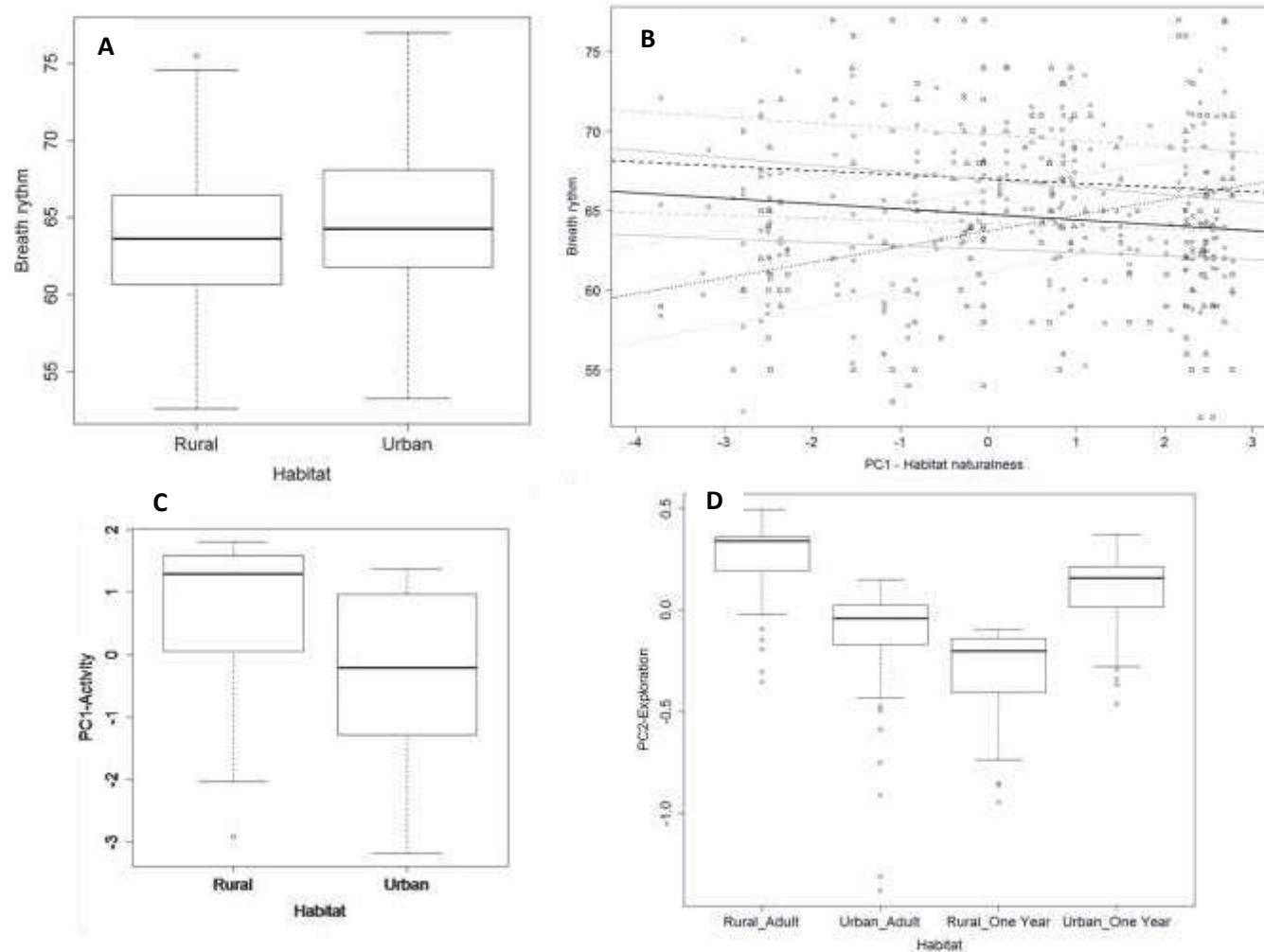
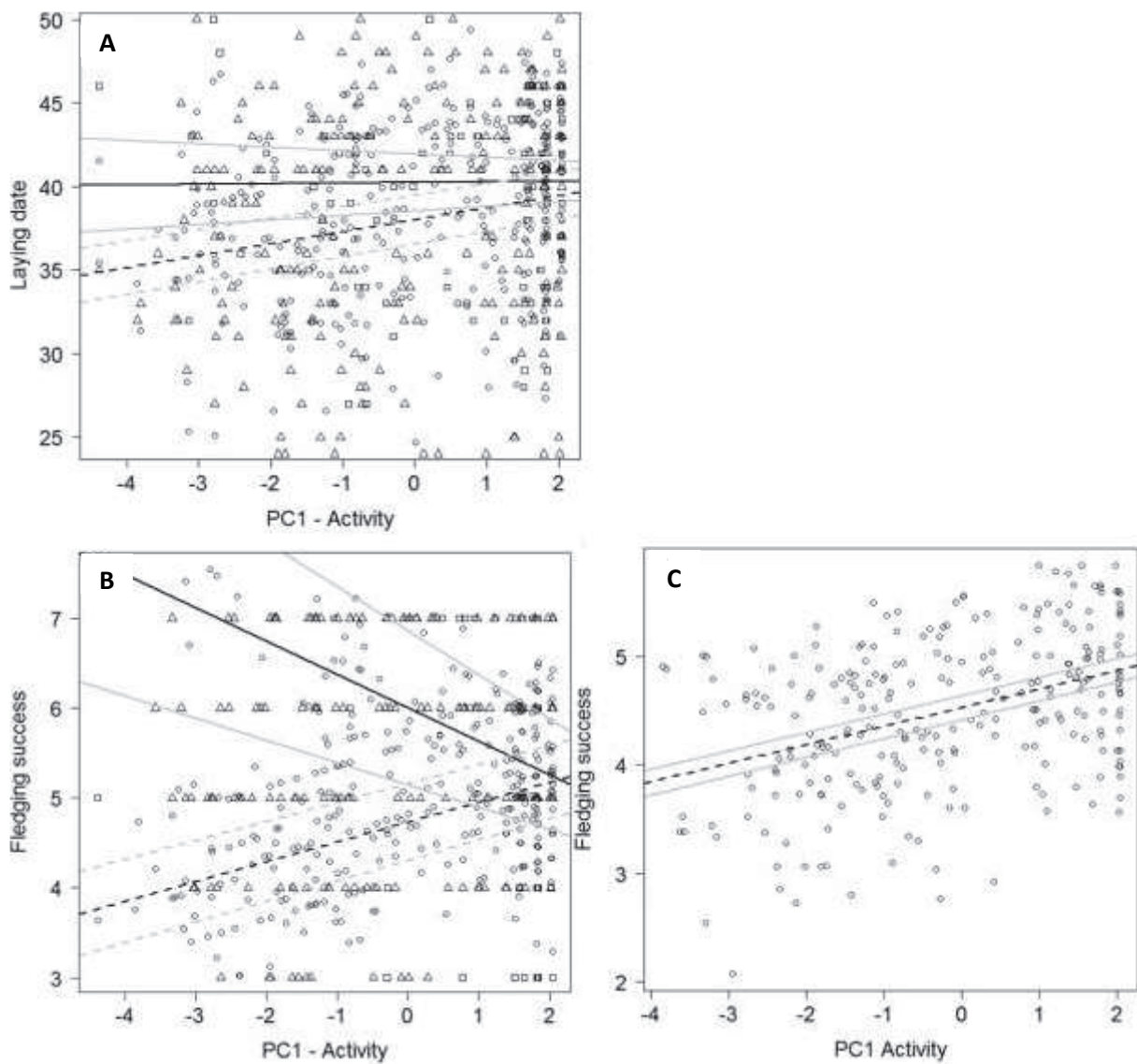


Figure 2 : Effets des traits comportementaux, en particulier l'activité de l'oiseau plus les valeurs sont négatives, plus l'oiseau est actif) sur (A) la date de ponte selon l'habitat (trait plein : habitat forestier, pointillés : habitat urbain), (B) le succès d'envol selon l'habitat trait plein : habitat forestier, pointillés : habitat urbain) et (C) le succès d'envol au sein du gradient d'urbanisation. (Valeurs issues des modèles).



