



HAL
open science

Influence des conditions de développement sur le phénotype des oiseaux, de l'éclosion à l'âge adulte

Sophie Dupont

► **To cite this version:**

Sophie Dupont. Influence des conditions de développement sur le phénotype des oiseaux, de l'éclosion à l'âge adulte. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2019. Français. NNT : 2019LAROS019 . tel-02519008

HAL Id: tel-02519008

<https://theses.hal.science/tel-02519008>

Submitted on 25 Mar 2020

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.



LA ROCHELLE UNIVERSITE



ÉCOLE DOCTORALE
Euclide

Laboratoire Centre d'Etudes Biologiques de Chizé UMR7372

THÈSE

Présentée par :

Sophie DUPONT

Soutenue le 18 septembre 2019

Pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Influence des conditions de développement sur le phénotype des oiseaux, de l'éclosion à l'âge adulte



© Joris Laborie



© Sophie Dupont



© Sophie Dupont

JURY :

Sandrine MEYLAN, Professeure, Sorbonne Université

Rapporteur

Julien GASPARINI, Professeur, Sorbonne Université

Rapporteur

Aurélien GOUTTE, Maître de conférences, Sorbonne Université

Examinatrice

Paco BUSTAMANTE, Professeur, La Rochelle Université

Examineur

Frédéric ANGELIER, Chargé de recherche CNRS, C.E.B.C. – C.N.R.S.

Directeur de thèse

Remerciements

Ce manuscrit, bien qu'écrit par mes soins avec tout mon amour et toute mon énergie, est en réalité l'œuvre de nombreuses personnes ! En effet, c'est grâce au soutien sans faille de ma famille, de mes amis et de mes collègues que je suis arrivée au bout de cette incroyable aventure doctorale. Merci et surtout Bravo à vous de m'avoir supporté durant ces 3 belles années !!

La première personne que je tiens à remercier c'est bien sûr mon directeur de thèse, Fred, sans qui rien de tout cela n'aurait été possible. Merci de m'avoir fait confiance tout au long de mon doctorat que ce soit au cours des brainstormings protocolaires ou la mise en œuvre des expérimentations en captivité à Chizé mais aussi en milieu naturel en Antarctique ainsi que lors de la rédaction des manuscrits d'articles. Merci aussi pour le temps que tu as pu me consacrer pour me permettre d'analyser de façon toujours plus pertinente mes données. J'ai également beaucoup appris sous ton encadrement en terme rédactionnel ! Alors que mon premier article était recouvert de rouge et de corrections, progressivement le rouge à face place aux suggestions d'amélioration et aux encouragements ☺ Pourtant, je partais de loin, il faut l'avouer. J'espère que nos chemins se recroiseront.

Je ne peux pas parler de Fred sans remercier ces acolytes les plus fidèles qui ont été là pour moi quand j'en ai eu besoin. Je veux bien sûr parler d'Olivier C., merci pour ton écoute, tes conseils, ta bienveillance et toutes tes suggestions tout au long de mon doctorat ; François, merci pour ta disponibilité en l'absence de Fred, au cours des manip ainsi que tes recommandations toujours dans la bonne humeur et l'humour ; Olivier L., merci de m'avoir ouvert les portes de ton antre calorimétrique et de m'avoir permis de découvrir le merveilleux monde du métabolisme (et des nuits à Busard avec les stagiaires par la même occasion !).

Je remercie du fond du cœur Nounours et Karine pour l'implication dans mon projet de thèse, le temps qu'ils m'ont consacré pour l'analyse de mes données et les réponses à mes questions. Un grand merci également à Henri pour toutes ces anecdotes sur les Albatros et son implication dans mes recherches ! Thanks a lot to Jackie for her proofreading of all my house sparrows manuscripts and her advices for breeding poor health chicks. Thanks to David C. for his major contribution in the stress oxidative analyses!

Je tenais également à sincèrement remercier Christophe Guinet pour le temps et l'énergie qu'il a consacré, qu'il consacre et qu'il consacra au bon fonctionnement du CEBC. Ce fût un réel plaisir de travailler dans cette belle structure chargée d'Histoire dans laquelle les chercheurs, les ITA, les contractuels, les doctorants et les stagiaires ont tous leur importance à tes yeux et sur leur lieu de travail. J'ai été ravie de pouvoir contribuer au dynamisme de la vie de labo en m'occupant de l'organisation et de la communication des séminaires. Je remercie sincèrement Yan pour son aide et son soutien psychologique dans toutes les situations et de prendre autant soin de ma santé ! Merci à Charly pour sa gentillesse et ces encouragements.

Un grand merci à Yves pour m'avoir ouvert les portes de sa salle de tri. La balance de précision a été ma plus grande copine pendant tellement de mois !!

Je remercie aussi sincèrement Charline, Colette, Cécile, Emmanuelle et Marie pour le superbe travail qu'elles ont accompli pour me permettre d'avoir de belles données de thèse ! Il y en a eu des échantillons de CORT et de télomère de moineaux, albatros et pétrels des neiges ! Votre bonne humeur et la bonne ambiance qui règnent à la plateforme de Bioch ont été source de motivation pour moi.

Je tiens aussi à remercier toute l'équipe de l'Ecole doctorale de La Rochelle Université : Jennifer de la Corte Gomez, Isabelle Hirsch, Fernando Pedraza-Diaz et Paco Bustamante pour leur professionnalisme, leur accompagnement sans faille et leur enthousiasme à nous permettre de devenir de jeunes chercheurs accomplis. Un merci spécial aussi à Christian Goichon pour son coaching durant cette merveilleuse aventure qu'a été le concours de vulgarisation scientifique MT180 ! Navrée de ne pas t'avoir fait voyager jusque Dakar mais... Bordeaux c'était déjà TOP hein ? 😊

Je remercie aussi la Région Nouvelle-Aquitaine et le Département des Deux-Sèvres pour leur soutien financier sans qui cette thèse n'aurait vu le jour. Également, je tiens à remercier l'Institut Polaire Paul Emile Victor et le Programme 109 (C. Barbraud) pour leur soutien financier et logistique dans la mise en place et la réalisation de ma campagne d'été en Terre Adélie. Enfin, je remercie la Fondation Fyssen, l'Agence Nationale de la Recherche (ANR URBASTRESS, ANR-16-CE02-0004-0, F. Angelier), le CPER Econat et le programme MULTISTRESS (Région Nouvelle Aquitaine, O. Chastel) pour leur aide financière.

Je remercie également les membres de mon jury de thèse, Aurélie Goutte, Sandrine Meylan, Paco Bustamante et Julien Gasparini pour le temps qu'ils ont consacré à l'évaluation de mon travail de thèse.

Merci à Pascale, Martine et Arnaud pour leur aide dans le bon déroulement logistique de mon doctorat (les demandes d'achat, les accidents de travail ou les dysfonctionnements de clavier). Je tiens cochon d'indement à remercier Delphine pour toutes ces douces attentions en tout genre durant mon doctorat. Les petites surprises à Pâques ou à mes retours de vacances m'ont beaucoup touché. Merci aussi de m'avoir permis de découvrir la vie au CEBC dans la peau d'un stagiaire et de vivre l'expérience du dodo à Busard ! Ça m'a permis de dormir quelques minutes de plus lors de mes manip nocturnes : quel bonheur ! Prends soin de mon petit Rémi chéri et de mes cactus. Je sais qu'ils sont entre de bonnes mains. Un énorme merci à Marlène pour son soutien infailible dans mes malheurs et mes démarches administratives. Ton sourire et ta gentillesse ont illuminé mes journées au CEBC. Un grand merci à Patrice, Simon et Christian pour leur aide technique dans les différentes manip réalisées, dans l'enrichissement de nos palaces à moineaux mais aussi dans le bon fonctionnement général du labo ! C'est avec un grand plaisir que je remercie de tout mon cœur ou plutôt de tout mon estomac Christophe, Arnaud et Charles-Ellie pour m'avoir régaler tous les midis de leurs bons petits plats. Quel bonheur de pouvoir manger de belles assiettes, entouré de ces amis ! Je me remets à peine du repas de Noël 2017 !!

J'ai été ravie de pouvoir faire des concours de « qui arrive la plus tôt au labo » avec Marilyn. Je dois avouer que sur le long terme, c'est toi qui gagnes haut la main mais je ne suis pas peu fière d'avoir été ne serait-ce que quelques mois la prem's au labo !

Je remercie également Isabelle pour son investissement à mes côtés dans l'organisation des séminaires labo. Un merci à Fabien de m'avoir permis de me transformer le temps d'une matinée en cosmonaute terrestre et de pouvoir découvrir le monde de l'apiculture.

Un grand merci à tous les hivernants de la TA67 et de la TA68 ainsi que tous les campagnards d'été pour leur soutien moral et leur aide dans la réalisation de mes manips ! Quelle saison de terrain. Bisous tout doux à mon Minou. Je tiens à sincèrement remercier et à féliciter les 9 stagiaires qui m'ont aidé dans la réalisation des protocoles expérimentaux réalisés sur les moineaux, Clémence, Ninon, Nicolas, Laëtitia, Gabriel, Léa, Augustin, Justine et Margot, vous avez fait du super boulot et cela toujours dans la joie et la bonne humeur. Vous m'avez été d'une aide très précieuse ! Sans vous, tout ce travail avec les moineaux n'aurait pas été possible ☺

Un grand merci aussi à mes encadrants de stage, Clothide et Marie, Hélène et Juliette, Fabien et Nicolas, Emmanuelle et Julien et Odile. Les différentes expériences que j'ai pu vivre grâce à vous m'ont permis de confirmer mon souhait de vouloir continuer dans cette voie et de m'y investir à 400% et avec passion ! Merci !

Je me dois de faire un remerciement un peu particulier aux médecins et infirmières de Chizé, ainsi qu'aux pompiers de la caserne de Beauvoir-sur-Niort et aux urgentistes de l'hôpital de Niort mais aussi au kinésithérapeute de Chizé. Sans vous, je n'aurais jamais pu finir ma thèse en un seul morceau !!

Un grand merci aussi aux éducateurs canins du Run club niortais, Hervé, Brigitte, Jean-Marc, Fred, Cédric, Cathy, Lorine, Fabien et les Steph' pour tous vos conseils et pour m'avoir permis de pratiquer (enfin !) l'agility. Un bisou à Adé

Merci à Walt Disney pour la beauté de ces œuvres cinématographiques qui m'ont tant inspiré. Mes présentations orales n'auraient pas été si illustratives si je n'avais pas pu y insérer tous ces dessins animés !

Un grand merci à tous mes colloqs d'Olbreuse : Florian, Rémi, Yves et Nathan. Merci pour votre bienveillance et pour votre accueil (ainsi que de tout mon crew de poilus) dans la Team Olbreuse ☺ Un grand merci à mes copains Alexandre, Lauriane, Martin, Amélie, Julien, Candice, Julie, Emmanuelle, Marine pour leur soutien moral et pour tous les bons moments passés ensemble au labo mais aussi en dehors ! Merci à Loriane pour ces séances de BodySculpt du jeudi soir et à Marine pour m'avoir permis de découvrir le Top Body Challenge (un jour, j'arriverais au bout des 12 semaines !). Un coucou à Joffrey et Philippine sans qui je n'aurais jamais entendu parler de Chizé avant mon arrivée ici. Christophe, toi, ton rougail saucisse, Hello Kitty et tes tondeuses allaient me manquer ! Un gros bisou à Marion et Mathias et une caresse à chacun de leurs animaux, merci encore pour mon petit Stitch ! Un grand merci à Anaïs et Tchoupy pour les balades et les heures de jeux avec mon toutou ! Merci infiniment à Bertille pour son soutien psychologique, ces conseils et sa bonne humeur en tout temps !

Pierre-Loup, je te remercie pour ta patience sans faille quand il a fallu m'expliquer les courbes de croissance et ... la réalisation de graphiques NON-boxplot sur R ! Un très très grand merci à Jérémy pour son soutien visuel ! Mon image de MT180 était carrément démente ! A très vite pour une cloche à fromages strasbourgeoise ☺

Merci à Léa pour m'avoir transmise sa détermination du zéro déchet et sa passion du tricot/crochet. Un jour j'arriverais comme toi à me faire un pull digne de ce nom ! Un bisou à Max et à très vite pour une balade canine avec votre dalmatien ;) Un merci un peu spécial à mon Jojo, mon Bob le bricoleur des temps modernes. Je trinque à ta santé avec du ... Schweppes !! Un gros bisou à Karine, à très vite dans votre contrée danoise ! Un big merci à mon Gaëtan. Quel bonheur d'avoir fait partie de la Team Villefollet en ta compagnie ! A la revoyure mon pote. Je te prête ma perruche ou mon chien quand tu veux ;) Un énorme merci à Mathieu qui ne m'a jamais jugé pendant que je faisais mon Top Body Challenge dans notre salon dans les cris et la douleur pendant qu'il jouait tranquillement à la console à côté de moi ! Merci à Meumeu et Tim pour m'avoir ramené le soleil australien et avoir égayé mes étés. Meumeu, tes fesses vont me manquer ! Mais grâce à toi, tout le monde sait que je suis courageuse !! Un merci tout particulier à Eugénie qui a démarré sa thèse en même temps que moi et donc forcément avec qui une amitié particulière s'est créée.

C'est avec une petite pointe au cœur que je remercie Erika. Tu as été là pour m'épauler et me soutenir physiquement et moralement quand j'en ai eu besoin. Nous avons réussi ensemble à mener à bien cette belle manip d'Ecotox. Nous avons été courageuses comme le dit si bien Meumeu et nous pouvons être fières de nous. J'ai hâte de voir ta petite Rosette sur grand écran ou sous ton bras pour faire un tour du monde à vélo ! Je ne te souhaite que le meilleur pour la suite ! A très vite pour une petite balade à cheval bien méritée ☺

Mon Lulu... A ton tour ! Merci. Merci pour ton oreille attentive quand j'en ai eu besoin. Tes blagues salaces et ton humour vont drôlement me manquer (t'as vu moi aussi je peux faire des jeux de mots hyper fins Poûeeet).

Ce qui me permet, sans transition, de remercier ton « binôme » de bureau, ma douce Juliette. Ah la la, écrire ici quelque chose ne serait jamais assez long pour te dire à quel point j'ai la gorge nouée rien que de savoir que l'aventure Chizé s'arrête ici et maintenant pour nous et que cela veut dire la fin de nos pauses cafés un peu rallongées, de tes blagues Monsieur/Madame qui t'appartiennent, de nos réunions boulot (oui oui on a aussi parlé stats et interprétation de résultats) et de nos réunions interrompues... Ce n'est qu'un au revoir. Je le sais. Bon vent pour Arthur et toi vers une contrée lointaine où vous serez obligés de m'inviter ! Soyez heureux !

Mon Baptiste, mon amour. Je ne pourrais jamais assez te remercier pour tout ce que tu as fait pour moi. Tu m'as soutenu, botté le cul, ému, encouragé, disputé mais surtout aimé. Merci d'avoir accepté que je ramène tous les animaux que je trouvais par terre dans le but de les sauver. Merci pour ces innovations culinaires permettant de me faire manger du chou tout l'hiver. Merci pour les massages au Baume du Tigre permettant de panser mes douleurs de sportive. Merci pour tous ces voyages !! Que d'aventures vécues ensemble ☺ Tu m'as permis de devenir plus organisée, plus ordonnée dans ma tête mais aussi dans ma maison et mon bureau. Tu as fait de moi la femme épanouie que je suis aujourd'hui. Nous ne savons pas ce que l'avenir nous réserve mais je suis convaincue que le meilleur reste à venir.

On forme une belle équipe et malgré le fait que tu ne le reconnais pas toujours, j'enseigne ton quotidien même si parfois c'est à mes dépens : tu ne t'ennuies jamais avec moi !

C'est avec cette même émotion que je tiens à remercier ma famille. Vous n'avez pas toujours bien compris exactement ce que je faisais et pourquoi je m'investissais autant dans ce projet de thèse, mais... je me suis éclatée, c'est ce qu'il faut en retenir ! Merci à ma maman pour ces loooooongs moments à m'écouter parler, pleurer, rire, me questionner, stresser. Quelles sacrées soirées passées à La Rochelle aux Francofolies avec Juliette, Léa, Erika, Amélie, Martin et toi ! Merci d'avoir relu une partie de ma thèse pour y corriger les fautes d'orthographe ! J'espère que tu es fière de moi. Je t'aime très fort. Merci de m'avoir inspirée pour mon mode de vie « Réductions des déchets ». Je suis devenue une pro grâce à toi ! Tu es une maman et une femme géniale.

Merci à mon papa pour sa curiosité et sa soif de découvrir et d'apprendre plein de choses sur ce que je faisais durant mon doctorat, ainsi que pour son soutien psychologique, gustatif etc. Ma Gaby, merci d'être venue à Chizé malgré ton style de vie plus urbain que celui qu'il est possible de proposer en Deux-Sèvres et d'être venue me donner un coup de main dans la réalisation de mes manips. Nos modes de vie sont très différents et on ne se comprend pas toujours pas tu restes ma sœur et je t'aime. Une pensée très affective à mes grands-parents Jean-Claude, Claude et Denise et mon arrière-grand-mère Pom pour leur réconfort et leur présence. Un bisou à toute ma famille maternelle et paternelle que je n'ai pas vu depuis si longtemps. Je tiens également à remercier ma famille par alliance : Catherine et Yannick, merci de m'avoir accueilli dans votre belle et grande famille ! Vous êtes une famille en or. Merci pour tous ces bons moments passés ensemble en France mais aussi à l'autre bout du monde !

Enfin, mes remerciements vont à ceux qui ne liront jamais ces pages parce qu'ils ne savent pas lire mais qui, pourtant, sont à remercier pour leur soutien affectif sans faille :

Merci à mon chien de cirque et d'agility, Oban. Qu'est-ce que je suis heureuse de t'avoir dans ma vie...

Merci à mes boules de poils, Minette, Gaya, Jackson, Emile, Stitch, Lilo.

Merci à mes boules de plumes, mes perruches ondulées, mes poulettes, Napoléon et Jean-Michel.

Et enfin, merci à tous les moineaux (avec une affection particulière pour Coucouille, Jojo et Albi), les pétrels des neiges et les albatros à sourcils noirs qui ont été si généreux avec les manipulateurs pour la collecte de plumes, de sang et de données comportementales et cognitives sur lesquelles sont basées toutes les analyses de ma thèse.

Contribution personnelle

La majorité des résultats présentés dans ce manuscrit est issue de données récoltées par mes soins durant mes 3 années de doctorat. Cela regroupe les données obtenues sur les poussins de pétrels des neiges (été austral 2017/2018) et celles obtenues sur les moineaux domestiques (hiver 2016/2017 et étés 2017 et 2018). Les plumes collectées sur les poussins d'Albatros à sourcils noirs à Kerguelen proviennent des suivis de population exclusivement réalisés par les VSC envoyés sur place par le C.E.B.C. (Maxime Passerault, Thibaut Lacombe, Joan Ferrer Obiol, Alexandre Corbeau, Florian Orgeret et Elie Gaget) en 2011/2012, 2012/2013 et 2013/2014. La population de moineaux captifs a été constituée durant le post-doctorat de Jacquelyn K. Grace (2014/2016).

Collecte de données :

Pétrel des neiges

- Suivi de reproduction (identification des partenaires, date d'éclosion, date d'émancipation, succès d'éclosion et succès d'envol).
- Relevés morphométriques (aile, bec, tarse, masse - tous les 5 jours à partir de l'émancipation du poussin, à l'âge de 13 jours, et jusqu'à son envol, à 40 jours), physiologiques (réponse au stress, fréquence respiratoire – à l'âge de 13 et 32 jours) et comportementaux (relargage de vomi à la capture – à l'âge de 13 et 32 jours).
- Prélèvement de plumes (à l'âge de 32 jours).

La mission de terrain en Terre Adélie, Antarctique a duré au total 3 mois, temps de transport exclus.

Moineau domestique

- Suivi de reproduction (identification des partenaires, date de ponte, taille de ponte, date d'éclosion, taille de nichée, date d'envol, succès d'éclosion, succès d'envol, nombre de nichées).

- Relevés morphométriques (aile, bec, tarse, masse – chez les adultes durant l’hiver 2017 et avant le début de chaque saison de reproduction, 2017 et 2018 ; de la naissance jusqu’à l’envol puis tous les 20 jours jusqu’à l’automne durant l’été 2017 ; à l’âge de 12, 31, 46 et 70 jours pour les poussins de l’été 2018, et, entre l’âge de 31 et 70 jours, une pesée et un contrôle de mue tous les 3 jours pour les poussins de cette même année),
- Relevés physiologiques (prise de sang simple – avant/après la mesure de métabolisme durant l’hiver 2017 ; à l’âge de 9 jours durant l’été 2017 ; à l’âge de 31 et 46 jours durant l’été 2018 // réponse au stress – à l’âge de 12 et 26 jours durant l’été 2017 (+ les deux parents respectivement lorsque les poussins avaient 9 et 12 jours) ; à l’âge de 70 jours durant l’été 2018),
- Relevés comportementaux (incubation des œufs, au 6^{ème} et 8^{ème} jour après la fin de ponte durant l’été 2017 // nourrissage des poussins, au 6^{ème}, 8^{ème}, 10^{ème}, 12^{ème} et 14^{ème} jour suivant l’éclosion durant l’été 2017 // comportement de fuite et néophobie, à l’âge de 25 jours puis open-field, à l’âge de 26 jours pour les poussins de l’été 2017 // immobilité tonique, à l’âge de 31, 46 et 70 jours pour les poussins de l’été 2018 // néophobie et néophilie à l’âge de 72/73 jours puis résolution de problèmes cognitifs, à l’âge de 74 et 75 jours pour les poussins de l’été 2018).
- Prélèvement de plumes (à l’âge de 31 et 70 jours pour les poussins de l’été 2018).

Le protocole expérimental réalisé pour mesurer le métabolisme des moineaux domestiques adultes a nécessité 1 mois de travail (2 mesures par individu réalisées à une semaine d’intervalle puis extraction manuelle des données des profils de consommation d’oxygène et de dioxyde de carbone obtenus). Les données issues des photographies des signaux sexuels des mâles moineaux ont également été obtenues manuellement sur le logiciel Gimp. Ce travail a été réalisé en 1 mois (90 photographies). Les deux campagnes de terrain réalisées durant la saison de reproduction des moineaux ont représenté un investissement temporel de 6 mois chacune (mi-Avril à mi-October), 7 jours sur 7. Également, les moineaux domestiques utilisés dans le cadre de ces expérimentations scientifiques sont maintenus en volières extérieures (exception faite durant le protocole expérimental d’écotoxicologie où les oiseaux sont maintenus en cages individuelles, nettoyées tous les 5 jours). J’ai participé aux soins aux animaux (nourrissage, nettoyage des abreuvoirs, construction et entretien des volières) durant 2 ans et demi.

Dosages moléculaires :

- Au vu du temps consacré à la récolte des données sur le terrain (17 mois), j'ai participé seulement ponctuellement aux analyses biologiques des échantillons prélevés (dosage de corticostérone, mesure des télomères selon les deux techniques employées, sexage moléculaire). En revanche, la préparation et le tri des échantillons avant leur dosage ont été réalisés par mes soins et ont nécessité au total 15 jours.

Analyse des données et rédaction d'articles scientifiques :

- J'ai réalisé les analyses statistiques et la rédaction de 6 articles scientifiques en premier auteur. Je n'ai à l'heure actuelle effectué que les analyses préliminaires concernant le protocole expérimental d'écotoxicologie mis en place sur les moineaux domestiques durant l'été 2018 car je suis en attente des mesures des télomères des poussins (analyse biologique en cours) et des données relatives aux capacités cognitives des individus (vidéos en cours de dépouillement).
- J'ai finalisé la rédaction d'un article scientifique permettant la valorisation des travaux réalisés dans le cadre de mon stage universitaire de Master 2 (voir Annexe).

Encadrement :

- Au total, j'ai encadré 9 étudiants dans le cadre de stages universitaires volontaires ou obligatoires sur le terrain (5 durant l'été 2017 et 4 durant l'été 2018 ; deux étudiants de L2 (UPEC et USMB), trois étudiants de L3 (ENS Lyon, URennes 1, ULorraine), trois étudiants de M1 (SupAgro Montpellier, URCA, UParis 13) et une étudiante de M2 (UPoitiers)).
- J'ai également tutoré deux groupes de 4 étudiants de Master 1 de l'Université de Poitiers (un groupe international Erasmus Mundus et un groupe français) dans le cadre de Projets personnels encadrés.

Implication dans la vie du laboratoire :

- J'ai été responsable de l'organisation et de la communication relatives aux séminaires qui se tenaient une fois par semaine au laboratoire. J'ai occupé ce poste bénévolement durant 2 ans.

- J'ai intégré l'Association étudiante « Ecology & Behavior » en Octobre 2017 afin de participer avec 12 doctorants du C.E.B.C. à l'organisation de la 13^{ème} édition du colloque étudiant international « Ecology & Behavior ». En parallèle de l'aide apportée pour les recherches de financement, j'ai été nommée Responsable Communication et ai assuré la promotion de cet évènement au niveau international.

Communication et vulgarisation scientifiques :

- J'ai participé au concours de vulgarisation scientifique « Ma thèse en 180 secondes » en 2019. J'ai obtenu le 2^{ème} prix du jury lors de la Finale Régionale à Bordeaux et le 3^{ème} prix du jury lors de la sélection locale La Rochelle Université 2019. Le titre vulgarisé de mon sujet était : « Les moineaux peuvent-ils naître avec une cuillère d'argent dans le bec ? »
- J'ai animé un stand à la Fête de la Science 2018, avec Erika Beugeard, basé sur des ateliers pédagogiques autour de l'impact de l'urbanisation sur les oiseaux, pour des collégiens et lycéens ainsi que pour le grand public.
- J'ai réalisé deux interviews pour parler du déclin des moineaux en ville : durant la 33^{ème} édition du Festival de Ménigoute et pour la chaîne télévisée France 3 Poitou-Charentes lors des 50 ans du C.E.B.C.
- Je suis intervenue auprès d'enseignants et d'élèves sur le thème de la biodiversité urbaine, « Les moineaux et les hirondelles ont-ils encore leur place en ville ? » dans le cadre du dispositif ECORCE 2018.

~ Articles inclus dans ce manuscrit ~

. **ARTICLE 1** : Dupont, S.M., Barbraud, C., Chastel, O., Delord, K., Ruault, S., Weimerskirch, H., & Angelier, F. (2018). Young parents produce offspring with short telomeres: A study in a long-lived bird, the Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophrys*). PloS one, 13(3), e0193526.

. **ARTICLE 2** : Dupont, S.M., Barbraud, C., Chastel, O., Delord, K., Parenteau, C., Ribout, C., & Angelier, F. *Submitted to Polar Biology*. Do repeated captures and handling affect snow petrel chicks (*Pagodroma nivea*)?

. **ARTICLE 3** : Dupont, S.M., Barbraud, C., Chastel, O., Delord, K., Parenteau, C., Weimerskirch, H., & Angelier, F. *In preparation for Oecologia*. How does maternal age influence reproductive performance and offspring phenotype in the Snow petrel (*Pagodroma nivea*)?

. **ARTICLE 4** : Dupont, S.M., Grace, J. K., Lourdais, O., & Angelier, F. *Accepted in Journal of Experimental Biology*. Slowing down the metabolic engine: impact of developmental corticosterone exposure on adult metabolism in house sparrows (*Passer domesticus*).

. **ARTICLE 5** : Dupont, S.M., Grace, J. K., Brischoux, F., & Angelier, F. Post-natal corticosterone exposure affects ornaments in adult male house sparrows (*Passer domesticus*). *General and Comparative Endocrinology*, 276: 45-51.

. **ARTICLE 6** : Dupont, S.M., Grace, J. K., Brischoux, F., & Angelier, F. *In preparation*. Does early-life stress lead to faster pace of life in female house sparrows (*Passer domesticus*)?

~ Présentations orales lors de congrès scientifiques internationaux ~

. 9^{ème} **European Conference on Behavioral Biology**, Liverpool, UK. 2018, “Long-term consequences of post-natal corticosterone exposure on metabolism and sexual attractiveness in house sparrows (*Passer domesticus*)”.

. 13^{ème} **Ecology and Behavior Conference**, Chizé, France. 2017, “Young parents produce offspring with short telomeres: A study in a long-lived bird, the Black-browed albatross (*Thalassarche melanophrys*)”.

Table des matières

INTRODUCTION GÉNÉRALE	19
1. LE CYCLE DE VIE ET L'IMPORTANCE DE LA PHASE DE DEVELOPPEMENT	20
2. LES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT	22
2.1 Conditions de développement au stade pré-natal.....	22
2.2 Conditions de développement au stade post-natal	23
2.3 L'importance de la qualité des conditions de développement.....	26
3. STRESS ET ALLOSTASIE	27
4. LES CONSEQUENCES A COURT ET LONG TERME DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT	30
4.1 Etat actuel des connaissances concernant l'influence des conditions de développement sur le phénotype des oiseaux.....	31
4.2 Théories liées aux conséquences des conditions de développement sur la « fitness »	35
5. L'APPROCHE ECOPHYSIOLOGIQUE	37
5.1 La condition corporelle et le métabolisme	37
5.2 La réponse au stress.....	39
5.3 Les télomères	41
6. INTERET DE L'ETUDE DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT EN MILIEU NATUREL ET EN MILIEU CONTROLE	42
7. INTERET DE L'ETUDE DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT CHEZ LES OISEAUX ...	44
8. OBJECTIFS DE LA THESE	46
MATÉRIELS ET MÉTHODES	51
1. MODELES D'ETUDE	55
1.1 Le Moineau domestique	55
1.2 Le Pétrel des neiges	60
1.3 L'Albatros à sourcils noirs.....	63
2. APPROCHE DESCRIPTIVE	67
2.1 Capture et baguage.....	67
2.2 Suivis phénologiques.....	68
2.3 Mesure du volume des œufs pondus, biométrie des poussins et indice de condition corporelle (S.M.I.)	70
2.4 Prélèvements biologiques (plumes et sang)	71
2.5 Le métabolisme chez le Moineau domestique.....	73
2.6 Les ornements sexuels chez le Moineau domestique	77
2.7 Mesures comportementales	82
3. ANALYSES BIOLOGIQUES	83
3.1 Sexage moléculaire	83
3.2 Mesure de la longueur des télomères	85
3.3 Dosage de la corticostérone	90
4. ANALYSES STATISTIQUES	93
5. ETHIQUE	93

CHAPITRE 1 : EFFETS A COURT TERME DE LA QUALITE DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT SUR LE PHENOTYPE DU POUSSIN PRODUIT95

1. CONTEXTE GENERAL	96
1.1 INFLUENCE A COURT TERME DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ABIOTIQUES SUR LE PHENOTYPE ET LES PERFORMANCES DES DESCENDANTS PRODUITS.....	97
1.2 INFLUENCE DE LA QUALITE DES PARENTS EN TANT QUE REPRODUCTEURS SUR LE PHENOTYPE ET LES PERFORMANCES DES DESCENDANTS PRODUITS.....	103
2. MATERIEL ET METHODES	107
2.1 PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	107
2.1.1 <i>Impact du dérangement anthropique chez le Pétrel des neiges</i>	107
2.1.2 <i>Influence de l'exposition au Tébuconazole chez le Moineau domestique</i>	109
2.1.3 <i>Dosage du stress oxydatif</i>	111
3. QUALITE DES SOINS PARENTAUX ET EFFETS A COURT TERME SUR LE PHENOTYPE DU POUSSIN CHEZ L'ALBATROS A SOURCILS NOIRS	119
4. PERTURBATION ANTHROPIQUE ET EFFETS A COURT TERME SUR LE PHENOTYPE DU POUSSIN CHEZ LE PETREL DES NEIGES	140
5. ECOTOXICOLOGIE ET EFFETS A COURT TERME SUR LE PHENOTYPE ET LES PERFORMANCES INDIVIDUELLES CHEZ LE MOINEAU DOMESTIQUE	166
6. QUALITE DES SOINS PARENTAUX ET EFFETS A COURT TERME SUR LE PHENOTYPE DU POUSSIN PRODUIT CHEZ LE PETREL DES NEIGES	180
7. RECAPITULATIF DES RESULTATS DU CHAPITRE 1 ET CONCLUSION	211

CHAPITRE 2 : EFFETS A LONG TERME DE LA QUALITE DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT SUR LE PHENOTYPE ET LES PERFORMANCES DU POUSSIN PRODUIT215

1. CONTEXTE GENERAL	216
1.1 L'IMPORTANCE DE LA QUALITE DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES A L'AGE ADULTE POUR INTERPRETER LA FINALITE DES EFFETS A LONG TERME DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT.....	216
1.2 L'AVANTAGE DE TRAVAILLER EN CONDITIONS CONTROLEES POUR ETUDIER LES CONSEQUENCES A LONG TERME DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT SUR LE PHENOTYPE ET LES PERFORMANCES INDIVIDUELLES	219
1.3 L'INTERET D'ETUDIER LE MOINEAU DOMESTIQUE	220
2. MATERIEL ET METHODES	222
2.1 PROTOCOLE EXPERIMENTAL	222
3. STRESS POST-NATAL ET PERFORMANCES INDIVIDUELLES (METABOLISME) CHEZ LE MOINEAU DOMESTIQUE	226
4. STRESS POST-NATAL ET PERFORMANCES INDIVIDUELLES (ATTRACTIVITE SEXUELLE) CHEZ LE MOINEAU DOMESTIQUE	259
5. STRESS POST-NATAL ET INVESTISSEMENT PARENTAL CHEZ LE MOINEAU DOMESTIQUE	267
6. RECAPITULATIF DES RESULTATS DU CHAPITRE 2 ET CONCLUSION	298

DISCUSSION	301
1. INFLUENCE A COURT TERME DE L'ENVIRONNEMENT ABIOTIQUE SUR LE PHENOTYPE DES POUSSINS	305
1.1 <i>Effet à court terme de l'environnement abiotique sur le phénotype du poussin</i>	305
1.2 <i>Les facteurs influençant la mise en place d'une réponse phénotypique par les organismes en cours de développement.....</i>	312
2. INFLUENCE A COURT TERME DE L'ENVIRONNEMENT BIOTIQUE SUR LE PHENOTYPE DES POUSSINS	316
2.1 <i>L'importance de la qualité des soins parentaux dans la définition de la qualité des conditions de développement.....</i>	316
2.2 <i>Le rôle du parent comme médiateur entre les facteurs abiotiques des conditions de développement et le phénotype du poussin</i>	321
2.3 <i>Hypothèse du silver-spoon ou du match-mismatch validée ?</i>	322
3. INFLUENCE A LONG TERME DE LA QUALITE DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT SUR LES PERFORMANCES DES POUSSINS	325
3.1 <i>Effets à long terme sur la gestion des dépenses énergétiques.....</i>	326
3.2 <i>Effets à long terme sur l'attractivité des mâles</i>	327
3.3 <i>Effets à long terme sur l'investissement maternel</i>	329
4. EFFET DU SEXE DE L'INDIVIDU SUR LES REPNSES PHENOTYPIQUES MISES EN PLACE	332
4.1 <i>Effet du sexe sur les réponses phénotypique mises en place à court terme</i>	332
4.2 <i>Effet du sexe sur les réponses phénotypiques mises en place à long terme</i>	333
5. PERSPECTIVES D'ETUDE	335
5.1 <i>La considération d'une gamme d'âges plus étendue, l'apparition du phénomène de sénescence chez les espèces longévives</i>	335
5.2 <i>La combinaison de l'étude de la gestion des dépenses énergétiques nocturnes et l'investissement dans la reproduction chez le Moineau domestique.....</i>	336
5.3 <i>L'importance du catch-up growth</i>	336
5.4 <i>L'étude combinée des effets à court et long terme, validation des hypothèses évolutives, silver-spoon ou match-mismatch.....</i>	337
6. CONCLUSION	339
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	341
ANNEXES	393

INTRODUCTION GÉNÉRALE



Certains croient parfaitement connaître l'oiseau pour avoir vu l'œuf d'où il est sorti –

Heinrich Heine

1. Le cycle de vie et l'importance de la phase de développement

Tous les vertébrés suivent le même cycle de vie : d'abord ils naissent, puis ils grandissent, ils acquièrent ensuite leur maturité sexuelle à l'adolescence, ils sont alors considérés comme des adultes capables de se reproduire avant de devenir sénescents (Figure 1). L'étape ultime de ce cycle est la mort, qui peut avoir lieu au cours de toutes les étapes décrites précédemment (Cole 1954; Harvey et al. 1987; Stearns 1992; Leigh 1996; Bogin 1999, 2006; Pereira and Fairbanks 2002).

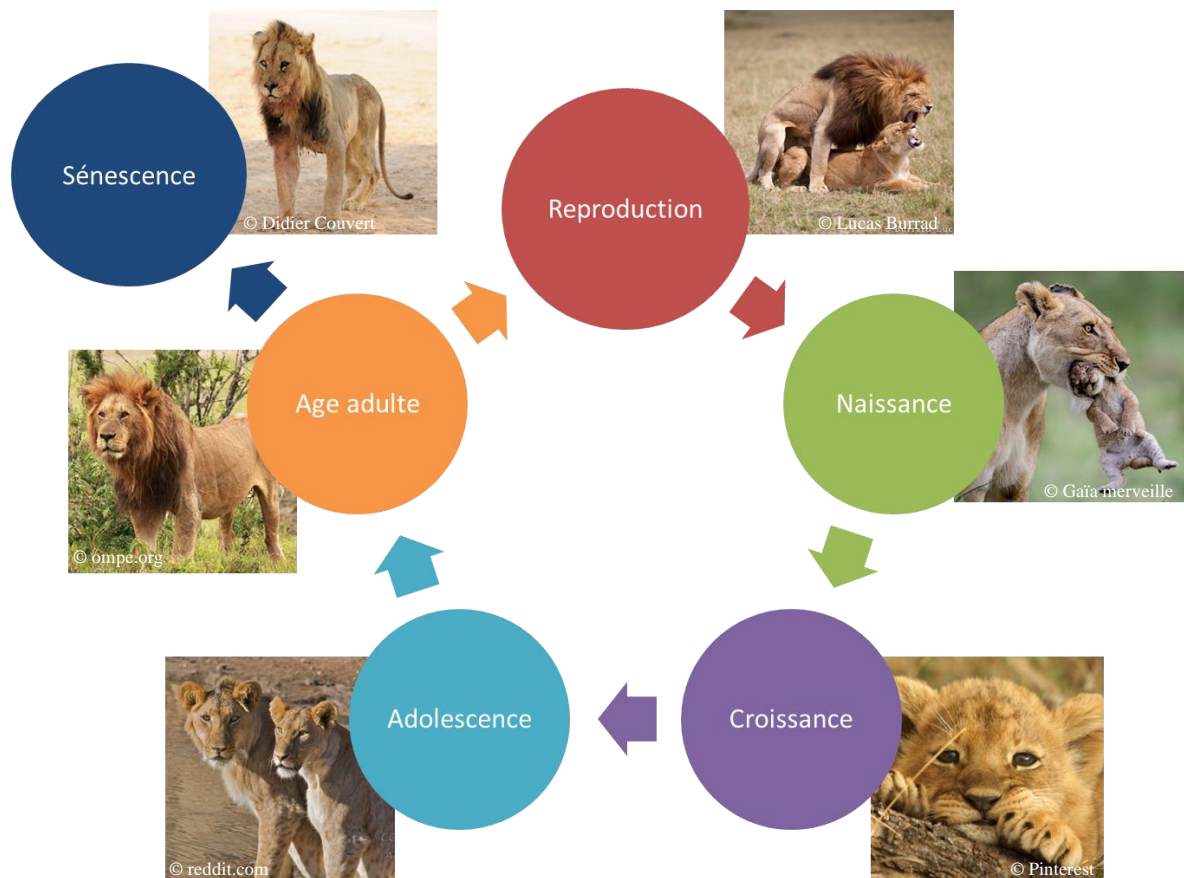


Figure 1 : Cycle de vie d'un vertébré. Les différentes étapes de ce cycle sont la naissance, la croissance, l'adolescence, l'âge adulte, la sénescence et la mort. L'étape de reproduction permet l'obtention de cette représentation cyclique. La mort de l'individu peut avoir lieu lors de toutes les étapes précédemment énoncées.

Toutes ces étapes de la vie ont des caractéristiques propres aux différentes classes du règne animal. Notamment, leur durée ou les modalités de transitions entre chaque étape peuvent varier (Ricklefs 1973; Western and Ssemakula 1982; Leigh 1996; Pereira and Fairbanks 2002; Bogin 2006). Les modes de reproduction diffèrent également entre les classes du règne (Blackburn 1982) : les mammifères sont quasiment tous des vivipares (c'est-à-dire que le développement embryonnaire de la descendance a lieu dans l'utérus de la femelle, Sharman 1976; Parker 1977; Ramsey 1982, à l'exception des mammifères monotrèmes, Blackburn 1999) ; alors que les oiseaux sont tous des ovipares (c'est-à-dire que le développement des embryons se déroule dans des œufs hors de l'organisme de la mère, Cracraft 1974; Cade 1979; Blackburn and Evans 1986). Mais, au sein d'une même classe du règne animal, ces modes de reproduction peuvent également être très différents. C'est par exemple le cas chez les reptiles qui présentent des espèces vivipares, ovipares et ovovivipares (c'est-à-dire que le développement se déroule dans des œufs à l'intérieur de l'organisme de la mère, Tinkle and Gibbons 1977; Shine 1983; Blackburn et al. 1984; Guillette 1993; Pyron and Burbrink 2014). De ce fait, le développement embryonnaire diffère selon les classes du règne animal mais aussi selon les espèces (Blackburn 1982).

Le développement est d'ailleurs l'une des étapes les plus importantes du cycle de vie (Charnov 1993, 2001; Bogin 2006; Bonner 2015). Elle comprend deux phases distinctes allant de la fécondation de l'ovocyte par le spermatozoïde jusqu'à l'autonomie complète de la progéniture (Henry and Ulijaszek 1996; Lindström 1999).

La première phase s'étend de la fécondation jusqu'à la naissance du descendant, c'est-à-dire lorsque la progéniture est au stade embryonnaire (Figure 2, Love and Williams 2008). On parle de développement pré-natal. C'est à cette étape que sont mises en place la structure et la fonctionnalité des systèmes morphologiques, physiologiques et comportementaux des descendants (McLaren and Michie 1960; Gottlieb 1971; Evans and Sack 1973). La seconde phase s'étend de la naissance jusqu'à l'indépendance totale du descendant (Figure 2, Love and Williams 2008). On parle de développement post-natal. C'est une étape cruciale pour le reste de la vie d'un individu car c'est à ce moment que sont finalisées et maturées les fonctions physiologiques et comportementales individuelles et que la morphologie finale est acquise (Ricklefs 1984).



Figure 2 : Les deux grandes étapes de la croissance : les développements pré-natal et post-natal. La naissance ou l'éclosion permet de faire la transition entre ces deux phases.

2. Les conditions de développement

On définit comme conditions de développement tous les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent positivement ou négativement, directement ou indirectement, la mise en place de l'organisme « final » (Monaghan 2008).

2.1 Conditions de développement au stade pré-natal

Au stade pré-natal, ce sont majoritairement les effets parentaux qui influent sur l'organisme en croissance (Henry and Ulijaszek 1996; Lindström 1999; Dufty et al. 2002). Ils correspondent à l'influence du phénotype ou de l'environnement des parents sur le phénotype du descendant (Clutton-Brock 1991; Lynch and Baker 1993; Price 1998; Mousseau and Fox 1998; Lynch and Walsh 1999; Smith 2002; Henkel et al. 2011). Chez les oiseaux, l'investissement parental dans l'incubation des œufs va, par exemple, très fortement influencer les croissances embryonnaire et post-natale notamment via les variations de température et d'oxygénation associées (Reid et al. 2000; Gorman and Nager 2004; Giussani et al. 2007; Leksrisonpong et al. 2007, 2009; Shinder et al. 2009). La mère joue un rôle particulièrement important à ce stade car le développement de l'embryon se réalise dans un œuf produit par ses soins. Ses conditions corporelle et physiologique mais aussi la qualité de son environnement au moment de la production de l'œuf vont moduler le phénotype du descendant produit (Rossiter 1998; Nager et al. 1999). En effet, via la transmission de molécules à l'œuf, la mère influe sur le phénotype de sa progéniture selon son état interne (Hörak et al. 2002; Saino et al. 2002; Biard et al. 2005, 2006; Isaksson et al. 2008; Holveck et al. 2012).

La concentration en hormones, anticorps et caroténoïdes dans le vitellus dépend notamment de la densité sociale (Schwabl 1997; Mazuc et al. 2003a; Hargitai et al. 2009) et du rang hiérarchique de la femelle. Tanvez et al. (2008) ont par exemple démontré que les femelles Canari (*Serinus canaria domestica*) dominantes produisaient des œufs plus riches en testostérone que les femelles dominées. Ceci ayant pour avantage d'accélérer la vitesse de croissance des poussins produits. Il est également intéressant de noter que l'exposition de la mère à des polluants peut impacter sa progéniture. En effet, la mère peut transmettre, lors de la production des œufs, ces molécules toxiques à sa progéniture (Jagannath et al. 2008; Van den Steen et al. 2008, 2009, 2010; Tsipoura et al. 2008). De nombreuses études ont démontré que l'exposition des embryons à des métaux lourds, des pesticides ou encore des particules fines de l'air pouvait affecter le développement sexuel, les capacités cognitives et l'activité locomotrice des descendants (Eroschenko et al. 2002; Plusquellec et al. 2010; Koivula et al. 2011; Yokota et al. 2013; Perera et al. 2013).

2.2 Conditions de développement au stade post-natal

Les facteurs abiotiques couramment impliqués dans la modulation de la qualité des conditions de développement post-natal sont les conditions météorologiques (fréquence des événements extrêmes et prédictibilité de la pluviométrie et de la température, Pachauri and Reisinger 2008; Stocker et al. 2014), la disponibilité alimentaire (en termes de quantité et qualité de la nourriture consommée, Case 1978; Richner et al. 1989; Arendt 1997; Naef-Daenzer and Keller 1999; McAdam and Boutin 2003; Eeva et al. 2005; Isaksson and Andersson 2007; Monaghan 2008) et le risque de prédation (les juvéniles sont généralement plus vulnérables que les adultes face aux prédateurs, Arendt 1997; Remeš and Martin 2002; Martin et al. 2011; Cheng and Martin 2012, Figure 3). Il est important de noter que ces facteurs influent directement sur le phénotype du descendant produit mais aussi indirectement, en modulant d'autres facteurs comme les facteurs biotiques impliqués dans la qualité des conditions de développement (Van de Pol et al. 2006a; Wolf and Wade 2009; Eldegard and Sonerud 2009).

Par exemple, des conditions météorologiques rudes vont moduler l'investissement des adultes dans la reproduction : ils vont notamment modifier leur date de ponte pour tenter d'optimiser la concordance de la période d'élevage des jeunes avec le pic d'abondance de nourriture et ainsi maximiser la qualité des conditions de développement de leur progéniture (Van Noordwijk et al. 1995; Visser et al. 1998, 2006, 2012; Møller 2008; Schaper et al. 2011). Cela peut aussi conduire au contraire, à l'abandon de cet évènement de reproduction si les conditions environnementales sont trop mauvaises (Mauck and Grubb 1995; Navarro and González-Solís 2007; Martin and Festa-Bianchet 2012; Thomson et al. 2014; Jenouvrier et al. 2015). Autre exemple que l'on peut citer, des ressources alimentaires limitées vont augmenter le temps alloué par les parents à la recherche de nourriture (Naef-Daenzer and Keller 1999; Lewis et al. 2001; Tremblay et al. 2003; Lloyd and Martin 2004). Ceci va provoquer un risque de compétition intra et interspécifique accru et *in fine* une plus forte probabilité de mortalité des adultes et des descendants (Powers and McKee 1994; Lewis et al. 2001). L'effort de recherche alimentaire (en temps et en énergie) plus conséquent lors de contraintes engendrées par un déséquilibre/dérèglement des facteurs abiotiques peut alors induire un coût pour la progéniture actuelle et mais aussi pour ceux produits lors des futurs évènements de reproduction (Davis et al. 2005; Kitaysky et al. 2010).

Parmi les facteurs biotiques largement étudiés dans le cadre du développement post-natal, on trouve les soins parentaux et la compétition fraternelle (intra-portée, Figure 3). Les soins parentaux regroupent toutes les dépenses énergétiques parentales permettant de maximiser le nombre et la qualité des descendants produits (Newton 1989; Clutton-Brock 1991). Ils comprennent notamment l'implication parentale dans le nourrissage des jeunes, le toilettage des descendants, l'hygiène du nid/terrier et la protection intra et interspécifique. Ces soins peuvent être mono ou bi-parentaux (Breder and Rosen 1966; Maynard-Smith 1982; Ricklefs and Miller 2000). Chez les espèces d'oiseaux nidicoles, ils sont déterminants pour la survie de la progéniture produite. En effet, les jeunes âgés de quelques jours sont incapables de maintenir une température corporelle suffisante ni de se déplacer (ils sont « coincés » au nid) et sont donc totalement dépendants de leurs parents. C'est en grande partie via le comportement de couvaison et la nourriture apportée au nid que les parents vont alors jouer sur les conditions de développement de leurs descendants (Lack 1954; Slagsvold 1997; Ricklefs and Miller 2000; Krebs and Davies 2009). En effet, selon leur efficacité de recherche alimentaire (dépendante notamment de la disponibilité alimentaire dans l'environnement), par exemple, les parents vont fournir la nourriture en quantité suffisante ou non.

S'ils n'y parviennent pas, cela va alors provoquer un état de jeûne pour le poussin, à l'origine de stress nutritif (Ricklefs and Peters 1981; O'Connor 1984; Nowicki et al. 1998). Également, en fonction de la nourriture sélectionnée par les soins du parent, les apports nutritionnels peuvent être complets ou non. Ainsi, des carences nutritionnelles des descendants ne sont pas rares (Boag 1987; Johnston 1993; Hunt Jr et al. 1996a, b; Kitaysky et al. 1999). Par ailleurs, les parents peuvent transmettre des molécules toxiques à leurs progénitures via les aliments (Isaksson and Andersson 2007; Sillanpää et al. 2008). La compétition fraternelle est le deuxième facteur biotique très influant dans la définition de la qualité des conditions de développement. Elle s'applique pour les portées et nichées comprenant au moins 2 descendants. La nourriture est alors souvent limitée car devant être répartie entre les descendants (Fujioka 1985; Royle et al. 1999; Tarlow et al. 2001; Hudson and Trillmich 2008; Nettle et al. 2013). Cela engendre des conflits au sein de la fratrie car chacun tend à accéder à la nourriture pour maximiser ses chances individuelles de survie (O'Connor 1978; Mock and Parker 1997; Love et al. 2003). Chez certaines espèces, le meurtre de la fratrie par un descendant pour monopoliser les soins parentaux prodigués n'est pas rare (Cash and Evans 1986; Drummond et al. 2000; Mock 2004).