Tableaux :

Tableau S1-A: Résultats des modèles linéaires mixtes portant sur les traits comportementaux comparant les oiseaux urbains et ruraux.

Les effets testés qui ne sont jamais significatifs dans les quatre modèles sont : les interactions lieu*sexe, sexe*année, sexe*âge.

	Agressivité en main					Rythme respiratoire					PC1 - Activité					PC2 - Exploration								
Effets fixes	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)				
Intercept	1,98	0,2	36,7	9,8	<0,001 ***	66,73	2,27	18,4	29,33	<0,001 ***	0,69	0,17	274,3	3,95	<0,001 ***	0,27	0,15	232,6	1,83	0,07.				
Lieu-Ville	0,31	0,19	393,9	1,65	0,1 .	2,06	0,98	350,6	2,11	0,035*	-0,96	0,21	280,5	-4,58	<0,001 ***	-0,39	0,18	254,1	-2,15	0,03*				
Année-2015	0,02	0,22	247,5	0,07	0,94					ns					ns					ns				
Année-2016	0,15	0,24	338,4	0,6	0,55					ns					ns					ns				
Sexe-Femelle	-0,44	0,1	317,3	-4,22	<0,001 ***					ns					ns					ns				
Age					ns					ns					ns					-0,59	0,25	307,2	-2,33	0,02*
Lieu-Ville*Année-2015	-0,27	0,25	252,3	-1,08	0,28					ns					ns					ns				
Lieu-Ville*Année-2016	-0,47	0,27	349,2	-1,75	0,08 .					ns					ns					ns				
Lieu-Ville*Age-1 an					ns					ns					ns					0,81	0,31	312,6	2,63	0,009**
Température					ns	-0,19	0,083	355,1	-2,29	0,022*					ns					ns				
Effets aléatoires	Variance			Std. Dev.		Variance			Std. Dev.		Variance			Std. Dev.		Variance			Std. Dev.					
Observateur	0,049			0,22		26,255			5,214															
Bague	0,374			0,612		7,682			2,772		2,011			1,418		0,246			0,496					
Résidus	0,601			0,775		40,862			6,392		0,823			0,907		1,274			1,129					
Tailles d'échantillon																								
Observations	410					423					343					322								
Mesureur	6					4																		
Bague	329					337					299					283								

Tableau S1-B : Résultats des modèles linéaires mixtes portant sur les traits comportements comparant les oiseaux au sein du gradient urbain.

Pour le modèle sur l'activité, l'interaction est PC1*Année est significative dans l'analyse de variance. Les effets testés qui ne sont jamais significatifs dans les quatre modèles sont : l'effet simple "âge", les interactions PC1*sexe, PC1*âge, PC2*sexe, PC2*année, PC2*âge, sexe*année, sexe*âge.

	Agressivité en main					Rythme respiratoire					PC1 - Activité					PC2 - Exploration				
Effets fixes	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)
Intercept	2,37	0,17	14,99	14,12	<0,001 ***	69,1	2,77	39,37	24,97	<0,001 ***	-0,05	0,18	247,3	-0,3	0,763	-0,61	0,3	275,4	-2,02	0,044*
PC1-Naturalité				ns		-1,07	0,55	250,6	-1,95	0,05.	0,04	0,1	235,1	0,34	0,733				ns	
PC2-Piétons				ns					ns					ns					ns	
Année-2015	-0,3	0,15	159,1	-1,95	0,05.	-2,67	1,23	183	-2,18	0,031*	-0,44	0,21	120,5	-2,03	0,044*				ns	
Année-2016	-0,33	0,16	158,6	-2,15	0,033*	-0,184	1,44	151	-1,27	0,205	-0,17	0,23	186,7	-0,72	0,47				ns	
Sexe-Femelle	-0,5	0,12	221,1	-4,14	<0,001 ***				ns					ns					ns	
PC1*Année-2015				ns		1,75	0,67	192,2	2,6	0,01*	0,15	0,12	131,3	1,23	0,22				ns	
PC1*Année-2016				ns		0,57	0,73	244,4	0,78	0,436	-0,12	0,13	198,7	-0,99	0,323				ns	
Température				ns		-0,11	0,1	211,2	-1,12	0,263				ns		0,03	0,01	267,1	2,03	0,043*
Effets aléatoires	Variance			Std. Dev.		Variance			Std. Dev.		Variance			Std. Dev.		Variance			Std. Dev.	
Observateur	0,045			0,21		6,388			2,527		1,766			1,329		0,254			0,504	
Bague	0,387			0,62		22,873			4,783		1,115			1,056		1,204			1,097	
Résidus	0,561			0,75		44,993			6,708											
Tailles d'échantillon																				
Observations	291					265					269					309				
Mesureur	6					4														
Bague	233					208					213					250				

Tableau S2-A : Résultats des modèles linéaires mixtes portant sur les traits d’histoire de vie comparant les oiseaux urbains et ruraux.

Les variables d’intérêt ont été analysées avec une distribution normale, excepté le succès d’envol qui lui suit une loi quasi-poisson. Les effets testés qui ne sont jamais significatifs dans les quatre modèles sont : les effets simples "PC2-Exploration", "Agressivité", "Rythme respiratoire", "Sexe", "Age" et les interactions PC2*Lieu, Agressivité*Lieu et Rythme*Lieu.

	Date de ponte					Taille de ponte					Eclosion					Succès d'envol			
	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	t	Pr(> t)
Effets fixes																			
Intercept	35,92	0,87	308,3	41,15	<0,001 ***	9,47	0,19	299,9	51,25	<0,001 ***	-0,95	0,31	315,4	-3,1	0,002**	3,45	0,94	3,67	<0,001 ***
Lieu-Ville	-3,08	0,9	272,9	-3,43	<0,001 ***	-1,52	0,19	235,6	-8,12	<0,001 ***				ns		-0,79	0,36	-2,22	0,03*
PC1-Activité	-0,32	0,44	323,9	-0,73	0,46				ns					ns		-0,4	0,17	-2,4	0,02*
Année-2015	8,76	0,86	169	10,17	<0,001 ***	-0,73	0,2	204	-3,65	<0,001 ***	0,8	0,14	200,7	2,7	0,007**	0,77	0,36	2,12	0,03*
Année-2016	6,4	0,87	287,3	7,38	<0,001 ***	-0,52	0,2	310,7	-2,62	0,009**	0,5	0,14	304,4	3,68	<0,001 ***	-0,42	0,34	-1,24	0,21
Taille de ponte	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,01	0,03	299,3	30,13	<0,001 ***	0,27	0,09	2,92	0,004**
PC1*Lieu-Ville	1,09	0,51	322,4	2,14	0,033*				ns					ns		0,63	0,19	3,28	0,001**
Effets aléatoires	Variance	Std. Dev.				Variance	Std. Dev.				Variance	Std. Dev.							
Bague	22,11	4,702				0,776	0,881				0,187	0,423							
Résidus	23,5	4,847				1,525	1,235				0,82	0,906							
Tailles d'échantillon																			
Observations	332					335					327					327			
Bague	290					293					285					285			

Tableau S2-B : Résultats des modèles linéaires mixtes portant sur les traits d’histoire de vie comparant les oiseaux au sein du gradient urbain.

Les variables d’intérêt ont été analysées avec une distribution normale, excepté le succès d’envol qui lui suit une loi quasi-poisson. Les effets testés qui ne sont jamais significatifs dans les quatre modèles sont : les effets simples "PC2-Piétons", "PC2-Exploration", "Agressivité", "Sexe", "Age" et toutes les interactions (PC1-Act*PC1-Nat, PC1-Act*PC2-Piet, PC2-Explo*PC1-Nat, PC2-Explo*PC2-Piet, Agressivité*PC1-Nat, Agressivité*PC2-Piet, Rythme*PC1-Nat, Rythme*PC2-Piet)

Effets fixes	Date de ponte					Taille de ponte					Eclosion					Succès d'envol			
	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	df	t	Pr(> t)	Estimate	S.E.	t	Pr(> t)
Intercept	33,16	0,8	298,6	41,44	<0,001 ***	9,1	0,87	146	10,48	<0,001 ***	-0,02	0,44	299	-0,05	0,96	2,59	0,79	3,29	0,001**
PC1-Naturalité				ns					ns					ns		0,19	0,08	2,45	0,015*
PC1-Activité				ns					ns					ns		0,16	0,08	1,97	0,05.
Rythme respiratoire				ns		-0,03	0,01	294,5	-2,18	0,03*				ns					ns
Année-2015	5,85	1,02	170,5	5,74	<0,001 ***	-0,88	0,25	222,7	-3,54	<0,001 ***				ns					ns
Année-2016	4,76	1,03	273,4	4,64	<0,001 ***	-0,69	0,27	105	-2,56	0,01*				ns					ns
Taille de ponte	-	-	-	-		-	-	-	-		0,88	0,06	299	15,33	<0,001 ***	0,28	0,1	2,74	0,006**
Expérience	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-0,98	0,31	-3,15	0,002**
Effets aléatoires	Variance		Std. Dev.			Variance		Std. Dev.			Variance		Std. Dev.						
Observateur_Rythme						0,137		0,34											
Bague	22,55		4,749			0,601		0,775			0		0						
Résidus	36		6			2,313		1,521			1,714		1,309						
Tailles d'échantillon																			
Observations	308					303					301					301			
Observateur_Rythme						4													
Bague	248					245					243					243			

CHAPITRE VI : DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Les études menées sur le dispositif urbain déployé sur la ville de Montpellier ont mis en évidence des traits d'histoire de vie et des phénotypes particuliers chez la Mésange charbonnière en lien avec le niveau d'urbanisation de l'habitat et les ressources qui lui sont associées. En effet, en plus de l'investissement non adaptatif observé dans la ponte dans les grandes cavités, il est apparu que les ressources alimentaires présentent bien une contrainte majeure sur les performances reproductrices des mésanges urbaines. De plus, la présence de phénotypes particuliers en milieu urbain, tant sur le plan morphologique que comportemental, met en évidence la présence de mécanismes écologiques ou évolutifs. Ces éléments permettent clairement de souligner l'importance d'étudier plus en détail ces mécanismes afin de mieux cerner s'il s'agit de processus adaptatifs mais aussi pour comprendre si ces écotypes sont expliqués majoritairement par de la plasticité individuelle ou bien une adaptation locale.

- Ressource alimentaire et reproduction des mésanges en milieu urbain

L'existence d'une trappe écologique potentielle dans les grandes cavités urbaines servant à la nidification de nos oiseaux met en lumière la présence de contraintes imposées aux oiseaux au moment notamment de l'élevage des poussins (Chapitre IV). La première hypothèse formulée pour expliquer ce différentiel de succès d'envol en lien avec l'investissement reproductif initial est la déficience en ressources alimentaires, tant en quantité qu'en qualité (Cholewa et Wesolowski, 2011 ; Wilkin et al., 2009), ce que nous avons exploré de manière expérimentale au cours du chapitre IV. En effet, la ressource alimentaire est communément citée comme le facteur limitant le succès reproducteur dans les études en milieu urbain (Solonen, 2001; Chamberlain et al 2009, Hedblom et Söderström, 2011), ce que nous avons pu confirmer. Pourtant, nos connaissances en termes de disponibilité des ressources et de régime alimentaire des mésanges charbonnières en milieu urbain demeurent peu développées et nécessiteraient d'être explorées de manière plus aboutie. En particulier, une description qualitative du régime alimentaire des poussins par l'utilisation de caméras ou de barcoding d'ADN sur les fèces (Pompanon et al. 2012 ; Bohmann et al. 2014) apporterait des réponses cruciales pour comprendre comment les oiseaux répondent au manque d'arthropodes en ville. Nos expériences ont mis en évidence la complexité des effets liés à la ressource et à un environnement contraignant comme les villes.

En effet, apporter une ressource alimentaire peu adaptée quand celle-ci est déjà limitante peut finalement avoir des conséquences néfastes sur les individus (Cuervo et al., 2011 ; Meillère et al., 2015), alors que diminuer le coût d'élevage des jeunes et la compétition intra-nichée permet aux individus urbains de moins être affectés la contrainte alimentaire urbaine (Banbura et al., 2008). Il est intéressant de souligner que toutes nos expériences ont mis en évidence un lien avec les paramètres inféodés au milieu urbain que sont le degré d'artificialisation du milieu et la fréquentation piétonnière. L'effet très présent de la fréquentation piétonnière est d'autant plus frappant qu'il était inexistant au début de notre étude sur les trappes écologiques (voir Chapitre III). Nous avons supposé que nos oiseaux urbains étaient habitués à la présence de l'Homme. Pourtant, dès que la ressource alimentaire est modifiée, la présence humaine entre dans l'équation. Il serait alors judicieux de s'intéresser à la modification des comportements de prospection alimentaire (Bokony et al., 2012 ; Quinn et al., 2012 ; Sol et al., 2013) et de distance de fuite (Fernandez-Juricic et al., 2006) associées à la présence humaine. Une approche plus physiologique, comme le dosage des corticostéroïdes circulants, pourrait également être envisagée afin d'y lier les réponses hormonales dues aux stress potentiellement créés du fait de la forte fréquentation piétonnière et d'une ressource alimentaire perturbée (Müller et al., 2006).

- Phénotypes et processus évolutifs : vers une adaptation locale des mésanges urbaines ?

Les différences de morphotypes entre les oiseaux urbains et ruraux n'ont pas mis en évidence de différence de condition corporelle entre les deux habitats (Chapitre V). Ceci est un résultat intéressant dans un contexte d'écologie évolutive. De fait, des masses corporelles plus basses et des individus plus petits en ville, sans pour autant être en mauvaise condition corporelle, pourraient être adaptatifs dans cet environnement particulier, soit via la correspondance des phénotypes à l'habitat, soit de manière plus pérenne via les processus évolutifs d'adaptation locale. En effet, dans le paysage adaptatif (qui associe niveaux d'expression des phénotypes à la valeur sélective), si le phénotype et l'environnement local de vie/reproduction correspondent à l'association qui offre la plus forte valeur sélective aux individus, les individus sont adaptés à leur milieu. En revanche, si les individus ne sont pas adaptés à leur environnement (i.e. une meilleure valeur sélective pourrait être obtenue), deux solutions s'offrent à eux : modifier leur phénotype en restant sur le même site via la plasticité si cela est possible ou changer de site de vie/reproduction vers un site correspondant mieux à leur phénotype (Figure 1, Edelaar et al., 2008).

Ce constat soulève également des questionnements sur la réelle présence d'une trappe écologique en ville. Certes, la reproduction apparaît comme pénalisée dans les grandes cavités urbaines, cependant, les individus survivant et se reproduisant en ville ne semblent pas subir de la même manière les contraintes urbaines. A l'échelle d'un événement de reproduction, nous avons pu détecter une taille de ponte non adaptative en accord avec le potentiel de trappe dans les grandes cavités mais nous manquons d'informations sur la démographie de notre population pour pouvoir élargir nos conclusions à notre site urbain de manière plus globale. Nous pouvons supposer que les individus piégés, qui sont ceux qui sont les moins adaptés, laisseront moins de descendants que les individus ayant une reproduction plus modérée dans les cavités de taille moyenne. Ainsi, via les processus de sélection naturelle, la population de mésanges urbaines pourrait tendre vers une adaptation au milieu urbain avec des individus plus petits, plus légers et avec des tailles de ponte réduites. Cette adaptation potentielle peut être pourtant freinée si les flux populationnels inter-habitat apportent de nouveaux individus de manière régulière et suffisante pour maintenir une diversité génétique importante. Les analyses génétiques menées sur nos oiseaux urbains montrent une différenciation génétique (séquences RAD, marqueurs SNP, sur le génome entier) de notre population urbaine par rapport à la population rurale distante d'une vingtaine de kilomètres, soulignant l'isolement de ces deux populations (Perrier et al., In Prep) et vont dans le sens de l'adaptation des oiseaux à l'environnement urbain.