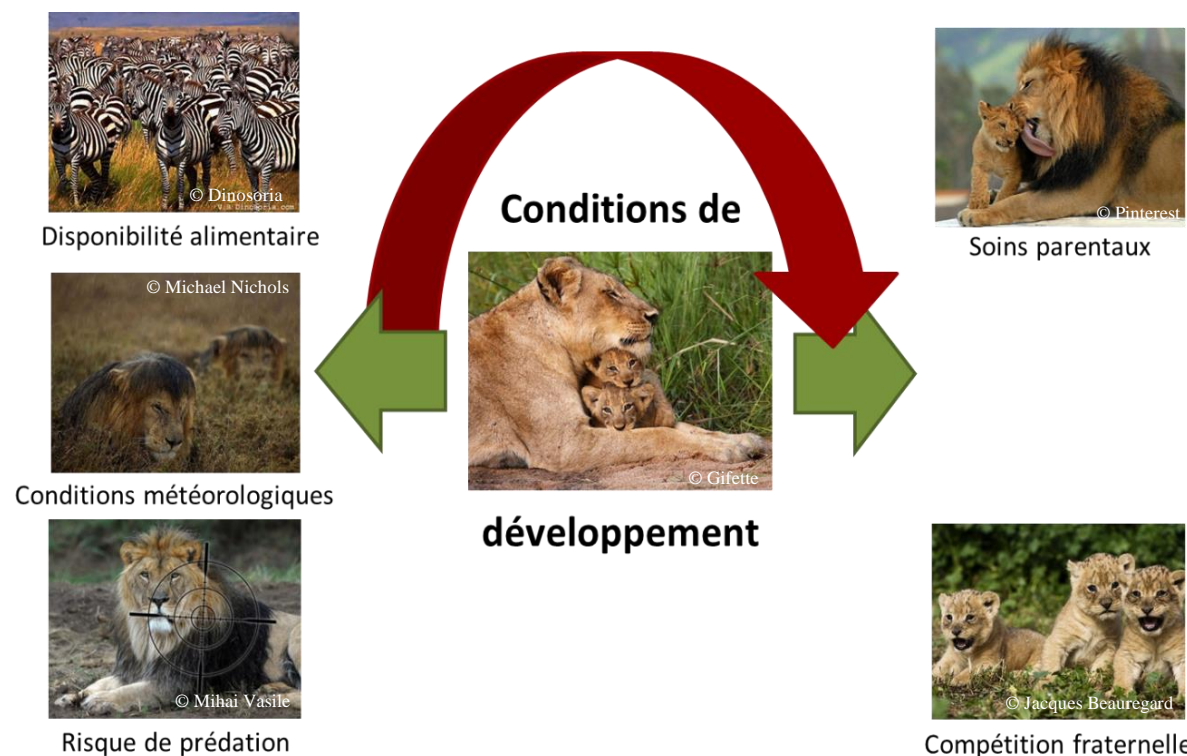


Figure 3 : Principaux facteurs biotiques et abiotiques influençant les conditions de développement post-natal. Les facteurs abiotiques présentés jouent directement mais aussi indirectement via la modulation des facteurs biotiques sur la qualité des conditions de développement.

Dans le cadre de ce doctorat, je me suis concentrée uniquement sur les effets de facteurs abiotiques et biotiques (à savoir la qualité des soins parentaux prodigués) des conditions de développement post-natal sur le phénotype et les performances des descendants produits chez les oiseaux. De ce fait, les effets parentaux pré-nataux, et notamment la transmission maternelle via la composition de l'œuf, ne sont pas pris en compte dans cette thèse. Également, les facteurs climatiques subis au moment de la croissance pré-natale ne sont pas considérés.

2. 3 L'importance de la qualité des conditions de développement

Du fait de la plasticité phénotypique individuelle, les modèles théoriques suggèrent qu'un déséquilibre/dérèglement léger d'un ou plusieurs facteurs définissant la qualité des conditions de développement n'aura pas ou peu d'effet sur le phénotype et les performances du descendant. En effet, l'individu va être capable de moduler son phénotype pour répondre positivement à la contrainte subie et s'y adapter (« plasticité phénotypique », Figure 4). Toutefois, au-delà d'un certain seuil (« atténuation phénotypique », Figure 4), la modification (intense et/ou prolongée) de l'un ou l'autre des paramètres développementaux peut engendrer des compromis morphologiques, physiologiques et comportementaux qui auront des conséquences (positives ou négatives) à plus ou moins long terme (« modification phénotypique », Figure 4 ; Monaghan 2008; Crino and Breuner 2015). La qualité des conditions de développement peut alors influencer sur le phénotype et les performances du descendant produit.

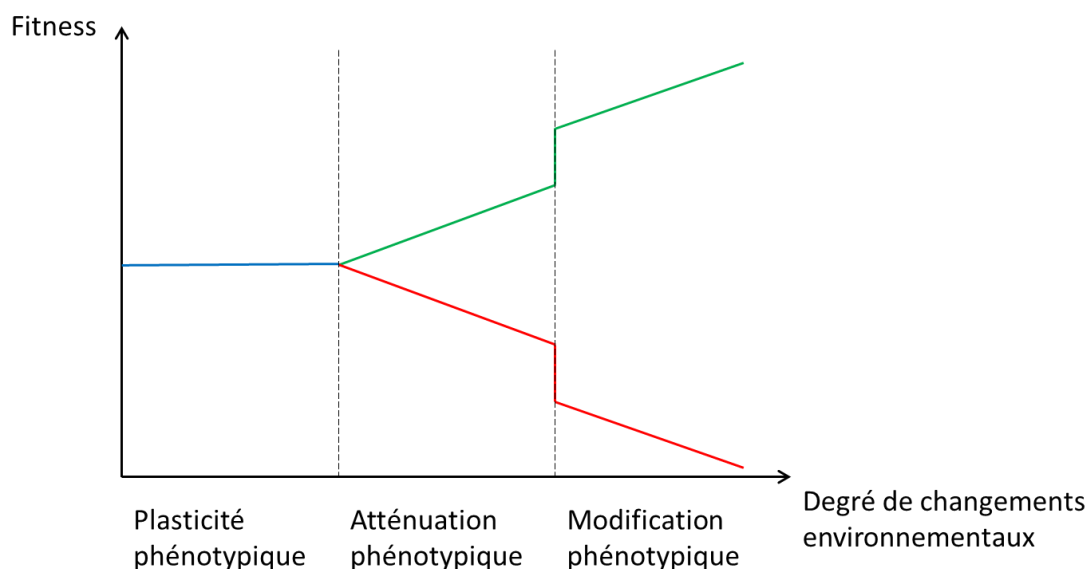


Figure 4 : Modulation de la fitness des descendants produits selon le degré de changements environnementaux subis entre les stades immature et adulte. Adaptée d'après Monaghan, 2008.

L'ampleur de ces altérations dépend de la contrainte rencontrée, de la sévérité et de la durée de ces mauvaises conditions de développement (May and Southwood 1990; Hull et al. 2007; Monaghan 2008; Marasco et al. 2016). Par ailleurs, Lindström, en 1999 a démontré que plus le dérèglement avait lieu tôt durant la phase de développement et plus les dommages engendrés étaient sévères.

3. Stress et allostasie

Les dérèglements biotiques et abiotiques durant le développement peuvent engendrer (à partir d'un certain seuil et/ou d'une certaine durée) des contraintes, associées notamment à un stress et/ou à la rupture de l'état d'homéostasie de l'individu.

Le stress se définit comme tout dérèglement/déséquilibre environnemental imprévisible qui tend à compromettre la valeur sélective d'un individu (Wingfield and Kitaysky 2002; Romero 2004; Bijlsma and Loeschcke 2005). Ce stimulus va engendrer une réponse physiologique et comportementale de l'organisme afin de maintenir un état homéostatique stable. L'ensemble des mécanismes internes déclenchés en réponse à cette contrainte définit l'allostasie (McEwen and Wingfield 2003; Wingfield 2005; Romero et al. 2009). La physiologie du stress est impliquée dans la réponse des individus soumis à une contrainte environnementale (Zera and Harshman 2001; Ricklefs and Wikelski 2002; Wingfield et al. 2008, 2011a; Angelier and Chastel 2009; Angelier and Wingfield 2013). La réponse mise en place par un individu dépend de la nature, de la durée et de l'intensité de l'évènement stressant subi. Notamment un stress de courte durée, dit stress aigu, induira une réponse transitoire et immédiate de l'organisme (Astheimer et al. 1992; Bray 1993; Wingfield et al. 1997). A l'inverse, une contrainte qui se prolonge ou qui se répète dans le temps, dit stress chronique, provoquera un état pathologique, et donc une modification phénotypique, du fait du maintien sur de longues périodes des mécanismes allostatiques (Sapolsky et al. 1986; Sapolsky 1992; Wingfield 1994; Korte et al. 2005). L'organisme met alors en place un état dit d'urgence (Wingfield et al. 1998) afin de maximiser sa survie au détriment de toutes les autres fonctions non-vitales mises en place comme, par exemple, la reproduction (Zera and Harshman 2001; Ricklefs and Wikelski 2002; Wingfield and Sapolsky 2003; Angelier et al. 2007c, 2009; Angelier and Chastel 2009) ou la croissance (Chrousos and Gold 1992; Laugero and Moberg 2000a, b; Spencer et al. 2003; Spencer and Verhulst 2007).

Ainsi, tout déséquilibre/dérèglement des conditions de développement induit une réponse allostatique de l'organisme qui peut avoir des conséquences sur le phénotype et les performances individuelles (Blas et al. 2005).

D'un point de vue proximal, tout stress ou toute contrainte induit l'activation de l'axe Hypothalamique-Hypophyso-Surrénalien (nommé par la suite d'après l'abréviation du terme anglais : Hypothalamic-Pituitary-Adrenal axis, soit axe HPA, Figure 5). La cascade de réactions rétroactives engendrée induit notamment la production quasi-immédiate et importante d'hormones glucocorticoïdes dont la corticostérone (désigné par la suite par le terme CORT) chez les oiseaux (Wingfield et al. 1998) et de catécholamines comme l'adrénaline (Korte et al. 1997, Figure 5). L'augmentation de la concentration plasmatique de ces molécules va modifier l'état physiologique et le comportement de l'individu (Wingfield and Ramenofsky 1999; Sapolsky 2000; Landys et al. 2006; Groothuis and Schwabel 2008; Romero et al. 2009). Notamment, la corticostérone, le principal glucocorticoïde chez les oiseaux, est impliquée lors d'un stress aigu dans la mobilisation des réserves énergétiques afin d'aider les défenses biologiques dans le maintien de l'homéostasie (Chrousos and Gold 1992; Wingfield et al. 1998). Par ailleurs, cette augmentation plasmatique de glucocorticoïdes va promouvoir des comportements coûteux en énergie comme la recherche et la prise alimentaire (Astheimer et al. 1992; Breuner et al. 1998; Kitaysky et al. 2001) qui sont particulièrement bénéfiques pour la survie de l'individu. Enfin, cette réponse physiologique promeut la suppression de toute fonction non-immédiatement vitale comme la reproduction (Wingfield and Sapolsky 2003; Landys et al. 2006; Breuner et al. 2008) ou la croissance (Korte et al. 2005; Wingfield 2005). A l'inverse, en cas de stress chronique, l'exposition à des taux élevés de corticostérone sur de longues périodes va réduire les capacités cognitives, les fonctions immunes et la masse musculaire des individus (revu dans Sapolsky et al. 2000), voire compromettre leur survie (Romero and Wikelski 2001; Brown et al. 2005; Kitaysky et al. 2007, 2010; Goutte et al. 2010).

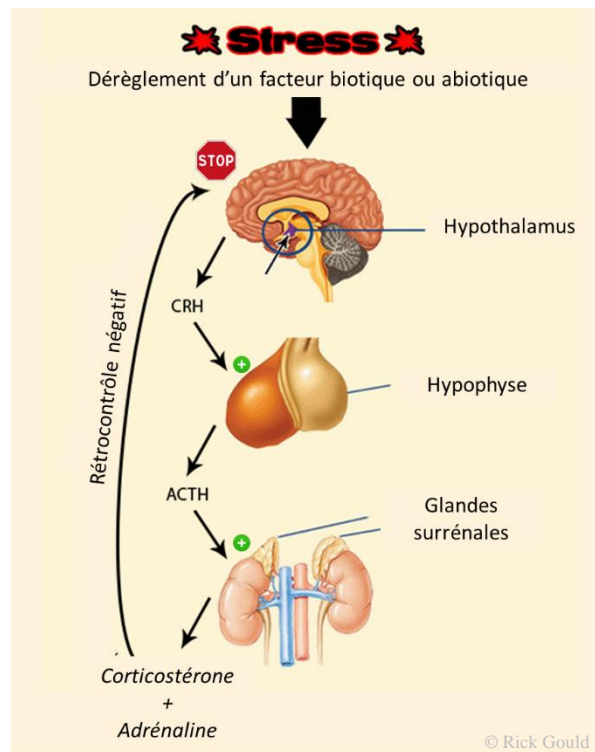


Figure 5 : L'activation de l'axe HPA lors d'un stress. Cette cascade permet la production d'hormones dont la corticostérone et l'adrénaline. D'après Wingfield et al., 1998.

Du fait de la capacité des individus à moduler le taux de glucocorticoïdes sécrétés en fonction de la nécessité et de l'intérêt à activer l'état d'urgence ou non, l'utilisation de protocoles de stress standardisés est appropriée pour obtenir des informations sur la sensibilité de l'individu à une perturbation environnementale. En effet, en réponse à une telle perturbation, certains individus vont déclencher une réponse au stress « forte » (taux de corticostérone élevés suite au stress, i.e. forte sensibilité au stress) tandis que d'autres vont avoir une réponse beaucoup plus faible (taux de corticostérone faible suite au stress, i.e. faible sensibilité au stress, Sims and Holberton 2000; Saino et al. 2003; Wingfield and Sapolsky 2003; Lendvai et al. 2007). Afin de mesurer l'impact de la qualité des conditions de développement post-natal sur le phénotype et les performances individuelles, j'ai utilisé ces deux outils physiologiques (taux de corticostérone « basal » et taux de corticostérone induit par un stress standardisé). Ils permettent de comprendre comment les poussins ressentent ces perturbations environnementales et comment ils y répondent. Et du fait de leur rôle organisationnel des grandes fonctions biologiques au cours du développement (Meylan et al. 2012), la mesure de ces niveaux d'hormones de stress permet d'étudier le phénomène de plasticité phénotypique et ses conséquences.

4. Les conséquences à court et long terme des conditions de développement

Avant de distinguer les effets déjà mis en évidence à court et long terme des conditions de développement sur le phénotype et les performances individuelles, notons que plusieurs études menées sur des espèces d'oiseaux ont montré qu'il existe une relation sexe-dépendante entre les conditions de développement rencontrées et la réponse phénotypique mise en place par l'individu (De Kogel 1997; Martins 2004; Kudielka and Kirschbaum 2005; Råberg et al. 2005; Liu et al. 2006; Verhulst et al. 2006; Arnold et al. 2007; Mueller and Bale 2007). Les origines de ces différences de réponses phénotypiques selon le sexe de l'individu ne sont pas bien connues mais plusieurs hypothèses ont été émises pour tenter de les expliquer (Lindström 1999). Du fait du dimorphisme sexuel qu'il existe chez la majorité des espèces, le sexe le plus lourd (très souvent le mâle) aurait des besoins nutritionnels plus élevés et donc serait plus sensible à la qualité de son environnement (Howe 1977; Blank and Nolan 1983; Clutton-Brock et al. 1985; Slagsvold et al. 1986; Teather and Weatherhead 1989; Torres and Drummond 1997; Nager et al. 2000; Badyaev et al. 2003). Par ailleurs, le coût associé au développement des organes reproducteurs mâles pourrait expliquer leur plus grande sensibilité. Toutefois, contre-intuitivement, certaines études ont démontré que parfois le sexe le plus léger (la femelle) était plus sensible à des variations de son environnement (Dhondt 1970; Hipkiss et al. 2002; Zanette et al. 2005; Schmidt et al. 2012). Deux hypothèses ont alors été détaillées. La première stipule que la plus grande sensibilité des femelles chez les oiseaux proviendrait de leur hétérogamétie (les femelles ont des chromosomes sexuels hétérozygotes ZW tandis que les mâles sont homozygotes ZZ). Cette hétérogamétie induirait une plus forte mortalité du fait de l'expression d'allèles récessives délétères (Trivers 1972, 1985; Torres and Drummond 1997). Deuxièmement, plusieurs études ont appréhendé cette question via des modifications de tailles de nichées au sein d'une espèce donnée et ont suggéré que le déterminant clé permettant de distinguer le sexe le plus sensible aux conditions de développement serait la disponibilité alimentaire (Martins 2004; Smith et al. 1989; Oddie 2000). En effet, le rapport de force s'exerçant entre les deux sexes lors des compétitions fraternelles défavoriserait le sexe faible lorsque la taille de la nichée est importante. En effet, étant plus petit et plus léger, il est souvent moins bien placé dans la hiérarchie de la fratrie. Ainsi, il a moins accès à la nourriture, sa condition corporelle est donc moins bonne et cela conduirait alors à des performances reproductrices limitées une fois adulte (Kilner 1998). Au contraire, lorsque la taille de la nichée est réduite, le sexe fort est défavorisé par ces parents car il est plus coûteux à élever pour ces derniers.

Des études supplémentaires prenant en compte le sexe des poussins dans l'analyse de l'impact des conditions de développement sur le phénotype et les performances des organismes semblent donc nécessaires pour préciser ces observations (Clotfelter 1996; Jones et al. 2009). C'est un des éléments importants que j'ai considéré dans les différentes études qui composent mon doctorat.

4.1 Etat actuel des connaissances concernant l'influence des conditions de développement sur le phénotype des oiseaux

4.1.1 Effets des conditions de développement post-natal à court terme

Au cours du développement post-natal, à court terme, toute contrainte ou tout stress perçu par la progéniture peut avoir des conséquences morphologiques, physiologiques et/ou comportementales non-négligeables (revue dans Schoech et al. 2011). Tous les effets mis en évidence jusqu'à aujourd'hui semblent, à court terme, délétères (Tableau 1). Toutefois, l'ensemble des réponses mises en place par les organismes permet de remobiliser l'énergie disponible vers les fonctions vitales afin d'assurer la survie du poussin malgré les contraintes rencontrées durant sa croissance.

De nombreuses études se sont déjà concentrées sur l'impact à court terme de la qualité des conditions de développement sur le phénotype et les performances individuelles des descendants (Blas et al. 2007; Schoech et al. 2011; Drummond and Ancona 2015). Bien que les effets des conditions de développement sur la croissance et la survie des poussins soient très bien documentés, relativement peu d'études ont jusqu'à présent examiné l'impact de ces conditions sur la physiologie du stress et de l'allostasie. Plus surprenant encore, les résultats trouvés semblent parfois contradictoires (Tableau 1). Par ailleurs, la capacité des parents à moduler l'impact des facteurs environnementaux sur le développement de leur progéniture a rarement été pris en compte. Pourtant, on pourrait imaginer que des parents de bonne qualité pourrait atténuer l'influence néfaste de contraintes environnementales (exemple : faible disponibilité alimentaire ou risque de prédation accru) sur le développement de leurs poussins. Durant ce doctorat, je me suis particulièrement intéressée à ces différentes questions.

Tableau 1 : Récapitulatif des différents effets à court terme sur la morphologie, la physiologie, le comportement et la survie déjà mis en évidence dans les études déjà disponibles dans la littérature scientifique.

	Paramètre étudié	Effets à court terme	Références bibliographiques associées
Morphologie	Vitesse de croissance	Diminution	Boag 1987; Deerenberg et al. 1996; De Kogel 1997; Kitaysky 1997; Nowicki et al. 2002; Buchanan et al. 2004; Spencer and Verhulst 2007; Schmidt et al. 2012; Grace et al. 2017a
	Asymétrie fluctuante	Augmentation	Clinchy et al. 2004; Pravosudov and Kitaysky 2006
Physiologie	Métabolisme de repos	Augmentation de la variabilité	Spencer and Verhulst 2008
	Concentration basale plasmatique de CORT	Augmentation; Diminution	(+) : Kitaysky et al. 1999; Saino et al. 2003; Suorsa et al. 2003; Honarmand et al. 2010 ; (-) : Sims and Holberton 2000
	Sensibilité de l'axe HPA	Augmentation	Pravosudov and Kitaysky 2006; Love and Williams 2008; Spencer et al. 2009; Crino et al. 2011; Fairhurst et al. 2012
	Dynamique d'érosion des télomères	Accélération	Monaghan et al. 2012; Herborn et al. 2014; Nettle et al. 2014
	Efficacité du système immunitaire	Diminution	Saino et al. 1997; Ilmonen et al. 2003; Naguib et al. 2004; Loiseau et al. 2008b; Eraud et al. 2008; Butler et al. 2010
Comportement	Comportement de quémante alimentaire	Augmentation	Kitaysky et al. 2001; Loiseau et al. 2008b; Wada and Breuner 2008
	Communication parent-descendant	Diminution	Loiseau et al. 2008a
Survie	Probabilité de survie au stade poussin	Diminution	Van de Pol et al. 2006

4.1.2 Effets des conditions de développement à long terme

Afin d'appréhender les impacts engendrés sur les populations naturelles et donc de rechercher des outils de conservation efficaces, de plus en plus d'études scientifiques s'intéressent aux effets à long terme de conditions de développement post-natal de mauvaise qualité au vu de leurs effets déjà non négligeables à court terme (Suorsa et al. 2003; Monaghan 2008; Busch and Hayward 2009; Sih 2011; Crino et al. 2013). De manière très intéressante, des effets sur la morphologie, la physiologie et le comportement ont été mis en évidence (revue dans Schoech et al. 2011). Il est intéressant de noter que non seulement des effets négatifs peuvent être induits par ces conditions de développement contraignantes mais une littérature scientifique grandissante tend également à démontrer des effets adaptatifs positifs sur le phénotype et les performances du descendant produit (Monaghan and Hausmann 2015; Crino and Breuner 2015). De ce fait, les résultats obtenus par les différentes études qui se sont intéressées à cette question sont controversés. Ici, nous présentons une partie des effets significatifs recensés à l'heure actuelle dans la littérature scientifique associée (Tableau 2).

Malgré la grande diversité des réponses phénotypiques mise en évidence par les différentes études scientifiques qui se sont intéressées à cette question biologique, certains aspects tels que l'attractivité visuelle des individus ou la gestion des dépenses énergétiques des individus restent peu étudiés. Également, les rares études qui se sont penchées sur le succès reproducteur ont trouvé des résultats contrastés (négatifs: Nowicki et al. 1998; Buchanan et al. 2003 ; positifs : Crino et al. 2014b). De ce fait, entreprendre des travaux sur ces questions semble nécessaire pour préciser les effets de la qualité des conditions de développement sur les performances individuelles, et ceci correspond à l'un des objectifs principaux de mon doctorat.

Tableau 2 : Récapitulatif des différents effets à long terme sur la morphologie, la physiologie, le comportement, la reproduction et la survie déjà mis en évidence dans les études déjà disponibles dans la littérature scientifique.

	Paramètre étudié	Effets à long terme	Références bibliographiques associées
Morphologie	Taille définitive des organes et structures squelettiques	Diminution	Delany et al. 1994; Searcy et al. 2004; Gil et al. 2006; Schmidt et al. 2012 ; Sewall et al. 2013
	Performances de vol	Augmentation; Diminution	(+) : Verspoor et al. 2007 ; (-) : Criscuolo et al. 2011
Physiologie	Sensibilité de l'axe HPA	Augmentation; Aucun effet	(+) : Liu et al. 2000; Pravosudov and Kitaysky 2006; Love and Williams 2008; Spencer et al. 2009; Schmidt et al. 2012; Kriengwatana et al. 2014 ; (NA) : Crino et al. 2014a
	Stress oxydatif	Augmentation	Arnold et al. 2007; Haussmann et al. 2012; Tissier et al. 2014, revue dans Costantini et al. 2011
	Efficacité du système immunitaire	Augmentation	Tschirren et al., 2009
	Dynamique d'érosion des télomères	Accélération	Haussmann and Marchetto 2012; Monaghan and Spencer 2014
	Capacités cognitives	Augmentation; Diminution	(+) : Calandreau et al. 2011; Goerlich et al. 2012; Crino et al. 2014a ; (-) : Pravosudov et al. 2005 ; Nowicki et al. 2002; Kitaysky et al. 2003; Buchanan et al. 2003; Buchanan et al. 2004; Krause et al. 2009
	Métabolisme de repos	Augmentation	Criscuolo et al. 2008; Schmidt et al. 2012 ; Verhulst et al., 2006
Comportement	Statut hiérarchique	Diminution	Royle et al. 2005
	Comportement de néophobie et de réactivité face à un prédateur	Diminution	Spencer and Verhulst 2007; Grace et al. 2017b
Reproduction	Investissement dans l'incubation	Diminution	Spencer et al. 2010
	Investissement dans l'élevage des jeunes	Augmentation	Crino et al. 2014b
	Date de reproduction	Retardée	Alonso-Alvarez et al. 2006; Blount et al. 2006
	Probabilité de recrutement dans le groupe d'individus reproducteurs et attractivité sexuelle	Augmentation; Diminution	(+) : Cartwright et al. 2014 ; (-) : Van de Pol et al. 2006 ; Spencer et al. 2005 ; Buchanan et al. 2003; Buchanan et al. 2004 ; Roulin et al. 2008
Survie	Probabilité de survie à l'âge adulte	Diminution	Gustafsson and Sutherland 1988; Harris et al. 1994; Cam et al. 2003; Reid et al. 2003; Millon et al. 2011 ; De Kogel 1997; Birkhead et al. 1999; Van de Pol et al. 2006; Blas et al. 2007; Cam and Aubry 2011; Saino et al. 2012
	Longévité	Diminution	Monaghan et al. 2012; Haussmann et al. 2012; Tissier et al. 2014 ; Crino et al., 2014b ; Cartwright et al., 2014

4.2 Théories liées aux conséquences des conditions de développement sur la « fitness »

Il est intéressant de noter que la qualité des conditions environnementales auxquelles l'organisme est soumis à l'âge adulte serait également déterminante pour estimer la direction (positive ou négative) des effets à long terme de conditions de développement contraignantes. En effet, durant le développement, le descendant produit un phénotype permettant de maximiser ces chances de survie dans un environnement donné. En revanche, si l'environnement varie fortement après la fin de sa croissance, son phénotype deviendra mal-adapté et une diminution de la fitness peut se produire.

Monaghan a détaillé dans un article publié en 2008 toutes les hypothèses théoriques autour de l'impact à long terme des conditions de développement selon les conditions environnementales rencontrées à l'âge adulte. Bien que des théories intermédiaires aient été énoncées, deux grandes hypothèses principales se confrontent dans ce cadre théorique : l'hypothèse du *silver-spoon* et l'hypothèse de la *match-mismatch environment*.

L'hypothèse du *silver spoon* qui se traduit littéralement en français par l'hypothèse de la cuillère d'argent stipule qu'un individu ayant grandi avec des conditions environnementales de bonne qualité aura toujours une fitness individuelle supérieure à celle d'un individu élevé dans de mauvaises conditions (Figure 6A). Ce paradigme s'applique quel que soit la qualité des conditions environnementales rencontrées à l'âge adulte : la différence de fitness individuelle s'accroît même avec l'amélioration des conditions environnementales.

L'hypothèse de la *match-mismatch environment* traduit le fait que peu importe les conditions de développement rencontrées, si elles sont identiques à celles subies à l'âge adulte, alors la fitness de l'individu sera maximale (Figure 6B). Ainsi, un descendant qui grandit sous de mauvaises conditions de développement, s'il se maintient dans un environnement présentant les mêmes contraintes une fois adulte, sera parfaitement adapté à ces conditions et aura donc une fitness maximisée. En revanche, si les conditions environnementales s'améliorent, il ne sera plus adapté à son environnement et sa fitness sera alors réduite.

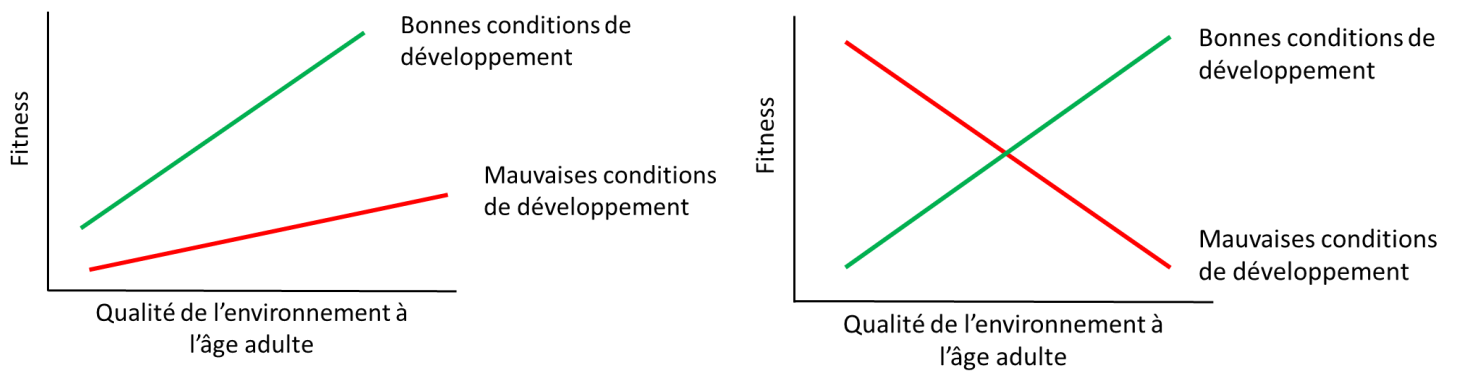


Figure 6 : Représentation graphique des hypothèses de (A) *silver spoon* et (B) *mismatch environment*. La fitness de l'individu dépend à la fois de la qualité des conditions de développement mais aussi de la qualité de l'environnement à l'âge adulte. Tiré de Monaghan, 2008.

La validité de ces deux théories reste à l'heure actuelle très débattue. En effet, ces hypothèses sont toutes les deux validées par des études scientifiques. En revanche, elles sont basées sur le relevé de mesures morphologiques et/ou physiologiques et/ou comportementales qui n'estiment que partiellement la fitness d'un individu, et généralement avant l'atteinte de la maturité sexuelle. Or, une étude remarquable menée par Van de Pol et ces collègues (2006b) a démontré que l'estimation de la fitness d'un individu devait se faire d'une part en utilisant des outils écologiques complémentaires et d'autre part en réalisant des mesures tout au long de la vie des individus et notamment au stade reproducteur. En effet, toujours d'après Van de Pol et al. (2006b), les effets des conditions de développement varient selon l'âge et l'histoire de vie des individus. Ainsi, des études à long terme replaçant leurs questions biologiques dans un contexte d'écologie évolutive et s'employant à approximer la fitness des individus avec des marqueurs robustes semblent maintenant nécessaires. C'est grâce à une approche expérimentale que je me suis intéressée à cette problématique.

5. L'approche écophysiological

Les mécanismes physiologiques qui régissent la réponse des individus aux contraintes environnementales peuvent être des marqueurs des conséquences d'un déséquilibre de l'environnement sur le phénotype ou les performances des individus. Ils permettent donc de comprendre comment les individus ayant été confrontés à des conditions de développement données réagissent et sont affectés par un environnement donné lors de la phase de développement (court terme) et à l'âge adulte (long terme).

On peut définir la fitness d'un individu comme la contribution génétique de la descendance produite par un individu aux futures générations de la population. En d'autres termes, elle correspond au succès relatif de survie et de reproduction d'individus porteurs d'allèles donnés au sein d'une population (Ricklefs and Miller 2000; Danchin et al. 2005).

Cette notion complexe à comprendre et à appréhender n'est habituellement pas mesurée de manière directe car il est généralement impossible de suivre un individu et sa descendance dans le milieu naturel (Van de Pol et al. 2006b). Néanmoins, des outils écologiques morphologiques, physiologiques et comportementaux peuvent être utilisés pour tenter de l'estimer via le phénotype et les performances individuelles (Breuner et al. 2008). Dans le cadre de ce doctorat, je me suis focalisée sur plusieurs indices phénotypiques complémentaires qui permettent de comprendre comment les individus sont impactés par la qualité de leurs conditions de développements et d'évaluer ces effets sur des estimateurs de la fitness.

5.1 *La condition corporelle et le métabolisme*

La condition corporelle d'un individu est un indice des réserves énergétiques dont il dispose (Jakob et al. 1996; Stevenson and Woods 2006; Moya-Laraño et al. 2008; Peig and Green 2009, 2010). Un organisme est composé de tissus dits de structure, non-mobilisables pour produire de l'énergie cellulaire ; et de tissus dits de réserve, contenant des sources lipidiques, glucidiques ou protéiques dégradables par le métabolisme pour permettre la croissance, le maintien général de l'organisme ou la réalisation d'activités non-essentiels à la survie telles que la reproduction ou la croissance (Klanjscek et al. 2007).

La condition corporelle se calcule (grâce à plusieurs méthodes distinctes) en corrigeant la masse de l'individu par un indice de taille (Stevenson and Woods 2006; Peig and Green 2009).

En effet, estimer la condition corporelle uniquement à partir d'une mesure de masse ne permet pas de faire la distinction entre un individu qui est lourd parce qu'il dispose d'une grande quantité de tissus de réserve ou parce qu'il présente une quantité importante de tissu de structure (Peig and Green 2009; Labocha and Hayes 2012).

Grâce à ce calcul, on sait que plus la condition corporelle d'un individu est élevée et plus il est composé de tissus de réserve, de type tissus adipeux notamment.

Pour un individu en croissance, ce paramètre morphologique est très intéressant car il nous renseigne non seulement sur la qualité des conditions environnementales (disponibilité alimentaire et conditions climatiques) mais également sur l'investissement des parents dans l'élevage des jeunes (Donald et al. 2001; Navarro and González-Solís 2007; Geiger et al. 2012). Ainsi, au stade immature, les réserves énergétiques disponibles vont influencer la vitesse de croissance des individus. La condition corporelle d'un poussin nous permet alors d'estimer la quantité d'énergie qu'il peut allouer à sa survie et à des fonctions non-essentielle à sa survie immédiate telle que sa croissance (Ricklefs et al. 1980; Taylor and Konarzewski 1989; Riou and Hamer 2010; Labocha and Hayes 2012). Par ailleurs, un individu en bonne condition corporelle aura alors une meilleure résistance au jeûne (Evans 1969; Atkinson and Ramsay 1995) et un système immunitaire plus efficace (Møller et al. 1998). Plusieurs études se sont alors basées sur la mesure de la condition corporelle comme estimateur de la fitness des immatures.

Chez les individus adultes, la condition corporelle est également un paramètre intéressant à étudier. En effet, il nous renseigne dans un premier temps sur la qualité des conditions abiotiques (et notamment la disponibilité alimentaire) dans lesquels ils évoluent (Owen and Cook 1977). Également, cela nous donne une indication sur les capacités des individus à acquérir efficacement de la nourriture dans leur environnement (du Plessis et al. 2012). Il a été démontré que la condition corporelle d'un individu mature sexuellement était positivement corrélée avec sa probabilité de se reproduire (Andersson 1986; Cotton et al. 2006). Chez les individus adultes, cette variable est alors également utilisée pour estimer leur fitness. En effet, plus la condition corporelle d'un individu est bonne et plus il dispose d'énergie à allouer à des fonctions non-vitales pour sa survie immédiate comme la reproduction. En revanche, pour un individu adulte, une condition corporelle trop importante est associée à des coûts et notamment à une réduction de son succès reproducteur et de sa survie (Blums et al. 2005).

La condition corporelle d'un individu permet donc de renseigner sur les quantités d'énergie qu'il peut allouer à la survie et/ou à la reproduction et/ou à la croissance pour maximiser sa fitness (Stevenson and Woods 2006; Peig and Green 2009).

La condition corporelle est souvent et logiquement corrélée au budget énergétique des individus, c'est-à-dire à l'intensité de leur métabolisme (Bryant 1997; McNab 2002; O'Connor et al. 2006). Ce budget est notamment déterminé par le métabolisme basal des individus (Moe et al. 2005; Vézina et al. 2006), qui correspond aux dépenses énergétiques minimales de l'organisme nécessaires uniquement au maintien des fonctions vitales hors thermorégulation (McNab 1997; Speakman et al. 2004). Ce taux basal métabolique est dépendant non seulement de la condition corporelle des individus mais aussi d'autres facteurs individuels (comme l'âge, le taux plasmatique de testostérone ou la taille du cerveau par exemple) qui permettent d'observer au sein d'une même population des différences de gestion des réserves énergétiques (Speakman et al. 2004; Broggi et al. 2007; Careau et al. 2008; Burton et al. 2011; Konarzewski and Książek 2013). Ainsi, pour une même contrainte environnementale, chaque individu – en fonction de sa stratégie de gestion des compromis énergétiques – va répondre à ce dérèglement environnemental d'une manière qui lui est propre (Nilsson 2002; Careau et al. 2008). Le choix de l'investissement de l'énergie dans des fonctions vitales (survie) et non-vitales (reproduction, croissance) va alors également être différent d'un individu à l'autre (Larivée et al. 2010; Rønning et al. 2016).

Etudier la condition corporelle et le métabolisme de repos semble donc intéressant pour comprendre les effets à court terme et à long terme de la qualité des conditions de développement sur les organismes et j'ai donc utilisé ces indices/mécanismes lors de mon doctorat.

5.2 La réponse au stress

En complément de l'étude de la condition corporelle, des taux métaboliques et de la vitesse de croissance des individus, il est possible d'utiliser des marqueurs physiologiques tels que les taux plasmatiques de glucocorticoïdes pour estimer la qualité et l'état de santé d'un individu (Kitaysky et al. 1999; Romero and Wikelski 2001, 2002; Romero 2004; Walker et al. 2005; Stevenson and Woods 2006; Bonier et al. 2009; Angelier et al. 2010b).

On distingue deux concentrations de glucocorticoïdes : le taux basal et le taux induit par un stress.

Le niveau basal de glucocorticoïdes nous renseigne sur les compromis énergétiques réalisés par l'individu au moment du prélèvement (Kitaysky et al. 1999; Love et al. 2004; Landys et al. 2006). En effet, les glucocorticoïdes permettent de moduler la mobilisation des réserves énergétiques internes. Ainsi, la concentration basale plasmatique en glucocorticoïdes reflète la balance entre l'énergie disponible et la demande énergétique pour la réalisation d'une activité spécifique (Landys et al. 2006). Ce taux basal est plus élevé lorsque les ressources sont en quantité limitée (Kitaysky et al. 1999, 2007; Lynn et al. 2003 ; Angelier et al. 2007c) ou lorsque l'individu dispose de peu de réserves énergétiques (Cherel et al. 1988; Lynn et al. 2003, 2010; Angelier et al. 2015) ou lorsque les demandes énergétiques sont accrues, comme par exemple lors de la reproduction (Love et al. 2004; Landys et al. 2006).

Ainsi, la concentration plasmatique basale en corticostérone peut nous renseigner sur la façon dont l'organisme en croissance perçoit la qualité de ces conditions de développement. Également, à long terme, ce taux plasmatique nous indique l'état physiologique et énergétique de l'individu une fois le développement terminé (stade adulte).

Lors d'un déséquilibre/dérèglement environnemental, l'axe HPA est activé et une sécrétion accrue de glucocorticoïdes a lieu. La concentration plasmatique obtenue en réponse à une contrainte est en général 5 voire 10 fois plus importante que le taux basal, selon les espèces (Bókony et al. 2009). La concentration maximale en réponse au stress ainsi que le facteur multiplicateur par rapport au taux basal reflètent le degré de sensibilité au stress de l'individu (Ricklefs and Wikelski 2002; Wingfield and Sapolsky 2003; Lendvai et al. 2007; Bókony et al. 2009). Au bout de plusieurs heures voire plusieurs minutes, si la situation s'améliore, le taux de glucocorticoïdes retourne à son taux basal (Angelier et al. 2015). On parle alors d'épisode de stress aigu. Si la situation reste contraignante pour l'organisme, il est alors exposé pendant de longs laps de temps à des taux élevés d'hormone de stress. On parle alors de stress chronique. Ces expositions prolongées peuvent causer une baisse des capacités cognitives, des fonctions immunes voire même compromettre la survie de l'individu (Sapolsky 2000; Romero and Wikelski 2001; Brown et al. 2005; Kitaysky et al. 2007, 2010; Goutte et al. 2010) et donc *in fine* sa fitness.

Cette mesure de réponse au stress nous permet alors, dans le cadre de l'étude de l'influence de la qualité des conditions de développement sur le phénotype des individus, de déterminer leur capacité à gérer une perturbation environnementale. Cette mesure nous permet de déceler de quelle manière l'individu (court terme : poussin ou long terme : adulte) répond à une contrainte de l'environnement, et la manière dont il gère une telle perturbation (via la vitesse d'activation de l'état d'urgence avec ses conséquences en termes de performance).

5.3 Les télomères

La détermination de la longueur et de la dynamique d'érosion des télomères est, depuis peu, désignée comme un outil moléculaire innovant et robuste dans l'estimation de la fitness des individus.

Les télomères sont des régions hautement répétitives, contenant beaucoup de guanine et de cytosine et formant des complexes ADN-protéines à l'extrémité des chromosomes. Ils jouent un rôle essentiel dans le maintien de l'intégrité et de la stabilité du génome codant (Blackburn 1991; Monaghan and Haussmann 2006). En effet, du fait de la réplication semi-complète des deux brins d'ADN par la protéine Taq polymérase, lors de chaque division cellulaire, ce sont des fragments télomériques non-codants qui disparaissent et non des portions génomiques codantes (Harley et al. 1990; Olovnikov 1996; Campisi et al. 2001; Blasco 2007). Toutefois, lorsque les télomères deviennent trop courts, une fusion des chromosomes est possible. Le cas échéant, lorsque ces fragments télomériques ont intégralement disparu, ce sont alors des séquences nucléotidiques codantes qui vont être raccourcies. Ceci va avoir des conséquences délétères pour les cellules : ces dernières vont devenir non-fonctionnelles et à terme mourir. C'est alors le début de la sénescence. La longueur des télomères renseigne donc sur la longévité maximale d'un individu, composante essentielle de la fitness individuelle (Salomons et al. 2009; Heidinger et al. 2012; Barrett et al. 2013; Bauch et al. 2014; Boonekamp et al. 2014b; Fairlie et al. 2016). La dynamique d'érosion des télomères est également un très bon estimateur de la probabilité de survie d'un individu (Bize et al. 2009; Boonekamp et al. 2014a). C'est au moment du développement que la dynamique d'érosion des télomères est la plus importante. En effet, au moment de la croissance, le nombre de divisions cellulaires semi-complètes est très important afin de permettre la mise en place structurale de l'organisme. Le stress provoqué par l'exposition à une contrainte quelconque durant le développement génère des molécules réactives de l'oxygène qui vont augmenter le raccourcissement des télomères par le biais d'une inactivation de la Taq polymérase (Hall et al. 2004; Nettle et al. 2013; Boonekamp et al. 2014a; Herborn et al. 2014; Meillère et al. 2015; Watson et al. 2015; Young et al. 2017).

Ainsi, les organismes sont plus sensibles aux contraintes environnementales (et donc à la qualité des conditions de développement) durant leur croissance. La vitesse d'érosion dépend donc aussi de l'âge de l'individu.

S'intéresser à la longueur et à la dynamique d'érosion des télomères est donc une approche innovante pour évaluer si l'organisme en croissance perçoit son environnement comme contraignant. Également, à long terme, cela permet d'étudier si la qualité des conditions de développement influe sur la longévité des organismes.

6. Intérêt de l'étude des conditions de développement en milieu naturel et en milieu contrôlé

Il est intéressant d'étudier l'impact des conditions de développement dans le milieu naturel afin de se placer dans une situation plus réaliste et d'observer les réponses exactes des organismes aux modulations (même légères) de leur environnement abiotique et biotique (Drummond and Ancona 2015) notamment dans le cadre de mesures de conservation (Suorsa et al. 2003; Monaghan 2008; Busch and Hayward 2009; Sih 2011; Crino et al. 2013).

Toutefois au vu de la difficulté de réaliser des études sur la faune sauvage en milieu naturel, la majorité des expérimentations sur les effets des conditions de développement a été effectuée en milieu contrôlé (même si certains des protocoles expérimentaux détaillés ci-après ont été réalisés en milieu naturel !). Par ailleurs, travailler en milieu contrôlé, c'est-à-dire en captivité, permet d'identifier souvent plus aisément (car moins de facteurs confondants) les facteurs primordiaux dans la mise en place d'une réponse phénotypique de l'organisme à une contrainte (Monaghan 2008; Crino and Breuner 2015). Pour cela, généralement, un seul paramètre environnemental est modifié. Différents protocoles expérimentaux peuvent être réalisés afin d'induire une contrainte durant le développement de la progéniture.

Une diminution de la quantité de nourriture fournie par les parents aux poussins peut être obtenue soit en handicapant physiquement l'un ou l'autre des parents, par réduction des capacités de vol en les alourdissant ou en leur rétrécissant certaines plumes essentielles au vol (Mauck and Grubb 1995; Harding et al. 2009) ; en retirant l'un des deux partenaires durant l'élevage des jeunes, le parent restant ne pouvant compenser totalement l'absence du deuxième parent, les poussins seront moins nourris (Hegner and Wingfield 1987; Schwagmeyer et al. 2002; Mazuc et al. 2003b; Lendvai and Chastel 2008) ; en augmentant la taille de la nichée, la compétition intra-fraternelle va donc augmenter et chaque poussin aura accès à moins de nourriture (Verhulst et al. 2006; Boonekamp et al. 2014a). Une diminution de la quantité de nourriture fournie aux parents durant l'élevage des jeunes ou une diminution de la qualité de la nourriture peut être réalisée en modifiant la nourriture fournie *ad-libitum* (Buchanan et al. 2003; Blount et al. 2006). Un exemple classique est la réduction de l'apport en protéines (Birkhead et al. 1999). Ces carences peuvent avoir des effets non-négligeables sur le phénotype en devenir du descendant. Une autre forme de contrainte développementale applicable est le challenge immunitaire, par ajout d'antigène inactif d'un pathogène, l'activation du système immunitaire du descendant va orienter les compromis énergétiques vers la défense de l'organisme c'est-à-dire sa survie au détriment de sa croissance (Fair and Ricklefs 2002; Eraud et al. 2009). La réalisation de perturbation anthropique reproduisant des événements de prédation et donc de stress peut également être employée pour perturber le développement du descendant (Walker et al. 2005; Crino et al. 2013). Enfin, une modification directe de la concentration plasmatique de glucocorticoïdes, la famille des hormones dites de stress, peut être réalisée par ingestion ou injection (Spencer and Verhulst 2008; Grace et al. 2017a). Bien que tous ces protocoles expérimentaux soient intéressants et conviennent parfaitement pour mimer une contrainte durant le développement, Parker and Maestripieri (2011) ont souligné le besoin d'homogénéiser l'approche expérimentale réalisée sur toutes les espèces afin de standardiser et de renforcer les résultats obtenus.

Les expérimentations réalisées en milieu contrôlé regroupent la majeure partie des connaissances actuelles sur les effets des conditions de développement sur le phénotype et les performances individuelles. Toutefois, Drummond et Ancona (2015) ont souligné que les résultats obtenus dans le cadre de ces études, sont très difficiles à extrapoler en milieu naturel. Notamment, les individus ne sont pas dans des conditions d'hébergement parfaitement similaires à celle du milieu naturel (contexte social, physique etc, mais voir Bolund et al. 2010).

Par ailleurs, les déséquilibres/dérèglements produits en captivité ne reproduisent pas toujours (en termes de nature, durée et/ou intensité) une contrainte que l'organisme pourrait réellement rencontrer dans son environnement naturel. Enfin, ces études ne permettent pas de pouvoir conclure quant aux effets sur la fitness des individus.

De ce fait, durant ce doctorat, la réalisation d'études en milieu naturel et de protocoles expérimentaux réalistes et standardisés en milieu semi-captif m'a permis de contribuer à l'approfondissement de nos connaissances sur cette thématique de recherche. Également, l'étude de l'influence des conditions de développement sur la fitness des individus, à l'heure actuelle très peu réalisée, est une des questions novatrices sur lesquelles je me suis focalisée durant ce doctorat.

7. Intérêt de l'étude des conditions de développement chez les oiseaux

L'avantage majeur d'étudier des modèles oiseaux lorsque l'on s'intéresse aux conditions de développement est la très nette séparation physiologique qu'il existe entre la mère et sa progéniture (Spencer et al. 2009; Grace et al. 2017b). En effet, la transmission d'information sous forme de messages moléculaires entre la femelle et sa descendance ne peut avoir lieu qu'au moment de la production des différents composants de l'œuf : l'albumen et le vitellus (Sauveur 1988; McNabb and Wilson 1997; Johnson 2002). C'est principalement dans le vitellus que s'accumulent les hormones stéroïdiennes maternelles (œstrogènes, progestérone, testostérone, Groothuis and Schwabel 2008), mais aussi les glucocorticoïdes (Love et al. 2008) ainsi que les caroténoïdes et les anticorps d'origine maternelle (Sauveur 1988; Boulinier and Staszewski 2008). A l'opposé, chez les mammifères, le lien physiologique entre la mère et ses petits s'initie dans le placenta et se poursuit avec l'allaitement jusqu'au sevrage des descendants (Maestripieri and Mateo 2009). Ainsi, chez les modèles d'étude oiseaux, il existe une distinction nette entre les événements qui se déroulent durant les phases pré- et post-natales (Spencer et al. 2009; Crino and Breuner 2015; Grace et al. 2017b).

Par ailleurs, chez les oiseaux, le développement post-natal présente l'originalité de se décliner sous de multiples formes (Starck and Ricklefs 1998). En effet, on rencontre une gamme de développement post-natal allant des espèces nidifuges (indépendantes de leurs parents dès la naissance) aux espèces nidicoles (totalement dépendantes de leurs parents après la naissance et jusqu'à l'envol, Oken 1837; Ricklefs 1983; O'Connor 1984).

Un exemple classique d'espèce nidifuge est la famille des Gallinacées. Les poussins naissent avec un duvet, marchent et s'alimentent seuls par imitation de leur mère dès leur sortie de l'œuf (Nice 1962).

Les passereaux, tels que le Moineau domestique, sont des espèces nidicoles. Les poussins naissent aveugles et sans plumes (Starck 1993). Ils sont totalement dépendants de leurs parents jusqu'à leur envol. Les oiseaux marins, tels que le Pétrel des neiges ou l'Albatros à Sourcils noirs, mais aussi les rapaces comme le Busard cendré ou la Chouette Chevêche, sont également des espèces nidicoles (Starck 1993). A la différence des passereaux, ils naissent avec les yeux ouverts et ils sont protégés par un duvet, toutefois ils ont besoin de la chaleur de leurs parents pendant plusieurs jours après leur naissance et sont nourris par leurs parents jusqu'à leur envol (Nice 1962; Starck 1993; Starck and Ricklefs 1998).

Les espèces nidicoles présentent donc un fort intérêt dans le cadre de ce doctorat car les parents jouent un rôle crucial pour la survie de leurs poussins qui sont totalement dépendants d'eux. Il est alors possible d'étudier et de distinguer l'influence de deux grands facteurs influant durant le développement : les effets environnementaux et les effets parentaux (Monaghan and Hausmann 2015).

8. Objectifs de la thèse

Dans ce contexte général, ce doctorat vise à améliorer notre compréhension de l'importance des conditions environnementales abiotiques et des soins parentaux sur la qualité des poussins produits, notamment en essayant de déterminer (Figure 7) :

- 🐦 Les réponses phénotypiques à court terme des poussins face à des conditions de développements contraignantes,
- 🐦 Les conséquences à long terme induites par de mauvaises conditions de développement sur les performances individuelles.

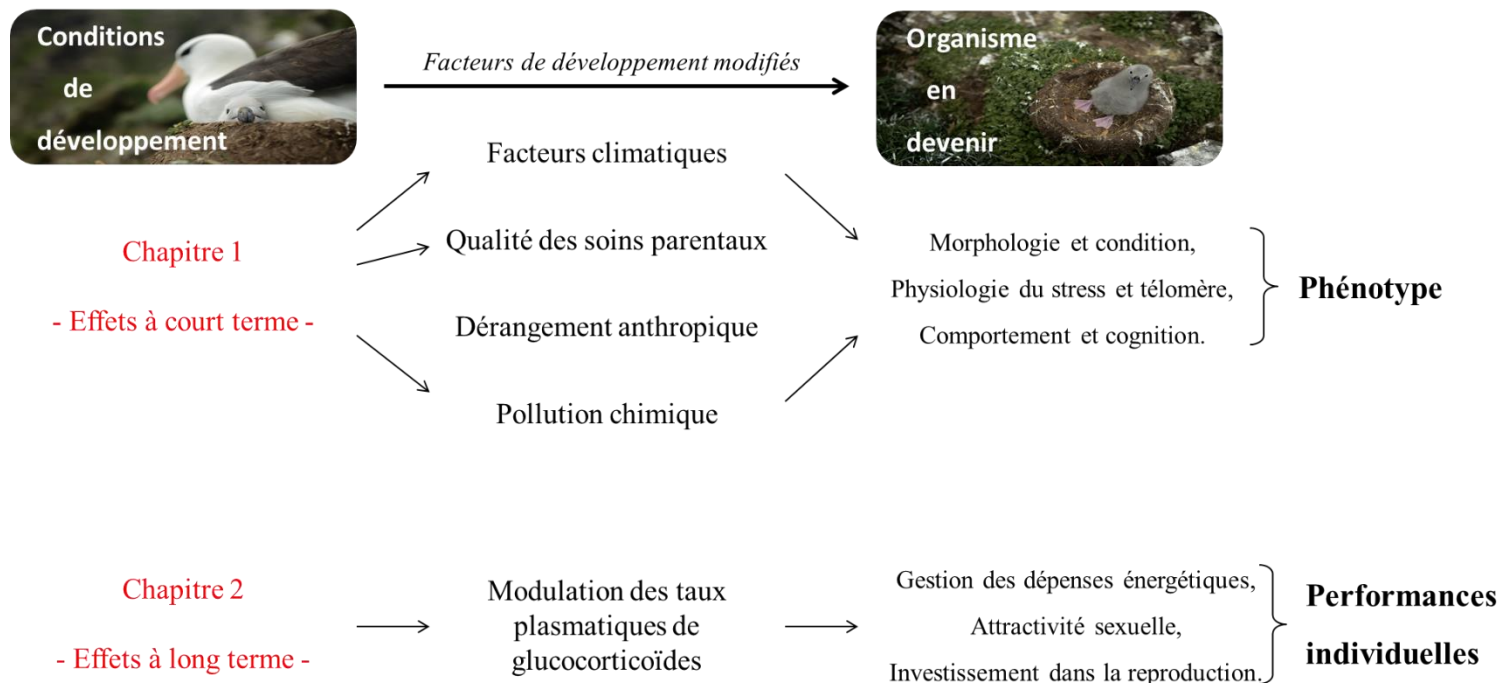


Figure 7 : Etude de l'influence des conditions environnementales et des soins parentaux sur la qualité des poussins produits, à court terme, sur son phénotype et à long terme, sur ces performances individuelles.

Il semble crucial à l'heure actuelle d'essayer de comprendre comment les descendants sont affectés par les conditions de développement auxquelles ils font face, mais également d'identifier les effets qu'elles engendrent sur les organismes pour le reste de leur vie.

Pour cela, nous nous sommes intéressés à deux modèles d'étude originaux et complémentaires :

- Le Moineau domestique, en France métropolitaine, espèce terrestre que l'on retrouve aussi bien dans des habitats ruraux qu'urbains. C'est une espèce très largement étudiée dans son milieu naturel du fait des pressions anthropiques fortes auxquelles elle est soumise dans certaines zones de son aire de répartition, et potentiellement à l'origine de son déclin. C'est une espèce nidicole qui supporte bien la captivité. Elle présente donc un avantage technique et scientifique pour l'étude expérimentale des modifications morphologiques, physiologiques et comportementales à long terme selon la qualité des conditions de développement en milieu hautement contrôlé. Grâce à l'utilisation d'oiseaux issus du milieu naturel, les réponses phénotypiques obtenues dans le cadre de ces protocoles expérimentaux peuvent être comparées à celles observables en milieu naturel.
- Les oiseaux marins longévifs, à savoir l'Albatros à sourcils noirs, en région sub-antarctique et le Pétrel des neiges en Antarctique. Grâce à un suivi à long terme initié en 1972 et en 1964 respectivement, et la possibilité de réaliser des prélèvements biologiques chez l'unique poussin produit, l'étude de l'effet de l'âge des individus reproducteurs sur la morphologie, la physiologie et le comportement de leur progéniture peut être réalisée. Par ailleurs, l'effet de la compétition fraternelle étant affranchi, seuls les soins parentaux (modulés par les facteurs environnementaux) influent sur le phénotype et les performances du poussin produit, facilitant la compréhension des facteurs cruciaux pour le développement post-natal optimal des descendants.

Le lien entre ces différents modèles d'étude est établi par l'étude des marqueurs du stress et de l'allostase chez les poussins (en combinant des mesures hormonales et télomériques) qui va nous renseigner à la fois sur le ressenti qu'un individu a de son environnement et sur sa capacité à faire face aux perturbations et à survivre. Des approches descriptives et expérimentales ont également été réalisées notamment chez le Pétrel des neiges et le Moineau domestique afin d'examiner les liens entre la qualité des conditions de développement et les caractéristiques morphologiques, physiologiques et comportementales des poussins à court mais aussi à long terme.

Ce manuscrit de thèse s'articule en 2 chapitres. Chaque chapitre se base sur des articles scientifiques et est agrémenté d'un contexte général, d'une présentation des méthodes expérimentales réalisées et enfin d'une conclusion synthétisant les différents résultats obtenus.

Le chapitre 1 correspond aux effets à court terme, c'est-à-dire durant la croissance, de conditions de développement contraignantes (Figure 7). Il présente, dans une première partie, l'étude de l'effet des perturbations de l'environnement abiotique sur la croissance et le phénotype des poussins. Plus précisément, il évalue les variations inter-annuelles de paramètres physiologiques et morphologiques chez le poussin d'Albatros à sourcils noirs, l'effet de perturbations anthropiques sur des mesures morphométriques, physiologiques et comportementales chez le Pétrel des neiges et enfin l'impact de l'exposition à un polluant organique fongicide largement employé actuellement dans les domaines viticoles français (et potentiellement néfaste ; le Tébuconazole) sur la morphologie, la physiologie et le comportement chez le Moineau domestique. Dans une seconde partie, il décrit la capacité des parents Albatros à sourcils noirs et Pétrel des neiges à créer des conditions de développement de bonne qualité pour leur poussin et à moduler les effets potentiellement négatifs de l'environnement via leurs soins parentaux – approximé par l'âge des individus – sur la qualité des poussins produits.

D'après la littérature scientifique disponible à ce sujet, nous nous attendons à ce que toute contrainte abiotique (conditions climatiques ou perturbation anthropique) durant le développement module (positivement ou négativement) à court terme la morphologie, la physiologie et/ou le comportement des descendants produits. Par ailleurs, étant donné la toxicité des produits fongicides utilisés en agriculture et leur effet déjà avéré sur le développement post-natal chez les mammifères, nous faisons l'hypothèse que l'exposition à de telles molécules au cours du développement aura un impact négatif à court terme sur le phénotype et les performances individuelles des poussins.

Également, nous prédisons un effet positif de l'âge des parents (et donc de la qualité des soins parentaux) sur la qualité du poussin produit quelles que soient les caractéristiques abiotiques rencontrées au moment de la croissance.

Le chapitre 2 correspond à la présentation des effets physiologiques et comportementaux à long terme, c'est-à-dire une fois les individus devenus adultes, d'une modification des taux de CORT durant le développement chez notre espèce d'oiseau terrestre (Figure 7). Il présente dans une première partie l'étude de l'influence d'un stress post-natal sur la gestion des dépenses énergétiques de moineaux domestique adultes. Plus précisément, il évalue comment le métabolisme (de repos et de thermorégulation) des individus adultes est modulé par de mauvaises conditions de développement, en fonction de la température ambiante appliquée. Dans une seconde partie, il décrit les conséquences à long terme de ce stress post-natal sur différentes variables liées à la reproduction chez des individus mâtures sexuellement. Notamment, il s'intéresse à la qualité des signaux sexuels secondaires produits par les mâles adultes en fonction de leur traitement post-natal. Également, il évalue l'influence de conditions de développement contraignantes sur l'investissement des femelles adultes dans leur première saison de reproduction.

Au vu des résultats déjà obtenus sur les effets à long terme de la qualité des conditions de développement sur le phénotype et les performances individuelles, nous prédisons un ou des effets sur les performances individuelles à l'âge adulte. Plus précisément, nous prédisons une augmentation du métabolisme des individus ainsi qu'une réduction de l'attractivité visuelle des mâles. Les résultats déjà présents dans la littérature scientifique concernant l'impact d'un stress post-natal sur le succès reproducteur étant controversés, nous nous attendons aussi bien à ce que les effets mis en évidence soient délétères qu'adaptatifs et donc avantageux sur les performances reproductrices des femelles.

MATÉRIELS ET MÉTHODES



Il n'y a pas une méthode unique pour étudier les choses –
Aristote

Pour répondre à mes objectifs de thèse et confirmer ou infirmer les hypothèses associées, plusieurs protocoles expérimentaux combinant de nombreuses méthodes complémentaires ont été réalisés. Le Tableau 3 présente les différentes grandes questions sur lesquelles j'ai travaillé. Les méthodes et indices biologiques utilisés pour y répondre y sont également répertoriés.

Le détail de ces méthodes et indices biologiques sont détaillés ci-après.

Tableau 3 : Récapitulatif des grandes questions biologiques auxquelles les travaux menés dans le cadre de doctorat se sont intéressés. Les mesures et prélèvements nécessaires pour y répondre ainsi que le chapitre et l'article correspondants ont également été répertoriés.

Espèce	Chapitre	Section du manuscrit de thèse associée	Indice	Mesures et prélèvements	Article
Albatros à sourcils noirs (<i>Thalassarche melanophrys</i>)	Chap. 1	Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit	Condition corporelle	Mesures morphologiques	Art. 1
			Sexe de l'individu ; Longueur des télomères	Plume en croissance	
Pétrel des neiges (<i>Pagodroma nivea</i>)	Chap. 1	Perturbation anthropique et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit	Condition corporelle	Mesures morphologiques	Art. 2
		Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit			Art. 3
		Perturbation anthropique et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit	Niveaux de CORT basal et induit par un stress ; Sexe de l'individu	Sang (cellules sanguines + plasma)	Art. 2
		Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit			Art. 3
		Perturbation anthropique et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit	Stress physiologique	Fréquence respiratoire	Art. 2
		Perturbation anthropique et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit	Réponse face à un prédateur	Comportement de défense	Art. 2
Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Chap. 1	Ecotoxicologie et impacts phénotypiques à court terme	Condition corporelle	Mesures morphologiques	Résultats préliminaires
	Chap. 2	Stress post-natal et effet à long terme sur la gestion des dépenses énergétiques			Art. 4
		Stress post-natal et effet à long terme sur l'attractivité sexuelle			Art. 5
	Chap. 1	Stress post-natal et investissement parental	Art. 6		
		Ecotoxicologie et impacts phénotypiques à court terme	Niveaux de CORT basal et induit par un stress ; Sexe de l'individu ; Stress oxydatif ; Hématocrite ; Longueur des télomères	Sang (cellules sanguines + plasma)	Résultats préliminaires
		Stress post-natal et investissement parental			Art. 6
Chap. 2		Stress post-natal et effet à long terme sur la gestion des dépenses énergétiques	Gestion des dépenses énergétiques	Mesure du métabolisme de repos	Art. 4
	Stress post-natal et effet à long terme sur l'attractivité sexuelle	Attractivité sexuelle/Qualité du reproducteur	Mesure de la taille des signaux sexuels visuels du mâle	Art. 5	
	Stress post-natal et investissement parental	Comportement d'incubation et fréquence de nourrissage	Mesures comportementales	Art. 6	

Les données nécessaires à ce travail de thèse ont été récoltées au cours de 7 campagnes de terrain (Tableau 4) : réalisées par mes soins - en France métropolitaine lors des printemps/étés 2017 et 2018 et en Antarctique lors de l'été austral 2017/2018 ; réalisée par Jacquelyn K. Grace dans le cadre d'un post-doctorat entre 2014 et 2016 supervisé par Frédéric Angelier ; réalisées par les V.S.C. (Volontaires au Service Civique) Maxime Passerault, Thibaut Lacombe, Joan Ferrer Obiol, Alexandre Corbeau, Florian Orgeret et Elie Gaget en région Subantarctique lors des étés austraux 2011/2012, 2012/2013 et 2013/2014, respectivement. Cette section est consacrée à la présentation des trois sites d'étude, la biologie des espèces étudiées, ainsi qu'à la description détaillée des protocoles et des analyses employés.

Tableau 4 : Récapitulatif de la source des données présentées dans ce manuscrit de thèse. Le lieu, la période, l'espèce étudiée, l'expérimentateur ainsi que les questions biologiques associées y sont répertoriés.

Lieu	Période	Espèce	Expérimentateur	Mesures
C.E.B.C.	Janvier 2017 (1 mois)	Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Sophie Dupont	. Etude des effets à long terme d'un stress post-natal (métabolisme et attractivité sexuelle)
C.E.B.C.	Eté 2017 (6 mois)	Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Sophie Dupont	. Etude des effets à long terme d'un stress post-natal (investissement parental et succès reproducteur)
C.E.B.C.	Eté 2018 (6 mois)	Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Sophie Dupont	. Etude des effets à court et moyen terme de l'exposition à un fongicide
C.E.B.C.	2014/2016 (2 ans)	Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Jacquelyn Grace	. Réalisation d'un stress post-natal et étude de ces effets à court terme
Terre Adélie	Eté austral 2017/2018 (3 mois)	Pétrel des neiges (<i>Pagodroma nivea</i>)	Sophie Dupont	. Suivi de colonies d'étude et effet de l'âge des parents sur la qualité des poussins produits . Effet d'un dérangement anthropique sur la croissance des poussins
Îles Kerguelen	Etes austraux 2011/2012, 2012/2013, 2013/2014	Albatros à sourcils noirs (<i>Diomedea melanophrys</i>)	V.S.C. : Maxime Passerault, Thibaut Lacombe, Joan Ferrer Obiol, Alexandre Corbeau, Florian Orgeret et Elie Gaget	. Suivi de colonies d'étude et effet de l'âge des parents sur la qualité des poussins produits

1. Modèles d'étude

1.1 Le Moineau domestique

Le Moineau domestique (*Passer domesticus*, Linnaeus 1758) est un Passériforme de petite taille faisant partie de la famille des Passéridés. D'une longueur de 16 cm, il a une envergure allant de 19 à 25 cm pour une masse à l'âge adulte comprise entre 23 et 32 g. L'espérance de vie du moineau domestique ne dépasse pas 13 ans (en captivité) et 5 ans (en milieu naturel). Cette espèce présente un dimorphisme sexuel très prononcé : le mâle arbore un plumage remarquable avec des teintes chaudes tandis que la femelle présente un plumage plus terne et uni. Le mâle est caractérisé par une calotte grise sur la tête, la nuque châtain, des joues blanches, le bec noir, un masque loreal noir surmonté d'un trait blanc supraloral et la gorge et une partie du poitrail noirs, formant la bavette ventrale. De plus, l'extrémité des couvertures moyennes forme une barre alaire blanche marquée. La femelle a un plumage peu contrasté sur l'intégralité du corps dans des teintes brunes et beiges. Sur la tête, un trait supraloral pâle allant de l'œil aux côtés de la nuque est présent. Le bec est brunâtre. La barre alaire blanche est plus fine que chez le mâle. Le poussin émancipé ressemble à une femelle et ne se distingue de celle-ci que par sa taille et ses commissures de bec jaune vif (Bouchard 2000).

On reconnaît aujourd'hui 12 sous-espèces (*Passer domesticus domesticus*, *Passer d. balearoibericus*, *Passer d. biblicus*, *Passer d. hyrcanus*, *Passer d. persicus*, *Passer d. indicus*, *Passer d. bactrianus*, *Passer d. parkini*, *Passer d. hufufae*, *Passer d. tingitanus*, *Passer d. niloticus*, *Passer d. rufidorsalis*) qui se distinguent notamment par leur aire de répartition (Anderson 2006; Summers-Smith et al. 2019). La sous-espèce *domesticus* étudiée ici, est grégaire et sédentaire et occupe un territoire vaste qui s'étend de l'Atlantique jusqu'à la Chine. On la trouve dans des habitats assez ouverts, aussi bien en milieu rural qu'en milieu urbain. C'est d'ailleurs ce qui fait d'elle l'une des espèces les plus anthropophiles recensées à l'heure actuelle (Saetre et al. 2012). Néanmoins, son installation implique tout de même la présence de surfaces végétalisées (sources de nourriture, de matériaux de construction pour son nid, de dortoirs hivernaux) et de sites de nidification de type cavités.

Le Moineau domestique est qualifié de granivore opportuniste. Il se nourrit essentiellement de graines mais sait profiter des ressources alimentaires d'origine humaine qu'il trouve dans son habitat (silos à grains, poulaillers, poubelles).

Le nourrissage des jeunes au nid est réalisé exclusivement avec des larves d'insectes et des invertébrés. La transition d'un régime alimentaire insectivore à granivore se fait suite à l'envol des poussins (Anderson 2006; Perkins et al. 2007; Brzęk et al. 2009).

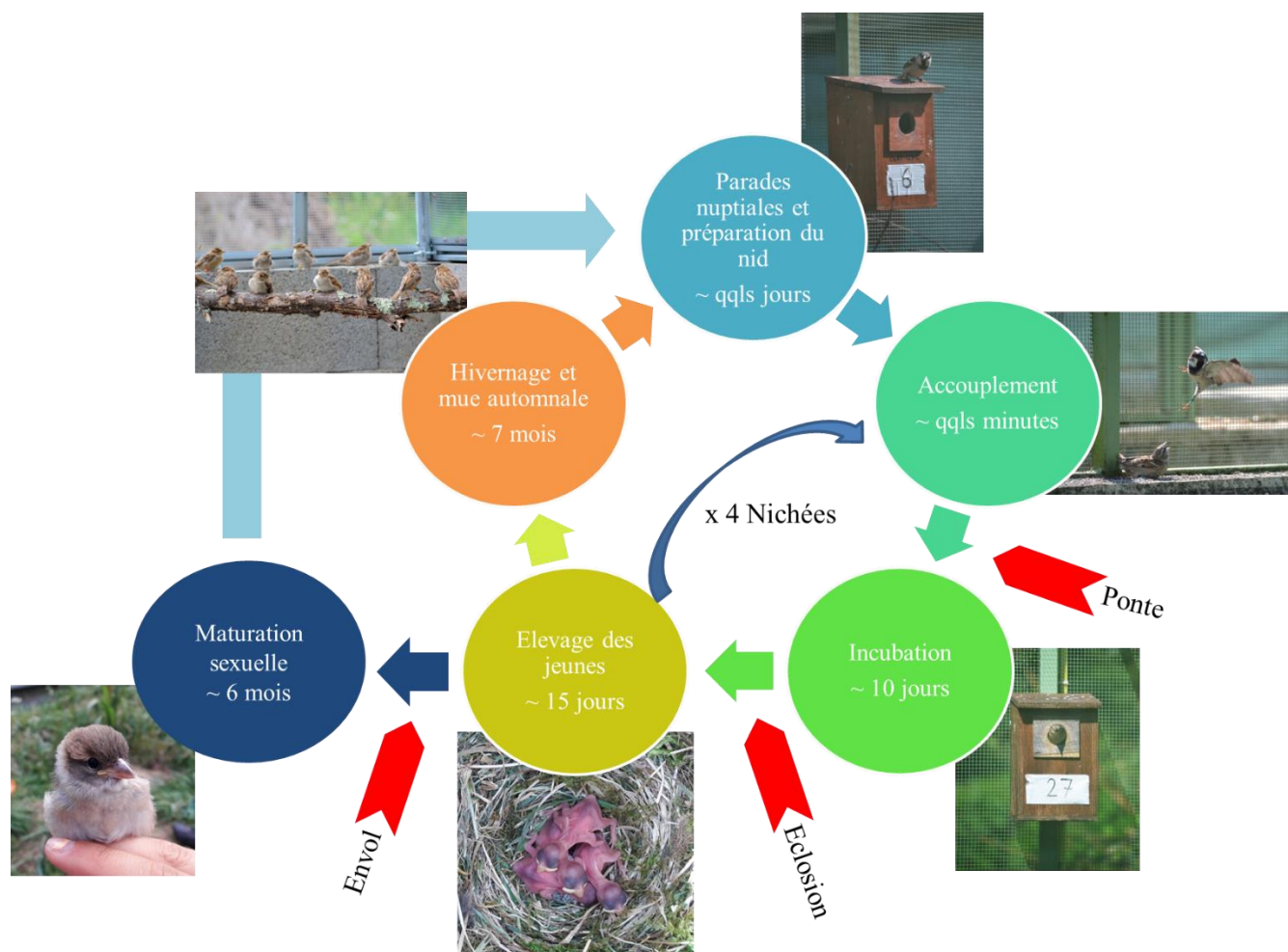


Figure 8 : Cycle de vie du Moineau domestique

La période de reproduction du Moineau domestique s'étend de mars (parades nuptiales et construction des nids) à août (émancipation des derniers poussins, Sappington; Seel 1968; Anderson 2006). La parade nuptiale se reconnaît par le rassemblement de plusieurs mâles autour d'une femelle, la tête et la queue dressées, la poitrine bombée et les ailes pendantes jusqu'au sol et vibrantes. La femelle leur répond par des coups de bec jusqu'à ce qu'ils s'envolent tous. Ces parades finissent souvent en batailles entre mâles, même en l'absence de la femelle. En parallèle de ces parades, les mâles s'attèlent à la sélection d'un endroit où nicher qu'ils défendent ensuite à l'aide de cris ; la localisation ainsi que l'efficacité de la défense du nid faisant partie des critères utilisés par les femelles pour choisir leur partenaire sexuel.

La femelle indique au mâle qu'elle est prête à s'accoupler en allongeant le corps à l'horizontal, en vibrant des ailes et en émettant des petits cris très fins. Bien que cette espèce soit monogame à soins bi-parentaux, des copulations extra-paires ont déjà été observées. Après accouplement, la femelle pond entre 3 et 8 œufs (dimensions 22 mm x 15 mm), à raison d'un œuf par jour. Une fois la ponte achevée, les deux parents se relaient durant 10 jours environ pour couvrir les œufs. A l'issue de cette période d'incubation, l'éclosion a lieu. Les poussins, dépourvus de plumes et aveugles à la naissance, resteront au nid durant 15 jours en moyenne avant de pouvoir prendre leur envol. Ils se tiendront à proximité de leurs parents qui continueront à les nourrir pendant encore une dizaine de jours avant leur émancipation totale. Les couples enchaîneront comme ceci jusqu'à 4 nichées successives d'ici à fin août. A l'automne, les moineaux domestiques muent, c'est-à-dire qu'ils changent l'intégralité de leur plumage. Ils passent l'hiver sur leur site de reproduction, et forment alors des dortoirs (Figure 8).

Le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Nouvelle Aquitaine, France

Le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé se situe dans la région Nouvelle Aquitaine et plus précisément dans le département des Deux-Sèvres, à Villiers-en-Bois (46°08'N, 0°25'W, Figure 12) en France métropolitaine. Le climat est de type océanique selon la classification de Köppen. Les températures y sont douces (moyenne en hiver : 6,5°C, moyenne en été : 19,3°C) et la pluviométrie, relativement abondante tout au long de l'année (453 mm de pluie à l'année).

Au sein du C.E.B.C., des structures extérieures adaptées à l'accueil de moineaux domestiques en semi-captivité sont disponibles (Tableau 5). A mon arrivée au laboratoire, la population de moineaux captive était déjà constituée (Post-doctorat de Jacquelyn K. Grace, 2014/2016). J'ai alors pu réaliser au cours de l'hiver 2016/2017 une partie de mes expérimentations de thèse sur la population de moineaux (Chapitre 2, *Stress post-natal et performances individuelles – Articles 4 et 5*, Tableau 5). Durant l'été 2017, les oiseaux reproducteurs ont été répartis dans 7 volières (dimensions 4 m x 4 m x 2 m, Figure 9), à raison de 3 couples par volière. J'ai alors suivi l'intégralité de leur saison de reproduction dans le cadre de l'une de mes études (Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental – Article 6*, Tableau 5). Les poussins produits par ces couples étaient placés après émancipation dans une 8^{ème} volière de même dimension.

Au cours de l'hiver 2017, 6 grandes volières ont été construites (dimensions 6 m x 4 m x 3 m, Figure 9) et aménagées spécialement pour pouvoir accueillir la population captive de moineaux domestiques. Au printemps 2018, les oiseaux ont donc été transférés dans ces dernières à raison de 5 couples par volière. Cette année-là, les poussins émancipés ont été placés en captivité, dans des cages individuelles (Cage Hagen Vision Modèle S, dimensions 46 cm x 36 cm x 51 cm, Figure 9) pour une de mes études (Chapitre 1, *Ecotoxicologie et impact phénotypique à court terme – Résultats préliminaires*). Des locaux ont été spécialement aménagés dans l'animalerie du C.E.B.C. pour accueillir ces cages et ces moineaux domestiques (conditions d'éclairage, de ventilation et de température contrôlées, Tableau 5). A l'issue du protocole expérimental (40 jours), ils ont été placés dans une 9^{ème} volière aménagée à cet effet.

La majorité des poussins produits au cours de mon doctorat a été relâchée au printemps suivant leur éclosion, c'est-à-dire à l'issue de leur première mue et de leur premier hiver. Seule une petite partie des animaux a été maintenue en captivité jusqu'à l'automne suivant pour maintenir un groupe d'individus reproducteurs. Immédiatement après le relâcher des jeunes moineaux, des mangeoires extérieures ont été installées et agrainées durant une quinzaine de jours afin de maximiser la probabilité de survie de ces individus suite à leur transfert dans le milieu naturel.



Figure 9 : Différentes installations utilisées durant ce doctorat pour l'hébergement de moineaux domestiques : deux grands complexes de volières (Haut) utilisées en 2016, (Milieu) utilisées à partir de l'été 2017 et (Bas) des cages individuelles. Les cercles rouges représentent les points de nourriture des oiseaux ; les cercles bleus, les points d'eau ; les cercles jaunes, les sites de nidification et d'abri en cas d'intempéries.

Dans les deux types de volières, l'aménagement était comparable : une grande mangeoire au centre de chaque volière ; des nichoirs fixés aux parois et placés à au moins 2 mètres du sol et à plus de 1 mètre les uns des autres ; un abreuvoir de 5 litres ; deux soucoupes remplies d'eau servant de piscine. Les soins aux animaux (remplissage des mangeoires avec une nourriture soigneusement préparée pour les moineaux à base de graines pour tourterelles (Versele-Laga Prestige) et pour grandes perruches (Versele-Laga Prestige), apport de branches de millet jaune (JR Farm) et de bloc de sels minéraux (Versele-Laga Orlux) et nettoyage de l'eau) étaient réalisés tous les 2 jours en automne, hiver et printemps et tous les jours en été (avec apport en larves vivantes de mouches vertes et pâtées aux œufs (Quiko) et aux fruits (Versele-Laga Orlux)).

Tableau 5 : Récapitulatif des avantages que représentent le Moineau domestique et les volières du C.E.B.C. pour l'étude des effets à court- et long terme de la qualité des conditions de développement – Chapitres 1 et 2.

Moineau domestique	Volières au C.E.B.C.
Reproduction possible en captivité <i>Suivi fin de phénologie et de croissance des poussins</i>	Nids facilement accessibles
Individus manipulables par l'Homme <i>Prélèvements de plumes et de sang, Accessibilité des équipements expérimentaux (métabolisme, comportement et cognition)</i>	Population à proximité du laboratoire
Grande littérature disponible sur cette espèce <i>Mesure de télomères, sexage moléculaire et dosages hormonaux en routine</i>	Analyses biochimiques

1.2 Le Pétrel des neiges

Le Pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*, Forster 1777) est un Procellariiforme de taille moyenne faisant partie de la famille des Procellariidés. D'une longueur de 30 à 40 cm, il a une envergure de 75 à 95 cm environ pour une masse comprise entre 315 et 570 g. Cette espèce est dite longévive, son espérance de vie est supérieure à 50 ans en milieu naturel. Le Pétrel des neiges est un oiseau au plumage blanc sur l'intégralité du corps. Les pattes et le bec sont noirs (Carboneras et al. 2019a). Cette espèce présente un dimorphisme sexuel morphométrique : le mâle est plus grand et lourd que la femelle (Barbraud and Jouventin 1998). Par ailleurs, les individus sont reconnaissables à leur cri : les mâles émettent généralement des râles plus graves que les femelles (Guillot and Jouventin 1980; Croxall 1982).

On trouve le Pétrel des neiges uniquement en milieu polaire (Mehlum et al. 1988; Croxall et al. 1995) : sur la côte et l'intérieur du continent Antarctique ainsi que sur les archipels associés (Géorgie du Sud, Shetlands du Sud, Sandwich du Sud, Orcades du Sud, Île Bouvet et Terre Adélie). Son installation sur un territoire implique la proximité avec une zone d'eau libre et la présence de structures rocheuses pouvant lui servir de sites de nidification (crevasses ou cavités dans les rochers, Ainley and Jacobs 1981; Ainley et al. 1984; Veit and Hunt 1991).

Le Pétrel des neiges est polyphage. Il se nourrit essentiellement de céphalopodes, de crustacés (et notamment de krill *Euphasia* sp.) et de petits poissons qu'il capture à la surface de l'eau ou à quelques mètres de profondeur en bordure de banquise ou à proximité des icebergs (Ainley et al. 1984; Ridoux and Offredo 1989).

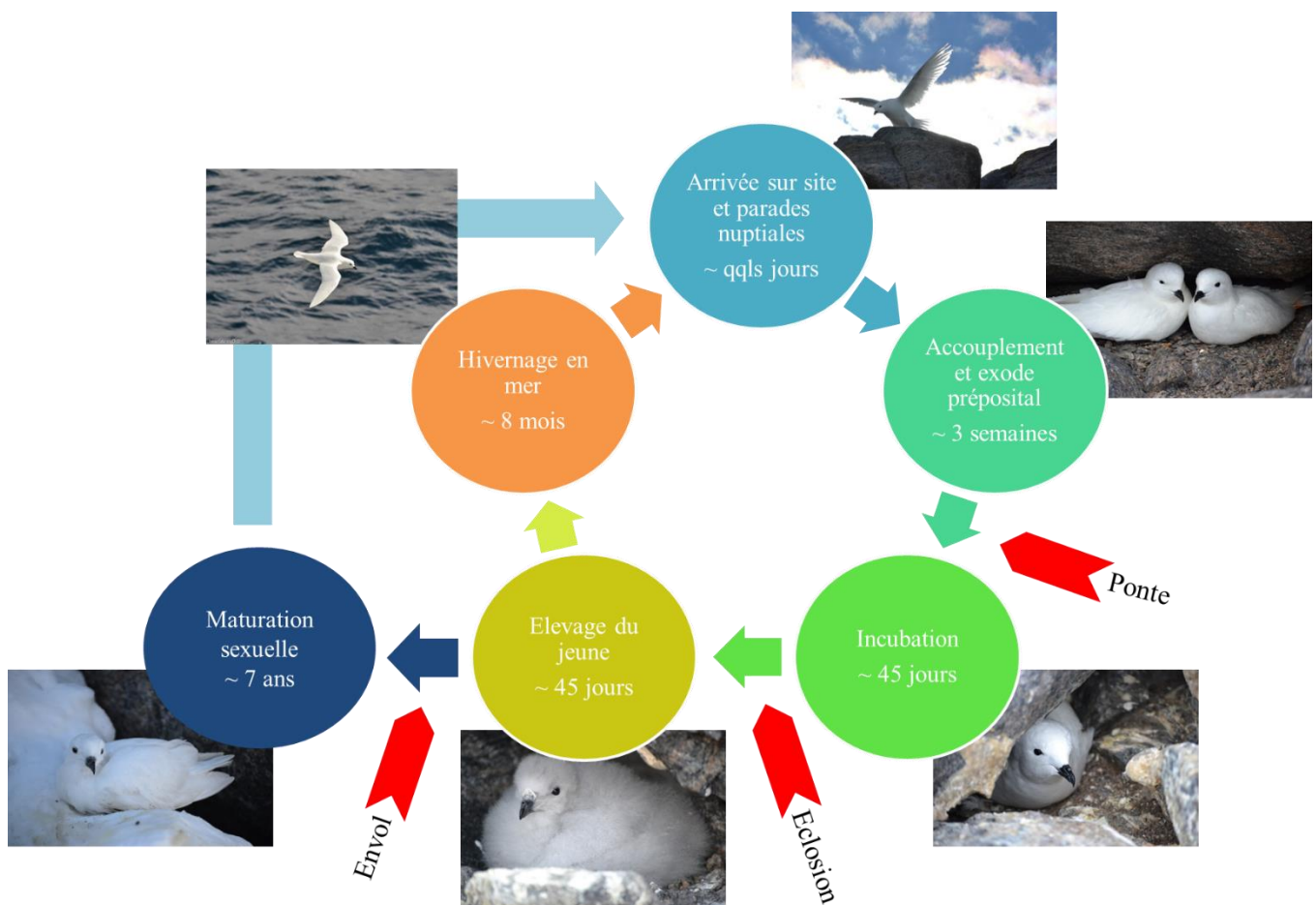


Figure 10 : Cycle de vie du Pétrel des neiges.

La période de reproduction du Pétrel des neiges s'étend d'octobre (arrivée des oiseaux sur site) à mars (émancipation des derniers poussins), c'est-à-dire durant l'été austral (Brown 1966; Prévost 1969; Isenmann 1970; Barbraud et al. 1999). La parade nuptiale consiste en la réalisation de ballets aériens exécutés par les deux partenaires.

Après accouplement et un exode préposital d'environ 3 semaines, la femelle pond 1 unique œuf (dimensions 56,5 mm x 36,5 mm) qui ne sera pas remplacé en cas d'échec (résultant en une faible fécondité annuelle, Jenouvrier et al. 2005). Une fois l'œuf pondu, les deux parents se relaient durant 45 jours environ pour le couvrir. A l'issue de cette période d'incubation, l'éclosion a lieu. Les parents réalisent alors des allers-retours fréquents entre la pleine mer et le nid pour nourrir et réchauffer le poussin. En effet, à la naissance, le poussin est seulement couvert d'un duvet gris. Il deviendra thermiquement indépendant vers l'âge de 10 jours. Le poussin est alors laissé seul au nid par ces deux parents. Ils ne viennent alors à terre plus que transitoirement, le temps de nourrir leur poussin. Au total, le poussin restera au nid durant 47 jours en moyenne avant de prendre son envol et de s'émanciper. Durant l'hiver austral, les adultes restent en mer et ne reviennent à terre qu'à l'été austral suivant (Figure 10). Les poussins tout juste émancipés, eux, restent en mer durant 9,9 ans en moyenne, âge auquel ils deviennent mûres sexuellement. Etant philopatrics, ils reviennent généralement sur leur lieu de naissance pour se reproduire à leur tour (Chastel et al. 1993). A noter que cette espèce a une fécondité très faible et que chaque année, une proportion substantielle d'individus ne se reproduit pas (Chastel et al. 1993; Jenouvrier et al. 2005).

La Terre Adélie

La base française Dumont d'Urville se situe en Antarctique et plus précisément en Terre Adélie, sur l'Île des Pétrels de l'archipel de Pointe Géologie (66°40'S, 140°01'E, Figure 12). Elle fait partie des 4 districts des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Le climat est de type polaire selon la classification de Köppen. Les températures y sont basses (jusqu'à -50°C en hiver et 0°C durant l'été austral) et les vents violents (en moyenne 35 km/h sur l'année mais qui peuvent atteindre des pointes à 210 km/h du fait du blizzard et du vent catabatique).

Les colonies de Pétrel des neiges sont implantées sur l'ensemble des 40 îlots qui compose l'archipel de Pointe Géologie. Les couples nichent dans les cavités rocheuses des falaises et les zones d'éboulement présentes sur ce site. Les individus reproducteurs et les poussins avant envol sont identifiés à l'aide de bagues métalliques depuis 1964 par les V.S.C. envoyés sur place par le C.E.B.C (Chastel et al. 1993).

Cette espèce étant hautement fidèle à un site de reproduction (89,8%) et à un partenaire sexuel (88,3%), une grande partie des oiseaux marqués sont donc retrouvés annuellement sur leur lieu de marquage/naissance et leur historique individuel est connu (Bried et al. 2003, Tableau 6). Ainsi, des colonies d'étude (Mont Joli, Ex-Mont Joli, Mont d'Or, Mont Caroline, Dortoir été) ont été sélectionnées pour l'une de mes études (Chapitre 1, *Effet d'une perturbation anthropique/Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Articles 2 et 3*), de par la grande proportion d'individus reproducteurs marqués (et donc d'âge connu) qui s'y reproduisent, de leur facilité d'accès et également de par leur proximité avec le laboratoire scientifique « Biomar » présent sur la base Dumont d'Urville (Tableau 6).

Tableau 6 : Récapitulatif des avantages que représentent le Pétrel des neiges et la Terre Adélie pour l'étude des effets à court terme de la qualité des conditions de développement – Chapitre 1.

Pétrel des neiges	Terre Adélie
Individus fidèles à un site et à un partenaire <i>Historique d'histoires individuelles d'individus reproducteurs d'âge connu</i>	Suivi de colonies d'études depuis 1964
Individus manipulables par l'Homme <i>Prélèvements de sang et de plumes</i>	Colonies à proximité de la base Dumont d'Urville
Dimorphisme sexuel marqué à l'âge adulte <i>Sexage des individus reproducteurs</i>	Nids facilement accessibles <i>Suivi de croissance des poussins</i>

1.3 L'Albatros à sourcils noirs

L'Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*, Temminck 1828) est un Procellariiforme de grande taille faisant partie de la famille des Diomédéidés. D'une longueur de 93 cm environ, il a une envergure de 200 à 250 cm environ pour une masse comprise entre 3 et 5 kg. Cette espèce est dite longévive, son espérance de vie est supérieure à 50 ans en milieu naturel. L'Albatros à sourcils noirs se reconnaît aux dessins noirs qu'il porte au-dessus des yeux, semblables à des sourcils. Il présente un bec crochu jaune à pointe rouge. Il a de longues ailes étroites, noires sur toute la face supérieure et principalement blanche sur la face inférieure avec un large bord d'attaque noir. Sa queue et son dos sont noirs tandis que le reste de son corps est blanc.

Cette espèce présente un dimorphisme sexuel léger, difficilement repérable à l'œil nu : le mâle est un peu plus grand et lourd que la femelle (Carboneras et al. 2019b).

L'Albatros à sourcils noirs a une répartition circumpolaire. On le trouve aussi bien en région subtropicale qu'en région polaire et notamment au niveau des archipels associés (Îles Falkland, Géorgie du Sud, Chili et Kerguelen, d'après l'Accord pour la Protection des Albatros et des Pétrels, ACAP). Son installation sur un territoire implique la présence de falaises rocheuses pouvant lui servir de site de nidification (ainsi que des matériaux de construction associés tels que la boue, la mousse et l'herbe, Tickell and Pinder 1975).

L'Albatros à sourcils noirs est polyphage. Il se nourrit essentiellement de céphalopodes, de crustacés (et notamment de krill *Euphasia* sp.) et de poissons qu'il capture à la surface de l'eau (Croxall et al. 1997; Cherel et al. 2000; Petry et al. 2007).

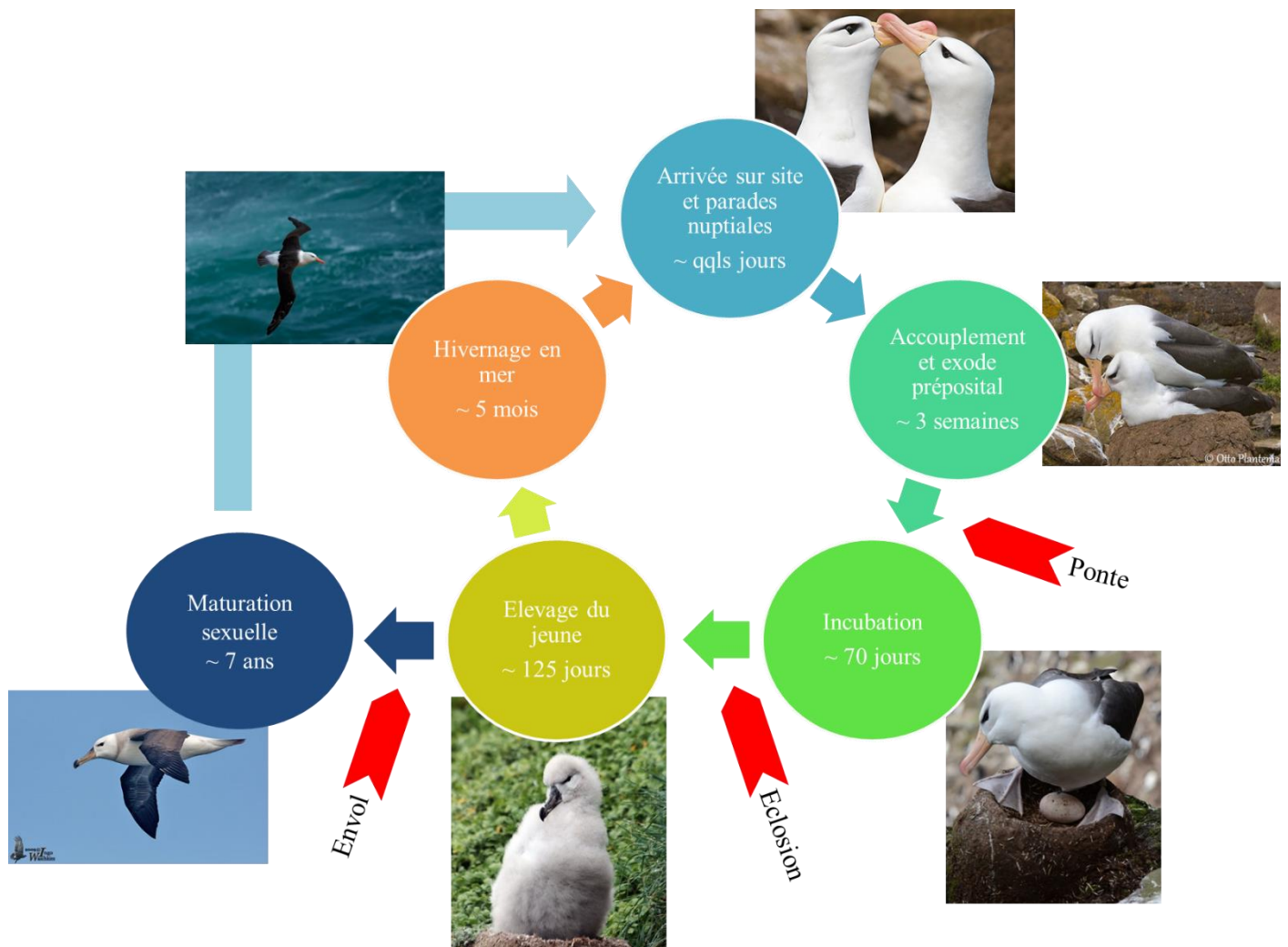


Figure 11 : Cycle de vie de l'Albatros à sourcils noirs.

La période de reproduction de cette espèce monogame s'étend de septembre (arrivée des oiseaux sur site) à avril (émancipation des derniers poussins, Tickell and Pinder 1975; Prince et al. 1994; Forster and Phillips 2009). La parade nuptiale consiste en la répétition de mouvements stéréotypés des deux partenaires tels que le lissage mutuel des plumes de la tête, le frottement de bec, la marche avec le bec pointé vers le ciel et le cou et la tête étirés verticalement accompagnée de gémissements ou des cris gutturaux.

Après accouplement et un exode préposital d'environ 3 semaines, la femelle pond 1 unique œuf (dimensions 104 mm x 66 mm). Une ponte de remplacement (vers le mois de décembre) est possible uniquement si l'échec du premier événement de reproduction a lieu durant l'incubation ou au tout début de l'élevage du poussin. L'incubation dure 70 jours environ et est réalisée par les deux parents. Après éclosion, les parents se relaient au nid pour nourrir et réchauffer le poussin. En effet, à la naissance, le poussin est seulement couvert d'un duvet gris. Il deviendra thermiquement indépendant vers l'âge de 21 jours. A partir de cet âge, les deux parents ne viennent alors à terre plus que transitoirement, le temps de nourrir leur poussin. Au total, le poussin restera au nid durant 125 jours en moyenne avant de prendre son envol et de s'émanciper. Les adultes restent alors en mer jusqu'à l'été austral suivant (Figure 11). Les poussins tout juste émancipés, eux, ne reviennent à terre qu'à partir de l'âge de 7 ans en moyenne, âge auquel ils deviennent mûres sexuellement. Etant philopatrics, ils reviennent généralement sur leur lieu de naissance pour se reproduire à leur tour (Prince et al. 1994).

Les Îles Kerguelen

La base française des Îles Kerguelen se situe en région sub-antarctique (à 3 500 km au sud de l'Île de la Réunion, dans l'Océan indien) et plus précisément sur l'Île Grande Terre (49°28'S, 69°18'E, Figure 12). Elle fait partie des 4 districts des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Le climat est de type polaire selon la classification de Köppen. Les températures y sont modérées (jusqu'à -9,5°C en hiver et 20°C durant l'été austral), les vents violents (en moyenne 35 km/h sur l'année mais qui peuvent atteindre des pointes à 200 km/h du fait de la géologie du lieu) et les précipitations sont abondantes (727 mm à l'année).

Les colonies d'Albatros à sourcils noirs sont implantées sur le Canyon des Sourcils noirs. Les couples nichent sur les falaises qui y sont présentes. Les individus reproducteurs et les poussins avant envol sont identifiés à l'aide de bagues métalliques depuis 1979 par les V.S.C. envoyés sur place par le C.E.B.C (Tableau 7, Weimerskirch and Jouventin 1997). Les visites de nid sont moins fréquentes qu'en Terre Adélie du fait de la distance qui existe entre la base et cette colonie : 2 heures de bateau et 8 heures de marche sont nécessaires pour y parvenir.

Ainsi, des couples d'histoire reproductrice connue ont été sélectionnés pour l'une de mes études (Chapitre 1, *Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Article 1*). Cette espèce étant hautement fidèle à un site de reproduction (74,1%) et à un partenaire sexuel (92,3%), une grande partie des oiseaux marqués sont donc retrouvés annuellement sur leur lieu de marquage/naissance (Tickell and Pinder 1975; Jouventin and Bried 2001, Tableau 7).

Tableau 7 : Récapitulatif des avantages que représentent l'Albatros à sourcils noirs et les Îles Kerguelen pour l'étude des effets à court terme de la qualité des conditions de développement – Chapitre 1.

Albatros à sourcils noirs	Îles Kerguelen
Individus fidèles à un site et à un partenaire <i>Historique d'histoires individuelles d'individus reproducteurs d'âge connu</i>	Suivi de colonies d'études depuis 1964
Individus manipulables par l'Homme	Colonie à proximité de la base de Port-aux-Français <i>Prélèvements de plumes</i>

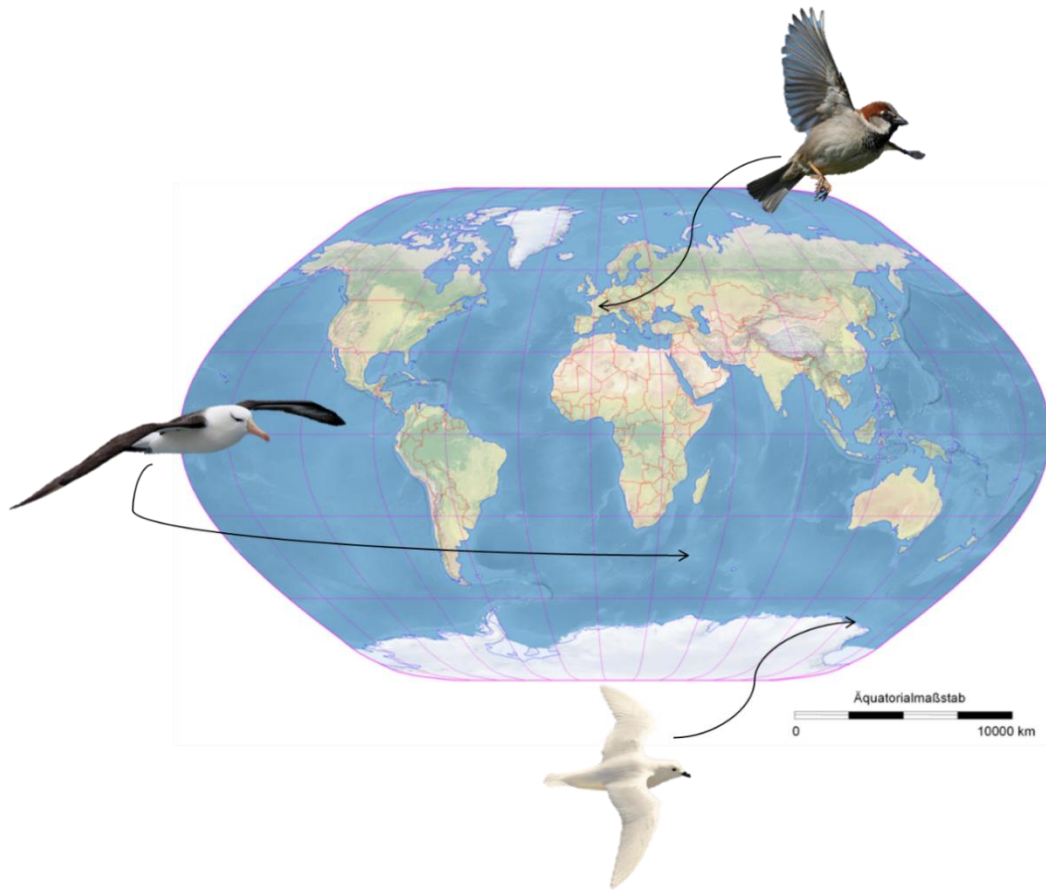


Figure 12 : Carte présentant les sites d'étude des 3 espèces d'oiseaux sur lesquels ce sont focalisés les travaux de ce doctorat : le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (Moineau domestique), la Terre Adélie (Pétrel des neiges), les Îles Kerguelen (Albatros à sourcils noirs).

2. Approche descriptive

2.1 Capture et baguage

Chez le Moineau domestique, les individus ont été identifiés au niveau des tarses à l'aide d'une bague métal à numéro unique et d'une combinaison de 3 bagues plastiques colorées. Ce marquage permet de repérer aisément les individus depuis l'extérieur des volières à l'aide de jumelles. Ainsi, le dérangement des oiseaux est limité. Les individus reproducteurs issus du milieu naturel, ont été capturés à l'âge adulte à l'aide de filets (Angelier et al. 2010a). Ils ont reçu le même double marquage avant leur introduction dans les volières. Les poussins nés en captivité, capturés au nid, ont reçu jusqu'à l'âge de 12 jours un marquage coloré réalisé quotidiennement à l'aide de vernis appliqué sur leurs griffes.