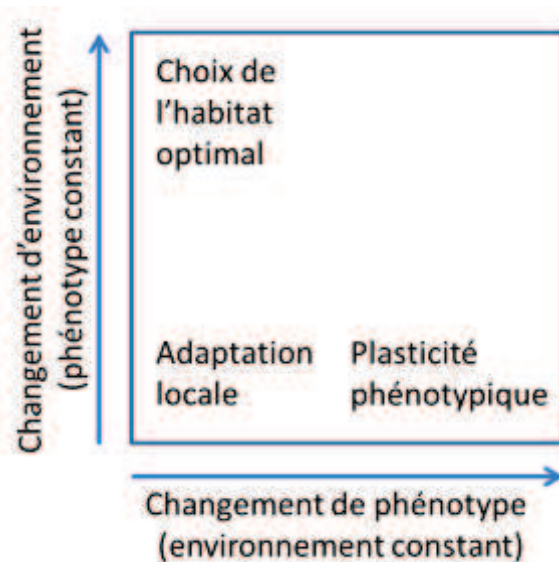


Figure 1 : Processus évolutifs améliorant la correspondance des phénotypes à leur environnement (adapté de Edelaar et al., 2008)

L'étude du lien entre succès de reproduction des individus et les caractéristiques environnementales locales a été réalisée durant ce projet. Cependant, pour évaluer plus précisément si les traits des individus sont adaptatifs il serait intéressant de réaliser des analyses de sélection (e.g. Lande et Arnold, 1983). Les données collectées à ce jour devraient prochainement permettre de réaliser de telles analyses à la fois sur le succès reproducteur et la survie. L'évaluation de la direction et de la force de la sélection à travers le gradient d'urbanisation aiderait à mieux cerner quels phénotypes sont sélectionnés pour maximiser la survie et/ou la reproduction en fonction du niveau d'urbanisation. Des analyses spatiales seraient alors l'outil idéal pour y apporter un éclairage. De plus, il est intéressant de prendre en compte le biais de notre échantillonnage lors des captures en saison de reproduction en défaveur des individus en échec de reproduction précoce, tout comme les individus les plus timides qui pourraient avoir une plus faible probabilité de capture et qui apportent un biais en faveur des individus plus téméraires. Une étude spatiale des échecs précoces ou des échecs de captures pourrait alors éventuellement mettre en évidence des zones urbaines plus sujettes à l'échec de reproduction et présentant ces individus caractéristiques. La répartition spatiale des individus au sein de notre milieu urbain est une information cruciale pour pouvoir étudier la démographie de nos oiseaux. Cela pourrait mettre en évidence des dynamiques source-puits au sein même de notre milieu urbain et permettrait d'éclairer par la voie populationnelle les mécanismes individuels que nous avons étudiés jusqu'à présent, comme les trappes écologiques. L'étude des traits comportementaux en lien avec les succès et échecs reproductifs dans certaines aires urbaines pourrait également appuyer ces dynamiques populationnelles potentielles. En effet, d'après la littérature (Robertson et al., 2013), certains phénotypes comportementaux, notamment les phénotypes dits « téméraires », sont plus enclins se retrouver piégés dans des milieux défavorables, établir une « cartographie » des personnalités superposée à une cartographie des performances reproductrices pourrait également apporter un éclairage sur ces phénomènes. Il est tout de même nécessaire de rester précautionneux sur l'agencement de notre dispositif expérimental sur l'étude spatiale des phénotypes. En effet, on pourrait supposer que les taux de recrutement et/ou de survie adulte apparente (en se basant sur les individus recapturés) seraient plus importants dans les zones les plus propices du milieu urbain comme les parcs ou encore que le nombre de nichoirs posés par site pourrait offrir aux mésanges plus ou moins d'opportunités de nicher et ainsi influencer ces taux.

- Estimation de la valeur sélective

Au cours de notre suivi, nous nous sommes principalement intéressés aux premières tentatives de reproduction, afin de pouvoir comparer des individus de manière homogène, c'est-à-dire dans le même état physiologique sans un potentiel coût préalable d'un autre événement de reproduction. Cependant, il est courant chez la mésange charbonnière, et notamment en milieu urbain, qu'elles effectuent un second événement de reproduction, que ce soit après l'envol de la première nichée (seconde ponte) ou après un échec lors du premier événement (ponte de remplacement). Ces pontes sont issues de stratégies individuelles qu'il peut être intéressant d'étudier dans le sens où sur une année reproductrice, au-delà de l'évènement reproducteur lui-même, ces pontes peuvent potentiellement changer de manière significative la valeur sélective annuelle.

De même, il serait intéressant de se pencher sur ces pontes tardives en lien avec la ressource alimentaire. En effet, les ressources trophiques et de fait le régime alimentaire des mésanges étant modifiés en milieu urbain, réaliser une ponte tardive pourrait présenter un caractère adaptatif si cela permet aux oiseaux reproducteurs d'accéder à une autre ressource alimentaire et avec une pression de compétition plus faible pour celle-ci plus faible. Ainsi, la ressource alimentaire pourrait être plus abondante au moment de ces événements de reproduction tardifs.

Ces travaux participent à enrichir la compréhension du potentiel adaptatif en milieu urbain, bien qu'il soit nécessaire d'y ajouter une approche plus intégrative, ce que nous avons commencé à faire depuis les études génomiques jusqu'au suivi individuel. Une vision plus démographique complèterait le tableau. Les études menées au niveau individuel, notamment sur la ressource alimentaire, mettent en évidence que les effets associés aux contraintes spécifiques du milieu urbain sont loin d'être évidentes et qu'il reste donc de nombreux terrains écologiques et évolutifs à explorer. Finalement, si le nombre d'études sur cet habitat singulier qu'est l'environnement urbain a suivi une croissance exponentielle, la compréhension des processus évolutifs qui y résident ne sont qu'aux prémices.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams, C.E. & Lindsey, K.J.** (2011) Anthropogenic Ecosystems: The Influence of People on Urban Wildlife Populations. *Urban Ecology*, 116-128. Oxford University Press.
- Alberti, M.** (2015) Eco-evolutionary dynamics in a urbanizing planet. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.30, No. 2, 114-126.
- Amy, M., van Oers, K. & Naguib, M.** (2012) Worms under cover: relationships between performance in learning tasks and personality in great tits (*Parus major*). *Animal Cognition* 15, 763-770.
- Anderies, J.M., Katti, M. & Shochat, E.** (2007) Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology* 247:36-49.
- Aplin, L.M., Farine, D.R., Morand-Ferrons, J., Cole, E.F., Cockburn, A. & Sheldon, B.C.** (2013) Individual personalities predict social behaviour in wild networks of great tits (*Parus major*). *Ecology Letters* 16, 1365-1372.
- Aronson, M.F.J., La Sorte, F.A., Nilon, C.H., Katti, M., Goddard, M.A., Lepczyk, C.A., Warren, P.S., Williams, N.S.G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J.L., Kühn, I., MacGregor-Fors, I., McDonnell, M., Mörtberg, U., Pysek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P. & Winter, M.** (2014) A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society* 281:20133330.
- Bailly, J., Scheifler, R., Berthe, S., Clément-Demange, V.-A., Leblond, M., Pasteur, B. & Faivre, B.** (2016) From eggs to fledging: negative impact of urban habitat on reproduction in two tit species. *Journal of Ornithology* 157, 377–392.
- Banbura, J.** (1997) Variation in blue tit breeding timetables: what factors triggers reproduction? *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 12, Issue 8, 293-294.