A l'âge de 12 jours, c'est-à-dire avant leur départ du nid, une bague métal a été posée sur leur tarse gauche. Après envol, vers l'âge de 25 jours, ils ont été capturés à l'aide d'une époussette spécialement conçue pour la capture des moineaux maintenus en captivité et une combinaison de 3 bagues couleur leur a été attribuée.

Chez le Pétrel des neiges et l'Albatros à sourcils noirs, les individus reproducteurs et les poussins ont été capturés au nid. Le baguage des poussins, réalisé pour permettre le suivi à long terme de ces individus, a été fait lorsque ces derniers étaient âgés de 32 et 110 jours respectivement. Les individus reproducteurs non bagués ont été marqués au moment de l'incubation, uniquement lorsque le deuxième partenaire était également présent sur le nid. Ceci permet de limiter le risque de prédation du nid pendant la contention de l'individu. Les individus sont tous marqués avec une bague métal portant un numéro unique posée autour d'un tarse.

2.2 Suivis phénologiques

Chez le Moineau domestique, à partir de début avril, un suivi trihebdomadaire des nichoirs a été effectué afin de repérer ceux qui étaient occupés et de suivre la construction des nids (attribution d'un score entre N0 – quelques brindilles déposées et N3 – nid sculpté). A l'apparition du premier œuf dans un nid, le suivi y est devenu quotidien et la date de ponte du premier œuf a été relevée. Lorsque la femelle a eu fini de pondre (correspondant à comptabiliser deux jours de suite le même nombre d'œufs dans le nid), la date de début d'incubation, notée Jour 0, a alors été définie comme le jour de ponte du dernier œuf. A cette date et jusqu'au Jour 8 d'incubation, le nid n'a été vérifié que tous les deux jours pour limiter le dérangement des individus reproducteurs mais s'assurer que la nichée reste intacte (ponte d'un nouvel œuf ou destruction d'œufs par un congénère). A partir du Jour 8 d'incubation, il a à nouveau été suivi quotidiennement afin de déterminer le jour exact d'éclosion des premiers poussins. Chez le Moineau domestique, l'éclosion est asynchrone et jusqu'à 3 jours d'écart peuvent être observés entre les poussins les plus âgés et les plus jeunes. La date de début d'élevage des jeunes a alors été définie comme le jour d'éclosion du premier poussin. A compter de ce jour, le nid a été suivi quotidiennement afin de déterminer la date et l'âge d'envol ou de mort de tous les poussins de la nichée. Les poussins ont été séparés de leurs parents (capture et placement dans une autre volière) à l'âge de 30 jours.

Ce suivi a été poursuivi durant toute la durée de la saison de reproduction afin de déterminer la date et la taille de ponte ainsi que la date d'éclosion des poussins, leur nombre à l'éclosion (succès d'éclosion) et à l'envol (succès d'envol).

L'effet à long terme de la qualité des conditions de développement sur la phénologie et le succès reproducteur des individus a alors pu être précisément étudié *a posteriori*.

Chez le Pétrel des neiges et l'Albatros à sourcils noirs, les nids inclus dans les colonies d'étude à long terme du C.E.B.C. ont été surveillés dès l'arrivée des premiers individus adultes sur site. Lors de la période de ponte, les nids ont été suivis quotidiennement afin de déterminer d'une part l'identité des occupants de chaque nid et d'autre part, la date de ponte exacte de l'œuf (bon estimateur du succès reproducteur individuel, notamment chez le Pétrel des neiges). La lecture de la bague métallique posée sur le tarse des individus reproducteurs se fait à l'aide d'une courte gaffe utilisée pour soulever légèrement l'individu présent au nid et faire tourner la bague autour du tarse de l'oiseau afin d'y lire les chiffres qui y sont gravés. La date de ponte est déterminée en soulevant délicatement chaque oiseau adulte au nid à l'aide de la gaffe métallique pour vérifier la présence/absence de l'œuf. La date de début d'incubation, notée Jour 0 d'incubation, a alors été définie comme le jour de ponte de l'œuf unique. A cette date et jusqu'au Jour 38 et Jour 65 d'incubation respectivement chez nos deux espèces d'étude, le nid n'a été vérifié que tous les quatre jours pour limiter le dérangement des individus reproducteurs. A partir des jours 38 et 65 respectivement chez le Pétrel des neiges et l'Albatros à sourcils noirs, il a à nouveau été suivi quotidiennement afin de déterminer le jour exact d'éclosion du poussin, correspondant à la date de début d'élevage du jeune. A partir de cette date, chez le Pétrel des neiges, les nids ont été visités lorsque les poussins étaient âgés de 13, 18, 23, 28, 32 et 40 jours. Chez l'Albatros à sourcils noirs, les poussins n'ont été manipulés qu'une seule fois, vers l'âge de 110 jours, c'est-à-dire à proximité de leur date d'envol. A l'envol du poussin, le succès reproducteur de chaque couple a pu être calculé et corrélé avec l'âge des individus reproducteurs (approximant la qualité de leurs soins parentaux dans notre cas, Chapitre 1, *Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit* – Articles 1 et 2).

2.3 Mesure du volume des œufs pondus, biométrie des poussins et indice de condition corporelle (S.M.I.)

Chez le Moineau domestique uniquement, la longueur et la largeur maximales des œufs ont été mesurées à la fin de la ponte, à l'aide d'un pied à coulisse électronique (Ecotone, précision 0,1 mm). Ils ont également été pesés grâce à une balance électronique (précision 0,1g). Ces informations ont permis de calculer le volume des œufs pondus (variable intéressante pour déterminer l'effet des conditions de développement sur l'investissement de chaque femelle dans la reproduction notamment car la taille de l'œuf est corrélée à la taille du poussin à la naissance, Bolton 1991; Clutton-Brock 1991; Williams 1994; Mousseau and Fox 1998; Krist 2011, Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental – Article 6*).

Le volume d'un œuf de Moineau domestique est calculé grâce à la formule développée par Hoyt en 1979 :

$$\text{Volume (mm}^3\text{)} = 0,512 \times \text{Longueur (mm)} \times \text{Largeur (mm)}^2$$

Pour les 3 espèces étudiées dans le cadre de ce doctorat, les individus ont été mesurés à chaque visite réalisée afin d'obtenir la morphométrie absolue des individus mais aussi leur vitesse de croissance (sauf pour l'Albatros à sourcils noirs où les poussins n'ont été mesurés qu'une fois ; les résultats associés à ces relevés morphométriques sont présentés dans tous les articles inclus dans ce manuscrit, Chapitres 1 et 2). Ces informations morphologiques nous ont alors renseignés sur l'effet de la qualité des facteurs abiotiques et biotiques des conditions de développement sur le phénotype en cours de mise en place (Albatros à sourcils noirs, Pétrel des neiges et Moineau domestique) ou ayant déjà atteint sa taille adulte (Moineau domestique).

Les longueurs du bec et du tarse ont été obtenues à l'aide d'un pied à coulisse, avec une précision de 0,01 mm. La longueur de l'aile repliée a été mesurée grâce à un réglet précis au 1 mm. Enfin, la masse des individus a été relevée à l'aide d'une balance électronique (précision 0,1 g) chez le Moineau domestique et un Pesola (précision 1 g) chez le Pétrel des neiges et l'Albatros à sourcils noirs.

L'indice de condition corporelle *Scaled Mass Index* (S.M.I.) défini par Peig et Green en 2009 a alors été calculé (concerne les deux chapitres et tous les articles présentés dans ce manuscrit). Tout d'abord, la variable morphométrique (longueur du bec, tarse ou de l'aile) la plus corrélée à la masse des individus a été déterminée. Puis, la pente b de la régression linéaire entre ces deux variables log-transformées a été calculée.

Le S.M.I. se calcule alors grâce à cette formule :

$$Scaled\ mass\ index_{individu} = Masse_{individu} \times \left(\frac{Variable\ morphométrique_{moyenne}}{Variable\ morphométrique_{individu}} \right)^b$$

Grâce au calcul de la condition corporelle des individus, nous avons pu établir un lien entre les conditions abiotiques et biotiques subies durant la croissance et la qualité du phénotype (quantité de réserve énergétique disponible) mis en place par les individus.

2.4 Prélèvements biologiques (plumes et sang)

Chez les 3 espèces étudiées, des plumes ont été récoltées chez des individus au stade poussin. Chez le Moineau domestique, ce sont deux rectrices primaires qui ont été prélevées (Chapitre 1, *Ecotoxicologie et impact phénotypique à court terme – Résultats préliminaires*) alors que chez le Pétrel des neiges et l'Albatros à sourcils noirs, ce sont six plumes dorsales qui ont été récupérées (Chapitre 1, *Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Articles 1 et 2 respectivement*).

Ce prélèvement présente l'avantage de ne pas être trop invasif pour les individus (Smith et al. 2003; Harvey et al. 2006; Beja-Pereira et al. 2009) et est un bon indicateur du passé des individus (Bortolotti et al. 2008, 2009) : dans notre cas, de leur croissance. En effet, lors de la synthèse de la plume, des dépôts hormonaux et de contaminants ont notamment lieu (Burger and Gochfeld 1992; Swaileh and Sansur 2006; Frantz et al. 2012; Meillère et al. 2016). Le dosage de ces derniers *a posteriori* va alors nous renseigner sur la qualité des conditions de développement (taux de contaminants) ainsi que le ressenti de l'individu vis-à-vis de son environnement via son état physiologique (dépôts hormonaux) au moment de la synthèse de la plume (c'est-à-dire dans notre cas, de la naissance jusqu'au prélèvement de la plume durant sa croissance post-natale).

Également, la base de la plume contient un bulbe renfermant plusieurs cellules nucléées et donc de l'ADN. Grâce à une plume, le sexe et la longueur des télomères de l'individu manipulé pourront donc être renseignés (Balkiz et al. 2007; Costantini et al. 2008). Cela nous permet alors d'étudier l'effet de contraintes durant la croissance sur le raccourcissement des télomères, en différenciant les poussins mâles des poussins femelles.

Chez le Moineau domestique et le Pétrel des neiges, des prélèvements de sang ont été réalisés en complément des prélèvements de plumes. Les prises de sang ont été réalisées au niveau de la veine alaire à l'aide d'aiguilles 25G et de micro-capillaires héparinés. Après dégagement de la zone de prélèvement, une piqûre est réalisée à l'aide de l'aiguille au niveau de la veine. Une goutte de sang se forme alors à la surface de la peau. A l'aide des micro-capillaires, le sang est ainsi récupéré.

Afin de pouvoir doser le taux basal de corticostérone sécrété par un individu, un premier prélèvement de sang a été réalisé moins de 3 minutes (chronomètre en main) après le début du dérangement anthropique (ouverture de la volière chez les moineaux domestiques et capture chez les pétrels des neiges, Romero and Reed 2005). Ce prélèvement simple a été effectué chez des moineaux domestiques âgés de 31 et 45 jours (Chapitre 1, *Ecotoxicologie et impact phénotypique à court terme – Résultats préliminaires*).

Lors de la mesure de la réponse individuelle au stress (d'après le protocole standardisé par Wingfield 1994), les individus sont placés dans un sac en toile après ce premier prélèvement sanguin et une seconde prise de sang est effectuée 30 minutes après la capture. D'après Wingfield et al. (1994), à partir de ce délai, le niveau plasmatique de corticostérone a atteint son maximum. L'amplitude de sécrétion (taux maximal – taux basal) permet d'évaluer la perception/sensibilité individuelle de la qualité des conditions de développement et de comprendre une partie des mécanismes sous-jacents aux décisions d'histoire de vie (investissement dans la croissance ou dans la reproduction vs investissement dans les fonctions permettant d'assurer la survie). La réponse au stress a été réalisée chez des moineaux domestiques âgés de 12 (Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental – Article 6*) et 70 jours (Chapitre 1 – *Ecotoxicologie et impact phénotypique à court terme – Résultats préliminaires*), les individus reproducteurs (Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental – Article 6*) ; chez des pétrels des neiges âgés de 13 et 32 jours (Chapitre 1, *Effet d'une perturbation anthropique/Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Articles 2 et 3*).

Le sang est placé dans des tubes Eppendorf annotés et est conservé à l'abri de la chaleur dans une glacière jusqu'à sa centrifugation à 7000 tours/minute pendant 10 minutes. Cette étape va permettre de séparer le plasma (surnageant contenant les hormones et les molécules réactives de l'oxygène – ROS, notamment) et les globules rouges (culot contenant l'ADN utile au sexage moléculaire et aux mesures de télomères). Les deux tubes Eppendorf ainsi obtenus seront alors congelés à -20°C jusqu'à ce que les analyses biologiques soient réalisées au C.E.B.C.

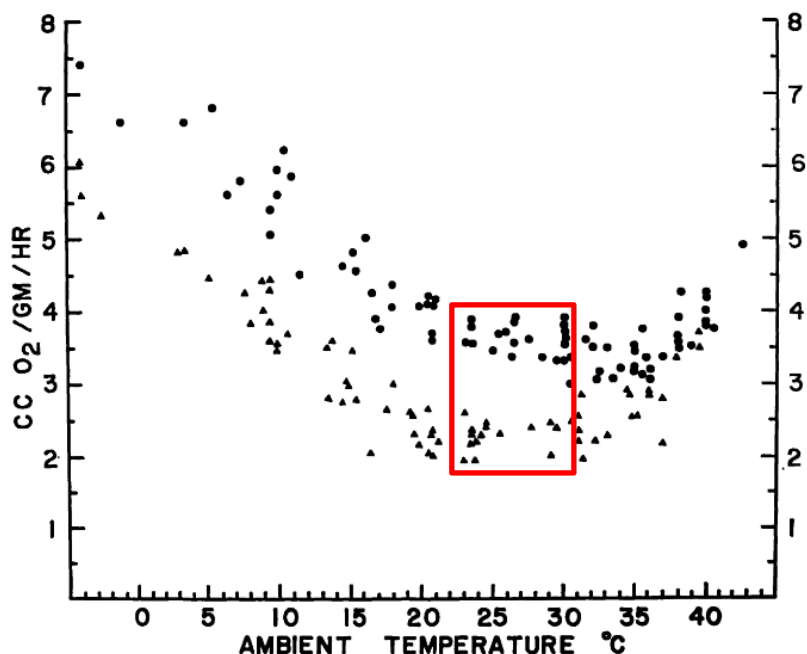
2.5 Le métabolisme chez le Moineau domestique

Au sein du C.E.B.C., un pôle de calorimétrie a été développé dans les années 2010. La chaîne de calorimétrie à 8 voies (RM8 Multiplexer, Sable System) présente sur site permet de réaliser des mesures de consommation d'oxygène, de relargage de dioxyde de carbone et d'eau dans des conditions thermiques et hydriques hautement contrôlées chez plusieurs classes de vertébrés, dont les oiseaux (Powolny et al. 2016; Brischoux et al. 2017). Ces mesures calorimétriques sont de bons indicateurs des pertes hydriques (E.W.L.) et du métabolisme (Withers 1977).

Dans le cadre de ce doctorat, des études sur le métabolisme de repos (B.M.R.) et de thermorégulation (T.M.R.) du Moineau domestique ont été conduites afin de déterminer les effets à long terme d'un stress post-natal sur la gestion des dépenses énergétiques (Chapitre 2, *Stress post-natal et performances individuelles – Article 4*). Le métabolisme de repos des individus se mesure à une température incluse dans la zone de thermoneutralité de l'espèce, c'est-à-dire à une température où les individus n'ont pas besoin de dépenser de l'énergie pour maintenir leur température corporelle. Chez le Moineau domestique, cette zone est comprise entre 22 et 30°C (Figure 13, Hudson and Kimzey 1966). Nous nous sommes placés à 25°C soit dans la limite basse de cette zone de thermoneutralité pour le Moineau.

Figure 13 : Mesure du métabolisme de repos de Moineau domestique en journée (points noirs) et durant la nuit (triangles) en fonction de la température ambiante.

La thermoneutralité correspond aux températures auxquelles le taux métabolique est le plus faible en journée et la nuit (encadré rouge). Tiré de Hudson et Kimsey, 1966.



Le métabolisme de thermorégulation, au contraire, se mesure à une température où les individus subissent une contrainte thermique modérée, c'est-à-dire dans des conditions où ils devront allouer une certaine partie de leur énergie pour maintenir leur température corporelle. Nous nous sommes donc placés à 5°C, qui représente une température contraignante pour des moineaux domestiques mais qui fait partie des températures rencontrées fréquemment en hiver dans leur milieu naturel.

Ces deux mesures métaboliques ont été réalisées à une semaine d'intervalle (avec ordre de passage aléatoire aux deux conditions thermiques sélectionnées) en janvier 2017, sur des individus adultes (Chapitre 2, *Stress post-natal et effets à long terme sur les performances individuelles* – Article 4).

Chaque session de mesure a suivi exactement le même déroulement : 7 individus ont été capturés à 15 heures dans les volières extérieures et placés en cages individuelles dans une pièce de l'animalerie prévue à cet effet. A 18 heures, la nourriture a été retirée de chaque cage pour que les oiseaux soient considérés comme à jeun à leur entrée dans le système de respirométrie à 20 heures (Stevenson, 1933; Bech et al. 2016). Ainsi, dès leur entrée dans la chambre calorimétrique, la mesure de métabolisme de repos n'est pas ou peu biaisée par une consommation d'énergie liée à la digestion d'aliments. Avant leur introduction dans des bocal opaques de 3 litres, étanches et équipés de bouchons avec une entrée et une sortie d'air, une pesée a été effectuée afin d'avoir la masse initiale des individus avant mesure du métabolisme.

Les bocalx contenant les 7 individus et le bocal vide ont ensuite été placés dans un caisson thermique réglé à la température souhaitée ($\pm 1^{\circ}\text{C}$, Cryosystem, air conditioned system Carel MasterCella ; respectivement 25°C et 5° pour la mesure du BMR et du TMR) et reliés au système d'entrée et de sortie d'air. Avant d'être fourni aux 8 bocalx à un débit constant ($\sim 450 \text{ mL/min}$) grâce au fonctionnement combiné d'une pompe à air (Bioblock Scientific 551) et de 8 régulateurs de débit contenus dans le FlowBar-8 (FlowBar-8, Sable Systems), l'humidité de l'air a au préalable été réglée. Pour cela, un système de saturation en eau (modulant la température de point de rosée de l'air et placé dans une enceinte thermique (#400 DG LMS Ltd, Sevenoaks, Kent, UK) réglé à la valeur cible du point de condensation, a été utilisé. L'air sortant de chaque bocal a ensuite été envoyé vers un échangeur programmé selon un cycle précis (bocal 1 = 15 minutes ; puis bocal 2 = 15 minutes ; puis bocal 3 = 15 minutes ; etc. jusqu'à l'arrêt de l'enregistrement ; permettant ainsi de relever au moins 4 fois la composition de l'air de chaque bocal, par condition thermique) vers l'analyseur d'hygrométrie (RH 300, Sable Systems, Las Vegas, US), puis une colonne de drierite (W. A. Hammond Drierite, Xenia, OH, permettant d'assécher l'air). Enfin, l'air à échantillonner a été transféré vers les analyseurs de dioxyde de carbone (CA10, Sable Systems, Las Vegas, USA) et d'oxygène (FC10A, Sable Systems, Las Vegas, USA). Les oiseaux ont été retirés des bocalx le lendemain matin à 6 heures. Ils ont été immédiatement pesés afin d'avoir leur masse finale, après une nuit passée dans la chambre calorimétrique. Ils ont ensuite été replacés dans les cages individuelles jusqu'à leur relâcher dans les volières à 11 heures.

Toutes les mesures réalisées au cours d'une nuit d'enregistrement ont été transmises à un ordinateur toutes les secondes grâce à une interface spécifique (UI-2, Sable Systems, Las Vegas, USA). Les valeurs les plus stables de dioxyde de carbone, d'oxygène et de densité d'eau ont ensuite été extraites manuellement des enregistrements des bocalx contenant les moineaux mais aussi du bocal vide (correspondant alors aux valeurs de référence) sur le logiciel ExpeData. La moyenne de ces valeurs pour chaque nuit de mesure a été déterminée avant le calcul de la consommation en oxygène présentée dans l'Article 4.

A partir des équations dérivées de celles de Lighton (2008) et adaptées à notre setup expérimental, nous avons calculé la consommation en oxygène (VO_2 , mL.min⁻¹) des individus grâce à la formule suivante :

$$VO_2 = \text{débit d'air} \times \frac{(F_{in}O_2 - F_{out}O_2) - F_{out}O_2 \times (F_{out}CO_2 - F_{in}CO_2)}{1 - F_{out}O_2}$$

Où $F_{in}O_2$ et $F_{in}CO_2$ sont respectivement les fractions moyennes entrantes d' O_2 et de CO_2 , soit les fractions moyennes d' O_2 et de CO_2 contenues dans le bocal de référence, et $F_{out}O_2$ et $F_{out}CO_2$ sont respectivement les fractions moyennes sortantes du bocal d' O_2 et de CO_2 , soit les fractions moyennes d' O_2 et de CO_2 déterminées sur les enregistrements individuels.

A partir des équations dérivées de celles de Withers (1977) et adaptées à notre setup expérimental, nous avons calculé la perte d'eau par évapotranspiration (EWL, mL.min⁻¹) des individus grâce à la formule suivante :

$$EWL = \text{débit d'air} \times (\text{densité de l'eau}_{\text{Moineau}} - \text{densité de l'eau}_{\text{Témoin}}) \times 1.44$$

Où densité de l'eau_{Moineau} correspond à la densité moyenne de l'eau dans le bocal contenant le moineau pour lequel la mesure est en cours, et densité de l'eau_{Témoin} correspond à la densité moyenne de l'eau du bocal conservé vide durant les enregistrements.

La perte de masse des individus dans les deux conditions thermiques a également été déterminée et présentée dans le Chapitre 2, Article 4, grâce à la formule suivante :

$$\text{Perte de masse (\%)} = 100 \times \frac{\text{Masse initiale} - \text{Masse finale}}{\text{Masse initiale}}$$

Où Masse initiale est la masse de l'individu au moment du dépôt dans le bocal, à 20 heures la veille au soir et Masse finale est la masse de l'individu à l'issue de l'enregistrement, à 6 heures le lendemain matin.

Les différents appareils de mesure (l'hygromètre, l'analyseur CO₂ et l'analyseur O₂) ont été calibrés avant chaque session de mesure. L'hygromètre a été calibré avec un air sec (azote pur : température de point de rosée = 40°C) et un air d'humidité connue (température de point de rosée = 15°C) ; l'analyseur CO₂ avec un air sans CO₂ (azote pur : CO₂ = 0ppm) et un air avec une teneur en CO₂ connue et calibrée (CO₂ = 6000ppm) et l'analyseur O₂ en utilisant de l'air extérieur (O₂ = 20.95%).

2.6 *Les ornements sexuels chez le Moineau domestique*

Chez le Moineau domestique, seule espèce de notre étude à présenter un dimorphisme sexuel marqué au niveau du plumage, une évaluation de la qualité des signaux sexuels secondaires présentés, en fonction des conditions de développement rencontrées par le mâle, a été réalisée (Chapitre 2, *Stress post-natal et performances individuelles, Article 5*). Chez cette espèce, la taille ainsi que l'intensité de coloration de la bavette ventrale, de la barre alaire, du bec et du tarse sont supposées être de bons indicateurs de la qualité reproductrice de l'individu (Møller 1987a; Veiga 1993; Poston et al. 2005; Bókony et al. 2006; Nakagawa et al. 2007; Laucht et al. 2010; Laucht and Dale 2012). Les 17 mâles moineaux présents dans les volières du C.E.B.C. ont été capturés entre le 3 et le 6 mai 2016. Des clichés de la bavette, du bec, du tarse et des deux ailes dépliées ont alors été réalisés dans des conditions standardisées (Figure 14, d'après le protocole expérimental préalablement développé par Laucht and Dale 2012). Toutes les photographies ont été prises avec le même appareil photo, à la même distance de l'animal, avec utilisation du flash. Une échelle de taille et un fond composé de couleurs standards ont été placés à proximité de l'oiseau afin de pouvoir réaliser *a posteriori*, sur le logiciel d'analyse d'images Gimp 2.8 (Lecarme and Delvare 2011), des mesures surfaciques et colorimétriques respectivement.

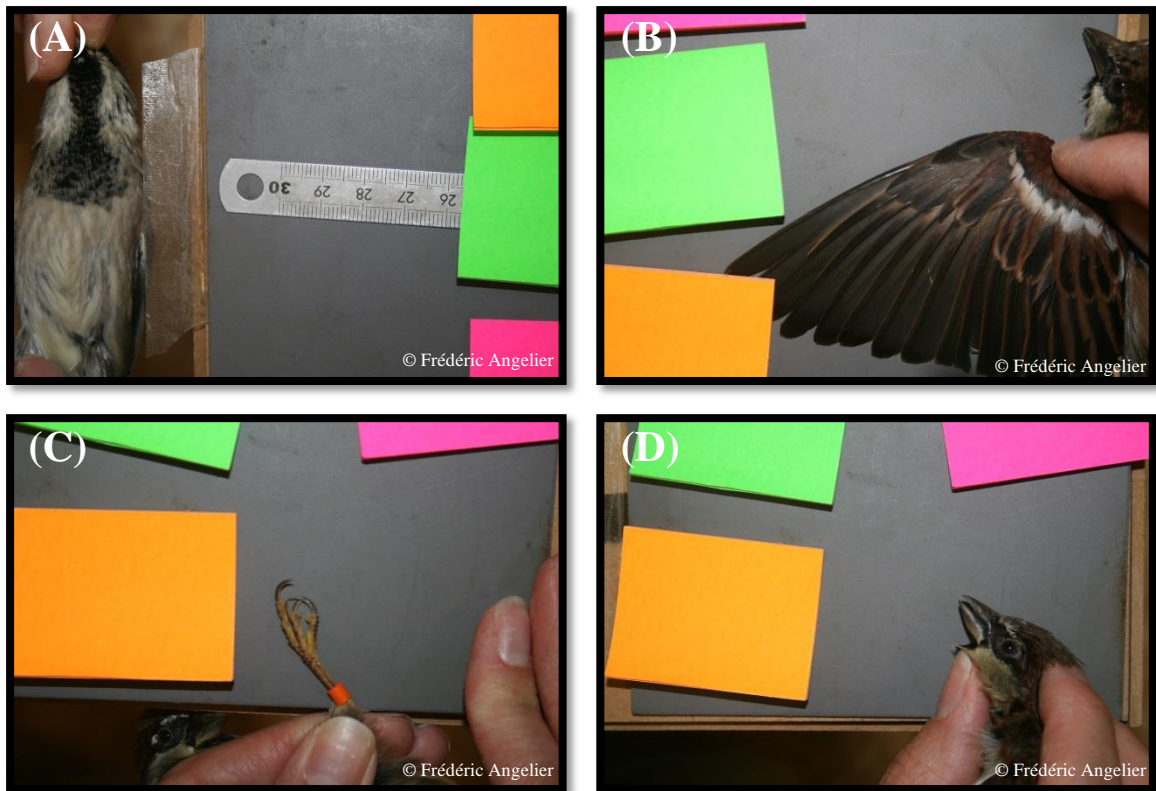


Figure 14 : Photographies des différents signaux visuels étudiés chez le Moineau domestique, à savoir : (A) la bavette noire, (B) la bande blanche alaire, (C) le tarse et (D) le bec. La taille ainsi que la coloration de ces ornements ont été extraits grâce au logiciel Gimp 2.8

L'extraction des données a été effectuée manuellement sur Gimp 2.8. Toutes les photographies ont été zoomées de 50% afin de visualiser de façon optimal le signal visuel d'intérêt.

2.6.1 Détermination de la taille des ornements sexuels :

La surface de la bavette ventrale n'a pas été déterminée par méthode numérique. En effet, des contraintes logistiques n'ont pas permis de pouvoir maintenir les oiseaux de façon standardisée dans cette position. Le jour de la prise des photographies, la longueur et la largeur maximales de la bavette ventrale de chaque individu ont été mesurées à l'aide d'une règle graduée (précision 1 mm).

Par application de l'équation précédemment développée et validée pour le Moineau domestique par Møller (1987b) et Gonzalez et al. (2001), nous avons alors calculé la surface de la bavette ventrale :

$$Surface (mm^2) = 166,7 + 0,45 \times Longueur\ du\ badge \times largeur\ du\ badge$$

En revanche, pour la surface de la barre alaire, le contour le plus précis possible en a été fait avec l'outil de sélection à main levée sur le logiciel Gimp 2.8. La surface de la barre alaire est alors obtenue en pixels. Pour convertir cette valeur surfacique en cm², il a alors été nécessaire de déterminer la surface, exprimée en pixels, d'une zone de surface en cm² connue présente sur la photo (servant de Référence) : ici un fragment de la règle posée à plat à proximité de l'oiseau. Grâce à un produit en croix, on obtient que la surface de la barre alaire vaut :

$$Surface_{Barre\ alaire} = \frac{(Pixels_{Barre\ alaire} \times Surface_{Référence})}{Pixels_{Référence}}$$

La longueur du bec et du tarse ont été mesurées comme décrit précédemment, à l'aide d'un pied à coulisse.

2.6.2 Détermination de l'intensité de coloration des ornements sexuels :

Avec l'outil de sélection à main levée (cf Boîte à outils – Capture d'écran – cercle rouge, Figure 15A), l'intégralité ou une partie de l'ornement sexuel d'intérêt a été sélectionnée. Pour la bavette ventrale et la barre alaire, c'est le contour le plus précis possible qui a été réalisé (cf Capture d'écran – ligne en pointillé, Figure 15A). Pour le bec, c'est un triangle sur la mandibule inférieure qui a été dessiné. Le triangle a été tracé en reliant la base du menton (cf Capture d'écran – point bleu, Figure 15B) à la jointure – alignée avec la narine - entre les deux mandibules (cf Capture d'écran – point orange, Figure 15B) au centre de la mandibule (cf Capture d'écran – point rose, Figure 15B). Pour le tarse, c'est un quadrilatère sur la partie inférieure du tarse de l'oiseau qui a été dessiné. Le quadrilatère est tracé dans la mesure du possible à proximité de l'articulation (cf Capture d'écran – cercle bleu, Figure 15C). Également, il aura été évité dans la mesure du possible d'inclure un reflet du flash (zone brillante) ou des zones abîmées de l'ornement photographié.

Les valeurs moyennes de Rouge (R), Vert (V) et Bleu (B) composant la couleur de l'ornement ont alors été manuellement relevées (cf Histogramme – Capture d'écran – cercle vert, Figure 12). A partir du code couleur RVB de chaque individu, trois variables colorimétriques ont alors pu être calculées (Pm and Chezian 2013), à savoir : la nuance (Hue, H), la saturation (Saturation, S) et la luminosité (Brightness, Br), d'après les équations suivantes :

$$\begin{cases} R' = R/255 \\ G' = G/255 \\ B' = B/255 \end{cases} \quad \begin{cases} C_{max} = \max(R', G', B') \\ C_{min} = \min(R', G', B') \\ \Delta = C_{max} - C_{min} \end{cases} \quad Br = \frac{(C_{max} + C_{min})}{2}$$

$$H = \begin{cases} 0^\circ & \Delta = 0 \\ 60^\circ \times \left(\frac{G' - B'}{\Delta} \bmod 6 \right), & C_{max} = R' \\ 60^\circ \times \left(\frac{B' - R'}{\Delta} + 2 \right), & C_{max} = G' \\ 60^\circ \times \left(\frac{R' - G'}{\Delta} + 4 \right), & C_{max} = B' \end{cases} \quad S = \begin{cases} 0 & \Delta = 0 \\ \frac{\Delta}{1 - |2 \times Br - 1|} & \Delta \neq 0 \end{cases}$$

Pour homogénéiser les valeurs des variables colorimétriques obtenues pour les différents individus composants notre échantillon, ces dernières ont été corrigées par celles d'une des couleurs standards présentes en fond de la photographie. Ici, la correction a été appliquée à partir des mesures faites sur le post-it vert. La nuance, la saturation et la luminosité de l'ornement d'intérêt sont respectivement divisées par la nuance, la saturation et la luminosité du post-it vert.

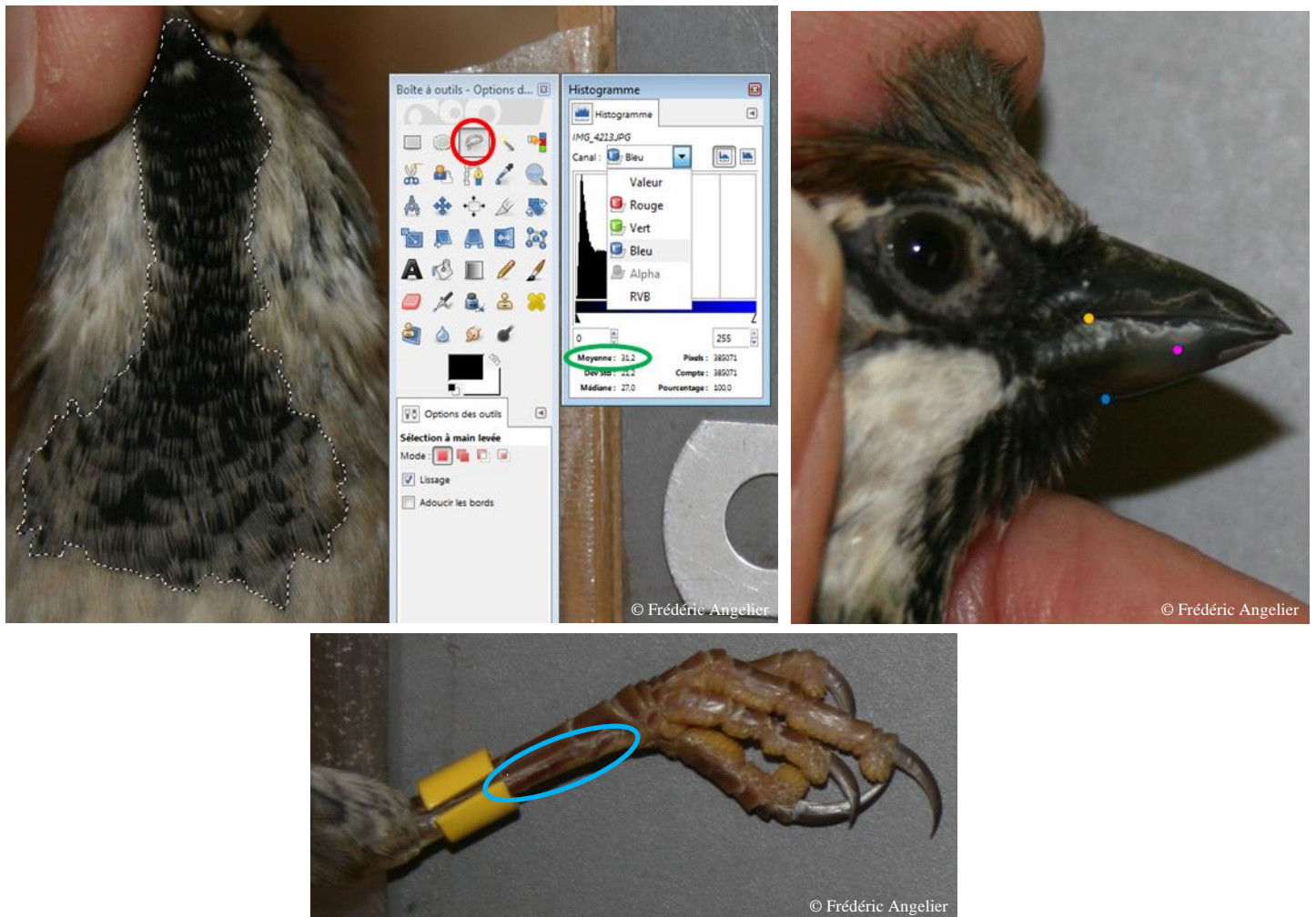


Figure 15 : Relevé colorimétrique (A) sur le badge et la bande alaire, (B) sur le tarse et (C) sur le bec.

2.7 Mesures comportementales

2.7.1 Chez le Moineau domestique

Plusieurs mesures comportementales ont été réalisées sur les femelles adultes afin de déterminer si la qualité de leur environnement de croissance modifie à long terme leur investissement parental (Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental – Article 6*) :

- Investissement dans l'incubation,

L'observation de l'investissement dans l'incubation des individus reproducteurs a été réalisée *a posteriori* grâce au visionnage de vidéos enregistrées à l'aide de GoPro Hero Session. Ces enregistrements ont été réalisés aux alentours de 15 heures 30 aux 3^{ème} et 8^{ème} jour d'incubation. Les piquets de caméra ont été placés à 14 heures afin de permettre d'habituer les oiseaux de la volière à la présence de ce nouvel objet.

Lors du dépouillement, il a été relevé : le temps passé à proximité du nichoir, le temps passé dans le nichoir, le temps passé hors du champ de la caméra ; le nombre de visites du nid réalisées.

- Investissement dans l'élevage des poussins,

L'observation de l'investissement dans l'élevage des poussins des individus reproducteurs a été réalisée *a posteriori* grâce au visionnage de vidéos enregistrées à l'aide de GoPro Hero Session. Ces enregistrements ont été réalisés aux alentours de 8 heures 30 lorsque les poussins étaient âgés respectivement de 6, 8, 10, 12 et 14 jours. Les piquets de caméra ont été placés la veille au soir à 18 heures. Lors du dépouillement, il a été relevé : le nombre de visites du nid réalisées.

2.7.2 Chez le Pétrel des neiges

Chez le Pétrel des neiges, une mesure comportementale a été réalisée afin de déterminer dans un premier temps l'influence d'une perturbation anthropique et dans un second temps l'effet de la qualité des soins parentaux sur la réponse des poussins face à un prédateur (Chapitre 1, *Effet d'une perturbation anthropique/Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Articles 2 et 3* respectivement). Pour cela, une mesure de stress comportemental en main a été relevée à l'âge de 13 ou 32 jours, lors de la visite au nid (Imber 1976; Dumbacher and Pruett-Jones 1996).

Pour chaque poussin, il a été noté si, à la capture, le poussin a vomi (indexé 1) ou non (indexé 0). En effet, chez les Procellariiformes, la régurgitation du contenu stomacal (sous forme d'huile) est un mode de défense efficace puisqu'il permet d'endommager la structure des plumes des prédateurs aviaires et donc de diminuer leurs capacités de vol et de thermorégulation.

3. Analyses biologiques

3.1 Sexage moléculaire

Chez les 3 espèces étudiées dans le cadre de ce doctorat, le sexe des individus immatures a été déterminé par sexage moléculaire à l'aide d'une PCR au sein du pôle d'Analyse Biologique du C.E.B.C d'après la méthode développée par Fridolfsson and Ellegren (1999). Ceci nous a permis de pouvoir évaluer la sensibilité phénotypique de chaque sexe aux conditions de développement subies.

Chez le Moineau domestique (Chapitre 1, *Ecotoxicologie et impact phénotypique à court terme – Résultats préliminaires* ; Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental, Article 6*) et le Pétrel des neiges (Chapitre 1, *Effet d'une perturbation anthropique/Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Articles 2 et 3*), le sexage a été réalisé à partir d'échantillons de sang tandis que chez l'Albatros à sourcils noirs (Chapitre 1, *Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin, Article 1*), il a été effectué à partir de plumes. La technique est toutefois similaire entre les deux types de prélèvement. Elle consiste à rechercher dans les chromosomes sexuels (ZZ chez le mâle et ZW chez la femelle), les fragments des régions non codantes de l'ADN (appelés introns) contenant les gènes hautement conservés : CHD1Z présent chez les mâles et les femelles ; CHD1W présent uniquement dans l'information génétique des individus femelles.

L'ADN contenu dans les noyaux des cellules récoltées (hématies dans le sang et bulbe dans la plume) a été récupéré par digestion (56°C, 1000 rpm, 2 heures) par la protéinase K (50µL) et le kit *DNeasy blood and tissue* (Qiagen). Les introns ont été isolés des portions codantes (nommés exons) à l'aide d'enzymes spécifiques. Ils ont ensuite été amplifiés par PCR (Polymerase Chain Restriction) à l'aide d'amorces précautionneusement choisies pour s'hybrider sur les deux séquences CHD1 à amplifier.

La PCR correspond à un enchaînement de cycles de températures bien précises permettant la fixation des amorces sur les brins d'ADN et la synthèse du brin complémentaire de l'ADN cible à amplifier. Le mélange réactionnel est d'abord placé à 95°C durant 5 heures et 15 minutes afin que l'ADN présent dans chaque puit se dénature, c'est-à-dire que les 2 brins se séparent. Puis, la température est réduite à 50°C (température d'annealing) pendant 30 minutes afin que les amorces puissent s'hybrider sur les brins simples produits. Ensuite, la plaque est chauffée à 72°C pendant 30 minutes afin que la Taq polymérase soit activée et synthétise les brins complémentaires aux brins simples hybridés aux amorces. Ce cycle thermique (95°C, 58°C et 72°C) est répété 27 fois. Pour finir, le milieu réactionnel est chauffé à 95°C afin de séparer les doubles brins d'ADN formés. Les fragments nucléiques simples brins ainsi obtenus ont été colorés avec du bleu de méthylène (8 µL) avant d'être déposés sur gel d'agarose 1,8%. Ils seront alors séparés par migration via une électrophorèse (100 V, 1 heure 30). Les fragments contenant les deux gènes cibles étant de taille et de poids différents, l'apparition de 2 bandes bleues sur le gel indiquait que l'individu était une femelle tandis que la présence d'1 bande bleue correspondait à un individu mâle (Figure 16).



Figure 16 : Exemple de gel de migration de l'ADN ciblé permettant le sexage moléculaire des poussins de Moineau domestique. La présence de deux bandes indique que l'individu est une femelle (cf Témoin – Rond violet) ; une bande indique la présence d'un mâle

3.2 Mesure de la longueur des télomères

Chez deux des trois espèces étudiées, la longueur des télomères a été mesurée au sein du pôle d'Analyse Biologique du C.E.B.C. Chez le Moineau domestique (Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental, Article 6*), cette mesure a été réalisée à partir d'échantillons de sang tandis que chez l'Albatros à sourcils noirs, elle a été effectuée à partir de plumes (Chapitre 1, *Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Article 1*). Les analyses sont en cours sur des échantillons de sang chez le Pétrel des neiges. Cette mesure nous a permis de pouvoir évaluer la perception individuelle de la contrainte subie durant le développement et de déterminer l'effet à long terme d'un stress post-natal sur la longévité des individus.

Deux techniques de mesure de télomères ont été réalisées durant cette étude. La première méthode consiste en une mesure absolue de la longueur des télomères par hybridation sur réplique/TRF (Telomere Restriction Fragment). Cette technique, bien que très précise, présente l'inconvénient d'être une technique chronophage (~1 semaine/50 échantillons), fastidieuse et nécessitant l'utilisation de sondes radioactives (d'après la technique développée par Nakagawa et al. 2004; Hausmann and Mauck 2008). La seconde méthode permet une mesure relative de la longueur des télomères par qPCR (d'après la méthode décrite précédemment par Cawthon 2002 et validée pour application chez les oiseaux par Criscuolo et al. 2009). Cette technique présente un fort avantage de simplicité et d'efficacité (~2 jours/50 échantillons) mais ne donne que la quantité relative de fragments télomériques amplifiés, normalisée par rapport à la quantité de fragments nucléiques amplifiés d'un gène présent en une seule copie dans le génome ($\frac{\text{Quantité ADN télomérique amplifiée}}{\text{Quantité ADN amplifiée de gène présent en une seule copie}}$). La mesure des télomères d'Albatros à sourcils noirs a été réalisée par hybridation sur réplique, celle de Moineau domestique a été obtenue par qPCR.

3.2.1 Mesure par hybridation sur réplique

L'ADN contenu dans les noyaux des cellules échantillonnées chez l'Albatros à sourcils noirs (bulbe dans la plume) a été récupéré par digestion par la protéinase K et le kit *DNeasy blood and tissue* (Qiagen). La qualité de l'ADN a été contrôlée par dépôt d'une partie de l'échantillon sur un gel d'électrophorèse et analyse de ce dernier par spectrophotométrie de densité optique.

Grâce à des tests préliminaires permettant de déterminer la quantité optimale d'ADN à utiliser pour ces analyses, 2 µg d'ADN ont été échantillonnés pour chaque albatros à sourcils noirs prélevé. Cette portion d'ADN a été digérée par les enzymes de restriction *HinfI* et *RsaI* pendant 16 heures à 37°C afin d'y révéler la séquence TTAGGG, séquence cible de cette technique d'hybridation sur réplique. Les fragments de restriction d'ADN ainsi obtenus ont été déposés sur gel d'agarose 0,8%. Chez l'Albatros à sourcils noirs, un seul échantillon d'ADN par individu a été analysé. Ils ont donc été déposés aléatoirement sur 3 gels au total. A noter que des échantillons contrôles de taille et poids connus ont été déposés sur tous les gels. La séparation des préparations nucléiques digérées en fonction de leur taille a été réalisée par électrophorèse en gel pulsé (PFGE, BioRad) à 3,0 V/cm, avec des pulses initialement toutes les 0,5s puis toutes les 7s pendant 14 heures. Une fois la PFGE terminée, le gel a été dépuriné et dénaturé dans une solution alcaline. Il a ensuite été neutralisé et l'ADN migré a ainsi pu être transféré sur une membrane de nitrocellulose par Southern Blot (Hybond H+, Amersham Life Science, Amersham, UK). La membrane a été placée à 120°C durant 20 minutes pour y fixer l'ADN. La membrane a été ensuite trempée dans une solution contenant du digoxigénin, sonde radioactive qui s'hybride à l'ADN. Après nettoyage, cette membrane a été plongée dans une solution contenant des anticorps anti-digoxigénin. Ces derniers, grâce à l'utilisation de Chemidoc (BioRad) ont permis de visualiser la localisation des fragments d'ADN migrés sur le gel (Figure 17). La localisation des bandes migrées d'ADN (des échantillons et des contrôles) a alors été extraite manuellement sur le logiciel de traitement d'image ImageJ. La longueur des télomères des individus a alors été déterminée à 5-30 kbp près en se référant à la localisation des bandes de migration des fragments de tailles connues. Également, la différence de migration inter-gel des fragments d'échantillons de référence (identiques entre tous les gels) a permis de calculer le coefficient de variation (CV) qui corrige les potentielles variations qu'il pourrait exister entre les gels. A noter que plus le CV est faible et plus la répétabilité de la mesure est élevée. La différence inter-gel CV était de 1,76%. Une correction des différences de mesures obtenues entre les gels a alors été effectuée afin de pouvoir comparer les longueurs de télomères obtenues pour tous les individus de l'étude.



Figure 17 : Exemple de gel de migration obtenu à la suite des différentes étapes d’hybridation sur réplique pour déterminer la longueur des télomères de poussins d’Albatros à sourcils noirs. Exemple de gel tiré de Angelier et al. (2019).

3.2.2 Mesure par PCR

L’ADN contenu dans les noyaux des cellules échantillonnées de Moineau domestique (hématies dans le sang) a été récupéré par digestion (56°C, 1000 rpm, 2 heures) par la protéinase K (50µL) et le kit *DNeasy blood and tissue* (Qiagen). Chez le Moineau domestique, le gène de référence RAG1 a été choisi pour cette mesure de télomères. En effet, contrairement au gène GAPDH, utilisé couramment - notamment chez le Diamant mandarin, l’expression du gène RAG1 présent en une seule copie dans le génome n’est pas dépendante de l’âge de l’individu ni du moment dans le cycle de vie. Il est donc plus stable pour mesurer les télomères d’un individu au cours de sa vie. Les amorces d’amplification (~100 pb) de ce gène RAG1 ont été désignées grâce au logiciel NCBI. Le choix d’une zone hautement répétée chez plusieurs espèces de passereaux a été privilégié (Figure 18 – Encadré rouge).



Figure 18 : Comparaison des séquences nucléiques de plusieurs passereaux (Moineau domestique, Merle noir, Diamant mandarin) avec la séquence du Primer RAG1 défini pour les passereaux. Les pointillés indiquent les similarités exactes entre les séquences nucléiques des moineaux domestiques avec celle du Primer permettant la validation du choix de ce primer pour amplifier l'ADN des individus. L'encadré rouge représente la séquence du Primer RAG1 hautement répétée avec celle des moineaux.

Grâce à des tests préliminaires permettant de déterminer le milieu réactionnel optimal à utiliser pour l'amplification des télomères, 900 mM de primers d'amorces ont été introduits dans le milieu et 2,5 ng d'ADN ont été dosés pour tous les échantillons de moineaux domestiques disponibles. A noter que 300 mM ont suffi dans le milieu réactionnel pour l'amplification de RAG1 (Cécile Ribout, communication personnelle).

Par la suite, des plaques de dosage de 96 puits ont été réalisées (Figure 19). Les 15 premiers puits correspondaient à des triplicats contenant de l'ADN du gène de référence RAG1 en concentrations connues (respectivement 10 ng, 5 ng, 2,5 ng, 1,25 ng, 0,625 ng). Ainsi, une gamme étalon en cascade a été construite sur chaque plaque. Les 6 puits suivants correspondaient à des duplicats d'échantillons de 3 moineaux (GOLD), identiques entre les 8 plaques réalisées. Le dosage des télomères de ces 3 mêmes individus sur l'intégralité des plaques élaborées a permis de calculer le coefficient de variation (CV) inter-plaque, de 5.32%. Une correction des différences de mesures obtenues entre les plaques a alors été effectuée afin de pouvoir comparer les dosages de télomères entre tous les individus de l'étude.

Les puits restants sont investis par des duplicats d'échantillons d'ADN de moineaux. A noter que tous les échantillons récoltés sur un même individu sont déposés sur une même plaque (Figure 19).

PLAQUES-TELOMERES MOINEAUX SOPHIE-CRI-03/2019												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A	Gamme 10ng	Gamme 10ng	Gamme 10ng	Gamme 5ng	Gamme 5ng	Gamme 5ng	Gamme 2,5ng	Gamme 2,5ng	Gamme 2,5ng	Gamme 1,25ng	Gamme 1,25ng	Gamme 1,25ng
B	Gamme 0,625ng	Gamme 0,625ng	Gamme 0,625ng	BLANC	AD8-SY67341-ADULTES	AD8-SY67341-ADULTES	GOLD 10	GOLD 10	GOLD 151	GOLD 151	GOLD 87	GOLD 87
C	11-SY92010-J9	11-SY92010-J9	78-SY92045-J12	78-SY92045-J12	50-SY92030-J12	50-SY92030-J12	103-SY92062-J9	103-SY92062-J9	64-SY92037-J12	64-SY92037-J12	29-SY92020-J9	29-SY92020-J9
D	170-SY92201-J9	170-SY92201-J9	41-SY92026-J9	41-SY92026-J9	153-SY92092-J12	153-SY92092-J12	108-SY92065-J9	108-SY92065-J9	180-SY92212-J9	180-SY92212-J9	84-SY92048-J12	84-SY92048-J12
E	77-SY92045-J9	77-SY92045-J9	120-SY92069-J12	120-SY92069-J12	91-SY92052-J9	91-SY92052-J9	104-SY92062-J12	104-SY92062-J12	12-SY92010-J12	12-SY92010-J12	109-SY92065-J12	109-SY92065-J12
F	55-SY92033-J9	55-SY92033-J9	AD10-SY67381-ADULTES	AD10-SY67381-ADULTES	63-SY92037-J9	63-SY92037-J9	133-SY92076-J9	133-SY92076-J9	152-SY92092-J9	152-SY92092-J9	49-SY92030-J9	49-SY92030-J9
G	AD4-SY92152-ADULTES	AD4-SY92152-ADULTES	30-SY92020-J12	30-SY92020-J12	119-SY92069-J9	119-SY92069-J9	71-SY92041-J9	71-SY92041-J9	83-SY92048-J9	83-SY92048-J9	72-SY92041-J12	72-SY92041-J12
H	181-SY92212-J12	181-SY92212-J12	92-SY92052-J12	92-SY92052-J12	56-SY92033-J12	56-SY92033-J12	134-SY92076-J12	134-SY92076-J12	171-SY92201-J12	171-SY92201-J12	42-SY92026-J12	42-SY92026-J12

Figure 19 : Exemple de plaque de répartition des échantillons pour la qPCR.

La qPCR reprend les mêmes cycles de températures que ceux de la PCR (précédemment détaillés). La différence provient du fait que lors de la synthèse des brins complémentaires des fragments à amplifier, des molécules fluorescentes (Cybergreen) se fixent entre les brins d'ADN double brin en cours de production. Par quantification de la fluorescence ainsi émise, on obtient la quantité d'ADN qui a été amplifié au cours de la qPCR (Figure 20A). La température de dénaturation de l'ADN (95°C) permet de s'assurer que l'intégralité des brins d'ADN amplifiés est similaire. En effet, la température de dénaturation des doubles brins d'ADN dépend de la taille des fragments d'ADN présents dans l'échantillon. L'obtention d'une unique chute brutale de la fluorescence émise (observée sur la melting curve, Figure 20A) indique donc que tous les échantillons se sont dénaturés à la même température et donc qu'ils sont de même taille.

Au cours de la qPCR, la fluorescence émise (et donc la quantité d'ADN synthétisé/hybridé) croît de façon exponentielle. Pour chaque puit, la valeur seuil de fluorescence à partir de laquelle débute l'augmentation exponentielle de fluorescence dans le milieu est relevée et notée Cq (Figure 20B). La variation inter-individuelle de quantité de télomères dans les échantillons récoltés correspond alors à la différence :

$$Cq_{\text{échantillon de moineau}} - Cq_{\text{échantillon de référence RAG1}}$$

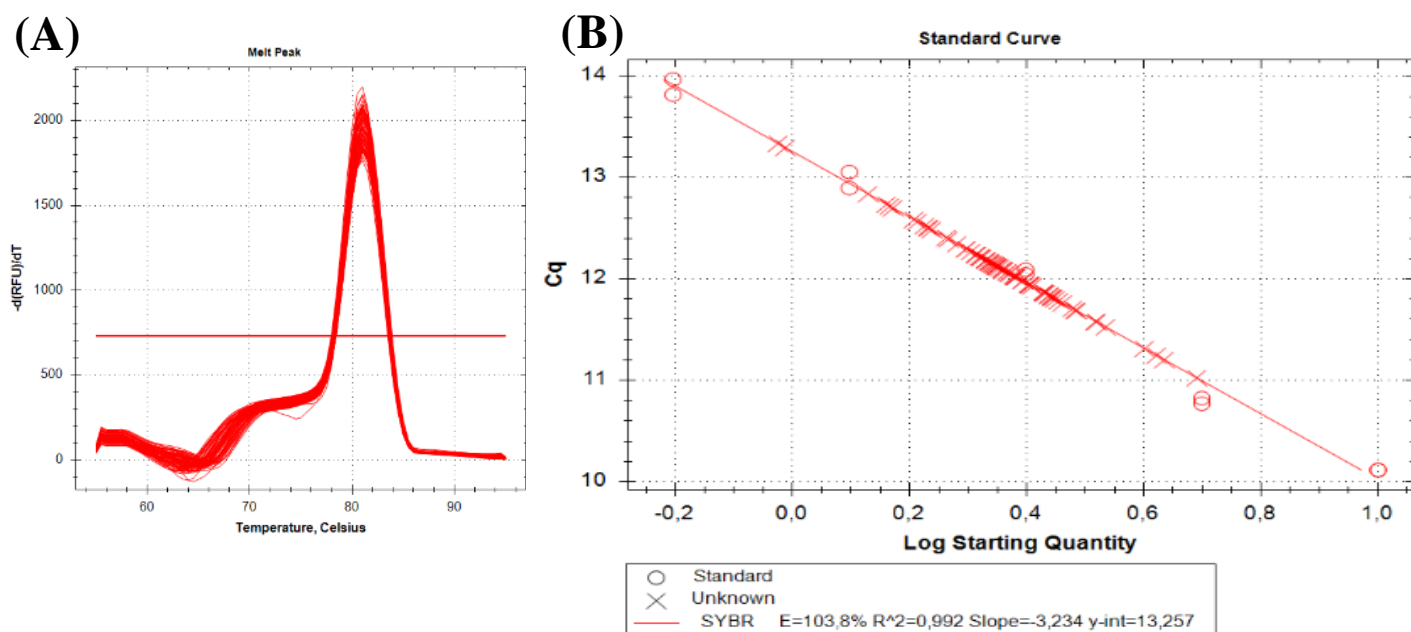


Figure 20 : (A) Melting curve - Emission de la fluorescence au cours des cycles de qPCR en fonction de la température du milieu réactionnel. (B) Vérification de la qualité de la qPCR réalisée grâce à la corrélation entre Cq et la quantité d'ADN introduit dans les puits.

3.3 Dosage de la corticostérone

Chez le Moineau domestique (Chapitre 1, *Ecotoxicologie et impact phénotypique à court terme – Résultats préliminaires* ; Chapitre 2, *Stress post-natal et investissement parental, Article 6*) et le Pétrel des neiges (Chapitre 1, *Effet d'une perturbation anthropique/Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin – Articles 2 et 3*), des dosages de corticostérone ont été réalisés. Le pôle d'Analyse Biologique du C.E.B.C. est spécialisé dans la mesure des concentrations plasmatique de cette hormone par dosage radioimmunologique (RIA, d'après la procédure précédemment mise au point par Mauget et al. 1994 et réalisé au C.E.B.C. depuis de nombreuses années, Lormée et al. 2003). L'étude de la physiologie du stress présente un fort intérêt dans le cadre de ce doctorat car il nous indique comment l'organisme perçoit son environnement et les contraintes associées. Également, l'intensité de cette réponse physiologique nous rapporte comment les organismes peuvent moduler leur phénotype et performances individuelles pour maximiser leur fitness.

Avant de réaliser cette mesure, la corticostérone a été extraite du plasma à l'aide d'éther, solvant organique qui permet d'éliminer les protéines de transport entourant les molécules d'hormones stéroïdiennes contenues dans l'échantillon à analyser. Pour cela, 50 μ L de plasma (dilués dans du tampon PBS, Figure 21A) ont été mis en solution dans 3 mL d'éther (Figure 21B). L'ensemble a été vortexé (Figure 21C), centrifugé (5 minutes, 2000 rpm, 4°C, Figure 21D) et enfin placé dans un bain froid (-30°C, 30 minutes, Figure 21E). Le culot congelé du tube (contenant l'éther) a alors été séparé de la phase liquide formée (contenant les hormones stéroïdiennes à doser). Cette phase liquide a été mise à évaporation complète dans un bain chauffant à 38°C pendant 1 heure (Figure 21F). Seule la corticostérone était alors encore présente sous forme solide dans le tube et a été remise en dilution dans du tampon PBS pour être dosée.

Dans un milieu réactionnel d'incubation hautement contrôlé, 100 μ L d'un échantillon contenant de la corticostérone marquée radioactivement au tritium (antigène marqué au ^3H) et 100 μ L de l'échantillon contenant la corticostérone à doser (antigène non marqué, dit froid) ont été mis en compétition pour un anticorps spécifique (100 μ L, Figure 21G). Les deux antigènes ayant une affinité comparable pour l'anticorps introduit dans le milieu, la probabilité de formation de complexes CORT-Anticorps et ^3H -CORT-Anticorps était identique. Après atteinte de l'équilibre de compétition (12 heures, 4°C), l'ensemble de ces complexes a été séparé des fractions libres de CORT et ^3H -CORT par adsorption sur charbon Dextran (0.625 mL, 10 minutes, 0°C puis vortex durant 10 secondes puis 15 minutes, 4000 rpm, 4°C, Figure 21H, I et J). Le nombre de complexes CORT-Anticorps et ^3H -CORT-Anticorps présents dans le milieu a alors été obtenu sur un compteur à scintillations relié au logiciel RIA-Smart (Figure 21K). Après ajout de scintillant (1mL dans 500 μ L de surnageant obtenu après adsorption), les complexes ^3H -CORT-Anticorps émettaient des photons fluorescents dont l'intensité était proportionnelle à la quantité de radioactivité émise par le ^3H présent dans le milieu (Figure 21L). Pour déterminer de façon précise la concentration hormonale de chaque échantillon, une courbe d'étalonnage en cascade a été établie en parallèle de cette première mesure de fluorescence. Cette courbe d'étalonnage a été réalisée par obtention de mesures d'intensité de fluorescence émise par une solution standard (contenant uniquement du ^3H -CORT-Anticorps), à plusieurs concentrations connues, dans le milieu réactif. Par interpolation, l'intensité du signal fluorescent obtenu dans le milieu réactionnel de dosage était donc inversement proportionnelle à la quantité de CORT présent dans l'échantillon.

Les échantillons plasmatiques de plusieurs poussins ont servi de référence, c'est-à-dire qu'ils ont été dosés plusieurs fois afin de calculer un coefficient de variation intra-dosage, et donc d'estimer l'erreur associée au dosage.

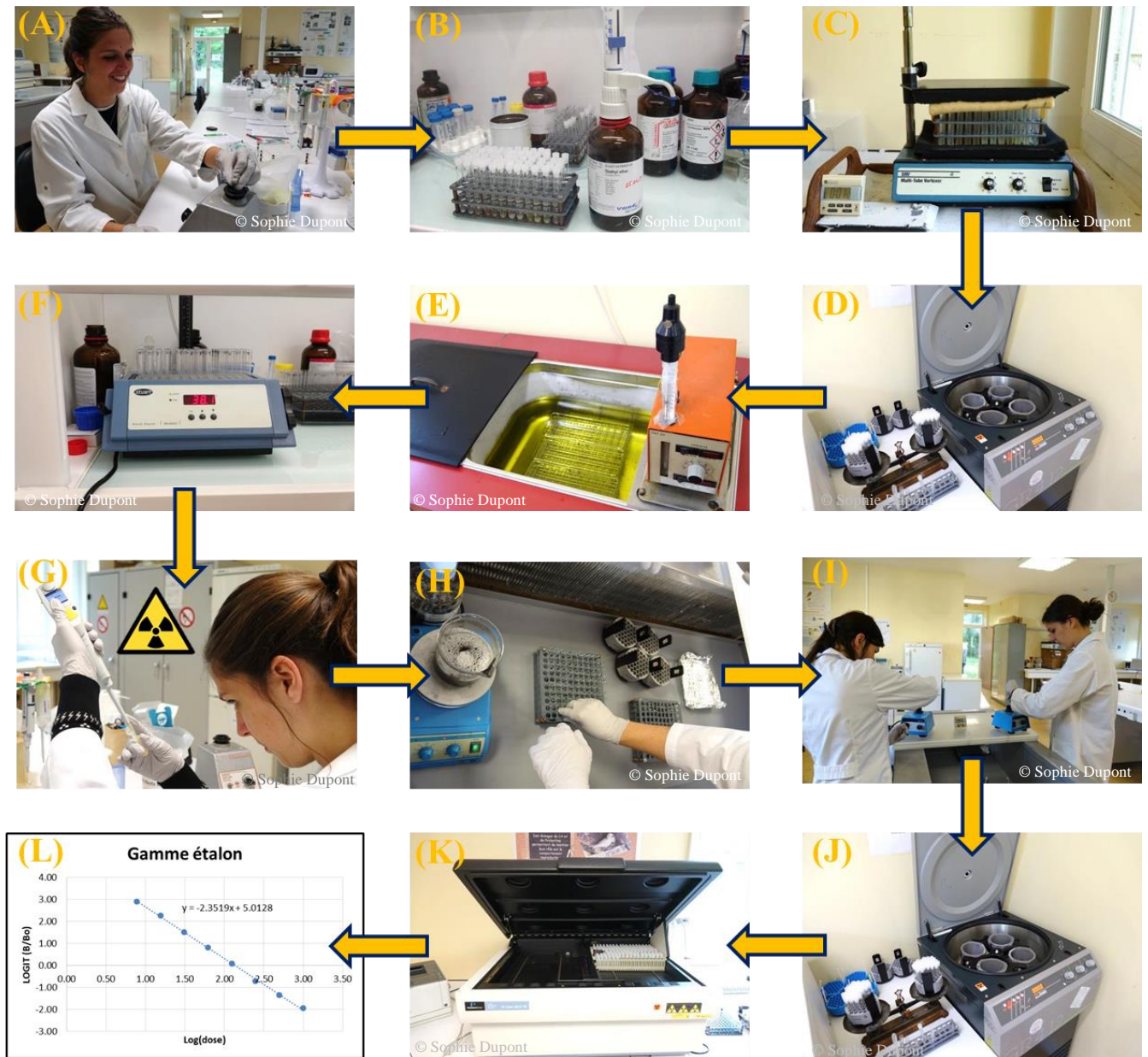


Figure 21 : Différentes étapes réalisées pour permettre le dosage de corticostérone par radioimmunologie

4. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R 3.4.2 (R Core Team 2015). Les différents modèles construits sont présentés dans les différents chapitres ci-après.

5. Ethique

Les prélèvements biologiques réalisés sur les 3 espèces ont fait l'objet de demandes auprès de comités d'éthique appropriés. Les quantités de plumes et de sang prélevées ont ainsi été approuvées par des groupes de personnes compétentes.

Par ailleurs, j'ai suivi la formation proposée par le Muséum d'Histoire Naturelle et le C.N.R.S. intitulée « Utilisation de la Faune Sauvage à des Fins Scientifiques », spécialisée dans les Petits Oiseaux.

CHAPITRE 1

Effets à court terme de la qualité des conditions de développement sur le phénotype du poussin produit



L'amour d'une maman, c'est la conviction que ses poussins sont des cygnes ; ce qui est la meilleure façon de donner du moral à des enfants qui sont convaincus d'être de vilains petits canards –

Pam Brown

1. Contexte général

Tout déséquilibre d'un ou plusieurs facteurs biotiques ou abiotiques, important(s) pour une croissance optimale, aura des conséquences phénotypiques notamment à court terme pour le poussin (Naguib and Nemitz 2007; Loiseau et al. 2008b; Spencer and Verhulst 2008; Müller et al. 2009; Schmidt et al. 2012; Herborn et al. 2014; Brischoux et al. 2017).

L'exposition à une contrainte durant le développement (par exemple nutritive ou psychologique) induit forcément une réponse phénotypique (avantageuse ou délétère) de l'organisme en devenir (Butler et al. 2010). L'une des réponses physiologiques qui est bien connue et documentée dans la littérature en réponse à un déséquilibre/dérèglement est l'activation de l'axe HPA et l'augmentation associée des concentrations plasmatiques en corticostérone (Wingfield 1994; Wingfield et al. 1998; Kitaysky et al. 2001; Blas et al. 2005; Barja et al. 2007; Wada and Breuner 2008; Crino et al. 2011). Cette réponse physiologique oriente alors l'allocation des ressources énergétiques disponibles vers une maximisation de la survie au détriment de la croissance du poussin (Chrousos and Gold 1992; Laugero and Moberg 2000a, b; Spencer et al. 2003; Spencer and Verhulst 2007). Des altérations morphologiques, physiologiques et comportementales en résultent. Un ralentissement de la croissance, une augmentation de la fréquence de quémante, une diminution de la condition corporelle, un affaiblissement du système immunitaire ou des altérations cognitives sont des exemples classiques de modifications à court terme relevées dans les nombreuses études scientifiques menées sur cette problématique chez des espèces d'oiseau (cf Tableau 1 – Introduction générale ainsi que dans la revue scientifique de Schoech et al., 2011).

La majorité des études disponibles à l'heure actuelle sur les effets à court terme des conditions de développement sur le phénotype et les performances du poussin produit relève de contraintes nutritives (modification de la taille de nichée, quantité de nourriture disponible dans l'environnement, Dijkstra et al. 1990; Nowicki et al. 1998; Dawson and Bidwell 2005) ou physiologiques (exposition à des doses de glucocorticoïdes grâce à des implants ou par ingestion, Spencer and Verhulst 2008; Grace et al. 2017) en milieu contrôlé ou naturel. Ainsi, c'est majoritairement via des modulations expérimentales directes ou indirectes de facteurs abiotiques que la qualité des conditions de développement a été étudiée. La compréhension de l'influence des conditions naturelles abiotiques ainsi que celle des soins parentaux et du statut des individus reproducteurs (condition corporelle, âge, expérience en tant que reproducteur voire phénotype de manière plus générale) dans la définition de la qualité des conditions de développement n'a été que très peu considérée.

Par ailleurs, le rôle potentiel des parents dans l'atténuation des effets de mauvaises conditions environnementales sur le développement de leur progéniture n'a été que très peu étudié. Or, dans le contexte actuel de changements globaux, comprendre comment l'environnement influe sur la qualité des poussins produits et comment les parents ajustent leurs soins parentaux en fonction de cette composante est primordial. Dans le cadre de ce chapitre, je me suis intéressée dans un premier temps à l'influence directe de l'environnement abiotique sur le phénotype et les performances des poussins produits. Dans un second temps, je me suis focalisée sur l'importance des parents dans la définition des conditions de développement de leur progéniture via la qualité de leurs soins parentaux et leur potentiel rôle atténuateur de mauvaises conditions environnementales abiotiques.

1.1 Influence à court terme des facteurs environnementaux abiotiques sur le phénotype et les performances des descendants produits

L'environnement abiotique, tel que défini précédemment dans l'Introduction générale comprend aussi bien les facteurs climatiques et météorologiques que la disponibilité alimentaire ou le dérangement (lié au risque de prédation et au parasitisme). L'ensemble de ces composantes environnementales a d'ailleurs été démontré comme déterminant pour le phénotype et les performances de la progéniture produite. Par exemple, des conditions météorologiques rudes (température et/ou hygrométrie) vont générer des contraintes sur les organismes en croissance qui ne sont pas sans conséquence (Arjona et al. 1988; Merino and Potti 1996; Bize et al. 2007, 2010). Notamment, des études ont révélé que la température à laquelle l'organisme est soumis durant son développement avait des effets significatifs sur sa taille : chez le Diamant mandarin (*Taenopigya guttata*), Andrew et al. (2017) ont démontré, en accord avec la règle de Bergmann (1847), que des individus élevés dans un environnement froid (18°C) étaient plus grands que des congénères élevés au chaud, à 30°C. Par ailleurs, l'exposition à des parasites externes, transmis indirectement par les parents, ralentit la croissance (Saino et al. 1997; Szép and Møller 1999; Bize et al. 2003; O'Brien and Dawson 2008; Reed et al. 2012), diminue les capacités métaboliques (Simon et al. 2004) et réduit la survie des descendants (Shields and Crook 1987; Møller et al. 1990).

Pour déterminer l'influence de l'environnement abiotique sur la reproduction des individus, l'une des approches utilisées en écologie consiste à étudier, sur un site de reproduction donné, leur succès reproducteur durant plusieurs années consécutives (Blums et al. 2002; Reichert et al. 2012). En effet, du fait des fluctuations annuelles naturelles de l'environnement, les facteurs abiotiques des conditions subies durant la reproduction ne seront pas exactement identiques d'une année à l'autre. Les contraintes rencontrées par les organismes reproducteurs seront alors différentes et les conséquences pour la progéniture le seront aussi. Toutefois, la majorité des études qui s'est intéressée à l'effet de l'année de reproduction ne s'est focalisée que sur la productivité des individus adultes (phénologie de la reproduction, succès d'éclosion, succès d'envol) en négligeant la qualité des poussins produits, variable pourtant primordiale dans l'estimation des performances reproductrices des individus reproducteurs.

Ici, nous nous sommes intéressés à l'effet de l'année de naissance (caractérisée par des conditions de développement abiotiques données) sur le phénotype et les performances de poussins d'Albatros à sourcils noirs. Grâce à un suivi à long terme d'une colonie de cette espèce et des relevés biologiques novateurs chez des poussins, nous avons pu nous demander si :

Article 1 – Albatros à sourcils noirs

- (1) Les conditions environnementales subies durant la croissance influencent-elles la longueur des télomères des poussins avant leur envol ?
- (2) Les conditions environnementales subies durant la croissance modulent-elles la condition corporelle du poussin produit ?

A toutes ces sources abiotiques de dérèglement présentes naturellement dans l'environnement, les organismes vivants ont également dû s'adapter à la présence de l'Homme et aux potentielles sources de dérangement associées : pollution lumineuse, sonore et atmosphérique ; fragmentation et destruction de l'habitat etc (Trombulak and Frissell 2000; Liberti et al. 2006; Dirzo et al. 2014; McCauley et al. 2015; Ceballos et al. 2015). Notamment, du fait de l'anthropisation massive de la planète, l'Homme est présent sur quasiment tous les territoires du globe. Certaines espèces dites commensales telles que le Moineau domestique sont parvenues à tirer leur avantage de cette présence (Blair 1996; Anderson 2006; Kark et al. 2007; Saetre et al. 2012) en modifiant leur comportement de recherche alimentaire et en privilégiant des sites anthropisés où la nourriture est trouvée plus aisément, en abondance et de façon plus prévisible.

Il n'est pas rare par exemple de voir des moineaux domestiques dans les supermarchés en milieu urbain ou autour des poulaillers en zone rurale (Summers-Smith 1963). En revanche, on peut se demander ce qu'il en est pour les espèces qui, il y a encore quelques décennies n'avaient jamais vu un humain : les espèces des milieux polaires. Ces zones géographiques n'ont été découvertes que récemment et ont été rendues accessibles aux touristes et aux scientifiques grâce à l'amélioration des transports. Les touristes sont nombreux chaque année à se rendre au Pôle Sud notamment pour pouvoir voir de plus près cette faune atypique, caractéristique de ces milieux (Villanueva et al. 2012; Moorhouse et al. 2015; Ellenberg 2017). Plusieurs études se sont alors intéressées à l'influence du dérangement causé par ces approches d'humains à proximité des colonies de manchots notamment (Giese 1996; Ellenberg et al. 2006, revue par Walker et al. 2005, 2006; Ellenberg 2017). Nisbet (2000) définit le dérangement anthropique comme toute activité de l'Homme engendrant une modification du comportement ou de la physiologie d'un ou plusieurs individus. Palacios et al. (2018), par exemple, ont démontré que malgré l'habituation des manchots de Magellan (*Spheniscus magellanicus*) adultes à des visites anthropiques, le succès reproducteur des colonies dérangées était significativement plus faible que celui des colonies exposées plus récemment et moins intensément aux touristes, c'est-à-dire des colonies moins dérangées. Chez cette même espèce de manchot, une modification du comportement des poussins issus des colonies dérangées a également été relevée. Notamment, une absence du comportement de fuite à l'approche d'humains a été mise en évidence chez ces poussins (Walker et al., 2005). En parallèle, l'accessibilité à cette faune atypique a développé un nouveau domaine de la recherche scientifique : l'étude des milieux extrêmes. Toutes les études s'accordent pour dire que la dynamique de population de ces espèces est cruciale pour notre compréhension de l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes. Ces espèces sont depuis utilisées comme sentinelle écologique (Boersma 2008; Wheeler et al. 2013). De ce fait, le nombre d'études réalisées sur ces espèces polaires est de plus en plus grand. Toutefois, étudier ces espèces implique généralement la manipulation et la réalisation de prélèvements sur ces individus. Or ceci n'est pas anodin, peut être source de stress (Angelier et al. 2011; Cooke et al. 2013), perturber leur réponse hormonale au stress (Walker et al. 2005; Ellenberg et al. 2007), leur gestion énergétique (Ellenberg et al. 2013), leur succès reproducteur (McClung et al. 2004; Ellenberg et al. 2006, 2007) voire la dynamique/l'équilibre des populations (Bertellotti et al. 2013; Madliger et al. 2016).

Carey a synthétisé dans une revue scientifique l'ensemble des études publiées jusque 2009 sur l'effet des protocoles expérimentaux réalisés par l'Homme sur les Procellariiformes, une des familles d'oiseaux les plus répandues dans les pôles, pendant la période de reproduction (seul temps où ces oiseaux sont à terre). Les résultats bien que non-unanimes tendent à montrer un effet délétère du dérangement anthropique sur le succès reproducteur des individus. Une diminution du succès d'éclosion, de la fréquence de nourrissage, un plus fort taux d'abandon des nids voire une délocalisation du site de reproduction sont plusieurs des effets mis en évidence par ces études sur les Procellariiformes (Serventy and Curry 1984; Warham 1990; Marks and Leasure 1992; Blackmer et al. 2004). Toutefois, la majorité des études disponibles s'est concentrée sur les individus adultes (Palacios et al., 2018). La phase de croissance, bien que très sensible à tout déséquilibre/dérangement, n'a pour le moment été que très peu étudiée. Les résultats disponibles à l'heure actuelle sur des effets directs du dérangement anthropique sur le phénotype et les performances des poussins produits sont contradictoires (aucun effet, effet positif et effet négatif : (Götmark 1992; Saffer et al. 2000; Gangloff and Wilson 2004; Palacios et al. 2018).

Ici, nous nous sommes donc intéressés au potentiel effet de l'Homme – via la contention répétée d'individus – sur le phénotype de poussins de Pétrel des neiges. Grâce à un protocole expérimental et un suivi de croissance fin chez des poussins de cette espèce, nous avons pu nous demander si :

Article 2– Pétrel des neiges

- (1) La manipulation de poussins de Pétrel des neiges au nid par l'Homme impacte-t-elle leur croissance ?
- (3) La manipulation de poussins de Pétrel des neiges au nid par l'Homme impacte-t-elle leur physiologie du stress et de l'allostasie ?
- (4) La manipulation de poussins de Pétrel des neiges au nid par l'Homme impacte-t-elle leur comportement de défense face à un prédateur ?

Également, depuis la révolution industrielle du 18^{ème} siècle, l’empreinte de l’Homme sur la planète croît de manière exponentielle (McNeill 2001 ; définition de l’Anthropocène : Crutzen and Stoermer 2000; Crutzen 2002). Avec l’industrialisation et l’intensification de l’agriculture pour répondre notamment à une demande alimentaire grandissante (Hibbard et al. 2006; Steffen et al. 2006), l’utilisation de contaminants environnementaux (les pesticides) a explosé dans le monde entier (Steffen et al. 2011, 2015). Ces derniers peuvent être trouvés dans la terre (dépôt de polluants organiques sur les territoires cultivés), dans l’eau (écoulement et nappes phréatiques), dans l’air (pollution atmosphérique due aux vents) et dans les maillons inférieurs de la chaîne alimentaire (bioaccumulation des polluants qui ne sont pas dégradés au cours du temps, Atwell et al. 1998; Fisk et al. 2001a, b; Borgå et al. 2004; Tomy et al. 2004; Kelly et al. 2009). Par transfert dermique, inhalation ou ingestion (Pandey and Mohanty 2015), tous les organismes vivants sont donc susceptibles d’être exposés à ces molécules toxiques (selon leur biodisponibilité, Hoffman et al. 2003). C’est un problème de préoccupation mondiale comme l’illustre la Convention de Stockholm dans les amendements de 2009, 2011, 2013 et 2015. Un nombre grandissant d’études scientifiques a déjà alarmé sur les effets de ces contaminants sur les organismes vivants et notamment sur le déclin rapide de nombreuses espèces d’oiseaux à l’échelle du globe (Donald et al. 2001; Newton 2004; Mineau and Whiteside 2013). Afin de comprendre pourquoi et comment ces espèces disparaissent, des études en écotoxicologie ont donc été menées. La toxicité des molécules chimiques utilisées comme pesticides a été mise en cause notamment par Prosser et Hart en 2005. En effet, du fait de l’absorption d’aliments contaminés (eau, nourriture), l’exposition à ces molécules chimiques en un court laps de temps est très importante, ce qui peut engendrer des conséquences délétères pour les organismes allant jusqu’à leur mort (De Snoo et al. 1999; Geiger et al. 2010; Goulson 2014; Hallmann et al. 2014; Lopez-Antia et al. 2015, 2018). Pimentel et al. (1992) ont d’ailleurs estimé que le nombre d’oiseaux tués annuellement aux Etats-Unis directement du fait de cette toxicité est de 67 à 72 millions ! En raison de leurs propriétés toxiques, elles vont également altérer différentes fonctions vitales des individus. A l’heure actuelle, il a été mis en évidence que l’exposition à des pesticides couramment disséminés sur les zones agricoles affectait leur condition corporelle (Eng et al. 2017; Stanton et al. 2018), diminuait leur succès reproducteur (taille de ponte, succès d’éclosion, succès d’envol, (Robertson et al. 1998; Lopez-Antia et al. 2018), investissement dans les soins parentaux (Grue et al. 1982; Bishop et al. 2000)) et avait des conséquences neurologiques et immunologiques non-négligeables (Corsini et al. 2006; Mondal et al. 2009; Kimura-Kuroda et al. 2012; Overgaard et al. 2013).

Plus particulièrement, les fongicides employés massivement sur certaines parcelles agricoles telles que les vignobles ont été identifiés comme néfastes pour les organismes vivants du fait des perturbations endocrinologiques qu'ils causent (revue scientifique réalisée par McKinlay et al. 2008; Pandey and Mohanty 2015; Maqbool et al. 2016; Lopez-Antia et al. 2018) ainsi que du dérèglement des systèmes antioxydants, immunitaires et reproducteurs (Lopez-Antia et al. 2015) *in natura*. De façon intéressante, des effets tératogènes (effets sur le développement in utero/in ovo) et post-nataux ont également été mis en évidence chez l'Homme (National Toxicology Program 1992) et plusieurs modèles d'étude mammifères (Moser et al., 2001 ; Taxvig et al., 2007). En revanche, les effets de ces pesticides sur le développement des espèces aviaires directement exposées à ces molécules toxiques n'ont encore été que très peu considérés. C'est principalement via la nourriture apportée par les parents (insectes ou graines ; Haroune et al. 2015) que les organismes en devenir doivent alors faire face à cette nouvelle menace environnementale : l'exposition à des polluants organiques.

Nous nous sommes donc intéressés au potentiel effet de l'Homme – via la pollution chimique associée à sa présence – sur le phénotype et les performances de poussins Moineau domestique. Grâce à un protocole expérimental innovant et des suivis de croissance et d'état physiologique chez des poussins de cette espèce, nous avons pu nous demander si :

Résultats préliminaires – Moineau domestique

- (1) L'exposition de poussins émancipés de Moineau domestique à un fongicide engendret-elle des effets délétères sur leur morphologie ?
- (2) L'exposition de poussins émancipés de Moineau domestique à un fongicide engendret-elle des effets délétères sur leur physiologie (stress oxydatif et réponse au stress) ?

1.2 Influence de la qualité des parents en tant que reproducteurs sur le phénotype et les performances des descendants produits

Nous nous sommes intéressés dans un second temps à l'influence de la qualité des parents sur le phénotype de la progéniture produite chez deux espèces longévives d'oiseaux marins, l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges. Dans le cadre de ce doctorat, c'est via l'âge des parents que la qualité des soins parentaux a été estimée. En effet, chez les espèces longévives notamment, l'âge est un paramètre primordial à considérer lorsque l'on s'intéresse aux performances individuelles. En effet, il existe une corrélation positive entre l'âge des individus et son efficacité de recherche alimentaire et sa capacité à acquérir un site de reproduction de bonne qualité (Desrochers 1992; Pärt 2001; Carrete et al. 2006; Daunt et al. 2007). Chez plusieurs espèces d'oiseaux, c'est également un facteur explicatif non-négligeable de la variabilité inter-individuelle de succès reproducteur mesurée au sein d'une même population (Curio 1983; Newton 1989; Martin 1995; Gaillard et al. 2000; Fay et al. 2016; Heidinger et al. 2016 ; Figure 22).

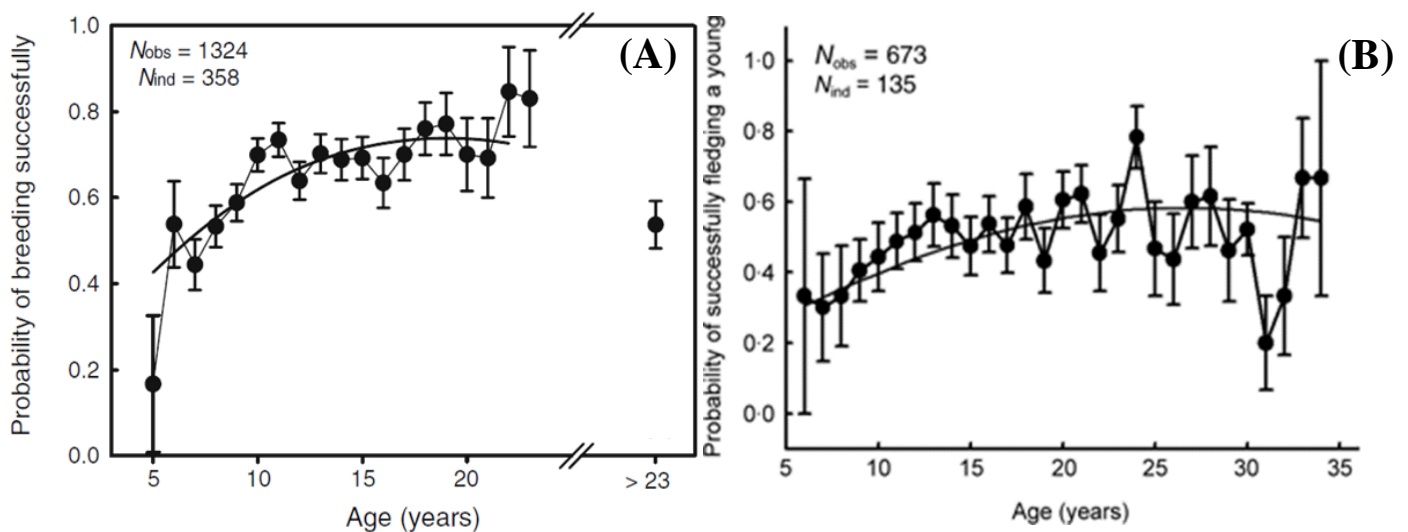


Figure 22 : Influence de l'âge des individus reproducteurs sur le succès reproducteur (A) chez l'Albatros à sourcils noirs, d'après Angelier et al. 2007a et (B) chez le Pétrel des neiges, d'après Angelier et al. 2007b.

Plus précisément, il a été démontré que le succès reproducteur – et l'effort reproductif associé – augmentait avec l'âge de l'individu au début de sa vie jusqu'à atteindre une valeur seuil, stable (Clutton-Brock 1988; Forslund and Pärt 1995).

Plusieurs hypothèses ont été émises afin d'expliquer cette corrélation linéaire positive ainsi obtenue :

- ✎ L'hypothèse de sélection (Curio, 1983), qui stipule que la sélection naturelle fait progressivement disparaître de la population les individus reproducteurs de moindre qualité (associés à des soins parentaux réduits).
- ✎ L'hypothèse de restriction (Curio 1983; Clutton-Brock 1984), qui propose que l'effort reproductif augmente avec l'âge de l'individu du fait d'une diminution de sa valeur sélective individuelle (qui correspond à sa probabilité de reproduction actuelle et future). Ainsi, un individu âgé, ayant une plus faible probabilité de survie jusqu'au prochain évènement de reproduction aura tendance à maximiser son effort reproductif actuel et donc son succès reproducteur contrairement à un individu jeune qui va minimiser son effort de reproduction et son succès reproducteur actuel pour maximiser sa survie jusqu'à la prochaine reproduction (Fisher 1930).
- ✎ L'hypothèse de contrainte, qui avance que les individus jeunes sont moins performants du fait de leur inexpérience en tant que reproducteur (Curio 1983; Wunderle 1991; Forslund and Pärt 1995). Plusieurs études ont démontré la moindre efficacité des jeunes individus dans la recherche de nourriture (Desrochers, 1992 ; Daunt et al., 2007), la fuite face à un prédateur (Forslund & Pärt, 1995) et l'acquisition d'un territoire de bonne qualité (Carrete et al., 2006 ; Pärt, 2001) du fait du caractère acquis de ces comportements essentiels.

Par ailleurs, plusieurs études ont démontré un lien entre l'âge des individus reproducteurs et la qualité des conditions environnementales auxquelles les jeunes sont confrontés pendant leur développement. Plus précisément, l'effet de l'âge des parents sur la qualité des poussins produit est particulièrement visible lorsque les conditions environnementales sont rudes (Sydeman et al. 1991; Ratcliffe et al. 1998; Laaksonen et al. 2002; Barbraud and Weimerskirch 2005; Schmaltz et al. 2011).

Toutefois, la majorité des études disponibles sur l'effet de l'âge des individus sur leur succès reproducteur ne s'est focalisée que sur les aspects liés à l'effort reproductif des individus reproducteurs (*sensus* Wilson and Nussey 2010) que ce soit au niveau de l'investissement dans la période d'incubation (date de première reproduction, date de ponte, taille de ponte, durée d'incubation, succès d'éclosion, Reid et al. 2003; Angelier et al. 2007a) ou dans la période d'élevage des jeunes (succès d'envol, fréquence de nourrissage, probabilité de survie, Fay et al., 2016). En revanche, l'effet de l'âge du parent sur la qualité du poussin produit n'a été que très peu étudié notamment du fait de la difficulté d'accès à des nids en milieu naturel (Reid et al. 2010; Bouwhuis et al. 2015). Or, s'intéresser à la qualité du poussin permet d'estimer sa probabilité de survie et son potentiel futur recrutement parmi les individus reproducteurs de la population ; ce dernier aspect faisant partie intégrante de l'estimation des performances reproductrices de ses parents.

Grâce à des suivis de colonies d'études réalisés depuis plus de 50 ans sur l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges, des centaines de couples reproducteurs d'âges connus et aux nids accessibles tout au long de la saison de reproduction, ont ainsi pu être identifiées chez ces deux espèces. Nous nous sommes alors focalisés sur l'effet de l'âge des parents sur plusieurs estimateurs complémentaires et robustes de la qualité du poussin produit, à savoir sa taille, sa condition corporelle, sa physiologie du stress, la longueur de ses télomères et sa réactivité face à un prédateur. Par ailleurs, du fait de l'obtention de données similaires sur plusieurs années consécutives chez l'une de ces espèces, nous avons testé si les individus reproducteurs plus âgés pouvaient atténuer les effets néfastes de conditions environnementales non optimales sur la qualité du poussin produit. Grâce aux études précédemment conduites chez ces deux espèces et l'obtention d'une corrélation positive entre l'âge des individus reproducteurs et leur succès reproducteur, nous avons approximé la qualité des soins parentaux par l'âge de ces individus. Nous avons émis l'hypothèse que l'investissement parental augmentait de la même manière que le succès reproducteur, en fonction de l'âge de l'individu. Les individus les plus jeunes auraient donc des soins parentaux en quantité et/ou de qualité réduites et donc produiraient des conditions de développement de moindre qualité. Des poussins de plus petite taille, avec une condition corporelle réduite, une sensibilité au stress plus importante et des télomères plus courts sont donc attendus dans les nids occupés par de jeunes individus reproducteurs. Également, les poussins issus de parents jeunes seraient plus contraints par des conditions environnementales abiotiques rudes de fait de l'incapacité de leurs parents à les temporiser via leurs soins parentaux.

Nous nous sommes plus précisément demandés :

Article 1 – Albatros à sourcils noirs

- (1) L'âge des parents est-il corrélé avec la condition corporelle du poussin produit ?
- (2) L'âge des parents est-il corrélé avec la longueur des télomères du poussin produit ?
- (3) L'âge des parents peut-il atténuer les contraintes potentielles de l'environnement ?

Article 3 – Pétrel des neiges

- (1) L'âge de la mère est-il corrélé avec la vitesse de croissance du poussin produit ?
- (2) L'âge de la mère a-t-il un effet sur la physiologie du stress et de l'allostase du poussin produit ?
- (3) L'âge de la mère influence-t-il le comportement du poussin produit ?
- (4) L'âge de la mère est-il associé avec le taux de survie du poussin produit ?

2. Matériel et méthodes

Dans le cadre de ce chapitre, des travaux réalisés sur les trois modèles oiseaux étudiés dans le cadre de doctorat, à savoir le Moineau domestique, l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges, sont présentés.

Les méthodes utilisées pour répondre aux différentes questions de ce chapitre ont été détaillées dans la section Matériels et Méthodes et sont également décrites dans les articles scientifiques associés à cette partie. Un résumé est présenté dans le tableau 8.

2.1 Protocoles expérimentaux

2.1.1 Impact du dérangement anthropique chez le Pétrel des neiges

Pour évaluer l'impact du dérangement anthropique sur la croissance de poussins de pétrels des neiges, deux groupes expérimentaux ont été constitués : un groupe de nids dérangés (les 100 nids suivis dans le cadre de l'étude de l'influence de l'âge de la mère sur la qualité du poussin produit) ; un groupe de nids témoin (20 nids sélectionnés aléatoirement dans les mêmes colonies d'étude). Les nids dérangés ont été visités 5 fois tandis que les nids témoin seulement 2 fois entre l'éclosion et l'envol du juvénile. Des relevés morphométriques, physiologiques et comportementaux ont été réalisés chez les poussins de ces deux groupes.

Grâce à un suivi phénologique précis de l'intégralité de ces nids, la date de ponte et la date d'éclosion ont été déterminées. Ainsi, l'âge exact du poussin a été défini. Lorsque les poussins étaient âgés de 13 jours, un premier passage au nid a été réalisé afin de vérifier que les caractéristiques morphologiques et physiologiques des deux groupes expérimentaux constitués étaient identiques (Figure 23). Une réponse au stress a été effectuée (voir Matériel et Méthodes) afin de définir la sensibilité des individus des deux groupes expérimentaux au dérangement lié à la contention par un expérimentateur. La première prise de sang a été réalisée dans les 3 minutes qui ont suivi la capture et une seconde prise de sang a été réalisée 30 minutes après cette dernière. Des mesures morphométriques (aile, bec, tarse, masse) ont également été effectuées pour avoir un indice de la condition corporelle des individus. La fréquence respiratoire des individus a été relevée durant 30 secondes par comptage du nombre de mouvements de la cage thoracique environ 8 minutes après le démarrage du chronomètre dans le but d'évaluer le stress physiologique généré par cette première manipulation par un humain.

Pour les poussins des nids dérangés, des relevés morphométriques ont également été réalisés lorsqu'ils étaient âgés respectivement de 18, 23 et 28 jours (Figure 23). Enfin, à 32 jours, les poussins des deux groupes ont à nouveau tous été capturés au nid. Les mêmes relevés morphologiques et physiologiques que ceux mesurés à 13 jours ont été effectués (à savoir des mesures morphométriques, une réponse au stress et la fréquence respiratoire, Figure 23). Également, le déclenchement ou non de vomissement à la capture, correspondant à un comportement de défense chez cette espèce, a été noté.

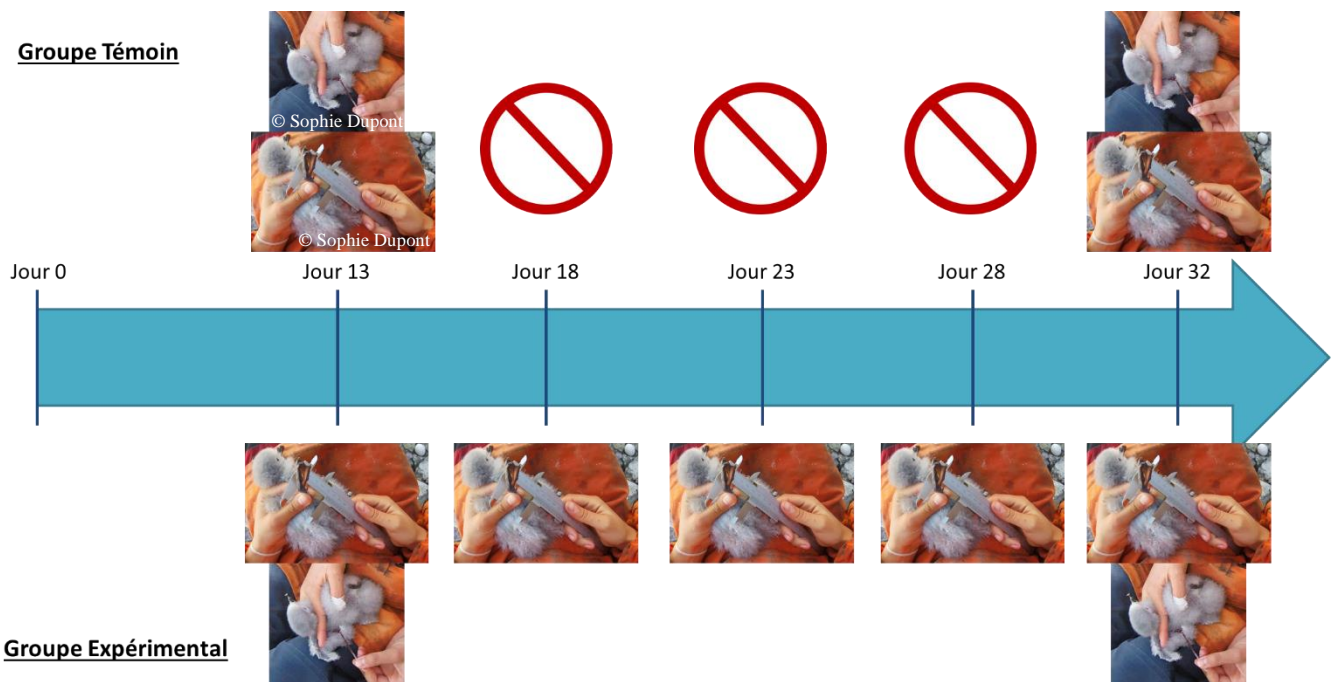


Figure 23 : Protocole expérimental réalisé pour étudier l'effet de la perturbation anthropique sur la morphologie, la physiologie et le comportement chez le poussin de Pétrel des neiges. A l'âge de 13 et 32 jours, pour les poussins des deux groupes (Témoin et Expérimental), des mesures morphométriques et une réponse au stress ont été réalisés. A l'âge de 18, 23 et 28 jours, pour les poussins du groupe Expérimental seulement, des mesures morphométriques ont été relevés. Aux mêmes âges, les poussins du groupe Témoin n'ont pas été capturés.

2.1.2 Influence de l'exposition au Tébuconazole chez le Moineau domestique

Grâce aux individus reproducteurs composant la population captive présente sur le site du C.E.B.C., plusieurs dizaines de poussins émancipés (envolés du nid) ont été produits. Par un suivi phénologique fin de l'intégralité des niochirs installés dans les volières, les dates de ponte, et d'éclosion ont été déterminées. Lorsque les poussins étaient âgés de 12 jours, ils ont été capturés au nid, mesurés et identifiés à l'aide de bagues (Figure 24). A l'âge de 30 jours, ils ont été capturés et placés en cages individuelles dans des pièces prévues à cet effet (hygrométrie, température et photopériode contrôlées, Figure 24). Au sein de chaque nichée, les poussins ont été équitablement répartis entre nos 3 groupes expérimentaux d'eau de boisson : eau distillée ; eau distillée + tébuconazole [$10 \mu\text{g.L}^{-1}$] ; eau distillée + tébuconazole [$30 \mu\text{g.L}^{-1}$]. Ces deux concentrations ont été sélectionnées car faisant partie des doses de ce polluant chimique communément trouvées dans l'environnement (Agence de l'eau). Le traitement a été appliqué durant 40 jours, c'est-à-dire jusqu'à ce qu'ils soient âgés de 70 jours (Figure 24).

A l'âge de 31 jours (lendemain de leur placement en cage individuelle), une mesure morphométrique et une prise de sang simple ont été réalisées. Un contrôle de la mue a également été effectué (Figure 24). A partir de cet âge, une pesée et un contrôle de la mue ont été faits tous les 3 jours, c'est-à-dire à l'âge de 34, 37, 40, 43, 46, 49, 52, 55, 58, 61, 64, 67 et 70 respectivement. A l'âge de 46 jours, une mesure morphométrique et une prise de sang simple ont à nouveau été réalisées. Enfin, à l'âge de 70 jours (dernier jour de traitement d'eau de boisson), une mesure morphométrique et une réponse au stress ont été effectuées.

Les oiseaux sont maintenus en cages individuelles encore 4 jours. De l'eau du robinet leur est alors fournie *ad-libitum*. Aux âges 71 et 72 jours, ils sont soumis, dans un ordre aléatoire, à un test de néophobie et à un test de néophilie (Annexe). Aux âges 73 et 74 jours, deux tests de résolution de problème leur sont proposés (Annexe). Par la suite, les oiseaux sont relâchés dans de grandes volières et leur survie hivernale est relevée (Figure 24).

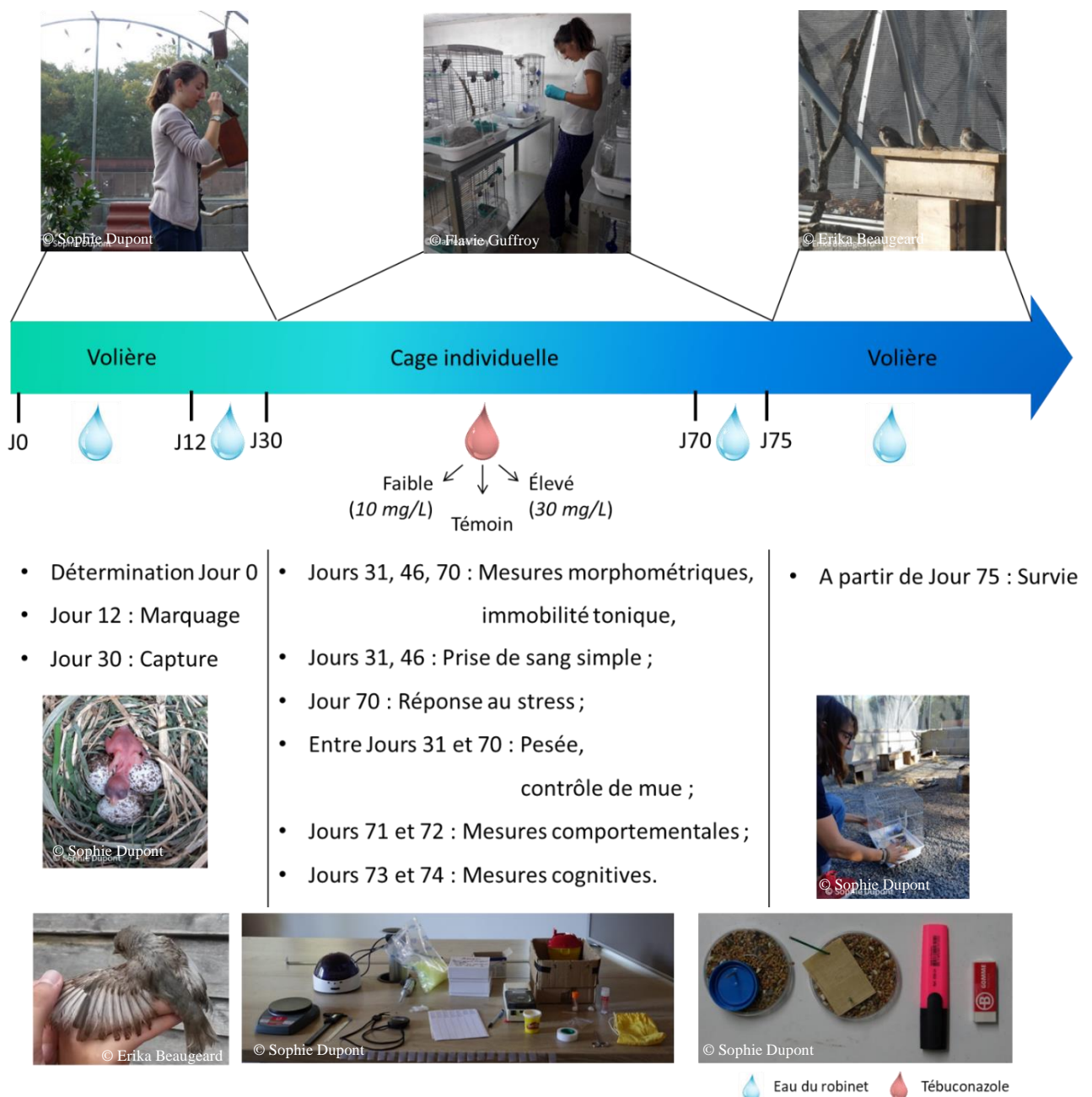


Figure 24 : Protocole expérimental permettant d'étudier l'effet de l'exposition à un fongicide couramment trouvé dans le milieu naturel sur la morphologie, la physiologie et le comportement chez le poussin émancipé de Moineau domestique. Les oiseaux ont été exposés à ce produit via l'eau de boisson entre l'âge de 31 et 70 jours. Des relevés morphométriques, physiologiques et comportementaux ont été effectués régulièrement pour suivre l'évolution du phénotype et des performances individuelles.