- Banbura, J., Skwarska, J., Kalinski, A., Wawrzyniak, J., Slomczynski, R., Banbura, M. & Zielinski, P.** (2008) Effects of brood size manipulation on physiological condition of nestling Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Acta Ornithologica* Vol. 43, No. 2, 129-138.
- Banbura, J., Banbura, M., Gladalski, M., Kalinski, A., Marciniak, B., Markowski, M., Michalski, M., Nadolski, J., Skwarska, J., Wawrzyniak, J. & Zielinski, P.** (2013) Consequences of experimental changes in the rearing conditions of Blue tit *Cyanistes caeruleus* and Great tit *Parus major* nestlings. *Acta Ornithologica* Vol. 48, No. 2, 129-139.
- Bates D, Maechler, M., Bolker, B., Walker S., Christensen R.H.B., Singmann H., Dai B., Grothendieck G. & Green P.** (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1–7. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Beckmann, J. P. & Berger, J.** (2003) Rapid ecological and behavioural changes in carnivores: the responses of black bears (*Ursus americanus*) to altered food. *Journal of Zoology* 261(2), 207-212.
- Björklund, M., Ruiz, I. & Senar, J.C.** (2009) Genetic differentiation in the urban habitat: the great tit (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biological Journal of the Linnean Society* 99, 9-19.
- Blondel, J., Thomas, D. W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P. & Lambrechts, M.M.** (2006) A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in Mediterranean habitat mosaics. *Bioscience* Vol., 58, Issue 8, 661-673.
- Blumstein, D.T., Fernandez-Juricic, E., Zollner, P.A. & Garity, S.C.** (2005) Inter-specific variation in avian response to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42, 943–953.
- Blumstein, D.T., Daniel, J.C. & Evans, C.S.** (2012) <http://www.jwatcher.ucla.edu/>,
Copyright (c) 2000-2012-- All rights reserved.

- Bohman, K., Evans, A., Gilbert, M.T.P., Carvalho, G.R., Creer, S., Knapp, M., Yu, D.W. & De Bruyn, M.** (2014) Environmental DNA for wildlife biology and biodiversity monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 29, 358-367
- Bokony, V., Kulcsar, A. & Liker, A.** (2009) Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? *Oikos* 119, 437–444.
- Bokony, V., Seress, G., Nagy, S., Lendvai, A.Z. & Liker, A.** (2011) Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landscape and Urban Planning* 104, 75-84.
- Bokony, V., Kulcsar, A., Toth, Z. & Liker, A.** (2012) Personality traits and behavioural syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PLOS ONE* Vol.7, Issue 5, e33639.
- Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M.** (2006) Evolutionary response to rapid climate change. *Science* Vol 312, No. 5779, 1477-1478.
- Brahmia, Z., Scheifler, R., Crini, N., Maas, S., Giraudoux, P. & Benyacoub, S.** (2013) Breeding performance of blue tits (*Cyanistes caeruleus ultramarinus*) in relation to lead pollution and nest failure rates in rural, intermediate, and urban sites in Algeria. *Environmental Pollution* 171–178.
- Brown, L.M. & Graham, C.H.** (2015) Demography, traits and vulnerability to urbanization: can we make generalizations? *Journal of Applied Ecology* 52, 1455–1464.
- Caro, S.P., Lambrechts, M.M., Balthazart, J. & Perret, P.** (2007) Non-photoperiodic factors and timing of breeding in blue tits: Impact of environmental and social influences in semi-natural conditions. *Behaviour Processes* 75, 1-7.
- Cartwright, S.J., Nicoll, M.A.C., Jones, C.G., Tatayah, V. & Norris, K.** (2014) Anthropogenic natal environment effects on life histories in a wild bird population. *Current Biology* 24, 1–5.

- Caula, S., Marty, P. & Martin, J.L.** (2008) Seasonal variation in species composition of an urban bird community in Mediterranean France. *Landscape and Urban Planning* 87, 1-9.
- Caula, S., Hvenegaard, G.T. & Marty, P.** (2009) The influence of bird information, attitudes, and demographics on public preferences toward urban green spaces: The case of Montpellier, France. *Urban Forestry and Urban Greening* 8, 117-128.
- Chace, J.F. & Walsh, J.J.** (2006) Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74:46-69.
- Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J. & Gaston, K. J.** (2009) Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* 151, 1-18
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C.** (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* Vol. 320, No. 5877, 800-80.
- Cholewa, M. & Wesolowski, T.** (2011) Nestling food of European hole-nesting passerines: do we know enough to test the adaptive hypotheses on breeding seasons ? *Acta Ornithologica* Vol. 46, No. 2, 105-116.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kisanlahti-Jokimäki, M-J. & Dinetti, M.** (2006) Avifauna homogenization by urbanization: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation* 127, 336-344.
- Cramp, S. & Perrins, C.M.** (1993) The birds of the western palearctic. Vol. 7 Oxford Univ. Press.
- Cuervo, J., Soler, J.J., Avilés, J.M., Pérez-Contreras, T. & Navarro, C.** (2011) Experimental feeding affects the relationship between hematocrit and body mass in Spotless Starling (*Sturnus unicolor*) nestlings. *Journal of Ornithology* 152, 201–206.

- Dauwe, T., Janssens, E., Bervoets, L., Blust, R. & Eens, M.** (2004) Relationships between metal concentrations in great tit nestlings and their environment and food. *Environmental Pollution* 131, 373-380.
- Dauwe, T., Janssens, E., Pinxten, R. & Eens, M.** (2005) The reproductive success and quality of blue tits (*Parus caeruleus*) in a heavy metal pollution gradient. *Environmental Pollution* 136, 243-251.
- De Barba, M., Miquel, C., Boyer, F., Mercier, C., Rioux, D., Coissac, E. & Tarberlet, P.** (2014) DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: application to omnivorous diet. *Molecular Ecology Resources* 14,306-323.
- Delgado-V., C.A. & French, K.** (2012) Parasite-bird interactions in urban areas: current evidence and emerging questions. *Landscape and Urban Planning*, 105, 5–14.
- Delibes, M., Ferreras, P. & Gaona, P.** (2001) Attractive sinks, or how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. *Ecology Letters* 4, 401–403.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J.** (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour* 64, 929–938.
- Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Réale, D. & Wright, J.** (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 25, No. 2, 81-89.
- Dingemanse, N.J., Bouwman, K.M., van de Pol, M., van Overveld, T., Patrick, S.C., Matthysen, E. & Quinn, J.L.** (2012) Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 81, 116–126.
- Dhont, A.A., Blondel, J. & Perret, P.** (2010) Why do Corsican blue tits *Cyanistes caeruleus oglistrae* not use nest boxes for roosting? *Journal of Ornithology* 151, 95-101.

- Dubiec, A.** (2011) Condition-dependent clutch desertion in great tit (*Parus major*) females subjected to human disturbance. *Journal of Ornithology* 152, 743-749.
- Duckworth, R.A. & Kruuk, L.E.B.** (2009) Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird. *Evolution* Vol. 63, Issue 4, 968-977.
- Edelaar, P., Siepielski, A.M. & Clobert, J.** (2008) Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution* doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00459.x
- Eeva, T., Sillanpää, S. & Salminen, J.-P.** (2009) The effects of diet quality and quantity on plumage colour and growth of great tit *Parus major* nestlings: a food manipulation experiment along a pollution gradient. *Journal of Avian Biology* 40, 491–499.
- Fernandez-Juricic, E.** (2001) Avian spatial segregation at edges and interiors of urban parks in Madrid, Spain. *Biodiversity and Conservation* 10, 1303-1316.
- Fernandez-Juricic, E., Blumstein, D.T., Abrica, L.M., Adams, L.B., Adams, R., Daneshrad, M. & Rodriguez-Pietro, I.** (2006) Relationship of anti-predators escape and post-escape responses with body mass and morphology: a comparative avian study. *Evolutionary Ecology Research* 8, 731-752.
- Ferrari, C., Pasquaretta, C., Carere, C., Cavallone, E., Von Hardenberg, A., & Réale, D.** (2013). Testing for the presence of coping styles in a wild mammal. *Animal Behaviour* 85(6), 1385–1396.
- Garcia-Navas, V. & Sanz, J.J.** (2010) Flexibility in the foraging behavior of blue tits in response to short-term manipulations of brood size. *Ethology* 116, 744-745.
- Gilroy, J.J. & Sutherland, W.J.** (2007) Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 22, No. 7, 351-356.
- Gienapp, P. & Visser, M.E.** (2006) Possible fitness consequences of experimentally advanced laying dates in Great Tits: differences between populations in different habitats. *Functional Ecology* 20, 180–185.

- Gliwicz, J., Goszczyński, J. & Luniak, M.** (1994) Characteristic features of animal populations under synurbanization-the case of the blackbird and of the striped field mouse. *Memorabilia Zoologica* 49, 237-244.
- Grieco, F.** (2001) Short-term regulation of food-provisioning rate and effect on prey size in blue tits, *Parus caeruleus*. *Animal Behaviour* 62, 107–116.
- Grieco, F.** (2002a) How different provisioning strategies result in equal rates of food delivery: an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Avian Biology* 33, 331–341.
- Grieco, F.** (2002b) Time constraint on food choice in provisioning blue tits, *Parus caeruleus*: the relationship between feeding rate and prey size. *Animal Behaviour* 64, 517–526.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. & Briggs, J.M.** (2008) Global change and the ecology of cities. *Science* 319, 756–760.
- Hargitai, R., Nagy, G., Nyiri, Z., Bervoets, L., Eke, Z., Eens, M. & Török, J.** (2016) Effects of breeding habitat (woodland versus urban) and metal pollution on the egg characteristics of great tits (*Parus major*). *Science of the Total Environment* 544, 31-38.
- Hedblom, M. & Söderström, B.** (2011) Effects of urban matrix on reproductive performance of great tit (*Parus major*) in urban woodlands. *Urban Ecosystem* 15, 167–180.
- Hendry, A. P., Farrugia, T. J., & Kinnison, M. T.** (2008) Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology*. 17(1), 20-29.
- Hickford, M.J.H. & Schield, D.R.** (2010) Population sinks resulting from degraded habitats of an obligate life-history pathway. *Oecologia* 166,131-140.
- Hinsley, S.A., Hille, R.A., Gaveau, D.L.A. & Bellamy, P.E.** (2002) Quantifying woodland structure and habitat quality for birds using airborne laser scanning. *Functionnal Ecology* 16, 851-857

- Hong, S.-H., Han, B.-H., Choi, S.-H., Sung, C.Y. & Lee, K.-J.** (2013) Planning an ecological network using predicted movement paths of urban birds. *Landscape and Ecological Engineering* 9, 165-174.
- Hörak, P. & Lebreton, J.-D.** (1998) Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations. *Ibis* 140, 205–209.
- Hörak, P., Tegelmann, L., Ots, I. & Moller, A.P.** (1999) Immune function and survival of great tit nestlings in relation to growth conditions. *Oecologia* 121, 316-322.
- Hörak, P.** (2003) When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 54, 105–112.
- Ibanez-Alamo, J.D. & Soler, M.** (2010) Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.)? *Biological Journal of the Linnean Society* 101, 759–766.
- Isaksson, C. & Andersson, S.** (2007) Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 38, 564-572.
- Isaksson C., Sturve J. Almoth B.C. & Andersson S.** (2009). The impact of urban environment on oxidative damage (TBARS) and antioxidant systems in lungs and liver of great tits, *Parus major*. *Environmental Research* 109, 46-50.
- Isaksson, C.** (2015) Urbanization, oxidative stress and inflammation: a question of evolving, acclimatizing or coping with urban environmental stress. *Functional Ecology* 29, 913–923.
- Kaliński, A., Wawrzyniak, J., Bańbura, M., Skwarska, J., Zieliński, P. & Bańbura, J.** (2009) Haemoglobin concentration and body condition of nestling great tits *Parus major*: a comparison of first and second broods in two contrasting seasons. *Ibis* 151, 667–676.
- Karlsson, J. & Nilsson, S. G.** (1977) The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis* 119, 207-211.

- Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek & A., Banker, E.** (2007) Living in the city: can anyone become an “urban exploiter”? *Journal of Biogeography* 34, 638–651.
- Karell, P., Pietiäinen, H., Siitari H., Pihlaja, T., Kontiainen, P. & Brommer, J.E.** (2009) Parental allocation of additional food to own health and offspring growth in a variable environment. *Canadian Journal of Zoology* 87, 8-19.
- Katti, M. & Warren, P.S.** (2004) Tits, noise and urban bioacoustics. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 19 No. 3, 109-110.
- Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E. & Valcu, M.** (2010) Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology* 20, 1736-1739.
- Koivula, M.J., Kanerva, M., Salminen, J.-P., Nikinmaa, M. & Eeva, T.** (2011) Metal pollution indirectly increases oxidative stress in great tit (*Parus major*) nestlings. *Environmental Research* 111, 362–370.
- Korsten, P., Mueller, J.C., Hermannstädter, C., Bouwman, K.M., Dingemans, N.J., Drent, P.J., Liedvogel, M., Matthysen, E., van Oers, K., van Overveld, T., Patrick, S.C., Quinn, J.L., Sheldon, B.C., Tinbergen, J.M. & Kempnaers, B.** (2010) Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: a test across four wild populations. *Molecular Ecology* 19, 832–843.
- Kristan, W.B.** (2003) The role of habitat selection behavior in population dynamics: source-sink systems and ecological traps. *Oikos* 103, 457–468.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B. & Christensen, R.H.B.** (2016) lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models. R package version 2.0-32. <https://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>

- Lambrechts, M., Adriaensen, F., Ardia, D., Artemyev, A., Atienzar, F., Banbura, J., Barba, E., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cooper, C.B., Dawson, R.D., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Garamszegi, L.Z., Goodenough, A., Gosler, A., Grégoire, A., Griffith, S.C., Gustafsson, L., Johnson, L.S., Kania, W., Keiss, O., Llambias, P.E., Mainwaring, M.C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T.D., Møller, A.P., Moreno, J., Naef-Daenzer, B., Nilsson, J.-A., Norte, A.C., Orell, M., Otter, K.A., Park, C.R., Perrins, C.M., Pinowski, J., Porkert, J., Potti, J., Remes, V., Richner, H., Rytönen, S., Shiao, M.-T., Silverin, B., Slagsvold, T., Smith, H.G., Sorace, A., Stenning, M.J., Stewart, I., Thompson, C.F., Tryjanowski, P., Török, J., van Noordwijk, A.J., Winkler, D.W. & Ziane, N. (2010)** The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica* 45: 1-26.
- Lande, R. & Arnold, S.J. (1983)** The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37, 1210–1226.
- Lambrechts, M., Wiebe, K.L., Sunde, P., Solonen, T., Sergio, F., Roulin, A. & Møller, A. (2012)** Nest box design for the study of diurnal raptors and owls is still an overlooked point in ecology, evolutionary and conservation studies. *Journal of Ornithology* 153:23-34.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992).** Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62 67-118.
- Liker, A., Papp, Z., Bokony, V. & Lendvai, A.Z. (2008)** Learn birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology* 77, 789-795.
- Longcore, T. (2010)** Sensory Ecology : Night lights alter reproductive behavior of blue tits. *Current Biology* Vol. 20 Issue 20, R893-R895.