2.1.3 Dosage du stress oxydatif

Dans le cadre de l'étude écotoxicologique réalisée chez le Moineau domestique, une évaluation du niveau de stress oxydatif des individus a été effectuée 15 jours après le début de leur exposition au Tébuconazole. Cette mesure de stress oxydatif à l'âge de 46 jours combine à la fois des dosages de marqueurs de protection et de dommage afin d'obtenir le statut oxydatif le plus précis possible pour chaque individu (Dotan et al. 2004; Cohen and McGraw 2009; Costantini et al. 2013). Costantini et Verhulst (2009) ont en effet souligné que l'estimation seule du niveau de protection antioxydante mise en place par les organismes ne permettait pas de déduire de manière fiable l'importance des dommages engendrés, l'estimation du niveau de stress oxydatif des individus était alors biaisée.

Plus précisément, dans le plasma, la quantité d'espèces réactives de l'oxygène (ROMs) et la capacité antioxydante (toutes les familles de molécules confondues) ont été mesurées. Dans les cellules sanguines, la capacité antioxydante (toutes les familles de molécules confondues) et les concentrations en antioxydants thiolés et en enzymes antioxydantes glutathione peroxidase (GPx) et superoxide dismutase (SOD) ont été déterminées.

Ces dosages ont été réalisés avec l'aide d'Erika Beaugeard, étudiante en thèse au C.E.B.C., et en collaboration avec David Costantini, chercheur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et spécialiste du stress oxydatif.

Dosages plasmatiques des ROMs et antioxydants

Les ROMs correspondent aux molécules issues de la réaction chimique entre des radicaux libres de l'oxygène (hautement oxydatifs) et tout type de composants organiques présents dans le plasma (Costantini et al. 2010). Les hydroperoxydes, par exemple, proviennent de l'oxydation des lipides, des protéines et des acides nucléiques plasmatiques. Dans le cadre de cette étude, la quantité de ROMs présente dans le plasma nous donne alors une indication sur le taux de dommage subi par l'organisme en fonction du traitement au Tébuconazole reçu (Témoin, Fongicide (faible) ou Fongicide (élevé)).

La détermination de la concentration en ROMs, estimée grâce à celle des hydroperoxydes, repose sur un dosage colorimétrique qui se déroule en trois étapes (d-ROMs, Diacron International, Grosseto, Italy) :

- 1) 10 μ L de plasma – contenant les ROMs – ont été mis en solution avec 3 mL de tampon réactionnel. L'acidité du tampon introduit dans le milieu a permis le relargage des atomes de fer contenus dans les protéines plasmatiques. Ces atomes ferreux ont induit la dégradation des ROMs en composés alkyl via la réaction de Fenton.
- 2) Ces radicaux alkyls ont alors oxydé les composés aromatiques chromogènes contenus dans le tampon. Pour cela, le milieu réactionnel a été placé à 37°C durant 75 minutes. Les composés oxydés ainsi obtenus induisaient la production d'une coloration rose du milieu (Figure 25).
- 3) L'intensité/absorption de la coloration rose du milieu réactionnel a été mesurée par spectrophotométrie (Microplate Reader Model 550; Bio-RadCo. Ltd., Tokyo, Japan) à 490 nm.

Ce dosage colorimétrique a été également réalisé sur des échantillons contenant des concentrations connues de ROMs. Grâce à l'établissement de cette gamme étalon et l'application de la loi de Beer-Lambert, la quantité de ROMs présente dans les échantillons de moineaux a pu être directement déterminée.

La détermination de la capacité antioxydante globale de l'organisme correspond à la mesure de la concentration en antioxydants plasmatiques protéiques (vitamines E et C, caroténoïdes notamment, Costantini et al., 2010). Elle va nous permettre d'identifier si le traitement au Tébuconazole appliqué nuit à l'efficacité du système de protection antioxydant mis en place par l'organisme.

Elle se réalise également par dosage colorimétrique et se déroule en trois étapes (OXY-Adsorbent, Diacron International) :

- 1) 5 μ L de plasma ont été mis en présence de 200 μ L d'une solution contenant une concentration connue d'acide hypochloreux (HOCl, oxydant couramment associé à une pathologie dans les systèmes biologiques) durant 10 minutes, à température ambiante. Durant cette période, les antioxydants contenus dans le plasma se sont activés pour dégrader ce HOCl et ainsi mettre en place le système de protection cellulaire.

Toutefois, la quantité en HOCl contenue dans le milieu réactionnel a été choisie pour être en excès par rapport aux capacités antioxydantes des molécules plasmatiques.

- 2) 2 μ L de chromogène ont alors été introduits dans le milieu réactionnel. Le HOCl encore en solution (non pris en charge par les molécules antioxydantes plasmatiques) a alors oxydé ce composé aromatique chromogène, engendrant l'apparition d'une coloration rose du milieu réactionnel (Figure 25).
- 3) L'intensité/absorption de la coloration rose du milieu réactionnel a été mesurée par spectrophotométrie à 490 nm.

Ce dosage colorimétrique a été également réalisé avec un échantillon contenant uniquement une concentration connue de HOCl (c'est-à-dire sans protéine antioxydante). La différence d'absorption entre cet échantillon témoin et l'échantillon à analyser nous alors permis de déterminer la quantité globale d'antioxydants contenue dans le plasma.

Afin que les concentrations obtenues puissent être comparées d'un individu à l'autre et interprétables d'un point de vue biologique, la quantité totale de protéines dans le plasma a été déterminée. En effet, d'après ce qui a été décrit précédemment, la majorité des molécules antioxydantes contenues dans le plasma sont de nature protéique.

Le protocole de Bradford a donc été réalisé (Bio-Rad Laboratories, Hercules, CA, USA ; Bradford 1976). Il comprend les mêmes étapes que le protocole réalisé pour l'évaluation de la capacité oxydative des molécules plasmatiques, à la différence que ce sont 10 μ L (et non 5 μ L) qui ont été introduits dans le milieu réactionnel.

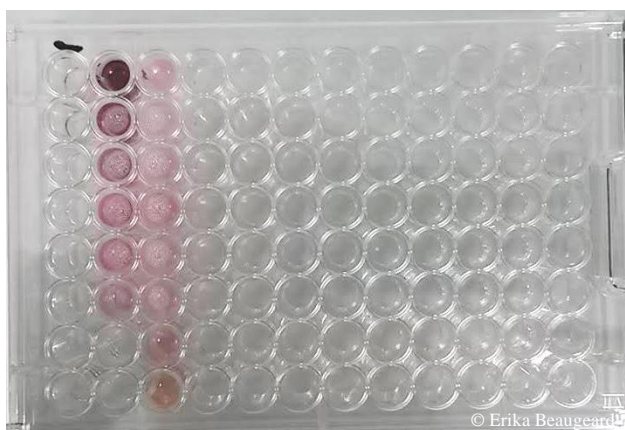


Figure 25 : Photographie du milieu réactionnel après ajout de chromogène. La coloration rose apparaît progressivement et va permettre de doser la quantité de ROMs et la capacité antioxydante des individus.

Dosage de la capacité antioxydante, des antioxydants thiolés et des enzymes antioxydants (SOD et GPX) contenus dans les cellules sanguines

Avant la détermination de toute concentration d'antioxydants dans les cellules sanguines, l'hémolyse de ces dernières a été réalisée afin d'en extraire tous les composés moléculaires :

- 1) 10 μ L de cellules sanguines ont été introduits dans 490 μ L d'eau distillée froide. Les tubes ont ensuite été vortexés pendant 10 secondes puis centrifugés 11000 tours/minute, pendant 2 minutes à 4°C. Le surnageant a ensuite été récupéré pour réaliser les différents dosages enzymatiques.

La capacité antioxydante globale des cellules sanguines nous renseigne sur l'influence du Tébuconazole (en fonction de la concentration appliquée) sur l'efficacité du système de protection de l'organisme. Sa quantification se réalise de la même façon que pour le dosage plasmatique et n'est donc pas décrit ici.

Les antioxydants thiolés sont des molécules de nature protéique et non-protéique qui sont très importantes dans le système de défense des organismes vivants (Dickinson and Forman 2002; Bindoli et al. 2008). Il est intéressant de combiner le dosage global des antioxydants avec celui des antioxydants thiolés car la baisse de la concentration en antioxydants thiolés active la production des autres composés antioxydants (Galván and Alonso-Alvarez 2008; Costantini and Bonadonna 2010). Ainsi, cela nous permet de mieux évaluer le niveau de stress oxydatif des individus en fonction de leur traitement au Tébuconazole et de préciser l'effet du fongicide administré sur l'activation de certains mécanismes de protection des organismes.

La détermination de la concentration en antioxydants thiolés dans les cellules sanguines se réalise à l'aide d'un dosage colorimétrique qui se déroule en deux étapes (-SHp, Diacron International) :

- 1) 10 μ L de cellules sanguines hémolysées ont été mélangés avec 500 μ L de tampon réactionnel contenant un acide chromogène, le DTNB. Au bout de 10 minutes d'incubation, la réaction entre cet acide et les antioxydants thiolés engendre la production d'une coloration jaune du milieu réactionnel.

- 2) L'intensité/absorption de la coloration jaune ainsi obtenue a été mesurée par spectrophotométrie à 405 nm. Grâce à l'établissement d'une gamme étalon et l'application de la loi de Beer-Lambert, la quantité d'antioxydants thiolés présente dans les échantillons de moineaux a pu être directement déterminée.

Les enzymes antioxydants SOD et GPx sont notamment impliqués dans la cascade de réactions permettant la protection de l'organisme contre l'un des radicaux libres les plus réactifs de l'oxygène, le superoxide (Fridovich 1983). Leur dosage dans le cadre de notre étude nous permet alors de déterminer si le Tébuconazole influe sur leur synthèse ou leur activité enzymatique.

La quantification de SOD dans les échantillons hémolysés se réalise par dosage colorimétrique et se déroule en trois étapes (Randox Laboratories, Crumlin, UK) :

- 1) 5 μ L de cellules sanguines hémolysées et 5 μ L de solution contenant l'enzyme xanthine oxidase (XOD) ont été introduits avec 250 μ L de tampon dans le milieu. Des radicaux libres de l'oxygène ont alors été produits à partir de xanthine grâce à l'action de la XOD.
- 2) La dégradation de ces radicaux libres nouvellement synthétisés a alors été possible selon deux réactions chimiques : la première a impliqué l'I.N.T. présent dans le tampon ajouté initialement et a engendré la production d'une coloration rouge du milieu réactionnel ; la seconde a fait intervenir la SOD et n'a pas produit de composé coloré. Ainsi, le degré d'inhibition de la première réaction par le SOD a permis de nous renseigner sur la quantité de cet enzyme présente dans le milieu réactionnel.
- 3) L'intensité/absorption de la coloration rouge du milieu réactionnel a ensuite été mesurée par spectrophotométrie à 560 nm. Celle-ci est inversement proportionnelle à la concentration de SOD plasmatique.

La quantification de GPx dans les échantillons hémolysés se réalise par dosage spectrophotométrique et se déroule en trois étapes (Randox Laboratories, Crumlin, UK) :

- 1) 5 μ L de cellules sanguines hémolysées ont été introduits dans 250 μ L de tampon. Ce tampon contient du Glutathione qui a été oxydé par la GPx des échantillons à doser.
- 2) Le Glutathione oxydé a ensuite été réduit grâce au NADPH et à l'enzyme Glutathione réductase présents dans le milieu réactionnel. Cette réaction chimique a également produit du NADP⁺.
- 3) Or, à 340 nm, seul le NADPH absorbe la lumière. Ainsi, en évaluant la diminution d'absorption de l'échantillon à cette longueur d'onde, on a pu quantifier le GPx présent en solution.

Tout comme pour les dosages plasmatiques, la quantité totale de protéines contenues dans les cellules sanguines a été dosé afin de pouvoir exprimer les concentrations d'antioxydants mesurées par mg de protéines grâce au protocole de Bradford (Bio-Rad Laboratories, Hercules, CA, USA : Bradford, 1976).

Tableau 8 : Résumé des différentes mesures et prélèvements effectués, et des indices et analyses de laboratoire associées. Le détail des méthodes est disponible dans la section Matériel et Méthodes de ce manuscrit et dans les manuscrits d'article correspondants.

Espèce	Indice	Mesures et prélèvements	Question biologique associée	Art.
Albatros à sourcils noirs (<i>Thalassarche melanophrys</i>)	Condition corporelle	Mesures morphologiques	Existe-t-il une relation entre la taille/la condition corporelle du poussin, l'âge de ces parents et/ou l'environnement abiotique de développement ?	Art. 1
	Sexe de l'individu ; Longueur des télomères	Plume en croissance	Existe-t-il une relation entre la longueur des télomères des poussins, l'âge de ces parents et/ou l'environnement abiotique de développement ? Y a-t-il une différence de sensibilité des conditions de développement subies entre les poussins mâles et femelles ?	Art. 1
Pétrel des neiges (<i>Pagodroma nivea</i>)	Condition corporelle	Mesures morphologiques	La manipulation des poussins au nid impacte-t-elle leur taille, leur condition et/ou leur vitesse de croissance corporelle avant leur envol ? Existe-t-il une corrélation entre la taille/la condition corporelle et/ou la vitesse de croissance du poussin et l'âge de ces parents ?	Arts. 2 et 3
	Niveaux de CORT basal et induit par un stress	Plasma	La manipulation des poussins au nid impacte-t-elle leur sensibilité physiologique et/ou son évolution avant leur envol ? Existe-t-il une corrélation entre la sensibilité au stress et/ou son évolution chez le poussin en fonction de l'âge de ces parents ?	Arts. 2 et 3
	Sexe de l'individu ; Longueur des télomères	Cellules sanguines	Y a-t-il une différence de sensibilité des conditions de développement subies entre les poussins mâles et femelles ?	Arts. 2 et 3
	Niveau de stress physiologique	Fréquence respiratoire	La manipulation des poussins au nid impacte-t-elle leur sensibilité physiologique et/ou son évolution avant leur envol ? Existe-t-il une corrélation entre la sensibilité au stress et/ou son évolution chez le poussin en fonction de l'âge de ces parents ?	Arts 2 et 3
	Réponse face à un prédateur	Comportement de défense	La manipulation des poussins au nid impacte-t-elle leur réponse comportementale à l'approche d'un humain avant leur envol ?	Art. 2

Espèce	Indice	Mesures et prélèvements	Question biologique associée	Art.
Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Condition corporelle	Mesures morphologiques	L'exposition à un fongicide après émancipation impacte-t-elle la taille, la condition et/ou la vitesse de croissance des poussins ?	Résultats préliminaires
	Sexe de l'individu ; Longueur des télomères ; Stress oxydatif	Cellules sanguines	L'exposition à un fongicide après émancipation impacte-t-elle l'état physiologique des poussins ? Y a-t-il une différence de sensibilité du traitement appliqué entre les poussins mâles et femelles ?	
	Niveaux de CORT basal et induit par un stress ; Stress oxydatif	Plasma	L'exposition à un fongicide après émancipation impacte-t-elle l'état et/ou la sensibilité physiologique des poussins ?	
	Hématocrite	Sang total	L'exposition à un fongicide après émancipation impacte-t-elle l'état physiologique des poussins ?	
	Réponse face à un prédateur	Immobilité tonique	L'exposition à un fongicide après émancipation impacte-t-elle la réponse comportementale des individus face à un prédateur ?	

3. Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin chez l'Albatros à sourcils noirs

ARTICLE 1

Young parents produce offspring with short telomeres: a study in a long-lived bird, the Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophrys*)

Sophie Marie Dupont, Christophe Barbraud, Olivier Chastel, Karine Delord, Stéphanie Ruault, Henri Weimerskirch, Frédéric Angelier

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, ULR, Villiers-en-Bois, France

Plos One – in press

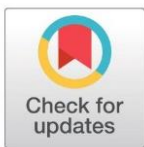
RESEARCH ARTICLE

Young parents produce offspring with short telomeres: A study in a long-lived bird, the Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophrys*)

Sophie Marie Dupont*, Christophe Barbraud, Olivier Chastel, Karine Delord, Stéphanie Ruault, Henri Weimerskirch, Frédéric Angelier

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, ULR, Villiers en Bois, France

* sophie.dupont@cebc.cnrs.fr



OPEN ACCESS

Citation: Dupont SM, Barbraud C, Chastel O, Delord K, Ruault S, Weimerskirch H, et al. (2018) Young parents produce offspring with short telomeres: A study in a long-lived bird, the Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophrys*). PLoS ONE 13(3): e0193526. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193526>

Editor: André Chiaradia, Phillip Island Nature Parks, AUSTRALIA

Received: October 27, 2017

Accepted: February 13, 2018

Published: March 21, 2018

Copyright: © 2018 Dupont et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are in the paper and its Supporting Information files.

Funding: Fieldwork was financially and logistically supported by the Institut Paul-Emile Victor (IPEV Programme 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. S. Dupont was supported by a grant from the Conseil Général des Deux-Sèvres and the Région Nouvelle-Aquitaine.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abstract

In wild vertebrates, young parents are less likely to successfully rear offspring relative to older ones because of lower parental skills ('the constraint hypothesis'), lower parental investment ('the restraint hypothesis') or because of a progressive disappearance of lower-quality individuals at young ages ('the selection hypothesis'). Because it is practically difficult to follow an offspring during its entire life, most studies have only focused on the ability of individuals to breed or produce young, while neglecting the ability of such young to subsequently survive and reproduce. Several proxies of individual quality can be useful to assess the ability of young to survive and recruit into the population. Among them, telomere length measurement appears especially promising because telomere length has been linked to longevity and fitness in captive and wild animals. By sampling 51 chicks reared by known-aged parents, we specifically tested whether parental age was correlated to offspring telomere length and body condition in a long-lived bird species, the Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophrys*). Young Black-browed albatrosses produced chicks with shorter telomere relative to those raised by older ones. Short offspring telomeres could result from poor developmental conditions or heritability of telomere length. Moreover, young parents also had chicks of lower body condition when compared with older parents, although this effect was significant in female offspring only. Overall, our study demonstrates that parental age is correlated to two proxies of offspring fitness (body condition and telomere length), suggesting therefore that older individuals provide better parental cares to their offspring because of increased parental investment (restraint hypothesis), better foraging/parental skills (constraint hypothesis) or because only high-quality individuals reach older ages (selection hypothesis).

Introduction

In wild vertebrates, age has a strong influence on an individual's reproductive performances, which typically increase with age before stabilizing at middle age and declining in senescent

individuals [1]. In particular, young individuals have poorer breeding success relative to middle-aged individuals. Several hypotheses have been proposed to explain the poorer performances of young individuals [1,2,3]. The improvement of performances with advancing age could result from selective processes and progressive disappearance of low quality parents (“the selection hypothesis”) and/or from an increased parental investment from older individuals (“the restraint hypothesis”). Furthermore, “the constraint hypothesis” proposes that young individuals have not yet acquired or developed the skills that are required to breed and to cope with environmental constraints [3]. For example, young individuals are usually more likely to be predated, have a lower foraging efficiency [4,5], a lower social rank [6,7], and therefore, have overall a lower survival probability than older individuals [8,9,10]. Several studies have also reported that young breeders are less likely to acquire a territory of high quality [11,12], to breed [13,14,15] and to successfully rear numerous offspring relative to older ones [16,17,18,19].

Importantly, all these non-mutually exclusive hypotheses support the idea that young individuals should reproduce less well than older ones. Accordingly, most studies have so far focused on the ability of individuals to rear one or several offspring while neglecting the quality (*sensu* [20]: an axis of among-individual heterogeneity that is positively correlated with individual fitness) of the offspring produced (but see [15,21,22,23,24]). However, the quality of the offspring is certainly a crucial variable to focus on because the fitness of an individual obviously depends on the ability of its offspring to survive and reproduce [20]. In most bird species, post-fledging survival is usually much lower than adult survival, and only a small percentage of the offspring produced are able to recruit into the population [25,26,27]. This suggests that only high-quality offspring will survive and benefit to the fitness of their parents [28,29]. To better assess the influence of age on an individual’s performances, one should therefore not only focus on the ability of individuals to breed or produce young, but also on the ability of young to subsequently survive and reproduce [15,22,23,24]. However, such an approach is obviously very challenging in wild animal populations because this requires following a large number of offspring during their life, which is practically difficult to achieve except in a few specific study systems.

In that context, several proxies of individual quality have been used to assess the ability of young to survive and recruit into wild animal populations. For example, body size and body condition are usually considered as reliable proxies of developmental conditions [21,30]. Similarly, some physiological parameters, such as stress hormone levels, metabolism or immunity, are directly linked to developmental conditions (e.g., [31,32,33,34,35,36]). Despite their relevance when focusing on the phenotypic consequences of poor developmental conditions, all these variables could be labile and change rapidly once the offspring have left the natal environment (condition: [30]; metabolism: [33], 2008; stress hormones: [37]). Although several studies have shown that developmental conditions can translate into long-term effects on physiology, body condition, behavior [34,38,39,40], this is not always the case [36,41,42] and the impact of these long-term phenotypic effects on fitness are often complex and context- or sex-dependent (reviewed in [43]). In contrast, telomere length has recently been suggested as a promising molecular tool to assess the quality of the offspring because long telomeres have been directly linked to improved behavior and physiology [44,45,46,47]. Moreover, telomere length seems to be mainly determined during the developmental period (reviewed in [44]) and contrary to other physiological measurements, telomere length at the end of the developmental period has been convincingly linked to longevity and fitness in captive and wild animals [48,49].

Telomeres are terminal chromosomal complexes composed of highly repeated DNA sequences and proteins [50]. Telomere length is heritable but telomeres are also reduced during each cell division as a result of incomplete end-replication [50] and this telomere shortening is

also accelerated by oxidative stress [51]. Importantly, telomere attrition appears to be accelerated by the occurrence of environmental or nutritional constraints [44,45,49,52,53,54,55], especially during the developmental period [44,52,56,57,58,59,60,61,62]. In altricial species, developmental conditions are obviously dependent on environmental conditions (food availability, predation risk, etc.) but they are also tightly connected with the quality of parental cares [63]. Therefore, offspring telomere length seems relevant to investigate the influence of environmental conditions and parental attributes, such as age, on offspring quality [44,45,64]. Although a few biomedical studies have examined this question in humans [65,66,67], we currently lack empirical studies that investigated the influence of parental age on offspring telomere length in wild animals across the fast-slow life-history continuum (but see [49,68,69,70,71]), particularly for species situated at the slow end of the continuum (i.e. long-lived species).

In this study, we tested whether parental age affects offspring telomere length in a long-lived bird species, the Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophrys*). According to the selection, constraint and restraint hypotheses, we expect offspring quality to be positively correlated with parental age. We sampled fledglings from known-age parents in three consecutive years to monitor their telomere length. According to previous studies [8,72], we predict that young albatrosses should provide parental cares of low quality because of reduced parental/foraging skills (the constraint hypothesis), a reduced investment into reproduction (the restraint hypothesis), or because of a progressive disappearance of low-quality parents with advancing age (the selection hypothesis). Therefore, we predict that the offspring of young albatrosses should have shorter telomeres (prediction 1) and lower body condition (prediction 2) than those of older parents. If telomere length is a reliable proxy of developmental nutritional conditions [57,58,59,61], we also predicted that telomere length should be positively correlated with body condition (prediction 3).

Material and methods

Study species and determination of parental age

Our study focused on the Black-browed Albatross, a long-lived seabird species ([73]; maximum observed lifespan: 44 years) with a low fecundity (only one egg is laid per couple and per year, [73,74]). Sexual maturity is acquired on average at 11 years old and albatrosses then breed annually although a small proportion of birds skip breeding each year [75].

A 49-years old ongoing mark-recapture program (see [8,9,73,76]; Angelier et al., 2010; Nevoux et al., 2007; Pardo et al., 2013 for details on the monitoring protocol) has been conducted on approximately 200 breeding pairs at Cañon des Sourcils Noirs, Kerguelen archipelago, south-western Indian Ocean (50°S, 70°E). At this colony, all chicks have been banded every year since 1980. After fledging, juveniles spend a few years at sea and return to the colony to breed, allowing us to have access to many known-aged breeders. Each year, the bands of all breeding pairs are checked after egg-laying, allowing us to determine the age of both parents for several nests. For a large proportion of birds, the sex of breeders is known from previous studies that used molecular sexing techniques [77]. All nests are then checked twice during the breeding season to determine hatching and fledging success (respectively, in early January and late March).

Morphometric measurements and feather sampling

This study was conducted during three consecutive breeding seasons (2011–2012, 2012–2013, 2013–2014). In late March, when the chicks were about to fledge, at approximately 3 months old, they were captured at their nest ($n = 51$; 15 in 2011–2012, 18 in 2012–2013, 18 in 2013–2014), banded and their beak length was measured with a caliper to the nearest 0.1mm in order to

obtain a measure of body size [78]. All chicks were weighed to the nearest 50g using a spring balance. Body condition was then calculated by use of the scaled mass index (SMI) following [79]. Beak size was positively correlated with body mass ($r = 0.419$; $F_{1,49} = 10.77$; $p = 0.002$) and was therefore used to calculate the SMI using the following formula $SMI_i = M_i \times (\frac{L_0}{L_i})^b$. The terms M_i and L_i respectively correspond to the body mass and the beak size of the offspring i . The term L_0 is the arithmetic mean value of beak size for the whole study population ($L_0 = 111.06$ mm, $n = 51$ individuals). The exponent b corresponds to the slope estimate of a standardized major axis regression of log-transformed body mass on log-transformed beak size ($b = 1.904$). Finally, a growing feather was plucked from the back of the chick to obtain DNA for telomere length determination and molecular sexing. The feather was stored at -20°C until subsequent molecular analyses.

Molecular sexing and telomere analyses

For each feather, the bulb was extracted from the whole feather with a scalpel and was digested with proteinase K. DNA was then extracted from this sample by using the DNeasy blood and tissue kit (Qiagen). The sex of each chick was determined by polymerase chain reaction (PCR) amplification of the CHD gene following the standard procedures [77]. Telomere length was determined at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé by using the TeloTAGGG Telomere Length Assay (Roche, Mannheim, Germany) as previously described and with minor modifications [80]. DNA quality was checked by optical density spectrophotometry and gel electrophoresis. Preliminary tests were conducted to determine the optimal amount of DNA to be used to run this assay. Thus, 2 μg of DNA was digested with the restriction enzymes *HinfI* and *RsaI* for 16 h at 37°C . Digested DNA samples were then separated with a pulse-field gel electrophoresis (Bio-Rad) on a 0.8% agarose gel. All samples were run in three gels and internal controls were used on each gel to measure inter-gel variations. The gels were run at 3.0 V/cm with an initial switch time of 0.5 s to a final switch time of 7 s for 14 h. The gel was then depurinated and denaturated in an alkaline solution. After neutralizing the gel, DNA was transferred onto a nitrocellulose membrane by Southern blot (Hybond H+, Amersham Life Science, Amersham UK). The membrane was incubated at 120°C for 20 min in order to fix the DNA. Finally, the DNA was hybridized with a digoxigenin-labeled probe specific for telomeric sequences, incubated with antidigoxigenin-specific antibody, and was visualized with a Chemidoc (Bio Rad). Telomere length was determined using ImageJ by analysing telomere smear densities. Mean telomere length was calculated in a window of 5–30 kb that includes the whole smear [81]. Inter CV was 1.76%.

Statistical analysis

Because the influence of mean parental age on several demographic and physiological parameters may be non-linear [15,72], we first conducted preliminary analyses using generalized additive models (GAM, [82]) with smoothing splines to investigate the shape of the relationships for female and male offspring between our variables of interest (telomere length and SMI) and mean parental age, i.e. the mean of paternal and maternal ages (e.g. [83]). These preliminary analyses showed that both telomere length and SMI were linearly related to mean parental age (supplementary material Table A in S1 File). Therefore, we used linear models (LM) with a normal error distribution to test the relationships between (1) offspring telomere length and mean parental age, (2) offspring body condition and mean parental age, and (3) offspring body size (beak size) and mean parental age. For each model, mean parental age, the year of sampling, the sex of the offspring and their interactions were included as predictor variables. Maternal and paternal age could not be included simultaneously in the models as explanatory variables

because they were highly correlated ($r = 0.730$, $F_{1,39} = 35.26$, $p < 0.001$). Moreover, the sex of parents could not be determined in 10 pairs limiting therefore our sample size ($n = 41$). Despite this limitation, we ran two model selections including either maternal age or paternal age as the age-related explanatory variable and compared their AICc in order to attempt to evaluate the relative importance of maternal and paternal age on offspring telomere length. The selected models had similar AICc values and we could not disentangle the influence of maternal and paternal age on telomere length. Therefore, we used mean parental age in the rest of the manuscript. The age of both parents could not be determined for two nests. Because paternal age and maternal age were highly correlated in the other pairs ($n = 41$), we used maternal or paternal age as a proxy of mean parental age for these two nests. Finally, we tested whether offspring telomere length was correlated with offspring body condition in males and females. We ran one regression per sex because body condition differed between female and male offspring, leading to potential multicollinearity problems [84]. Model selections were performed using a backwards stepwise approach starting from the most complex model and eliminating progressively explanatory variables or interactions with $p \geq 0.10$. In addition, we also used the information-theoretic approach and the AICc to conduct model selections ([85]; see supplementary material Table B in S1 File). Results from both approaches were similar and we only present the results from the backwards stepwise approach in this article. We also describe how well the full models and the selected models fit the data for each model selection (r^2 , see supplementary material Table B in S1 File). All statistical analyses were performed with R.3.1.1 [86].

Ethic statement

Licences and permissions were granted by the Ethic Committee of Institut Polaire Francais (IPEV) and by the Préfet de Terres australes et antarctiques francaises (TAAF) after advices from the Comité de l'Environnement Polaire (CEP).

Results

Influence of mean parental age on offspring telomere length

Mean parental age of sampled chicks was 15.706 ± 5.111 and varied from 7 to 28 years. Offspring telomere length was significantly and positively correlated with mean parental age (Table 1; Fig 1). However, offspring telomere length was not associated with the sex of the offspring, the year of sampling, or any interaction (Table 1).

Influence of mean parental age on body condition and beak size

Offspring body condition was associated with mean parental age, the sex of the offspring, and their interaction (Table 2). Specifically, offspring body condition increased with mean parental age in female offspring, but not in male offspring (Table 2; Fig 2). However, offspring telomere length was not affected by the year of sampling, or any other interaction (Table 2).

Beak size was not affected by mean parental age, the year of sampling, or any interaction (Table 3). However, beak size differed between sexes with longer beak in male offspring relative to female ones (Table 3).

Relationship between telomere length and body condition

Offspring telomere length was marginally and non-significantly associated with body condition in males ($F_{1,23} = 3.032$, $p = 0.095$). However, offspring telomere length was not associated with body condition in females ($F_{1,24} = 0.875$, $p = 0.359$).

Table 1. Model selection and LM to test the influence of mean parental age, sex of the offspring and the year of sampling and their interactions on offspring telomere length. The best model (in bold type) was selected by using a backwards stepwise approach starting from the most global model (models were simplified by eliminating independent variables with $p \geq 0.10$). Parameter estimates are provided for the best model.

Variable of interest	Explanatory variables	df	F-value	p-value
Offspring telomere length	Mean parental age	1.49	9.77	0.003
	Sex of the offspring	1.46	0.002	0.962
	Year of sampling	2.47	2.36	0.106
	Mean parental age x sex	1.45	2.63	0.111
	Mean parental age x year of sampling	2.43	2.28	0.114
	Sex x year of sampling	2.41	2.44	0.1
	Parameter	Estimate	Standard error	t-value
Intercept	8.46	0.278	30.4	<0.001
Mean parental age	0.053	0.017	3.12	0.003

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193526.t001>

Discussion

In this study, we showed that mean parental age was positively correlated with offspring telomere length in a long-lived seabird species. We also found a clear connection between mean parental age and offspring body condition although this correlation was only apparent for

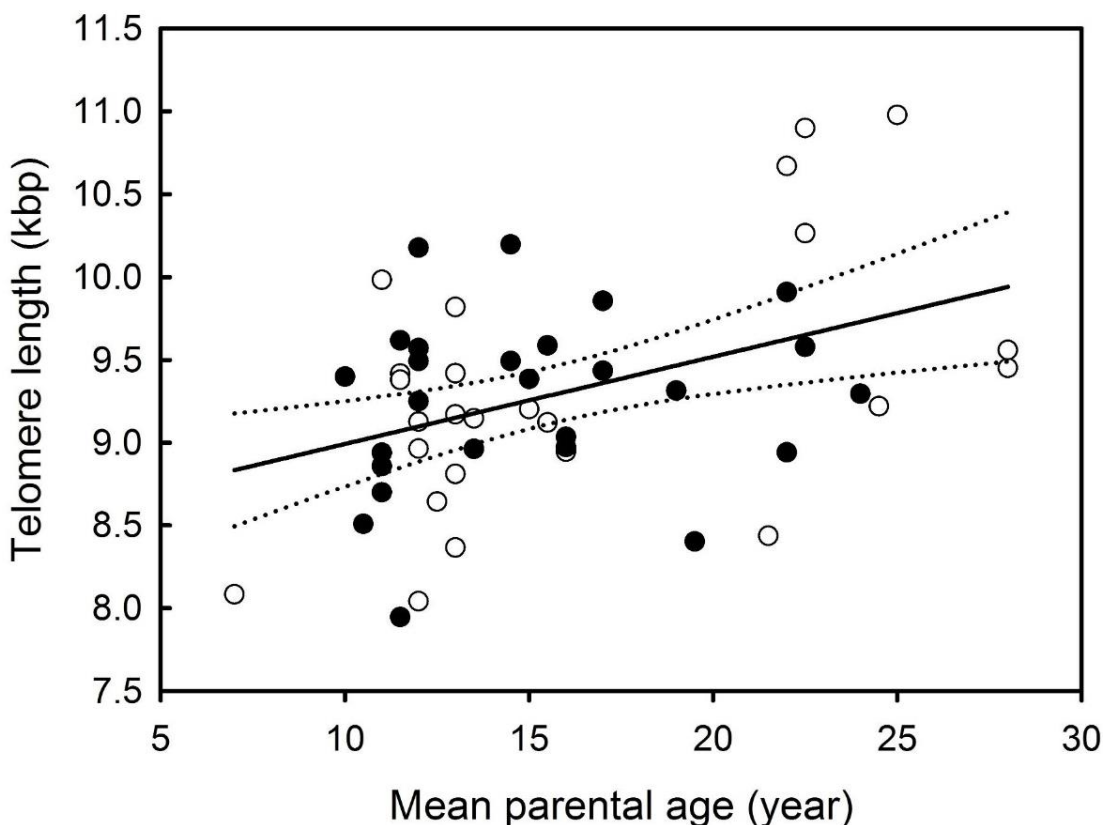


Fig 1. Relationship between offspring telomere length and mean parental age in Black-browed albatrosses. Filled and open circles respectively represent females and males. The solid line represents the relationship between offspring telomere length and parental age. The dotted lines represent the 95% confidence intervals for the relationship between offspring telomere length and mean parental age.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193526.g001>

Table 2. Model selection and LM to test the influence of mean parental age, sex of the offspring and the year of sampling and their interactions on offspring body condition. The best model (in bold type) was selected by using a backwards stepwise approach starting from the most global model (models were simplified by eliminating independent variables with $p \geq 0.10$). Parameter estimates are provided for the best model.

Variable of interest	Explanatory variables	df	F-value	p-value
Offspring body condition	Mean parental age	1.47	18.8	<0.001
	Sex of the offspring	1.47	12.6	<0.001
	Year of sampling	2.45	1.47	0.241
	Mean parental age x sex	1.47	10.5	0.002
	Mean parental age x year of sampling	2.41	0.038	0.963
	Sex x year of sampling	2.43	1.82	0.173
	Parameter	Estimate	Standard error	t-value
Intercept	2013.3	408.4	4.93	<0.001
Mean parental age	113.3	26.1	4.34	<0.001
Sex of the offspring	1852.4	522.2	3.55	<0.001
Mean parental age x sex	-104.1	32.1	-3.24	0.002

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193526.t002>

female chicks. Because offspring condition and offspring telomere length have been linked with survival probability (condition: [29,87]; telomeres: [48,88]), our study therefore suggests that young parents are less likely to successfully rear high-quality offspring relative to older ones because of reduced parental skills (constraint hypothesis), reduced parental investment (restraint hypothesis) or/and the progressive disappearance of low-quality individuals with advancing age (the restraint hypothesis).

Offspring telomere length and parental age

Consistent with our first prediction, we found that young Black-browed albatrosses raised chicks with shorter telomere relative to those raised by older ones. Accordingly, recent studies have also reported that offspring telomeres length is positively affected by parental age in two short-lived bird species, the great-reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*, [49]) and the white-throated dipper (*Cinclus cinclus*, [68]). However, this pattern was not found in other studies: recently, both a negative correlation and no correlation between these two variables were respectively obtained in the Alpine swift (*Tachymarptis melba*, [70]) and in the Soay sheep (*Ovis aries*, [71]). Therefore, the relationship between telomere length and parental age seems to be species- and/or context-dependent. Because short offspring telomeres have been linked to lower longevity and survival probability in several studies [48,62,88], our results suggest that younger parents produced offspring of lower quality.

How can we explain such an effect of parental age on offspring telomere length? First, heritability of telomere length could explain this pattern if individuals with short telomeres are more likely to reproduce at young ages. In wild vertebrates, telomere length is known to be somewhat heritable ([49,89,90,91,92]; but see [68]) but also to be related to longevity [48,88] and individual quality [93]. Therefore, a progressive disappearance of individuals with short telomeres may occur among a cohort as individuals become older [94]. Because telomere length is somewhat heritable [49,89,90,91,92], this could translate into a positive correlation between parental age and offspring telomere length and may therefore explain our results (“the selection hypothesis”). Supporting this possibility, survival probability is reduced at young ages in Black-browed albatrosses [9]. Therefore, low quality individuals (with short telomeres) may disappear from the population when they are still young and only high-quality individuals with longer telomeres may be found among the older albatrosses. Second, there is now strong evidence that constraining environmental conditions accelerate telomere attrition in developing individuals [44,45].

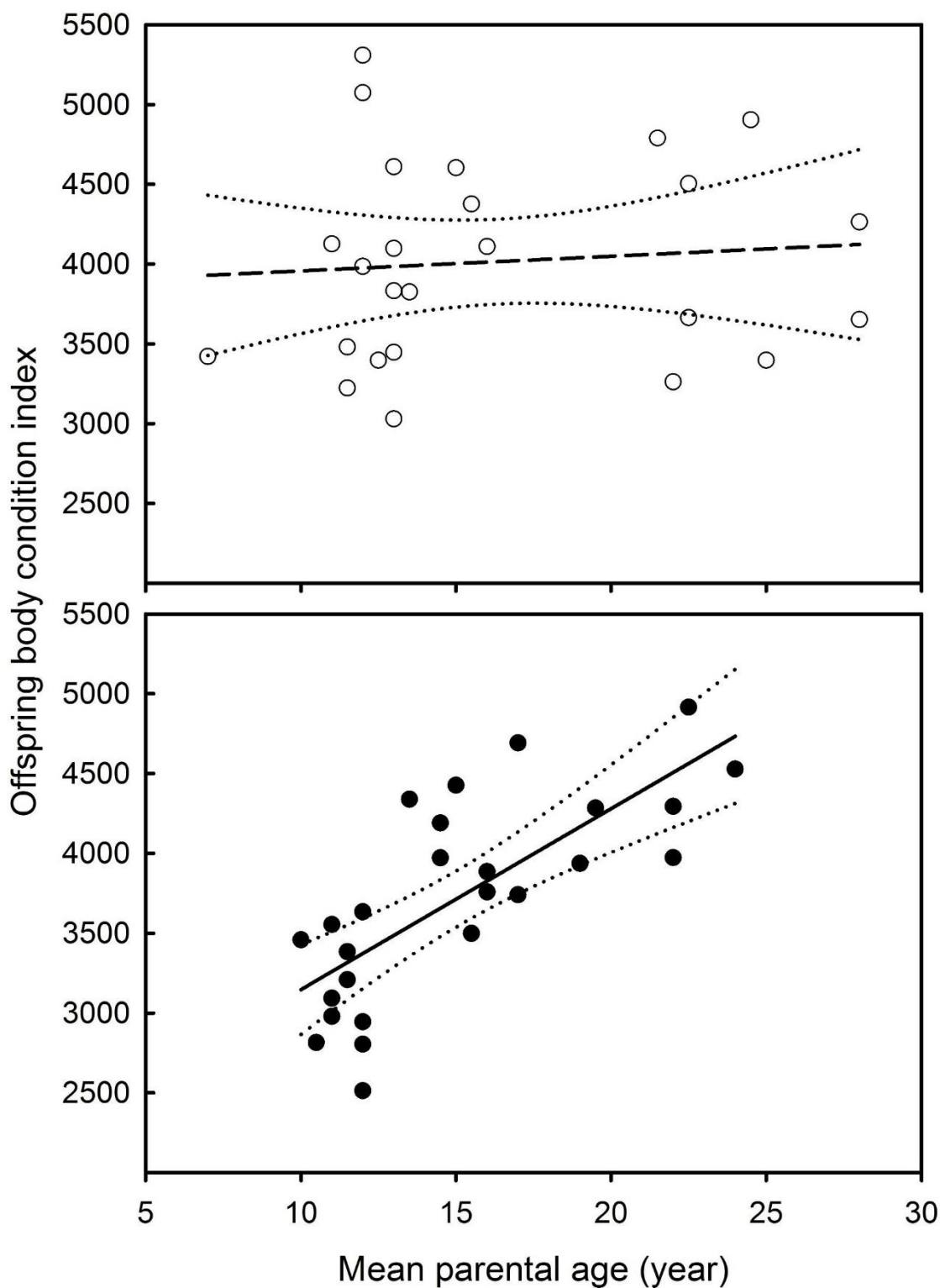


Fig 2. Relationship between offspring body condition and mean parental age in Black-browed albatrosses. Filled and open circles respectively represent females and males. The solid and dashed lines respectively represent the relationship between offspring body condition and parental age for females (significant) and males (non-significant). The dotted lines represent the 95% confidence intervals for these relationships.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193526.g002>

Table 3. Model selection and LM to test the influence of mean parental age, sex of the offspring and the year of sampling and their interactions on offspring beak size. The best model (in bold type) was selected by using a backwards stepwise approach starting from the most global model (models were simplified by eliminating independent variables with $p \geq 0.10$). Parameter estimates are provided for the best models.

Variable of interest	Explanatory variables	df	F-value	p-value
Offspring beak size	Mean parental age	1.46	0.661	0.42
	Sex of the offspring	1.49	4.72	0.035
	Year of sampling	2.47	1.32	0.278
	Mean parental age x sex	1.41	0.719	0.401
	Mean parental age x year of sampling	2.42	0.763	0.472
	Sex x year of sampling	2.44	1.28	0.289
Parameter	Estimate	Standard error	t-value	p-value
Intercept	109.7	0.872	125.9	<0.001
Sex of the offspring	2.70	1.24	2.17	0.035

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193526.t003>

Specifically, nutritional constraints have been associated with short telomeres in the chicks of multiple species [57,58,62,95,96,97]. In addition, the occurrence of stressful events also leads to telomere attrition in developing vertebrates [59,60,62]. As a consequence, a lower parental effort and/or lower parental skills could be associated with shorter telomeres in offspring at the end of growth (“the constraint or the restraint hypotheses” although we cannot disentangle these two hypotheses). For example, younger Black-browed Albatross parents may provide low quality parental cares that are associated with developmental constraints/stress for the offspring [1], and therefore accelerated offspring telomere attrition. Supporting this hypothesis, young parents are often poor foragers [4,5,98], and therefore, they may only be able to provide scarce and/or low-quality food to their progeny during the demanding chick-rearing period [78,99]. Furthermore, they may also be less committed to protect their chick when stressors occur (e.g. inclement weather), leading potentially to elevated stress levels in their progeny, and therefore, to increased telomere attrition [46,53,56,59,62]. Accordingly, several studies have shown that younger albatrosses are more energetically constrained [99], have higher stress hormone levels (corticosterone, [72]), lower levels of parental care hormone (prolactin, [72]) and are overall less likely to reproduce successfully [8,9,100]. For practical reasons, we did not sample the parents in our study and we only sampled the chicks when they were about to fledge, aged 3 months, i.e. at the end of growth. Although this does not allow us to tease apart the relative importance of selection and telomere heritability, parental skills and parental effort (and therefore developmental conditions) in determining offspring telomere length, our study clearly shows that parental age has an important effect on offspring telomere length.

Relative importance of maternal and paternal age in determining offspring telomere length

Paternal age and maternal age were strongly correlated in our study and maternal and paternal ages were very similar within couples. Therefore, it was difficult to estimate the relative importance of paternal age and maternal age in determining offspring telomere length. However, in recent studies, offspring telomere length was correlated to maternal age, but not to paternal age in the great-reed warbler and the white-throated dipper [49,68]. This suggests that maternal characteristics may play a more important role than paternal ones in determining offspring’s telomere length, at least in these short-lived species. In addition to heritability that does not seem to play a major role in explaining offspring telomere length in all species [68], several studies also found that parental age can affect offspring telomere length through an indirect effect of age on maternal [49,68,69,70] or paternal effort [69], and therefore, on

offspring developmental conditions [57,58,62,95,96,97]. Contrary to the great-reed warbler and the white-throated dipper, parental effort is equally shared between female and male Black-browed albatrosses [78]. Therefore, both paternal and maternal age might impact offspring telomere length as it is the case in another seabird species, the European shag (*Phalacrocorax aristotelis*; [69]).

Although we sampled very old individuals in our study, we did not find any evidence that very old parents produce offspring with shorter telomeres. However, sample sizes of old individuals were low in our study for several reasons. Firstly, the reproductive success of Black-browed albatrosses decreases at very old ages [9,72] and onset of reproductive senescence only appears when parents reach at least 25–30 years old in this species [9]. The chicks of senescent birds often die before fledging and we have probably sampled very few offspring of senescent parents, resulting in a lack of statistical power to detect a potential effect of parental senescence on offspring telomere length.

Parental investment in relation to the sex of the offspring

Importantly and consistent with our second prediction, we also found that young parents had chicks of lower body condition when compared with older parents. Surprisingly, this effect of parental age on offspring body condition was only apparent for female offspring and parental age was not correlated with the body condition of male offspring. Several hypotheses could potentially explain this pattern. Firstly, this sex-difference in the relationship between parental age and offspring condition could result from contrasted energy requirements between female and male chicks. If female offspring require more energy to grow than male ones, young parents may be able to efficiently raise male chicks, but not female chicks because of poorer parental skills. However, this hypothesis is very unlikely because females are slightly smaller than males ([101], our results on beak size), suggesting that raising a male offspring is slightly more energy-demanding than raising a female offspring (see [87] for the Wandering albatross *Diomedea exulans*). Second, this difference could result from a higher parental investment towards male offspring relative to female ones. Thus, young individuals may increase their parental effort when raising a male chick and this might allow them to compensate for their potential poorer parental skills [87]. Finally, this pattern could also result from a covariation between individual quality and offspring sex ratio: in Wandering albatrosses, high-quality parents produce more sons than daughters [102]. Because of better foraging skills, young high-quality parents could more efficiently sustain the energetic needs of their offspring (mainly males) while young low-quality parents may not be able to do so with their offspring (mainly females).

When raised by young parents, female chicks are in poorer condition than male chicks but they also have short telomeres, confirming therefore that their developmental conditions were probably particularly constraining. On the other hand, body condition of male chicks is not influenced by parental age and the male offspring raised by young parents have a similar body condition to those raised by older parents. Although this suggests that young parents may be able to sustain the energetic needs of their sons, this may not hold totally true when analyzing the telomere length of male offspring. When compared to older parents, young parents raise daughters, but also sons, with shorter telomeres. This suggests that male offspring may also suffer from constraining developmental conditions despite their relatively good body condition at fledging. How can we explain these *a priori* contradictory results?

We can raise the following hypothesis. When raising a son, young parents seem to be able to sustain the growth and energetic needs of their offspring. However, young pairs of parents are known to be less synchronized than older ones, and this probably results in irregular and erratic chick provisioning, as demonstrated in a closely-related species [87]. Overall, young parents

may increase their parental investment when raising a son, explaining therefore that parental age does not have an impact on male offspring body condition. When raised by inexperienced and poorly synchronized young parents, male chicks may however undergo temporary periods of nutritional deficits that are then compensated by increased parental investment, and thus, periods of intense feeding. Such temporary nutritional constraints are known to result in irregular growth [38], and more importantly, accelerated telomere attrition [57,58,96,97,103,104] although it does not necessarily have a detrimental impact on fledging size and body condition [105]. This hypothesis needs now to be properly tested to fully understand why our results differ depending on the sex of the offspring.

Offspring telomere length and body condition

Contrary to our third prediction, we did not find any correlation between offspring telomere length and body condition. This result is quite surprising because both telomere length and body condition were positively related to parental age (at least in females). This may result from a large inter-individual variance in both telomere length and body condition that might have blurred the relationship between telomere length and body condition in our study. Offspring telomere length is certainly affected by developmental conditions, but also by initial telomere length through heritability [49,89,90,91,92]. In addition, body condition is highly labile in old albatross chicks because parent albatrosses feed their large chicks quite irregularly [78]. Therefore, our measure of body condition may be quite variable because it certainly depends on the time of the last chick-feeding event, which was not measured in our study. This inter-individual variance in both telomere length and body condition might explain why we did not find any significant relationship between offspring body condition and telomere length. Future studies should carefully examine the functional relationship that link offspring body condition, parental feeding, telomere heritability and offspring telomere dynamics.

In conclusion, we demonstrated in this study that parental age has a strong influence on offspring body condition and offspring telomere length in a long-lived bird species. Because both body condition and telomere length depend on developmental conditions, our study suggests that older individuals might be able to provide better parental care to their offspring, probably because of better foraging skills and/or higher parental investment (the constraint/restraint hypotheses). In addition, this apparent improvement of offspring condition with advancing parental age may also result from the disappearance of low-quality individuals at young ages (the selection hypothesis). Importantly, we found a detrimental influence of young parental age on offspring telomere length in both sons and daughters. However, the detrimental influence of young parental age on offspring body condition was apparent in daughters only. Although male offspring are in good body condition at fledging when raised by young parents, they still have short telomeres. Finally, offspring body condition and telomere length were not correlated, and our study therefore highlights the need of looking at several complementary proxies of fitness to fully understand the impact of parental or environmental characteristics on offspring fitness.

Supporting information

S1 File. Additional analyses.
(PDF)

S2 File. Data used for all analyses.
(PDF)

Acknowledgments

Fieldwork was financially and logistically supported by the Institut Paul-Emile Victor (IPEV Programme 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. S. Dupont was supported by a grant from the Conseil Général des Deux-Sèvres and the Région Nouvelle-Aquitaine. We are indebted to Maxime Passerault, Thibaut Lacombe, Joan Ferrer Obiol, Alexandre Corbeau, Florian Orgeret and Elie Gaget for their assistance in the field and to D. Besson for managing the long-term database.

Author Contributions

Conceptualization: Sophie Marie Dupont, Christophe Barbraud, Olivier Chastel, Henri Weimerskirch, Frédéric Angelier.

Formal analysis: Sophie Marie Dupont.

Funding acquisition: Henri Weimerskirch.

Methodology: Christophe Barbraud, Stéphanie Ruault, Frédéric Angelier.

Software: Karine Delord.

Supervision: Frédéric Angelier.

Writing – original draft: Sophie Marie Dupont.

Writing – review & editing: Christophe Barbraud, Olivier Chastel, Karine Delord, Henri Weimerskirch, Frédéric Angelier.

References

1. Forslund P, Pärt T. Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Tr Ecol Evol*. 1995; 10: 374–378.
2. Williams GC. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Nat*. 1966; 100: 687–690.
3. Curio E. Why do young birds reproduce less well? *Ibis*. 1983; 125: 400–404.
4. Desrochers A. Age and foraging success in European blackbirds: variation between and with individuals. *Anim Behav*. 1992; 43: 885–894.
5. Daunt F, Afanasyev V, Adam A, Croxall JP, Wanless S. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags (*Phalacrocorax aristotelis*) results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol Lett*. 2007; 3: 371–374.
6. Weiß BM, Kotrschal K, Foerster K. A longitudinal study of dominance and aggression in Greylag Geese (*Anser anser*). *Behav Ecol*. 2011; 22: 616–624.
7. Verhulst S, Geerdink M, Salomons HM, Boonekamp JJ. Social life histories: jackdaw dominance increases with age, terminally declines and shortens lifespan. *Proc R Soc B*. 2014; 281: 20141045. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1045> PMID: 25100696
8. Nevoux M, Weimerskirch H, Barbraud C. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived Black-browed Albatross. *J Anim Ecol*. 2007; 76:159–167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01191.x> PMID: 17184364
9. Pardo D, Barbraud C, Authier M, Weimerskirch H. Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology*. 2013; 94: 208–220. PMID: 23600255
10. Fay R, Weimerskirch H, Delord K, Barbraud C. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *J Anim Ecol*. 2015; 84: 1423–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12390> PMID: 25976400
11. Carrete MA, Sánchez-Zapata JL, Tella JM, Gil-Sánchez J, Moleón M. Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos*. 2006; 112: 680–690.

12. Pärt T. The effects of territory quality on age-dependent reproductive performance in the Northern Wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Anim Behav.* 2001; 62: 379–388.
13. Krüger O. Age at first breeding and fitness in Goshawk *Accipiter gentilis*. *J Anim Ecol.* 2005; 74: 266–273.
14. Pardo D, Barbraud C, Weimerskirch H. What shall I do now? State-dependent variations of life-history traits with aging in Wandering albatrosses. *Ecol Evol.* 2014; 4: 474–487. <https://doi.org/10.1002/ece3.882> PMID: 24634731
15. Fay R, Barbraud C, Delord K, Weimerskirch H. Paternal but not maternal age influences early-life performance of offspring in a long-lived seabird. *Proc R Soc B.* 2016; 283: 20152318. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2318> PMID: 27053738
16. Forslund P, Larsson K. Age-related reproductive success in the Barnacle Goose. *J Anim Ecol.* 1992; 61: 195–204.
17. Lunn NJ, Boyd IL, Croxall JP. Reproductive performance of female Antarctic fur seals: the influence of age, breeding experience, environmental variation and individual quality. *J Anim Ecol.* 1994; 63: 827–840.
18. Rebke M, Coulson T, Becker PH, Vaupel JW. Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *Proc Nat Acad Sci.* 2010; 107: 7841–7846. <https://doi.org/10.1073/pnas.1002645107> PMID: 20378836
19. Reid JM, Bignal EM, Bignal S, McCracken DI, Monaghan P. Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrhcorax pyrrhcorax*: patterns and processes in a natural population. *J Anim Ecol.* 2003; 72: 765–776.
20. Wilson AJ, Nussey DH. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Tr Ecol Evol.* 2010; 25: 207–214.
21. Descamps S, Boutin S, Berteaux D, Gaillard J-M. Age-specific variation in survival, reproductive success and offspring quality in red squirrels: evidence of senescence. *Oikos.* 2008; 117: 1406–1416.
22. Reid JM, Bignal EM, Bignal S, McCracken DI, Bogdanova MI, Monaghan P. Parent age, lifespan and offspring survival: structured variation in life history in a wild population. *J Anim Ecol.* 2010; 79: 851–862. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01669.x> PMID: 20202008
23. Rödel HG, Meyer S, Prager G, Stefanski V, Hudson R. Litter size is negatively correlated with corticosterone levels in weanling and juvenile laboratory rats. *Physiol Behav.* 2010; 99: 644–650. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2010.01.032> PMID: 20138076
24. Bouwhuis S, Vedder O, Becker PH. Sex-specific pathways of parental age effects on offspring lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Evolution.* 2015; 69: 1760–1771. <https://doi.org/10.1111/evo.12692> PMID: 26095174
25. Maness TJ, Anderson DJ. Predictors of juvenile survival in birds. *Ornithol Monogr.* 2013; 78: 1–55.
26. Cox WA, Thompson FR, Cox AS, Faaborg J. Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *J Wildlife Manag.* 2014; 78: 183–193.
27. Naef-Daenzer B, Grübler MU. Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *J Field Ornithol.* 2016; 87: 227–250.
28. Forbes LS, Mock DW. Parental optimism and progeny choice: when is screening for offspring quality affordable. *J Theor Biol.* 1998; 192: 3–14 <https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0596> PMID: 9628835
29. Cornioley T, Jenouvrier S, Börger L, Weimerskirch H, Ozgul A. Fathers matter: male body mass affects life-history traits in a size-dimorphic seabird. *Proc R Soc B.* 2017; 284: 20170397. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0397> PMID: 28469021
30. Weladji RB, Holand Ø, Gaillard J-M, Yoccoz NG, Mysterud A, Nieminen M, et al. Age-specific changes in different components of reproductive output in female Reindeer: terminal allocation or senescence? *Oecologia.* 2010; 162: 261–271. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1443-5> PMID: 19730892
31. Kitaysky AS, Kitaiskaia EV, Piatt JF, Wingfield JC. Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Horm Behav.* 2003; 43: 140–149. PMID: 12614644
32. Blackmer AL, Mauck RA, Ackerman JT, Huntington CE, Nevitt GA, Williams JB. Exploring individual quality: basal metabolic rate and reproductive performance in Storm-petrels. *Behav Ecol.* 2005; 16: 906–913.
33. Spencer KA, Evans NP, Monaghan P. Postnatal stress in birds: a novel model of glucocorticoid programming of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis. *Endocrinology.* 2009; 150: 1931–1934. <https://doi.org/10.1210/en.2008-1471> PMID: 19095740
34. Spencer KA, Verhulst S. Post-natal exposure to corticosterone affects standard metabolic rate in the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*). *Gen Comp Endocrinol.* 2008; 159: 250–256. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.09.007> PMID: 18854187

35. Schmidt KL, MacDougall-Shackleton EA, MacDougall-Shackleton SA. Developmental stress has sex-specific effects on nestling growth and adult metabolic rates but no effect on adult body size or body composition in song sparrows. *J Exp Biol.* 2012; 215: 3207–3217. <https://doi.org/10.1242/jeb.068965> PMID: 22693025
36. Careau V, Buttemer WA, Buchanan KL. Early-developmental stress, repeatability, and canalization in a suite of physiological and behavioral traits in female zebra finches. *Integr Comp Biol.* 2014; 54: 539–554. <https://doi.org/10.1093/icb/ucu095> PMID: 24966164
37. Wada H, Salvante KG, Stables C, Wagner E, Williams TD, Breuner CW. Adrenocortical responses in zebra finches (*Taeniopygia guttata*): Individual variation, repeatability, and relationship to phenotypic quality. *Horm Behav.* 2008; 53: 472–480. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.11.018> PMID: 18221739
38. Metcalfe NB, Monaghan P. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Tr Ecol Evol.* 2001; 16: 254–260.
39. Monaghan P. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 2008; 363: 1635–1645.
40. Marasco V, Robinson J, Herzyk P, Spencer K. Pre- and post-natal stress in context: effects on the stress physiology in a precocial bird. *J Exp Biol* 2012; 215: 3955–3964. <https://doi.org/10.1242/jeb.071423> PMID: 22899536
41. Crino OL, Driscoll SC, Ton R, Breuner CW. Corticosterone exposure during development improves performance on a novel foraging task in zebra finches. *Anim Behav.* 2014; 91: 27–32.
42. Grace JK, Froud L, Meillère A, Angelier F. House sparrows mitigate growth effects of post-natal glucocorticoid exposure at the expense of longevity. *Gen Comp Endocrinol.* 2017; 253: 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2017.08.011> PMID: 28811198
43. Schoech SJ, Rensel MA, Heiss RS. Short- and long-term effects of developmental corticosterone exposure on avian physiology, behavioral phenotype, cognition, and fitness: a review. *Curr Zool.* 2011; 57: 514–530.
44. Angelier F, Costantini D, Blévin P, Chastel O. Do glucocorticoids mediate the link between environmental conditions and telomere dynamics in wild vertebrates? A review. *Gen Comp Endocrinol.* 2018; 256: 90–111.
45. Monaghan P. Organismal stress, telomeres and life histories. *J Exp Biol.* 2014; 217: 57–66. <https://doi.org/10.1242/jeb.090043> PMID: 24353204
46. Young RC, Barger CP, Dorresteyn I, Haussmann MF, Kitaysky AS. Telomere length and environmental conditions predict stress levels but not parental investment in a long-lived seabird. *Mar Ecol Prog Ser.* 2016; 556: 251–259.
47. Young RC, Orben RA, Will AP, Kitaysky AS. Relationship between telomere dynamics and movement and behavior during winter in the Thick-billed Murre. *Mar Ecol Prog Ser.* 2017a; 578: 253–261 in press.
48. Heidinger BJ, Blount JD, Boner W, Griffiths K, Metcalfe NB, Monaghan P. Telomere length in early life predicts lifespan. *Proc Nat Acad Sci.* 2012; 109: 1743–1748. <https://doi.org/10.1073/pnas.1113306109> PMID: 22232671
49. Asghar M, Bensch S, Tarka M, Hansson B, Hasselquist D. Maternal and genetic factors determine early life telomere length. *Proc R Soc B.* 2015; 282: 20142263. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2263> PMID: 25621325
50. Blackburn EH. Telomeres and telomerase: their mechanisms of action and the effects of altering their functions. *FEBS Lett.* 2005; 579: 859–862. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2004.11.036> PMID: 15680963
51. von Zglinicki T. Oxidative stress shortens telomeres. *Tr Biochem Sci.* 2002; 27: 339–344.
52. Hall ME, Nasir L, Daunt F, Gault EA, Croxall JP, Wanless S, Monaghan P. Telomere loss in relation to age and early environment in long-lived birds. *Proc R Soc B.* 2004; 271: 1571–1576. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2768> PMID: 15306302
53. Haussmann MF, Marchetto NM. Telomeres: linking stress and survival, ecology and evolution. *Curr Zool.* 2010; 56: 714–727.
54. Angelier F, Vleck CM, Holberton RL, Marra PP. Telomere length, non-breeding habitat and return rate in male American redstarts. *Funct Ecol.* 2013; 27: 342–350.
55. Simide R, Angelier F, Gaillard S, Stier A. Age and heat stress as determinants of telomere length in a long-lived fish, the Siberian sturgeon. *Physiol Biochem Zool.* 2016; 89: 441–447. <https://doi.org/10.1086/687378> PMID: 27617363

56. Haussmann MF, Longenecker AS, Marchetto NM, Juliano SA, Bowden RM. Embryonic exposure to corticosterone modifies the juvenile stress response, oxidative stress and telomere length. *Proc R Soc B*. 2012; 279: 1447–1456. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1913> PMID: 22072607
57. Nettle D, Monaghan P, Boner W, Gillespie R, Bateson M. Bottom of the heap: having heavier competitors accelerates early-life telomere loss in the European Starling, *Sturnus vulgaris*. *PLoS ONE*. 2013; 8: e83617. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083617> PMID: 24386235
58. Boonekamp JJ, Mulder GA, Salomons HM, Dijkstra C, Verhulst S. Nestling telomere shortening, but not telomere length, reflects developmental stress and predicts survival in wild birds. *Proc R Soc B*. 2014; 281: 20133287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3287> PMID: 24789893
59. Herborn KA, Heidinger BJ, Boner W, Noguera JC, Adam A, Daunt F, et al. Stress exposure in early post-natal life reduces telomere length: an experimental demonstration in a long-lived seabird. *Proc R Soc B*. 2014; 281: 20133151. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3151> PMID: 24648221
60. Meillère A, Brischoux F, Ribout C, Angelier F. Traffic noise exposure affects telomere length in nestling House sparrows. *Biol Lett*. 2015; 11: 20150559. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0559> PMID: 26382074
61. Watson H, Bolton M, Monaghan P. Variation in early-life telomere dynamics in a long-lived bird: links to environmental conditions and survival. *J Exp Biol*. 2015; 218: 668–674. <https://doi.org/10.1242/jeb.104265> PMID: 25617465
62. Young RC, Welcker J, Barger CP, Hatch SA, Merklings T, Kitaiskaia EV, et al. Effects of developmental conditions on growth, stress and telomeres in black-legged kittiwake chicks. *Mol Ecol*. 2017b; 26:3572–3584. <https://doi.org/10.1111/mec.14121> PMID: 28370751
63. Clutton-Brock TH. *The evolution of parental care*. Princeton University Press. 1991.
64. Monaghan P, Haussmann MF. Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Tr Ecol Evol*. 2006; 21: 47–53.
65. De Meyer T, Rietzschel ER, De Buyzere ML, Van Crieckinge W, Bekaert S. Studying telomeres in a longitudinal population based study. *Front Biosci*. 2007; 13: 2960–2970.
66. Eisenberg DTA, Hayes MG, Kuzawa CW. Delayed paternal age of reproduction in humans is associated with longer telomeres across two generations of descendants. *Proc Nat Acad Sci*. 2012; 109: 10251–10256. <https://doi.org/10.1073/pnas.1202092109> PMID: 22689985
67. Broer L, Codd V, Nyholt DR, Deelen J, Mangino M, Willemsen G, et al. Meta-analysis of telomere length in 19 713 subjects reveals high heritability, stronger maternal inheritance and a paternal age effect. *Europ J Hum Genet*. 2013; 21: 1163–1168. <https://doi.org/10.1038/ejhg.2012.303> PMID: 23321625
68. Becker PJJ, Reichert S, Zahn S, Hegelbach J, Masseurin S, Keller LF, et al. Mother-offspring and nest-mate resemblance but no heritability in early-life telomere length in White-throated dippers. *Proc R Soc B*. 2015; 282: 20142924. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2924> PMID: 25904662
69. Heidinger BJ, Herborn KA, Granroth-Wilding HMV, Boner W, Burthe S, Newell M, et al. Parental age influences offspring telomere loss. *Funct Ecol*. 2016; 30: 1531–1538.
70. Criscuolo F, Zahn S, Bize P. Offspring telomere length in the long lived Alpine swift is negatively related to the age of their biological father and foster mother. *Biol Lett*. 2017; 13: in press.
71. Froy H, Bird EJ, Wilbourn RV, Fairlie J, Underwood SL, Salvo-Chirnside E, et al. No evidence for parental age effects on offspring leukocyte telomere length in free-living Soay Sheep. *Sci Rep*. 2017; 7: 9991. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09861-3> PMID: 28855677
72. Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O. Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol*. 2007; 61: 611–621.
73. Weimerskirch H, Clobert J, Jouventin P. Survival in five Southern albatrosses and its relationship with their life history. *J Anim Ecol*. 1987; 56: 1043–1055.
74. Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl JC. Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis*. 1986; 128: 195–213.
75. Prince PA, Rothery P, Croxall JP, Wood AG. Population dynamics of Black-browed and Grey-headed albatrosses *Diomedea melanophrys* and *Diomedea chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*. 1994; 136: 50–71.
76. Angelier F, Wingfield JC, Weimerskirch H, Chastel O. Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: a test of the “corticosterone-fitness hypothesis.” *Biol Lett*. 2010; 6: 846–849. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0376> PMID: 20573614
77. Fridolfsson A-K, Ellegren H. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J Avian Biol*. 1999; 30: 116–121.

78. Weimerskirch H, Mougey T, Hindermeier X. Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behav Ecol.* 1997; 8: 635–643.
79. Peig J, Green AJ. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos.* 2009; 118: 1883–1891.
80. Blévin P, Angelier F, Tartu S, Ruault S, Bustamante P, Herzke D, et al. Exposure to oxychlorane is associated with shorter telomeres in Arctic breeding kittiwakes. *Sci Tot Environ.* 2016; 563–564: 125–130.
81. Nussey DH, Baird D, Barrett E, Boner W, Fairlie J, Gemmill N, et al. Measuring telomere length and telomere dynamics in evolutionary biology and ecology. *Meth Ecol Evol.* 2014; 5: 299–310.
82. Hastie T, Tibshirani R. *Generalized additive models.* John Wiley & Sons, Inc. 1990.
83. Bowen WD, Iverson SJ, McMillan JI, Boness DJ. Reproductive performance in grey seals: age-related improvement and senescence in a capital breeder. *J Anim Ecol.* 2006; 75: 1340–1351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01157.x> PMID: 17032366
84. Graham MH. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology.* 2003; 84: 2809–2815.
85. Burnham KP, Anderson DR. *Model Selection and Multimodel Inference.* 2002. Springer, New York.
86. R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>
87. Weimerskirch H, Barbraud C, Lys P. Sex differences in parental investment and chick growth in Wandering albatrosses: Fitness Consequences. *Ecology.* 2000; 81: 309–318.
88. Barrett ELB, Burke TA, Hammers M, Komdeur J, Richardson DS. Telomere length and dynamics predict mortality in a wild longitudinal study. *Mol Ecol.* 2013; 22: 249–259. <https://doi.org/10.1111/mec.12110> PMID: 23167566
89. Horn T, Robertson BC, Will M, Eason DK, Elliott GP, Gemmill NJ. Inheritance of telomere length in a bird. *PLoS ONE.* 2011; 6: e17199. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017199> PMID: 21364951
90. Olsson M, Pauliny A, Wapstra E, Uller T, Schwartz T, Blomqvist D. Sex differences in Sand Lizard telomere inheritance: paternal epigenetic effects increases telomere heritability and offspring survival. *PLoS ONE.* 2011; 6: e17473. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017473> PMID: 21526170
91. Reichert S, Criscuolo F, Verinaud E, Zahn S, Massemin S. Telomere length correlations among somatic tissues in adult zebra finches. *PLoS ONE.* 2013; 8: e81496. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081496> PMID: 24349076
92. Atema E, Noordwijk VJA, Boonekamp JJ, Verhulst S. Costs of long-term carrying of extra mass in a songbird. *Behav Ecol.* 2016; 27: 1087–1096.
93. Bauch C, Becker PH, Verhulst S. Telomere length reflects phenotypic quality and costs of reproduction in a long-lived seabird. *Proc R Soc B.* 2013; 280: 20122540. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2540> PMID: 23222450
94. Haussmann MF, Mauck RA. Technical advances: New strategies for telomere-based age estimation. *Mol Ecol Res.* 2008; 8: 264–274.
95. Nettle D, Andrews C, Reichert S, Bedford T, Gott A, Parker C, et al. Brood size moderates associations between relative size, telomere length, and immune development in European starling nestlings. *Ecol Evol.* 2016; 6: 8138–8148. <https://doi.org/10.1002/ece3.2551> PMID: 27891221
96. Stier A, Massemin S, Zahn S, Tissier ML, Criscuolo F. Starting with a handicap: effects of asynchronous hatching on growth rate, oxidative stress and telomere dynamics in free-living great tits. *Oecologia.* 2015; 179: 999–1010. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3429-9> PMID: 26314343
97. Costanzo A, Parolini M, Bazzi G, Khoraiuli L, Santagostino M, Possenti CD, et al. Brood size, telomere length, and parent-offspring color signaling in barn swallows. *Behav Ecol.* 2017; 28: 204–211.
98. Le Vaillant M, Wilson RP, Kato A, Saraux C, Hanuise N, Prud'Homme O, et al. King penguins adjust their diving behaviour with age. *J Exp Biol.* 2012; 215: 3685–3692. <https://doi.org/10.1242/jeb.071175> PMID: 23053365
99. Weimerskirch H. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the Wandering Albatross. *Oikos.* 1992; 64: 464–473.
100. Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H. Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *J Appl Ecol.* 2008; 45: 4–13.
101. Phillips RA, Silk JRD, Phalan B, Catry P, Croxall JP. Seasonal sexual segregation in two Thalassarche albatross species: competitive exclusion, reproductive role specialization or foraging niche divergence. *Proc R Soc B.* 2003; 271: 1283–1291.

102. Weimerskirch H, Lallemand J, Martin J. Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the Wandering Albatross. *J Anim Ecol.* 2005; 74: 285–291.
103. Bateson M, Emmerson M, Ergün G, Monaghan P, Nettle D. Opposite effects of early-life competition and developmental telomere attrition on cognitive biases in juvenile European starlings. *PloS ONE.* 2015; 10: e0132602. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132602> PMID: 26222390
104. Nettle D, Monaghan P, Gillespie R, Brilot B, Bedford T, Bateson M. An experimental demonstration that early-life competitive disadvantage accelerates telomere loss. *Proc R Soc B* 2015; 282: 20141610. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1610> PMID: 25411450
105. Geiger S, Le Vaillant M, Lebard T, Reichert S, Stier A, Le Maho Y, et al. Catching-up but telomere loss: half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild king penguin chicks: growth and telomere loss in penguins. *Mol Ecol.* 2012; 21: 1500–1510. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05331.x> PMID: 22117889

1 **S1 file**

2 **Table A:** Generalized additive models (GAM) with smoothing splines were used to
3 investigate the shape of the relationships for female and male offspring between our variables
4 of interest (telomere length and SMI) and parental age. These preliminary analyses showed
5 that both telomere length and SMI were linearly related to parental age.

6

Variable of interest	Chick's sex	Predictor variable	df	F-value	p-value	%Devaince explained
Offspring telomere length	Female	s(Age)	1	0.684	0.416	2.77
	Male	s(Age)	1	8.71	0.007	27.5
Offspring body condition	Female	s(Age)	1.58	18.5	< 0.001	58.7
	Male	s(Age)	1	0.173	0.681	0.746

7

8

9

10

11 **Table B:** LM models selection table based on the Akaike Information Criterion (AICc) to
 12 determine the best models when investigating the influence of mean parental age, chick's sex
 13 and year of sampling on offspring telomere length. Presence (+) or absence (-) for qualitative
 14 effects, AICc computations and relative variable importance (Weight) are indicated for each
 15 model. Best models are shown in bold. The r^2 of the full model and the best-fitting model
 16 were respectively 0.295 and 0.149; 0.290 and 0.282; 0.069 and 0.069 for offspring telomere
 17 length, offspring body condition and offspring beak size.

Offspring telomere length

Model	Mean parental age	Year of sampling	Chick's sex	Mean parental age x year of sampling	Mean parental age x Chick's sex	Chick's sex x year of sampling	AICc	deltaAICc	Weight
Model 1	+	+					98.6	0.000	0.241
Model 2	+						98.7	0.050	0.235
Model 3	+	+		+			101.0	2.36	0.074
Model 4	+	+	+		+		101.0	2.37	0.074
Model 5	+		+				101.0	2.41	0.072
Model 6	+	+	+				101.2	2.57	0.067
Model 7	+		+		+		101.6	2.98	0.054
Model 8	+	+	+	+	+		101.6	3.01	0.053
Model 9	+	+	+	+	+	+	102.3	3.65	0.039

Offspring body condition

Model	Mean parental age	Year of sampling	Chick's sex	Mean parental age x year of sampling	Mean parental age x Chick's sex	Chick's sex x year of sampling	AICc	deltaAICc	Weight
Model 1	+		+		+		794.8	0.000	0.606
Model 2	+	+	+		+		796.9	2.05	0.218
Model 3	+	+	+		+		798.5	3.68	0.096
Model 4	+	+				+	802.2	7.35	0.015
Model 5	+						802.3	7.5	0.014
Model 6	+	+	+	+	+		802.5	7.7	0.013
Model 7	+		+				802.7	7.82	0.012
Model 8	+	+	+				803.3	8.43	0.009
Model 9	+	+	+	+	+	+	804.8	9.97	0.004

18

Offspring beak size

Model	Mean parental age	Year of sampling	Chick's sex	Mean parental age x year of sampling	Mean parental age x Chick's sex	Chick's sex x year of sampling	AICc	deltaAICc	Weight
Model 1			+				301.4	0.000	0.343
Model 2	+		+				303.1	1.74	0.144
Model 3		+	+				303.4	2.04	0.123
Model 4							303.8	2.43	0.102
Model 5	+						305.0	3.67	0.055
Model 6		+					305.2	3.87	0.049
Model 7	+	+	+				305.3	3.89	0.049
Model 8	+		+		+		305.5	4.18	0.042
Model 9		+	+			+	306.5	5.17	0.026
Model 10	+	+	+	+	+	+	314.5	13.17	0.000

19

4. Perturbation anthropique et effets à court terme sur le phénotype du poussin chez le Pétrel des neiges

ARTICLE 2

Do repeated captures and handling affect snow petrel chicks (*Pagodroma nivea*)?

Sophie M. Dupont^{*,1}, Christophe Barbraud¹, Olivier Chastel¹, Karine Delord¹, Charline Parenteau¹, Cécile Ribout¹, Frédéric Angelier¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-ULR, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France

Under review in Polar Biology

**Do repeated captures and handling affect snow petrel chicks
(*Pagodroma nivea*)?**

Sophie M. Dupont^{*1}, Christophe Barbraud¹, Olivier Chastel¹, Karine Delord¹, Charline
Parenteau¹, Cécile Ribout¹, Frédéric Angelier¹

¹ *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-ULR, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois,
France*

* Corresponding author: sophie.dupont93@gmail.com

Under review in *Polar Biology*

Abstract

In vertebrates, developmental conditions can affect not only fledging success but also the phenotype of the offspring, with potential long-term consequences on adult performance. However, and surprisingly, the potential impact of anthropogenic disturbance on developing chicks are rarely investigated in Antarctic wildlife. In this study, we specifically investigated the potential effects of repeated nest visits, capture, and handling on offspring survival and several complementary offspring phenotypic traits in an Antarctic seabird species, the snow petrel (*Pagodroma nivea*). We did not find any significant effect of our disturbance protocol on the morphology (body size, body mass, body condition), the physiology (breath rate, stress-induced corticosterone levels) and the behavior (defense behavior) of developing snow petrels. The disturbance protocol did not have any significant effect on chick survival, but there was a non-significant trend towards a lower survival for the disturbed group ($p = 0.108$), which showed an especially high mortality during a period of repeated snow storms. To conclude, investigator disturbance seems to have little effect on snow petrel chicks after thermal emancipation, but to remain cautious, we recommend to avoid capture and handling of snow petrel chicks during or soon after inclement weather.

Key-words: disturbance, survival, growth, Antarctic seabirds

Introduction

Early life is recognized as a crucial step of the life-history cycle because the ontogeny of key organismal systems occurs during that specific period (Lindström et al. 1999; Monaghan 2008). Accordingly, several studies have experimentally demonstrated that developmental conditions can affect not only fledging success but also the phenotype of the offspring, with potential long-term consequences on adult performance (Spencer et al. 2010; MacDougall-Shackleton et al. 2013; Crino et al. 2014). For example, nutritional stress and sibling competition are usually associated with a reduced growth and a modification of several physiological mechanisms, such as metabolism, stress physiology and cognition (Moe 2004; Verhulst et al. 2006; Burton et al. 2011; Schmidt et al. 2012; Careau et al. 2014; Zito et al. 2017). This can lead to the production of low-quality offspring, and even to offspring mortality if the developmental conditions are particularly detrimental.

In that context of experimental studies, there is a growing interest in understanding the impact of anthropogenic activities on the phenotype of developing birds. In seabirds, many studies focusing on reproduction or development are associated with repeated nest disturbance and handling of chicks. However, and surprisingly, the potential impact of such disturbance on developing chicks are rarely investigated in such studies (Gjelsvik 2017). In 2009, Carey reviewed the impact of investigator disturbance on physiology, behaviour, reproductive success, offspring quality, and population trends of procellariiforms (e.g. albatrosses, petrels) and no obvious detrimental effects on chick growth were detected in most studies. For example, O'Dwyer et al. (2006) and Saffer et al. (2000) found no evidence of slower growth rates in Gould's petrel (*Pterodroma leucoptera*) and short-tailed shearwater (*Ardenna tenuirostris*) chicks in response to repeated handling. Similarly, Sagar et al. (2019) found no adverse effect of repeated handling on the growth of mottled petrel (*P. inexpectata*) chicks. However, Carey (2011) recently found that repeated handling was associated with a lower body mass and a smaller body size in short-tailed shearwaters. Altogether, these studies suggest that the sensitivity of procellariiform chicks to disturbance may vary with environmental conditions and between species. Importantly, most studies have measured fledging success or body condition to assess the impact of disturbance or repeated handling on chicks, often neglecting other relevant behavioral or physiological indices (Carey 2009, but see Fiske et al. 2013; Wheeler et al. 2013). In addition, only a few studies have so far included the sex of the chick in their analyses although even a slight sexual dimorphism may potentially blur a potential impact of disturbance on growth.

Behavioral and physiological stress responses are increasingly used in conservation to monitor the influence of disturbance or environmental constraints on seabirds (Brewer et al. 2008; Wheeler et al. 2009; Angelier et al. 2011; Fiske et al. 2013). Circulating corticosterone (CORT) levels are especially relevant to study this question because CORT is often classified as the main “stress” hormone in birds. In response to stressors or energetic challenges, the Hypothalamus-Pituitary-Adrenals (HPA) axis is activated and this results in a rapid and intense secretion of CORT (Sapolsky et al. 2000; Romero 2004). Increased circulating CORT levels mediate morphological, behavioral and physiological adjustments, which aim to increase immediate survival when stressors occur (McEwen and Wingfield 2003; Romero et al. 2009; Angelier and Wingfield 2013). Breath rate is also increasingly used in such ecological studies because it can be another proxy of the stress response in wild vertebrates (Carere and van Oers 2004; Senar et al. 2017; Liang et al. 2018; Angelier et al. 2018). The stress response is usually associated with ventilatory patterns that help modulating cardiovascular activity to cope with the acute stressor (Grossman 1983) and increased breath rate can be a sign of high stress levels in birds (Karlíková et al. 2018). Finally, behavioral indices can also be useful to monitor the stress response of seabirds.

Common stress-induced behaviors involve freezing, fleeing or fighting (Koolhaas et al. 1999; Gray and McNaughton 2000; Wingfield 2003; Hageraars et al. 2014), which are alternative tactics to increase survival in case of predator attack. In procellariiforms, chicks often regurgitate oily stomach contents when feeling threatened (Imber 1976). Stomach oil regurgitation is an effective defensive behavior because it can damage the feather structure of avian predators, impairing therefore their flight and thermoregulatory abilities (Dumbacher and Pruett-Jones 1996). The propensity of procellariiform chicks to regurgitate in the presence of investigators can therefore be useful to assess their sensitivity to disturbance.

Here, we investigated the potential effects of repeated nest visits, capture, and handling on offspring survival and several complementary offspring phenotypic traits in an Antarctic seabird species, the snow petrel (*Pagodroma nivea*). Several chicks were captured, handled and measured soon after emancipation (day 13) and before fledging (day 32). Chicks from the disturbed group were then captured, handled and measured every 5 days between these two dates (days 18, 23, 28) while the chicks from the control group were left undisturbed. We determined the impact of these different handling regimes on growth, body condition, anti-predator behavior, breath rate and baseline and stress-induced CORT levels. In addition, we identified the sex of chicks and tested whether the sensitivity to repeated disturbance differed between males and females.

We also tested whether chicks' survival differed between control and disturbed chicks. To further explore the impact of disturbance on survival, we also monitored chicks' survival in another site where all chicks remained totally undisturbed between hatching until a few days before fledging (undisturbed group). If snow petrel chicks are sensitive to investigator disturbance, we predict that "disturbed" chicks will be characterized by at least one of the following: (1) a slower growth, (2) higher circulating CORT levels (baseline and stress-induced), (3) higher breath rates, (4) a higher probability to express defensive behavior, (5) and a lower survival relative to control and undisturbed chicks.

Material and methods

Study species

Snow petrel is a long-lived seabird species with a high survival probability and a low fecundity (only one egg per couple and per year, Chastel et al. 1993). Sexual maturity is acquired on average at 9.9-years old (Chastel et al., 1993) but earliest age at first breeding was 6 years-old (Jenouvrier al., 2005). Then, petrels attempt to breed annually although a varying proportion of birds skip breeding each year (Chastel et al. 1993, Jenouvrier et al. 2005). This altricial species provides bi-parental care both during the incubation and the brooding periods (Brown 1966, Isenmann 1970). At 10-days old, the chick becomes thermally emancipated and is left unattended at the nest. Both parents forage at sea to feed their chick and restore their own body reserves (Brown 1966, Barbraud et al. 1999). The chick fledges approximatively at 47-days old (Brown 1966, Barbraud et al. 1999). The snow petrel is one of the most sexually dimorphic seabird species (Croxall 1982; Fairbairn and Shine 1993).

Experimental disturbance protocol

The field study was carried out during the austral summer 2017/2018 at Ile des Pétrels, Pointe Géologie Archipelago, Terre Adélie (66°40'S,140°01'E), in Antarctica. During the last part of the incubation period, 110 nests were monitored and hatching date was determined by daily observation of the nest. A sub-sample of those nests was selected and then divided into three groups: "undisturbed", "control" and "disturbed" (Fig. 1). Both "control" and "disturbed" groups of nests were left undisturbed until the chick reached 13-days old and was left alone in the nest (i.e. thermal emancipation).

The “*disturbed*” nests were then characterized by visits every 5 days during which the chicks were handled from day 13 (hereafter named early stage) to day 32 (hereafter named late stage) after hatching; the “*control*” nests were left undisturbed between early and late stages and control chicks were therefore only handled at day 13 and day 32 to allow comparisons in morphometric and physiological parameters between the disturbed and the control groups (Fig. 1). Therefore, disturbed chicks (N = 42) were handled 5 times in total between early and late measurements. In contrast, control nests were left undisturbed (no visit) at all from day 13 to day 32, and thus, control chicks (N = 14) were manipulated 2 times in total. Experimental handling of disturbed chicks consisted of capturing, measuring and weighing the chick for a total of 10 minutes handling. The “*undisturbed*” chicks (N = 23) were left totally undisturbed between hatching and day 40 with no visit, capture or handling. After hatching, these chicks were thus only visited once (at day 40) to ring them before fledging. These nests were part of a long-term capture-mark-recapture program conducted since 1964 in Terre Adélie.

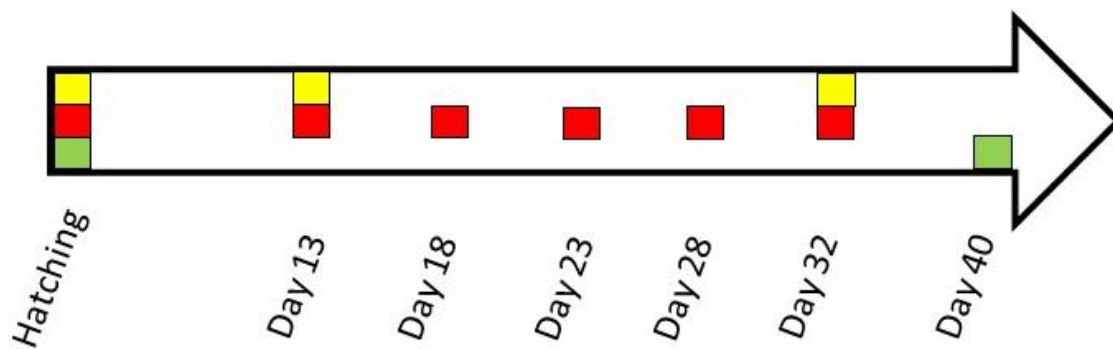


Figure 1: Experimental disturbance protocol. All nests from all groups were monitored for hatching. Control (Yellow) and Disturbed (Red) chicks were then captured, handled, measured, and bled 13 and 32 days after hatching to monitor growth, behavior, physiology and survival from day 13 to day 32. Disturbed chicks were additionally captured, handled, and measured 18, 23, and 28 after hatching. Undisturbed (Green) chicks were part of a long-term monitoring programme, and they were left totally undisturbed from hatching to 40 days after hatching.

Early and late morphological, physiological and behavioral measurements

At day 13 and 32, tarsus size was measured for all disturbed and control chicks with a calliper (± 0.1 mm). All chicks were also weighed using a spring balance (± 5 g). In addition, all chicks were bled according to a standardized stress protocol to measure their CORT stress response (Wingfield et al. 1992).

Immediately after capture, an initial blood sample was collected within 3 minutes of capture by puncturing of the alar vein using a 25-gauge needle and heparinized microcapillary tubes (~ 150 μ L). This initial sample allowed us to measure baseline CORT levels, which are independent of the stress of capture (called hereafter baseline CORT). The chick was then kept in a tissue bag until a second blood sample (~ 150 μ L) was then collected 30 minutes after capture. This second sample allowed us to measure stress-induced CORT levels (called hereafter stress-induced CORT), a proxy of the hormonal sensibility to stress (Angelier and Wingfield 2013). We also measured individual breath rate at day 13 and 32 by counting the number of respiratory movements during 30 seconds while holding the bird on its back. In addition, at day 32 only, we recorded whether a chick exhibited defensive spitting behavior at capture by regurgitating stomach oil (Imber 1976; Warham 1977) to characterize the behavioral stress response. Snow petrel is an altricial species. Consequently, chicks could not respond to predation risk by escaping from the nest and they instead exhibit this specific defensive behavior. Then, we used this measurement to estimate to what extent disturbed and control chicks felt threatened by human disturbance.

We also noted for each nest whether the chick was alive or not at day 18, 23, and 28, to monitor the survival between each capture (for the disturbed group only since the control and undisturbed nests were not visited between day 13 and day 32) and survival during the whole study period for the disturbed and the control groups (from day 13 to day 32). For the undisturbed group, we determined the chick's survival during the whole breeding event (from hatching to day 40). No morphometric, behavioural or physiological measurements were achieved for this group.

Body condition and growth rate

Body condition was calculated for all disturbed and control chicks using the scaled mass index (SMI) following Peig and Green (2009). Tarsus length was highly correlated with body mass (tarsus: $r = 0.869$; $p < 0.001$) and was therefore used to calculate the SMI of snow petrel chicks. We then determined the change in tarsus length, body mass and body condition between day 13 and 32 for all chicks that survive until day 32 by subtracting the measurement at day 13 to the measurement at day 32.

CORT assay and molecular sexing

Immediately at the end of each field session, we centrifugated blood samples (5000 rpm during 7 minutes) in order to separate plasma and red cells. Samples were stored at -20°C until analyses at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé laboratory. Plasma CORT concentration was determined by radioimmunoassay as described previously in Angelier et al. (2007). DNA was extracted from red cells samples and the sex of each disturbed/control chick was determined by molecular sexing (see Angelier et al. 2015), based on polymerase chain reaction (PCR) amplification of the CHD gene, as detailed by Fridolfsson and Ellegren (1999).

Statistical analyses

Firstly, we tested if morphometric, behavioral and physiological variables differed between disturbed and control chicks and between sexes (males and females) at day 13 (i. e. at the early stage of our experimental protocol); at day 32 (i.e. at the late stage of our experimental protocol) by using linear models (LM, morphology and physiology) or general linear models (GLM, behavior with sex of the chick and experimental disturbance procedure as explanatory variables (Table 1). Secondly, we studied the influence of our experimental protocol (disturbed and control) and sex (males and females) on the morphological and physiological changes from day 13 to day 32 by using linear models (LM) with sex of the chick and experimental disturbance procedure as explanatory variables (Table 1). Thirdly, we tested the influence of our experimental protocol (disturbed and control) and sex (males and females) on chick's survival between day 13 and day 32 by using GLM (Table 1). Finally, we tested whether chicks' survival differed between the three groups (disturbed, control and undisturbed) by using GLM and Tukey's range test. In addition, we conducted a sensitivity analysis and reported the effect sizes (Cohen's *d*) for all comparisons. All statistical analyses were performed with R 3.4.2 (R core Team 2015).

Table 1: Description of the models, which were built to test the influence of the experimental disturbance protocol on morphological, behavioral and physiological variables at day 13 and 32 as well as on chick's survival between these two stages.

Biological assumption	Dependent variable	Independent variable	Model type
Effect of disturbance on chicks' morphology and condition	Tarsus length	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	LM
	Body mass	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	LM
	Body condition	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	LM
Effect of disturbance on chicks' physiology	Baseline CORT level	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	LM
	Stress-induced CORT level	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	LM
	Breath rate	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	LM
Effect of disturbance on chicks' behavior	Defence behavior (spit or no spit)	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	GLM
Effect of disturbance on chicks' survival	Survival (alive or dead)	Disturbance, Sex of the offspring, interaction	GLM

Results

Morphometric, behavioral and physiological measurements at early stage

At day 13, all morphometric measurements were similar between the disturbed and the control chicks (Table 2). Tarsus length did not differ between males and females at day 13, but males were heavier and in better condition than females (LM, $F_{1,53} = 7.30$, $P = 0.009$; $F_{1,53} = 10.22$, $P = 0.002$, respectively for body mass and SMI). Breath rate did not significantly differ between disturbed and control chicks (Table 2) and between sexes at day 13 ($F_{1,52} = 0.003$, $P = 0.958$). Finally, baseline and stress-induced CORT levels did not significantly differ between disturbed and control chicks (Table 2) and between sexes at day 13 (baseline, $F_{1,52} < 0.001$, $P = 0.984$; stress-induced, $F_{1,53} = 3.64$, $P = 0.062$).

Morphometric, behavioral, physiological variables and survival at late stage

At day 32, all morphometric measurements were similar between the disturbed and the control chicks (Table 2). Tarsus length, and body mass significantly differed between males and females, males being larger and heavier than females (LM, $F_{1,23} = 6.63$, $P = 0.017$; $F_{1,23} = 6.01$, $P = 0.022$, respectively for tarsus length and body mass). SMI did not differ between males and females (LM, $F_{1,23} = 2.22$, $P = 0.150$). Defense behavior did not differ between disturbed and control chicks (Table 2) and between sexes at day 32 (GLM, $\chi^2 = 1.51$, $P = 0.219$). Breath rate did not significantly differ between disturbed and control chicks (Table 2) and between sexes at day 32 ($F_{1,53} < 0.001$, $P = 0.985$). Baseline CORT levels did not differ between males and females ($F_{1,22} = 0.264$, $P = 0.612$) but baseline CORT levels of disturbed chicks were significantly lower than those of control chicks (Table 2). This was however mainly due to 3 control birds, which had surprisingly high baseline CORT levels (>12 ng/mL while all other control chicks were below 6 ng/mL). Stress-induced CORT levels did not differ between disturbed and control chicks (Table 2) and between sexes ($F_{1,23} = 0.244$, $P = 0.626$). Finally, survival rate did not significantly differ between disturbed and control nests (Table 2, Fig. 2) and between sexes (GLM, $\chi^2 = 0.165$, $P = 0.684$) although disturbed chicks had a lower but non-significant probability of surviving from day 13 to day 32 (Table 2, Figure 1).

Regarding the disturbed group, most chick mortality occurred during the second phase of the study when the chicks were over 23-days old (mortality from 13 to 23 days after hatching: 19.5%; mortality from 23 to 32 days after hatching: 51.5%, Fig. 2). This increased mortality coincided with major snow storms which covered most nests and chicks with snow (Figure 3).

Changes in morphometric, behavioral and physiological variables between days 13 and 32

Changes in morphometric variables from day 13 to day 32 did not differ between disturbed and control chicks (Table 3). Tarsus growth differed between males and females, and males grew larger tarsi than females (LM, $F_{1,23} = 9.08$, $P = 0.006$). However, changes in body mass and SMI did not differ between sexes (LM, $F_{1,23} = 2.01$, $P = 0.170$; $F_{1,23} = 0.331$, $P = 0.571$, respectively for body mass and SMI). Changes in breath rate from day 13 to day 32 did not differ between disturbed and control chicks and between sexes (LM, Table 3, $F_{1,22} = 0.183$, $P = 0.673$). Finally, changes in baseline or stress-induced CORT levels from day 13 to day 32 did not differ between disturbed and control chicks and between males and females (LM, Table 3, $F_{1,22} = 0.166$, $P = 0.687$; $F_{1,23} = 1.11$, $P = 0.303$, respectively for baseline and stress-induced CORT levels).

Comparison with the undisturbed group

Survival rate did not significantly differ between undisturbed, control and disturbed chicks (GLM, $\chi^2 = 4.25$, $P = 0.120$; $Z_{\text{undisturbed} - \text{control}} = 0.208$, $P = 0.835$; $Z_{\text{undisturbed} - \text{disturbed}} = -1.66$, $P = 0.096$).

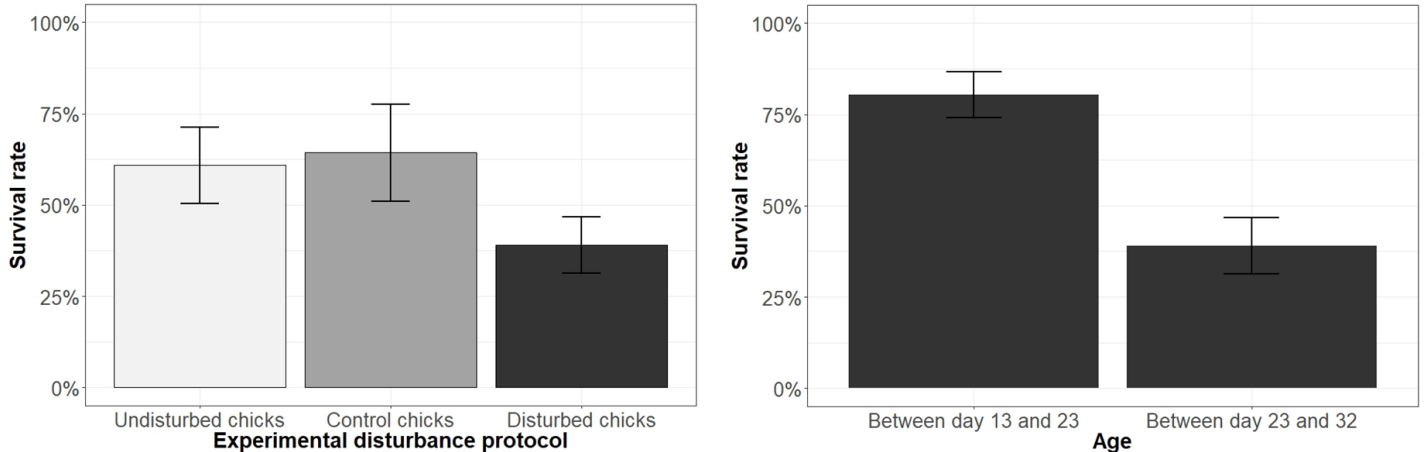


Figure 2: Survival of snow petrels chicks in relation with nest disturbance (*disturbed*: 3 visits, captures, and handling events between early (day 13) and late (day 32) measurements; *control*: no visit, capture and handling event between early and late measurements): (A) between day 13 and day 32 (control and disturbed chicks) and between hatching and day 40 (undisturbed group) and (B) only for *disturbed* chicks, survival between day 13 and day 23 (before massive snowstorms) and between day 23 and 32 (during and after snowstorms). Results are given as means \pm standard deviation.



Figure 3: Picture of a 26-days old snow petrel's chick under the snow. Picture by Sophie M. Dupont.

Discussion

In this study, we demonstrated that repeated nest visit, capture, and handling had little effect on the growth, the behavior and the physiology of chicks of an Antarctic procellariiform species, the snow petrel. Accordingly, we did not find any significant effect of such investigator disturbance on body size, body mass, and body condition of developing snow petrels. In addition, defense behavior, breath rate and stress-induced corticosterone levels did not differ between the two groups. Finally, we did not find any significant effect of our disturbance protocol on survival probability. Altogether, these results support the idea that repeated investigator disturbance did not significantly affect fledging success and the development of the chicks, at least when such disturbance is conducted after thermal emancipation.

In our study, we specifically evaluated the impact of different handling regimes on chick's morphology and growth. Our design provided the advantage to precisely monitor morphological and physiological changes between early and late development. However, all control chicks were handled at least once before final measurements (at 13 days old) and, consequently, we were only able to compare the impact of repeated captures and handling vs. the impact of a single capture and handling event. We included a third group of birds (undisturbed group), which were not captured, handled, and bled (they were part of a long-term monitoring program, for which ringing was conducted 40 days after hatching). Therefore, we could not compare their morphology, physiology, and behavior with our control and disturbed groups.

Survival

In our study, we found that repeated handling did not have any significant effect on chick survival (no significant difference in survival between disturbed, control, and undisturbed chicks). This is in line with other studies that did not report any detrimental impact of investigator disturbance on developing procellariiforms (Wheeler et al. 2013).

However, there was a non-significant trend towards a lower survival probability for disturbed chicks and we also found that most of this mortality occurs towards the end of the study period when the chicks were over 23 days-old. This result is astonishing because most chick mortality usually occurs soon after hatching or at the time of thermal emancipation in procellariiforms (Prince et al. 1994; Catry et al. 2006; Wheeler et al. 2013). In 2018, the end of January was characterized by extreme harsh weather with multiple snowstorms. Most nests were covered and filled with snow and several chicks became wet and probably died from hypothermia when snow melted (S. Dupont, personal observations).

Importantly, this extreme weather event may have exacerbated a potential detrimental impact of repeated handling on chick's survival. Because snow petrel chicks are usually agitated at capture and release, disturbed chicks may have entered in contact with melted snow and water, and this is known to induce an increased risk of mortality (Wingfield et al. 2011a, b, 2016). Survival rates were also not totally comparable between the undisturbed group and the two other groups (control and disturbed) because undisturbed chicks were checked for survival between hatching and day 40 while the survival of control and disturbed checks was monitored between day 13 and 32 (note that the mortality rate between hatching and day 13 was very low, i.e. 5.62 % for all the nests that were monitored for hatching and then visited at day 13). Although the difference in survival between disturbed and either control or undisturbed chicks was not significant, this trend and this slight difference in methodology between the three groups must incite us to be cautious and we recommend to avoid any chick handling and nest visit during or soon after snow storms.