- Löhrl, H.** (1986) Experimente zur Bruthöhlenwahl der Kohlmeise (*Parus major*). *Journal of Ornithology* 127, S51-59.
- Lu, X., Yu, T. & Ke, D.** (2011) Helped ground tit parents in poor foraging environments reduce provisioning effort despite nestling starvation. *Animal Behaviour* 82, 861-867.
- Luniak, M.** (2004). Synurbization–adaptation of animal wildlife to urban development. In Proc. 4th Int. Symposium Urban Wildlife Conservation, Tucson (pp. 50-55).
- MacGowan, K.** (2001) Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American Crows, in: *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Chap. 17, 365-381.
- Mackenzie, J.A., Hinsley, S.A. & Harrison, N.M.** (2014) Parid foraging choices in urban habitat and their consequences for fitness. *Ibis* 156, 591–605.
- Magrath, M.J.L., Janson, J., Komdeur, J., Elgar, M.A. & Mulder, R.A.** (2007) Provisioning adjustments by male and female fairy martins to short-term manipulation of brood size. *Behaviour* 144, 1119–1132.
- Mainwaring, M.C.** (2011) The use of nestboxes by roosting birds during the non-breeding season: a review of the costs and benefits. *Ardea* 99,167-176.
- Mänd, R., Tilgar, V., Lohmus, A. & Leivits, A.** (2005) Providing nest boxes for hole-nesting birds – Does habitat matter? *Biodiversity and Conservation* 14, 1823–1840.
- Markowski, M., Kalinski, A., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Banbura, M., Markowski, J., Zielinski, P. & Banbura, J.** (2013) Avian feathers as bioindicators of the exposure to heavy metal contamination of food. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 91:302-305.
- Martin, T.E.** (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review in Ecological System* 18, 453–487.
- Martin, J.G.A. & Réale, D.** (2008) Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 75, 309-318.

- Marzluff, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R.** (2001) A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*, 1-17. Kluwer Academic Publishers.
- Marzluff, J. M.** (2001) Worldwide urbanization and its effects on Birds. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*, 19-47. Kluwer Academic Publishers.
- Marzluff, J. & Rodewald, A.** (2008) Conserving biodiversity in urbanizing areas: nontraditional views from a bird's perspective. *Cities and the Environment (CATE)*, 1, 6.
- McKinney, M.L.** (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 52, 883–890.
- McKinney, M. L.** (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation* 127(3), 247-260.
- Meillère, A., Brischoux, F., Parenteau, C. & Angelier, F.** (2015) Influence of urbanization on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: a multi-component approach. *PLOS ONE* e0135685.
- Montiglio, P.O., Garant, D., Pelletier, F. & Réale, D.** (2012) Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* Vol. 84, Issue 4, 1071-1079.
- Müller, C., Jenni-Eiermann, S., Blondel, J., Perret, P., Caro, S.P., Lambrechts, M. & Jenni, L.** (2006) Effect of human presence and handling on circulating corticosterone levels in breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *General and Comparative Endocrinology* 148, 163–171.
- Mutzel, A., Dingemans, N.J., Araya-Ajoy, Y.G. & Kempenaers B.** (2013). Parental provisioning behaviour plays a key role in linking personality with reproductive success. *Proceeding of the Royal Society London B* 280, 2013-2019.

- Naef-Daenzer, B., Widmer, F. & Nuber, M.** (2001) Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70, 730-738.
- Nager, R.G. & van Noordwijk, A.J.** (1992). Energetic limitation in the egg-laying period of great tits. *Proceedings of the Royal Society London B* 249, 259-263.
- Parejo, D. & Danchin, E.** (2006) Brood size manipulation affects frequency of second clutches in the blue tit. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 60, 184–194.
- Pärt, T., Arlt, D. & Villard, M.-A.** (2007) Empirical evidence for ecological traps: a two-step model focusing on individual decision. *Journal of Ornithology* 148 (Suppl 2), S327-S332.
- Partecke, J., Van't Hof, T.J. & Gwinner, E.** (2005). Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology* Vol. 36, Issue 4, 295-305.
- Partecke, J.** (2014) Mechanisms of phenotypic responses following colonization of urban areas: from plastic to genetic adaptation. *Avian Urban Ecology*, 131-142. Oxford University Press.
- Patrick, S.C. & Browning, L.E.** (2011) Exploration behavior is not associated with chick provisioning in Great Tits? *PLOS ONE* Vol. 6, Issue 10, e26383.
- Patten, M.A. & Kelly, J.F.** (2010) Habitat selection and the perceptual trap. *Ecological Applications* 20, 2148–2156.
- Payevsky, V.A.** (2006) Mortality rate and population density regulation in the great tit, *Parus major* L.: A review. *Russian Journal of Ecology* Vol. 37, No. 3, 199–207.
- Peach, W.J., Vincent, K.E., Fowler, J.A. & Grice, P.V.** (2008) Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. *Animal conservation* 11, 493-503.

- Perrier, C., Lozano del Campo, A., Szulkin, M., Demeyrier, V., Grégoire, A. & Charmantier, A.** RAD sequencing of great tits inhabiting rural and urban areas reveals weak genetic differentiation and a new candidate loci linked to aggressiveness. In prep.
- Perrins, C.M.** (1965) Population fluctuations and clutch size in the great tit *Parus major* L. J. *Animal Ecology* 34, 601-647
- Perrins, C.M. & McCleery, R.H.** (1989) Laying dates and clutch size in the great tit. *The Wilson Bulletin* Vol. 101, No. 2, 236-253
- Perrins, C.M.** (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133, 49-54.
- Pompanon, F., Deagle, B.E., Symondson, W.O.C., Brown, D.S., Jarman, S.N. & Taberlet, P.** (2012) Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology* 21, 1931-1950.
- Quinn, J.L., Cole, E.F., Bates, J., Payne, R.W. & Cresswell, W.** (2012). Personality predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation. *Proceedings of the Royal Society London B* 279, 191-1926.
- Raap, T., Pinxten, R. & Eens, M.** (2015) Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific reports* 5:13557, 1-8.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., MacDougall, P.T. & Dingemanse, N.J.** (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82, 291–318.
- Réale, D., Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N. & Wright, J.** (2010) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365, doi: 10.1098/rstb.2010.0222.
- Reed, T.E., Jenouvrier, S. & Visser, M.E.** (2013) Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology* 82 (1), 131-44.

- Remacha, C. & Delgado, J.A.** (2009) Spatial nest-box selection of cavity-nesting bird species in response to proximity to recreational infrastructures. *Landscape and Urban Planning* 93, 46-53.
- Riyahi, S., Sánchez-Delgado, M., Calafell, F., Monk, D., & Senar, J. C.** (2015). Combined epigenetic and intraspecific variation of the DRD4 and SERT genes influence novelty seeking behavior in great tit *Parus major*. *Epigenetics* 10(6), 516-525.
- Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E. & Bearhop, S.**, (2008) Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6 (9), 476–484.
- Robertson, B.A. & Hutto, R.L.** (2006) A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* 87, 1075–1085.
- Robertson, B.A., Rehage, J.A. & Sih, A.** (2013) Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 28, No. 9, 552-560.
- Robles, H., Ciudad, C. & Matthysen, E.** (2011) Tree-cavity occurrence, cavity occupation and reproductive performance of secondary cavity-nesting birds in oak forests : The role of traditional management practices. *Forest Ecology and Management* 261, 1428–1435.
- Rodriguez, S., van Noordwijk, A.J., Alvarez, E. & Barba, E.** (2016) A recipe for postfledging survival in great tits *Parus major*: be large and be early (but not too much). *Ecology and Evolution* 6(13), 4458-4467.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C. & Sherman, P.W.** (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 17, No. 10, 474-480.
- Senar, J. C., Conroy, M. J., Quesada, J. & Mateos-Gonzales, F.** (2014) Selection based on the size of the black tie of the great tit may be reversed in urban habitats. *Ecology and Evolution*, 1-8.

- Seress, G., Bókony, V., Pipoly, I., Szép, T., Nagy, K. & Liker, A.** (2012) Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. *Journal Avian Biology* 43, 403–414.
- Shochat, E.** (2004) Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos* 106, 622-626
- Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E. & Hope, D.** (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology Evolution* Vol. 21 No.4, 186–191.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C.** (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 19, No. 7, 372-378.
- Sih, A., Ferrari, M.C.O. & Harris, D.J.** (2011) Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Application* 1752–4571.
- Sillanpää, S., Salminen, J.-P. & Eeva, T.** (2010) Fluctuating asymmetry in great tit nestling in relation to diet quality, calcium availability and pollution exposure. *Science of the Total Environment* 408, 3303–3309.
- Slabbekoorn, H. & Peet, M.** (2003) Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* Vol. 424, Issue 6946, 267-267.
- Soininen, E.M., Ravolainen, V.T., Brathen, K.A., Yoccoz, N.G., Gielly, L. & Ims, R.A.** (2013) Arctic small rodents have diverse diets and flexible food selection. *PLOS ONE* 8, e68128.
- Sol, D., Lapiedra, O. & Gonzales-Lagos, C.** (2013) Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour* 85, 1101–1112.
- Solonen, T.** (2001) Breeding of the great tit and blue tit in urban and rural habitats in southern Finland. *Ornis Fennica* 78, 49–60.
- Sorace, A.** (2002) High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance. *Ornis Fennica* 79(2), 60-71.

- Sprau, P., Mouchet, A. & Dingemanse, N.J.** (2016) Multidimensional environmental predictors of variation in avian forest and city life histories. *Behavioral Ecology* DOI: 10.1093/beheco/arw130
- Stenning, M.J.** (2008) Hatching asynchrony and brood reduction in Blue Tits *Cyanistes caeruleus* may be a plastic response to local oak *Quercus robur* bud burst and caterpillar emergence. *Acta Ornithologica* Vol. 43, No. 1, 97-106.
- Stuber, E.F., Araya-Ajoy, Y.G., Mathot, K.J., Mutzel, A., Nicolaus, M., Wilmenga, J.J., Mueller, J.C. & Dingemanse, N.J.** (2013) Slow explorers take less risk : a problem of sampling bias in ecological studies. *Behavioral Ecology* Vol. 24, Issue 5, 1092-1098.
- Svensson, L.** (1992) Identification Guide to European Passerines, 4th edn. Svensson, L., Stockholm, Sweden.
- Torné-Noguera, A., Pagani-Nunez, E. & Senar, J.C.** (2014). Great tit (*Parus major*) breath rate in response to handling stress : urban and forest birds differ. *Journal of Ornithology* 155, 315–318.
- Titulaer, M., van Oers, K. & Naguib, M.** (2012) Personality affects learning performance in difficult tasks in a sex-dependant way. *Animal Behaviour* 83, 723–730.
- United Nations** (2014) World urbanization prospects: the 2014 revision. United Nations, New York. Available at: <http://esa.un.org/unpd/wup/highlights/wup2014-highlights.pdf>
- Van Balen, J.H.** (1973) A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61, 1-93.
- Van Balen, J. H.** (1984) The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the great tit *Parus major* and some other hole-nesting species. *Ardea* 72, 163-175.
- Verbeek, M.E.M., Drent, P.J. & Wiepkema, P.R.** (1994) Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48, 1113-1121.

- Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Gienapp, P.** (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* Vol. 147, Issue 1, 164-172.
- Warren, P. S., Katti, M., Ermann, M. & Brazel A.** (2006) Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour* 71, 491-502.
- Whitehouse, M.J., Harrison, N.M., Mackenzie, J. & Hinsley, S.A.** (2013) Preferred habitat of breeding birds may be compromised by climate change: unexpected effects of an exceptionally cold, wet spring. *PLOS ONE* Vol.8, Issue 9, e75536.
- Wilkin, T. A., King, L. E. & Sheldon, B. C.** (2009) Habitat quality, nestling diet, and provisioning behavior in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 40, 135-145.
- <http://vigienature.mnhn.fr/page/resultats>, bilan 2009, dernière consultation le 16/01/2012.

Résumé

L'urbanisation des milieux est un phénomène croissant induisant des changements importants des habitats naturels auxquels doit faire face la biodiversité. Ces modifications rapides et profondes de l'environnement vont créer de nouvelles conditions potentiellement contraignantes pour les individus. En effet, le cocktail de paramètres artificiels (par exemple : lumière, bruit, pollution chimique) couplé à une présence humaine ainsi qu'une ressource alimentaire souvent modifiée et/ou peu disponible peuvent contraindre la survie et la reproduction des espèces ayant colonisées les milieux urbains. Par ailleurs, les modifications profondes des habitats urbains sont susceptibles d'amener les individus à mal décrypter les indices communément utilisés dans les milieux non perturbés conduisant ces derniers à des réponses maladaptatives, et les populations associées jusqu'à des situations de trappe écologique. C'est dans ce contexte que s'inscrivent ces travaux de thèse chez la Mésange charbonnière, *Parus major*. Ces oiseaux ont été suivis en reproduction dans des nichoirs placés sur des sites présentant des niveaux d'artificialisation variables, que nous avons quantifiés, au sein de la ville de Montpellier. La taille de la cavité de reproduction a été également manipulée expérimentalement (manipulation de l'indice). Nous avons pu observer une préférence pour les cavités les plus grandes ainsi qu'un investissement dans la ponte plus important mais un nombre de jeunes envolés plus faible relativement aux cavités de taille plus petite. Cette réponse maladaptative associée à la taille de la cavité nous a amené à nous questionner plus précisément sur le rôle des ressources alimentaires associées au milieu urbain et sur le potentiel adaptatif de nos oiseaux urbains. Les expériences menées, en lien avec les ressources alimentaires, ont mis en évidence qu'effectivement la ressource est un facteur clé contraignant la reproduction des mésanges urbaines. Par ailleurs, grâce à un dispositif forestier historique situé à une vingtaine de kilomètres de notre site d'étude urbain, nous avons testé la présence de deux écotypes urbains et ruraux. Nous avons pu mettre en évidence des différences de morphologies entre habitats, sans détecter pour autant de différence de condition physique. Pourtant, à l'échelle plus fine du gradient d'urbanisation, ces différences apparaissent. De plus, l'étude des personnalités des oiseaux a mis également en évidence un différentiel de personnalités inter-habitat mais aussi intra-habitat, qui soulève encore à l'heure actuelle des questions d'adaptation autour de ces phénotypes particuliers. Ces travaux soulignent la complexité des questions écologiques et évolutives dans les environnements fortement perturbés que sont les milieux urbains et nécessitent de continuer à approfondir nos connaissances afin d'apporter au mieux des solutions pour la gestion de la biodiversité urbaine.

Mots-clés : ville, mésanges, trappe écologique, ressources alimentaires, morphotypes.

Abstract

Urbanization is an increasing phenomenon inducing dramatic modifications of natural habitats facing biodiversity. These rapid and drastic environmental changes create new conditions, potentially constraining individuals. Indeed, artificial parameters, such as light, noise and chemical pollution, coupled with human presence and food resources which are often modified and less available, should constrain survival and reproduction of urban species. Moreover, urban habitat changes could lead individuals to misinterpret natural environmental cues, inducing maladaptive responses and populations into an ecological trap. In this context, we developed this research project on great tits, *Parus major* to improve our understanding of avian adaptation in cities. We monitored great tit reproduction breeding in nest-boxes within an urbanization gradient, which has been quantified, in the city of Montpellier. We experimentally manipulated nesting-cavity size using different types of nest-boxes. We found that the birds preferred the largest artificial cavities for breeding when they could choose between small, medium-sized and large cavities. Individuals from the largest cavities also invested more in egg production, yet had a lower fledging success than those from medium-sized cavities. These results are an experimental demonstration of a trap mechanism in free-living animals. To test our hypothesis that food resources are an environmental key factor limiting reproductive performance in our urban great tit population, we conducted experiments modulating constraints on food resources. The conclusion of these experiments is that food is a limiting factor for reproduction. In addition, in a local adaptation framework, we examined if urban great tits possess particular phenotypic traits that differ from great tits that live in more natural conditions. We found that urban and rural great tits expressed differences in morphology and personality profiles both at the inter-habitat and intra-habitat level. Additional studies will be required to better understand the underlying mechanisms that link phenotypic and reproductive performance in individuals that face rapid environmental change and increased urbanization, also to improve biodiversity conservation programs in these environments.

Key words: urban, tits, ecological trap, food resources, morphotypes.