Growth, body size and body condition

Our experimental disturbance protocol did not affect chick growth and morphology. These results are in line with several studies conducted on other procellariiform species (Saffer et al. 2000; Brewer et al. 2008; Fiske et al. 2013), although a few studies found detrimental or even beneficial effects of investigator disturbance on growth (detrimental effect: Carey 2011; beneficial effect: Burger and Gochfeld 1999). This discrepancy may be explained by several factors. Firstly, some species may be more sensitive than others and the same disturbance may have detrimental effects on a specific species, but no or little effect on another (Götmark 1992; Nisbet 2000; Phillips et al. 2003; Ellenberg et al. 2006; Seddon et al. 2008; Carey 2009; Villanueva et al. 2012; Fiske et al. 2013). Secondly, disturbance protocols vary sometimes to large extent between studies (Caughley 1977; Götmark 1992; Phillips et al. 2003). Some studies were conducted just after hatching while others were conducted after thermal emancipation or even later. In addition, the frequency and the duration of the handling also varied between studies. Finally, the same disturbance may have various effects on chicks depending on other environmental conditions (ex: food availability, predation risk, weather, Walker et al. 2005; Müller et al. 2006; Carlini et al. 2007; Bertellotti et al. 2013; Palacios et al. 2018).

Our study was among the first to test whether female or male chicks may be more sensitive to repeated disturbance in a procellariiform species. Energy requirement has been positively correlated to body size, and male chicks are often thought to be more costly to produce and consequently more sensitive to environmental constraints (Anderson et al. 1993; Teather and Weatherhead 1994; Riedstra et al. 1998; Weimerskirch et al. 2000).

Although our results did not support this hypothesis (neither males nor females were significantly impacted by the disturbance protocol), we found a strong sexual morphometric dimorphism in snow petrel chicks. Body size (i.e. tarsus length) was not significantly different between males and females at day 13 but males became significantly larger than females at day 32, highlighting a significantly faster tarsus growth for males. In addition, males were heavier than females at day 13 and day 32. Thus, future studies should assess sex and include it as an explanatory factor when assessing the impact of disturbance on growth performances, particularly in sexually dimorphic species.

Physiology and behavior

We did not find any impact of our disturbance protocol on defense behavior and some proxies of stress in snow petrel chicks. Specifically, breath rate, stress-induced CORT levels and the probability to show defense behavior did not vary between disturbed and control chicks. This study focused on multiple stress-related variables and altogether, our study suggests that snow petrel chicks are not significantly affected by repeated disturbance. Surprisingly, we however found that baseline CORT levels of disturbed chicks were lower than those of control chicks. Classically, chronic stress is thought to result in elevated baseline and/or stress-induced CORT levels (Busch and Hayward 2009), suggesting that control birds could unexpectedly be more stressed than disturbed birds. This difference in baseline CORT levels between disturbed and control chicks was driven by three control chicks, which had surprisingly high baseline CORT levels (>12.00 ng/mL while all others were below 6.00 ng/mL; excluding these three outliers, control and disturbed chicks do not differ anymore, $p = 0.886$).

It is possible that these three chicks were confronted to a stressor prior to capture and blood sampling (presence of a predator or a conspecific nearby), explaining then these abnormally elevated baseline CORT levels and this difference between disturbed and control chicks. In some studies, chronically stressed birds had lower baseline CORT levels (Cyr and Romero 2009; Dickens and Romero 2013), and this could suggest that disturbed chicks were chronically stressed.

However, this interpretation is very unlikely because no other morphological, behavioral, and physiological variables differed between disturbed and control chicks. Also, only three control chicks really differed from the disturbed chicks in terms of baseline CORT levels. Importantly, we also did not detect any significant difference in the change in baseline CORT levels from day 13 to day 32 between control and disturbed chicks. Overall, these results suggest that repeated captures and handling had no major effect on stress-induced behavior and physiology, or at least that a recovery period of 5 days between sampling events is enough to limit the impact of disturbance on snow petrel chicks (Gormally et al. 2019).

Conclusion

Our results show that repeated nest visits, captures, and handling, had little, if any, detrimental impact on the phenotype of developing snow petrels (stress physiology and behavior, growth, body condition). Although no morphological, behavioral, and physiological effect of disturbance were detected, repeated captures and handling events were associated with a non-significant trend towards higher mortality rate for disturbed chicks relative to control ($p = 0.101$) and undisturbed ($p = 0.096$) chicks. This trend may result from extremely harsh weather conditions towards the end of the study period (repeated snowstorms), which were associated with increased mortality rates in disturbed chicks. To conclude, investigator disturbance appears to have little effect on snow petrel chicks after thermal emancipation, but to remain cautious, we recommend to avoid capture and handling of snow petrel chicks when the nests are covered with snow.

Acknowledgments

Fieldwork was financially and logistically supported by the Institut Paul-Emile Victor (IPEV Programme 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. S. Dupont was supported by a grant from the Conseil Général des Deux-Sèvres and the Région Nouvelle-Aquitaine. We are indebted to Alexandre Baduel for his assistance in the field.

References

- Anderson DJ, Reeve J, Gomez JEM, Weathers WW, Hutson, S, Cunningham HV, Bird DM (1993) Sexual size dimorphism and food requirements of nestling birds. *Can J Zool* 71:2541–2545. doi: 10.1139/z93-347
- Angelier F, Chastel O (2009) Stress, prolactin and parental investment in birds: a review. *Gen Comp Endocrinol* 163:142–148. doi: 10.1016/j.ygcen.2009.03.028
- Angelier F, Parenteau C, Trouvé C, Angelier N (2018) The behavioural and physiological stress responses are linked to plumage coloration in the rock pigeon (*Columbia livia*). *Physiol Behav* 184:261–267. doi: 10.1016/j.physbeh.2017.12.012
- Angelier F, Weimerskirch H, Chastel O (2011) Capture and blood sampling do not affect foraging behaviour, breeding success and return rate of a large seabird: the Black-browed Albatross. *Pol Biol* 34:353–361. doi: 10.1007/s00300-010-0888-7
- Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol* 61:611–621. doi: 10.1007/s00265-006-0290-1
- Angelier F, Wingfield JC (2013) Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: Theory, hypotheses and perspectives. *General and Comparative Endocrinology* 190:118–128. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.05.022
- Angelier F, Wingfield JC, Parenteau C, et al (2015) Does short-term fasting lead to stressed-out parents? A study of incubation commitment and the hormonal stress responses and recoveries in snow petrels. *Horm Behav* 67:28–37. doi: 10.1016/j.yhbeh.2014.11.009
- Bertellotti M, D’Amico V, Cejuela E (2013) Tourist activities focusing on Antarctic penguins. *Ann Tour Res* 42:428–431. doi: 10.1016/j.annals.2013.02.017
- Brewer JH, O’Reilly KM, Buck CL (2008) Effects of investigator disturbance on corticosterone concentrations of Black-legged kittiwake chicks. *J Field Ornithol* 79:391–398. doi: 10.1111/j.1557-9263.2008.00187.x

- Burger J, Gochfeld M (1999) Role of human disturbance in response behavior of Laysan albatrosses (*Diomedea immutabilis*). *Bird Behav* 13:23–30. doi: doi/10.3727/096020199389699
- Burton T, Killen S, Armstrong J, Metcalfe N (2011) What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proc R Soc B* 278:3465–3473. doi: 10.1098/rspb.2011.1778
- Busch DS, Hayward LS (2009) Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biol Cons* 142:2844–2853. doi: 10.1016/j.biocon.2009.08.013
- Careau V, Buttemer WA, Buchanan KL (2014) Early-developmental stress, repeatability, and canalization in a suite of physiological and behavioral traits in female zebra finches. *Integr Comp Biol* 54:539–554. doi: 10.1093/icb/icu095
- Carere C, van Oers K (2004) Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiol Behav* 82:905–912. doi: 10.1016/j.physbeh.2004.07.009
- Carey MJ (2009) The effects of investigator disturbance on procellariiform seabirds: a review. *New Zeal J Zool* 36:367–377. doi: https://doi.org/10.1080/03014220909510161
- Carey MJ (2011) Investigator disturbance reduces reproductive success in Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *Ibis* 153:363–372. doi: 10.1111/j.1474-919X.2011.01109.x
- Carlini AR, Coria NR, Santos MM, Libertilli MM, Donini G (2007) Breeding success and population trends in Adélie penguins in areas with low and high levels of human disturbance. *Polar Biol* 30:917–924. doi: 10.1007/s00300-006-0251-1
- Catry P, Phillips RA, Phalan B, Croxall JP (2006) Senescence effects in an extremely long-lived bird: the Grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma*. *Proc R Soc B*
- Caughley G (1977) Analysis of vertebrate populations. *Analysis of vertebrate populations*

- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the Snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94:278–285. doi: 10.1007/BF00341328
- Crino OL, Prather CT, Driscoll SC, et al (2014) Developmental stress increases reproductive success in male zebra finches. *Proc R Soc B* 281:20141266–20141266. doi: 10.1098/rspb.2014.1266
- Croxall JP (1982) Sexual dimorphism in snow petrels *Pagodroma nivea*. *Notornis* 29:171–180
- Cyr NE, Romero LM (2009) Identifying hormonal habituation in field studies of stress. *Gen Comp Endocrinol* 161:295–303. doi: 10.1016/j.ygcen.2009.02.001
- Dickens MJ, Romero LM (2013) A consensus endocrine profile for chronically stressed wild animals does not exist. *Gen Comp Endocrinol* 191:177–189. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.06.014
- Dumbacher JP, Pruett-Jones S (1996) Avian chemical defense. In: *Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA, pp 137–174
- Ellenberg U, Mattern T, Seddon PJ, Jorquera GL (2006) Physiological and reproductive consequences of human disturbance in humboldt penguins: the need for species-specific visitor management. *Biol Cons* 133:95–106. doi: 10.1016/j.biocon.2006.05.019
- Fairbairn J, Shine R (1993) Patterns of sexual size dimorphism in seabirds of the southern hemisphere. *Oikos* 68:139–145. doi: 10.2307/3545319
- Fiske JA, Gannon D, Newman AEM (2013) Effects of repeated investigator handling of Leach's storm-petrel chicks on growth rates and the acute stress response. *J Field Ornithol* 84:425–432. doi: 10.1111/jfo.12041
- Fridolfsson A-K, Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J Avian Biol* 30:116–121. doi: 10.2307/3677252
- Gjelsvik ØH (2017) The effect of repeated handling on telomere dynamics, body condition, and short-term survival in chicks of the Black-legged Kittiwake (*Rissa tridactyla*)

- Gormally BMG, Ramos S, Yin H, Romero LM (2019) Recovery periods during repeated stress impact corticosterone and behavioral responses differently in house sparrows. *Horm Behav* 112:81–88. doi: 10.1016/j.yhbeh.2019.04.009
- Götmark F (1992) The effects of investigator disturbance on nesting birds. In: *Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA, pp 63–104
- Gray JA, McNaughton N (2000) The neuropsychology of anxiety: an enquiry into the functions of the septo-hippocampal system. In: Oxford University Press. New York, pp 53–98
- Grossman P (1983) Respiration, stress, and cardiovascular function. *Psychophysiology* 20:284–300. doi: 10.1111/j.1469-8986.1983.tb02156.x
- Hagenaars MA, Oitzl M, Roelofs K (2014) Updating freeze: aligning animal and human research. *Neurosci Biobehav Rev* 47:165–176. doi: 10.1016/j.neubiorev.2014.07.021
- Imber MJ (1976) The origin of petrel stomach oils: a review. *Condor* 78:366. doi: 10.2307/1367697
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabirds species. *Ecology* 86:2889–2903. doi: 10.1890/05-0514
- Karlíková Z, Kejzlarová T, Šálek M (2018) Breath rate patterns in precocial Northern Lapwing (*Vanellus vanellus*) chicks in the wild. *J Ornithol* 159:555–563. doi: 10.1007/s10336-017-1517-9
- Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, et al (1999) Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci Biobehav Rev* 23:925–935. doi: 10.1016/S0149-7634(99)00026-3
- Liang D, He C, Luo X, et al (2018) Breath rate of passerines across an urbanization gradient supports the pace-of-life hypothesis and suggests diet-mediated responses to handling stress. *Ecol Evol* 8:9526–9535. doi: 10.1002/ece3.4460
- Lindström A, Klaassen M, Kvist A (1999) Variation in energy intake and basal metabolic rate of a bird migrating in a wind tunnel. *Funct Ecol* 13:352–359. doi: 10.1046/j.1365-2435.1999.00320.x

- MacDougall-Shackleton SA, Schmidt KL, Furlonger AA, MacDougall-Shackleton EA (2013) HPA axis regulation, survival, and reproduction in free-living sparrows: functional relationships or developmental correlations? *Gen Comp Endocrinol* 190:188–193. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.05.026
- McEwen BS, Wingfield JC (2003) The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm Behav* 43:2–15. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00024-7
- Moe B (2004) Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J Exp Biol* 207:4067–4076. doi: 10.1242/jeb.01226
- Monaghan P (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Phil Trans R Soc B* 363:1635–1645. doi: 10.1098/rstb.2007.0011
- Müller C, Jenni-Eiermann S, Blondel J, Perret P, Caro SP, 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. doi: 10.1016/j.ygcen.2006.02.012
- Nisbet ICT (2000) Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies. *Waterbirds* 23:312–332
- O’Dwyer TW, Buttemer WA, Priddel DM (2006) Investigator disturbance does not influence chick growth or survivorship in the threatened Gould’s petrel *Pterodroma leucoptera*. *Ibis* 148:368–372. doi: 10.1111/j.1474-919X.2006.00526.x
- Palacios MG, D’Amico VL, Bertellotti M (2018) Ecotourism effects on health and immunity of Magellanic penguins at two reproductive colonies with disparate touristic regimes and population trends. *Conserv Physiol* 6:. doi: 10.1093/conphys/coy060
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x

- Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *Auk* 120:1082–1090. doi: 10.1642/0004-8038(2003)120[1082:EOSTOA]2.0.CO;2
- Prince PA, Rothery P, Croxall JP, Wood AG (1994) Population dynamics of Black-browed and Grey-headed Albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis* 136:50–71. doi: 10.1111/j.1474-919X.1994.tb08131.x
- R core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing.
- Riedstra B, Dijkstra C, Daan S (1998) Daily energy expenditure of male and female Marsh harrier nestlings. *Auk* 115:635–641. doi: 10.2307/4089412
- Romero LM (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol Evol* 19:249–255. doi: 10.1016/j.tree.2004.03.008
- Romero LM, Dickens MJ, Cyr NE (2009) The reactive scope model — A new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Horm Behav* 55:375–389. doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.12.009
- Saffer VM, Bradley JS, Wooller RD, Meathrel CE (2000) The effect of human activity on the growth rates of Short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris* chicks. *EMU* 100:49–53. doi: 10.1071/mu9712
- Sagar RL, Cockrem J, Rayner MJ, Stanley MC, Welch J, Dunphy BJ (2019) Regular handling reduces corticosterone stress responses to handling but not condition of semi-precocial mottled petrel (*Pterodroma inexpectata*) chicks. *Gen Comp Endocrinol* 272:1–8. doi: 10.1016/j.ygcen.2018.11.004
- Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr Rev* 21:55–89. doi: 10.1210/edrv.21.1.0389
- Schmidt KL, MacDougall-Shackleton EA, MacDougall-Shackleton SA (2012) Developmental stress has sex-specific effects on nestling growth and adult metabolic rates but no effect on adult body size or body composition in song sparrows. *Journal of Experimental Biology* 215:3207–3217. doi: 10.1242/jeb.068965

- Seddon PJ, Ellenberg U, Higham JES, Lück M (2008) Effects of human disturbance on penguins: the need for site and species specific visitor management guidelines. In: Marine wildlife and tourism management: Insights from the natural and social sciences. pp 163–181
- Senar JC, Garamszegi LZ, Tilgar V, et al (2017) Urban great tits (*Parus major*) show higher distress calling and pecking rates than rural birds across Europe. *Front Ecol Evol* 5. doi: 10.3389/fevo.2017.00163
- Spencer KA, Heidinger BJ, D’Alba LB, et al (2010) Then versus now: effect of developmental and current environmental conditions on incubation effort in birds. *Behav Ecol* 21:999–1004. doi: 10.1093/beheco/arq090
- Teather KL, Weatherhead PJ (1994) Allometry, adaptation, and the growth and development of sexually dimorphic birds. *Oikos* 71:515–525. doi: 10.2307/3545840
- Verhulst S, Holveck M-J, Riebel K (2006) Long-term effects of manipulated natal brood size on metabolic rate in zebra finches. *Biol Lett* 2:478–480. doi: 10.1098/rsbl.2006.0496
- Villanueva C, Walker BG, Bertellotti M (2012) A matter of history: effects of tourism on physiology, behaviour and breeding parameters in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at two colonies in Argentina. *J Ornithol* 153:219–228. doi: 10.1007/s10336-011-0730-1
- Walker BG, Boersma PD, Wingfield JC (2005) Physiological and behavioral differences in Magellanic penguin chicks in undisturbed and tourist-visited locations of a colony. *Conserv Biol* 19:1571–1577
- Warham J (1990) The petrels: their ecology and breeding systems. A&C Black
- Warham J (1977) The incidence, functions and ecological significance of petrel stomach oils. *Proc N Z Ecol Soc* 24:84–93
- Weimerskirch H, Barbraud C, Lys P (2000) Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology* 81:309–318. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[0309:SDIPIA]2.0.CO;2

- Wheeler M, de Villiers M, Altwegg R (2013) Effect of human disturbance on the behavioural responses and offspring survival of grey-headed albatrosses *Thalassarche chrysostoma* at Subantarctic Marion Island. *Afr J Mar Sci* 35:533–543. doi: 10.2989/1814232X.2013.860048
- Wheeler M, de Villiers MS, Majiedt PA (2009) The effect of frequency and nature of pedestrian approaches on the behaviour of wandering albatrosses at sub-Antarctic Marion Island. *Pol Biol* 32:197–205. doi: 10.1007/s00300-008-0520-2
- Wingfield JC (2003) Control of behavioural strategies for capricious environments. *Anim Behav* 66:807–815
- Wingfield JC, Kelley JP, Angelier F (2011a) What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Curr Zool* 57:363–374. doi: 10.1093/czoolo/57.3.363
- Wingfield JC, Patrick Kelley J, Angelier F, Chastel O, Lei F, Lynn SE, Miner B, Davis JE, Li D, Wang G (2011b) Organism–environment interactions in a changing world: a mechanistic approach. *J Ornithol* 152:279–288. doi: 10.1007/s10336-011-0668-3
- Wingfield JC, Sapolsky RM (2003) Reproduction and resistance to stress: when and how? *J Neuroendocrinol* 15:711–724. doi: 10.1046/j.1365-2826.2003.01033.x
- Wingfield JC, Vleck CM, Moore MC (1992) Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran desert. *J Exp Zool* 264:419–428. doi: 10.1002/jez.1402640407
- Zito JB, Hanna A, Kadoo N, Tomaszycski ML (2017) Early life stress increases testosterone and corticosterone and alters stress physiology in zebra finches. *Horm Behav* 95:57–64. doi: 10.1016/j.yhbeh.2017.08.001

Table 2: Effects of the experimental disturbance protocol (disturbed and control) on morphometric, behavioral and physiological variables at day 13 and 32 respectively and on the survival rate between day 13 and 32 (Mean \pm SE for all variables). All parameters were also tested for sex-differences (presented in the Results part of the manuscript). The interactions ‘disturbance x sex’ were non-significant for all variables (all $P > 0.235$). P-values were found using LM and GLM as previously described in Table 1. d_{Cohen} were calculated by adjusting the calculation according to the sample size of each group. N(disturbed, control) denoted the number of individuals in the disturbed and control groups.

	Day 13					Day 32				
	N (Disturbed, Control)	Disturbed chicks	Control chicks	P	d_{Cohen}	N (Disturbed, Control)	Disturbed chicks	Control chicks	P	d_{Cohen}
Tarsus length (mm)	41, 14	29.1 \pm 0.218	29.2 \pm 0.513	0.813	0.060	16, 9	37.4 \pm 4.63	37.2 \pm 6.19	0.825	0.011
Body mass (g)	41, 14	255.6 \pm 7.39	248.6 \pm 12.2	0.668	0.151	16, 9	429.1 \pm 54.2	401.1 \pm 70.1	0.683	0.131
Body condition (g)	41, 14	329.7 \pm 7.7	320.8 \pm 16.5	0.623	0.159	16, 9	320.9 \pm 40.1	302.4 \pm 51.0	0.389	0.118
Baseline CORT level (ng.mL ⁻¹)	41, 14	3.04 \pm 0.409	2.96 \pm 0.721	0.925	0.030	16, 9	3.43 \pm 0.536	7.02 \pm 1.92	0.035	0.826
Stress-induced CORT level (ng.mL ⁻¹)	41, 14	39.7 \pm 2.24	41.8 \pm 2.93	0.652	0.165	16, 9	44.0 \pm 5.94	42.7 \pm 8.02	0.935	0.054
Breath rate	41, 14	50.5 \pm 1.88	51.4 \pm 3.40	0.819	0.097	16, 9	54.0 \pm 7.16	48.6 \pm 8.31	0.378	0.201
Defense behavior occurrence						16, 9	0.687 \pm 0.112	0.778 \pm 0.173	0.428	0.187
Survival between day 13 and 32						16, 9	0.390 \pm 0.077	0.643 \pm 0.133	0.101	0.512

Table 3: Effects of the experimental disturbance protocol (disturbed and control groups) on morphometric and physiological changes between day 13 and 32 (Mean \pm SE for all variables). All parameters were also tested for sex-differences (presented in the Results part of the manuscript). The interactions ‘disturbance x sex’ were non-significant for all variables (all $P > 0.235$). P-values were found using LM as previously described in Table 1. d_{Cohen} were calculated by adjusting the calculation according to the sample size of each group. N(disturbed, control) denoted the number of individuals in the disturbed and control nests.

Changes between day 13 and 32					
	N (Disturbed, Control)	Disturbed chicks	Control chicks	P	d_{Cohen}
Tarsus length (mm)	16, 9	8.07 \pm 1.04	8.14 \pm 1.43	0.443	0.017
Body mass (g)	16, 9	165.3 \pm 24.2	168.3 \pm 33.5	0.687	0.030
Body condition (g)	16, 9	-12.8 \pm 10.11	-2.14 \pm 17.6	0.808	0.227
Baseline CORT level (ng.mL ⁻¹)	16, 9	0.792 \pm 0.546	3.56 \pm 2.28	0.192	0.544
Stress-induced CORT level (ng.mL ⁻¹)	16, 9	5.13 \pm 3.14	-3.17 \pm 6.55	0.443	0.503
Breath rate	16, 9	-2.44 \pm 4.42	-3.0 \pm 5.47	0.673	0.033

5. Ecotoxicologie et effets à court terme sur le phénotype et les performances individuelles chez le Moineau domestique

Résultats préliminaires

Effets à court terme de l'exposition à un fongicide sur la morphologie, la physiologie et le comportement chez le Moineau domestique

Contexte

Le Tébuconazole fait partie de la famille des fongicides triazoles communément employés pour la protection des céréales contre les champignons et pour la stimulation de production de fleurs. Il est également utilisé dans des produits pharmaceutiques permettant de soigner des mycoses par exemple (Dankanich 2014). Du fait de sa présence dans de nombreux produits (alimentaires et médicaux) consommés par l'Homme, il a déjà été très étudié chez des modèles animaux mammifères et aquatiques. Il a notamment été identifié comme perturbateur endocrinien, hépatotoxique et semble induire des malformations cérébrales et testiculaires (Yellayi et al. 2002; EFSA 2009; Kjærstad et al. 2010). Il a également été révélé comme neuro-perturbateur (Crofton 1996; Moser et al. 2001; Heusinkveld et al. 2013). Il dérègle aussi certaines fonctions physiologiques vitales tels que le métabolisme (en termes de capacité énergétique par exemple, Sancho et al. 2009) et la régulation de la thyroïde (Liu et al. 2011). De manière très intéressante, des effets de l'exposition à ce composé chimique via les effets maternels placentaires ou directement par ingestion chez les juvéniles durant la croissance ont été mis en évidence. Notamment, une diminution de la condition corporelle de la progéniture produite et une réduction de leur probabilité de survie ont été observées (Moser et al. 2001; Taxvig et al. 2007). Toutefois, très peu d'études se sont intéressées à l'effet du Tébuconazole sur des modèles d'étude oiseaux, que ce soit au stade poussin ou à l'âge adulte.

Par ailleurs, ces études consistent en la réalisation de corrélations *in natura* entre l'ingestion de graines/insectes contaminés et le phénotype des individus (Lopez-Antia et al. 2016, 2018). Pourtant, ce produit chimique a été choisi car il est fréquemment retrouvé en France (Baugros et al. 2008). Le Moineau domestique est donc exposé à ce contaminant dans son habitat naturel. L'objectif principal de cette étude est de déterminer l'impact à court terme du Tébuconazole sur l'acquisition de la morphologie définitive d'adulte et sur le fonctionnement de plusieurs mécanismes physiologiques centraux (réponse au stress, système antioxydant) de poussins émancipés de cette espèce. Au vu de ces effets néfastes déjà démontrés sur des modèles d'étude mammifères et aquatiques, on peut s'attendre à ce qu'il impacte également les oiseaux. Dans cette partie, je présenterai rapidement les résultats préliminaires de l'analyse des données récoltées dans le cadre du protocole expérimental d'écotoxicologie réalisé.

Des poussins de moineaux âgés de 30 jours ont été exposés durant 40 jours, à du Tébuconazole via leur eau de boisson. Ces oiseaux ont été répartis en 3 groupes expérimentaux : Témoin (eau distillée, Témoin), Faible concentration (10 ng.L⁻¹, Fongicide (low), Agence de l'eau), Forte concentration (30 ng.L⁻¹, Fongicide (high), Agence de l'eau). Afin d'évaluer l'influence de ce pesticide (et de la dose reçue) sur la morphologie des oiseaux, des relevés morphométriques réguliers (longueur du tarse et pesée) ont été réalisés (à l'âge de 30, 46 et 70 jours respectivement). Par ailleurs, cela a permis d'étudier l'effet de ce polluant sur la condition corporelle des individus tout au long de l'application du traitement. Également, pour mesurer son impact sur la physiologie des individus, une mesure de leur niveau de stress oxydatif et de stress physiologique (estimé par leur fréquence respiratoire) a été effectuée 15 jours après le début du traitement (à l'âge de 46 jours) ainsi qu'une mesure de la sensibilité de leur axe HPA, à l'aide d'un protocole de réponse au stress standardisé à la fin de la période d'exposition (à l'âge de 70 jours). Leurs capacités cognitives ont également été évaluées grâce à des résolutions de problèmes (Annexe). Les résultats présentés ici n'incluent que les poussins ayant survécu jusqu'à l'hiver 2018. En effet, du fait d'un problème d'infestation de nombreux individus par des coccidies durant leur séjour en cage individuelle (associée à une forte mortalité), seuls les individus les plus robustes ont alors été considérés. Les résultats présentés ici sont encore au stade préliminaire et nécessitent d'être complétés avec les résultats d'analyse biologique encore en cours au sein du C.E.B.C. Les résultats associés aux relevés cognitifs ne pourront pas être présentés dans ce manuscrit car les vidéos sont encore en cours de dépouillement.

Résultats

Effet de l'exposition au tébuconazole sur la morphologie et la condition corporelle

A l'âge de 46 jours, aucun effet du traitement au Tébuconazole sur la morphologie des oiseaux n'a été mis en évidence (Figure 1, Tableau 1). En revanche, un dimorphisme sexuel au niveau de la masse et de la condition corporelle des individus a été relevé. Plus précisément, les mâles sont plus lourds et en meilleure condition corporelle que les femelles pour les trois groupes expérimentaux constituant notre étude (Figure 1, Tableau 1).

A l'âge de 70 jours, aucun effet significatif du traitement au Tébuconazole ou du sexe de l'individu n'a été mis en évidence sur la longueur du tarse, la masse et la condition corporelle des individus (Figure 1, Tableau 1).

Tableau 1 : Résultats statistiques obtenus au cours de la sélection de modèles réalisée pour étudier l'effet du traitement au Tébuconazole appliqué sur la morphologie des moineaux (longueur du tarse, masse et condition corporelle) à l'âge de 46 et 70 jours respectivement.

Variable d'intérêt	Variables explicatives	df	F-value	P-value
<i>Âge 46 jours</i>				
1. Longueur du tarse	Traitement écotoxicologique	2, 29	1.22	0.311
	Sexe	1, 28	0.122	0.729
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	0.330	0.722
	Intercept	1, 29	4312.1	< 0.001
2. Masse corporelle	Traitement écotoxicologique	2, 28	0.860	0.434
	Sexe	1, 30	6.50	0.016
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	1.09	0.350
	Intercept	1, 30	4768.9	< 0.001
3. Condition corporelle	Traitement écotoxicologique	2, 28	0.830	0.446
	Sexe	1, 30	5.86	0.022
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	0.932	0.407
	Intercept	1, 30	4114.3	< 0.001
<i>Âge 70 jours</i>				
1. Longueur du tarse	Traitement écotoxicologique	2, 29	1.21	0.312
	Sexe	1, 28	0.224	0.639
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	0.522	0.599
	Intercept	1, 29	3789.5	< 0.001
2. Masse corporelle	Traitement écotoxicologique	2, 28	0.093	0.912
	Sexe	1, 30	3.12	0.087
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	2.17	0.134
	Intercept	1, 30	3729.9	< 0.001
3. Condition corporelle	Traitement écotoxicologique	2, 28	0.226	0.799
	Sexe	1, 30	1.87	0.181
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	1.76	0.192
	Intercept	1, 30	2971.0	< 0.001

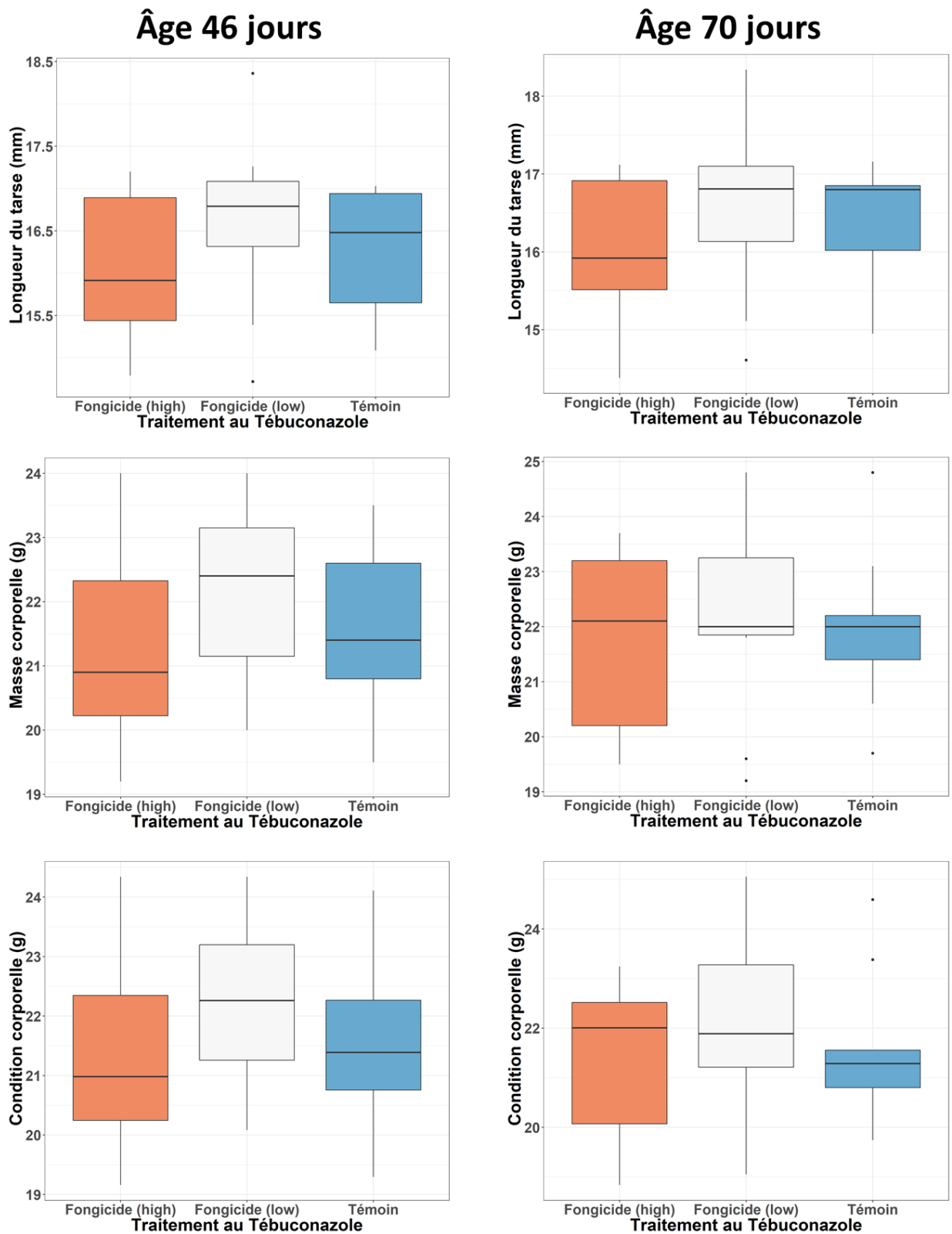


Figure 1 : Effet du traitement au Tébuconazole appliqué (Témoin, Fongicide (low), Fongicide (high)) sur la morphologie des moineaux (longueur du tarse, masse et condition corporelles) à l'âge de 46 et 70 jours respectivement. La ligne noire correspond à la médiane et les barres représentent la distribution des données.

Effet de l'exposition à un fongicide sur la physiologie

Mesure du niveau de stress oxydatif

A l'âge de 46 jours, soit 15 jours après le début de l'exposition au Tébuconazole (Témoin, Fongicide (low), Fongicide (high)), nous avons mis en évidence une capacité antioxydante -plasma et cellules sanguines – plus faible chez les individus ayant été exposés à la plus faible dose de Tébuconazole. Toutefois, cette observation n'est pas significativement soutenue par nos modèles statistiques (Post-hoc de Tukey, Témoin – Fongicide (low) = 0.768, P = 0.357 et Témoin – Fongicide (low) = 125.9, P = 0.231 respectivement pour la capacité plasmatique et des cellules sanguines, Figure 2, Tableau 2). Ainsi, nos résultats ne permettent pas de conclure à un effet du traitement au Tébuconazole sur la capacité antioxydante des individus. Par ailleurs, les individus ayant reçu une forte dose de Tébuconazole via leur eau de boisson ont un taux de dommages similaire à ceux buvant de l'eau distillée (Post-hoc de Tukey, Témoin – Fongicide (high) = -0.528, P = 0.570 et Témoin – Fongicide (high) = -41.1, P = 0.837, respectivement pour la capacité plasmatique et des cellules hémolysées, Figure 2, Tableau 2). En complément, les analyses réalisées n'ont pas permis de mettre en évidence un effet du traitement au Tébuconazole appliqué sur la quantité de dommage plasmatique et la quantité d'antioxydants thiolés et d'enzymes antioxydants SOD et GPx des cellules sanguines (Figure 2, Tableau 2).

Tableau 2 : Résultats statistiques obtenus au cours de la sélection de modèles réalisée pour étudier l'effet du traitement au Tébuconazole appliqué sur le stress oxydatif des moineaux (ROMs, capacité oxydative – plasma et capacité oxydative, antioxydants thiolés, SOD et GPx – cellules sanguines), mesuré à l'âge de 46 jours.

Variable d'intérêt	Variables explicatives	df	F-value	P-value
<i>Âge 46 jours</i>				
PLASMA				
1. Métabolites réactifs de l'oxygène	Traitement écotoxicologique	2, 27	0.068	0.934
	Sexe	1, 29	0.182	0.673
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 25	1.09	0.352
	Intercept	1, 29	116.6	< 0.001
2. Capacité oxydative	Traitement écotoxicologique	2, 28	3.26	0.053
	Sexe	1, 27	0.343	0.563
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 25	0.593	0.560
	Intercept	1, 28	1016.4	< 0.001
CELLULES SANGUINES				
3. Capacité oxydative	Traitement écotoxicologique	2, 28	2.99	0.066
	Sexe	1, 27	0.093	0.763
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 25	0.163	0.850
	Intercept	1, 28	286.7	< 0.001
4. Antioxydants thiolés	Traitement écotoxicologique	2, 28	0.753	0.480
	Sexe	1, 27	0.001	0.981
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 25	0.082	0.922
	Intercept	1, 28	273.8	< 0.001
5. Superoxyde dismutase	Traitement écotoxicologique	2, 27	0.164	0.850
	Sexe	1, 29	0.569	0.457
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 25	1.23	0.308
	Intercept	1, 29	243.1	< 0.001
6. Glutathione peroxidase	Traitement écotoxicologique	2, 27	0.593	0.559
	Sexe	1, 29	0.855	0.363
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 25	0.164	0.849
	Intercept	1, 29	260.3	< 0.001

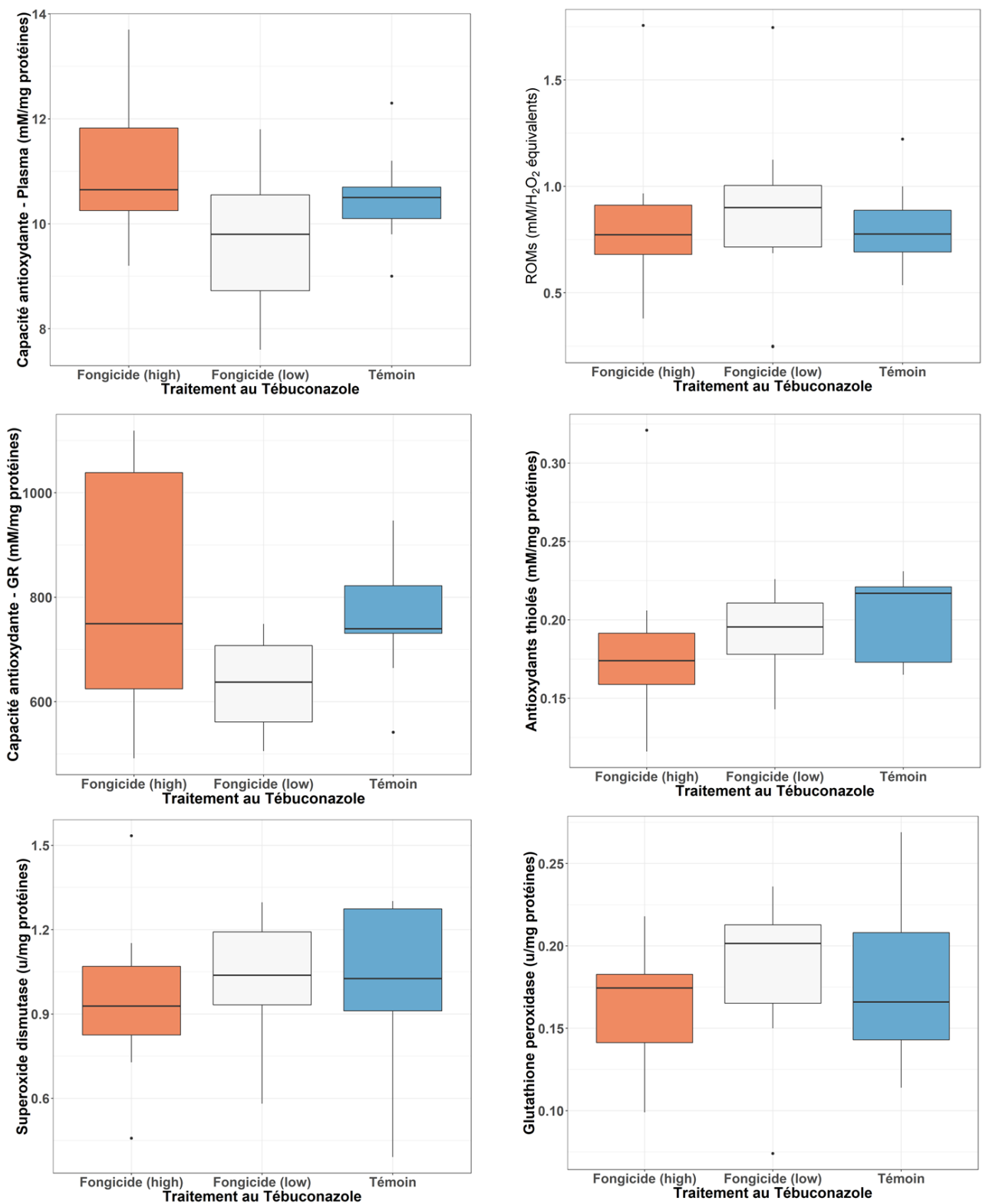


Figure 2 : Effet du traitement au Tébuconazole appliqué (Témoin, Fongicide (low), Fongicide (high)) sur différents marqueurs de dommage (ROMs - plasma) et de protection (Capacité antioxydante – plasma et cellules sanguines, Antioxydants thiolés et enzymes SOD et GPx – cellules sanguines) oxydatifs. La ligne noire correspond à la médiane et les barres représentent la distribution des données.

Mesure de la fréquence respiratoire

A l'âge de 46 jours, nous avons observé une différence significative de fréquence respiratoire entre les mâles et les femelles selon leur traitement au Tébuconazole (Tableau 3). Plus précisément, nous avons relevé une fréquence respiratoire plus élevée pour les mâles ayant reçu du Tébuconazole dans l'eau de boisson – toute concentration confondue – par rapport à ceux du groupe Témoin (Post-hoc de Tukey, Témoin – Fongicide (high) = -0.327, $P < 0.001$; Témoin – Fongicide (low) = -0.282, $P = 0.002$; Fongicide (high) – Fongicide (low) = 0.045, $P = 0.985$, Figure 3). A l'inverse, la fréquence respiratoire des femelles ne semble pas impactée par le traitement au Tébuconazole reçu (Post-hoc de Tukey, Témoin – Fongicide (high) = 0.010, $P = 0.999$; Témoin – Fongicide (low) = 0.102, $P = 0.664$; Fongicide (high) – Fongicide (low) = 0.092, $P = 0.671$, Figure 3).

Tableau 3 : Résultats statistiques obtenus au cours de la sélection de modèles réalisée pour étudier l'effet du traitement au Tébuconazole appliqué sur la fréquence respiratoire (approximant le stress physiologique) à l'âge de 46 jours.

Variable d'intérêt	Variables explicatives	df	χ^2	P-value
<i>Âge 46 jours</i>				
1. Fréquence respiratoire	Traitement écotoxicologique	2, 26	4.07	0.130
	Sexe	1, 26	1.15	0.282
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	10.9	0.004

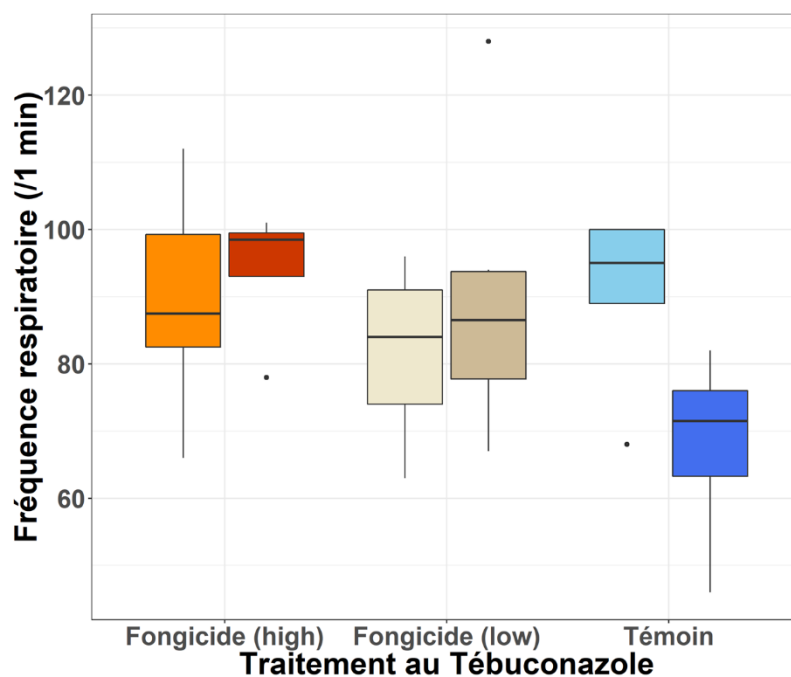


Figure 3 : Effet du traitement au Tébuconazole appliqué (Témoin, Fongicide (low), Fongicide (high)) sur la fréquence respiratoire mesurée durant 1 minute. Pour chaque traitement, les femelles sont représentées par la boîte à moustache de gauche (les coloris les plus clairs) et les mâles par la boîte à moustache de droite (les coloris les plus foncés). La ligne noire correspond à la médiane et les barres représentent la distribution des données.

Mesure de la sensibilité de l'axe HPA

A l'âge de 70 jours, à l'issue de l'exposition au Tébuconazole, aucun effet de la dose de fongicide administrée sur le taux basal de CORT ou sur la sensibilité de l'axe HPA (taux induit par le stress) n'a été mis en évidence (Figure 4, Tableau 4)

Tableau 4 : Résultats statistiques obtenus au cours de la sélection de modèles réalisée pour étudier l'effet du traitement au Tébuconazole appliqué sur les taux de CORT basal et induit par le stress à l'âge de 70 jours.

Variable d'intérêt	Variabes explicatives	df	F-value	P-value
<i>Âge 70 jours</i>				
1. Taux basal de CORT	Traitement écotoxicologique	2, 28	0.134	0.717
	Sexe	1, 30	0.196	0.661
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	2.42	0.109
	Intercept	1, 30	10.9	0.002
2. Taux de CORT induit par un stress	Traitement écotoxicologique	2, 28	0.288	0.752
	Sexe	1, 30	0.938	0.340
	Traitement écotoxicologique x Sexe	2, 26	0.408	0.669
	Intercept	1, 30	81.8	< 0.001

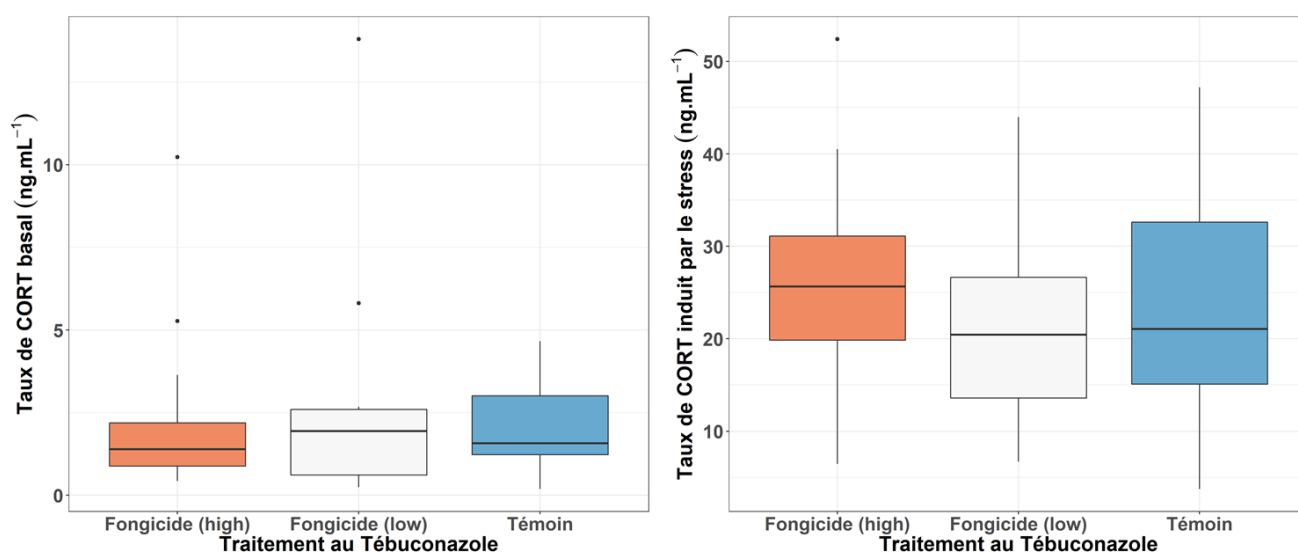


Figure 4 : Effet du traitement au Tébuconazole appliqué (Témoin, Fongicide (low), Fongicide (high)) sur le taux de CORT basal et induit par le stress selon un protocole standardisé de réponse au stress. La ligne noire correspond à la médiane et les barres représentent la distribution des données.

Conclusion

Le protocole expérimental d'écotoxicologie réalisé durant ce doctorat nous a permis de mettre en évidence, dans le cadre de cette présentation de résultats préliminaires, une légère influence à court terme du Tébuconazole sur le phénotype en fin de développement de moineaux domestiques. Plus précisément, un effet sexe-dépendant du Tébuconazole sur le stress physiologique des individus a été relevé. Il semblerait que les mâles soient plus sensibles que les femelles à une exposition au Tébuconazole (toutes concentrations confondues). Néanmoins, les résultats obtenus dans le cadre de ces analyses préliminaires ne permettent pas d'affirmer de manière robuste que ce fongicide très répandu dans l'habitat des moineaux a un effet fort sur le phénotype des individus en fin de croissance. L'absence de significativité des analyses statistiques réalisées et le peu de marqueurs phénotypiques qui semblent affectés par le traitement au Tébuconazole appliqué imposent la plus grande précaution dans l'interprétation de ce résultat. Toutefois, approfondir l'étude de son effet chez le Moineau domestique présente un fort intérêt du fait de l'absence de résultats disponibles sur des modèles d'étude oiseau dans la littérature scientifique. Également, cela semble nécessaire dans le cadre de la problématique actuelle de conservation de cette espèce en déclin.

Références bibliographiques

- Baugros J-B, Giroud B, Dessalces G, Grenier-Loustalot M-F, Cren-Olivé C (2008) Multiresidue analytical methods for the ultra-trace quantification of 33 priority substances present in the list of REACH in real water samples. *Analytica Chimica Acta* 607:191–203. doi: 10.1016/j.aca.2007.11.036
- Crofton KM (1996) A structure-activity relationship for the neurotoxicity of triazole fungicides. *Toxicology Letters* 84:155–159. doi: 10.1016/0378-4274(95)03618-0
- Dankanich J (2014) Possible Endocrine Disruptive Effects on the Nervous and Immune Systems from Exposure to Butylated Hydroxyanisole (BHA), Tebuconazole, and Genistein in Foods.
- EFSA (2009) Scientific opinion on risk assessment for a selected group of pesticides from the triazole group to test possible methodologies to assess cumulative effects from exposure through food from these pesticides on human health. *EFSA J* 7:9
- Heusinkveld HJ, Molendijk J, van den Berg M, Westerink RHS (2013) Azole Fungicides Disturb Intracellular Ca²⁺ in an Additive Manner in Dopaminergic PC12 Cells. *Toxicological Sciences* 134:374–381. doi: 10.1093/toxsci/kft119
- Kjærstad MB, Taxvig C, Nellemann C, Vinggaard AM, Andersen HR (2010) Endocrine disrupting effects in vitro of conazole antifungals used as pesticides and pharmaceuticals. *Reproductive Toxicology* 30:573–582. doi: 10.1016/j.reprotox.2010.07.009
- Liu S, Chang J, Zhao Y, Zhu G (2011) Changes of thyroid hormone levels and related gene expression in zebrafish on early life stage exposure to triadimefon. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 32:472–477. doi: 10.1016/j.etap.2011.09.002

- Lopez-Antia A, Feliu J, Camarero PR, Ortiz-Santaliestra ME, Mateo R (2016) Risk assessment of pesticide seed treatment for farmland birds using refined field data. *Journal of Applied Ecology* 53:1373–1381. doi: 10.1111/1365-2664.12668
- Lopez-Antia A, Ortiz-Santaliestra ME, Mougeot F, Camarero PR, Mateo R (2018) Brood size is reduced by half in birds feeding on flutriafol-treated seeds below the recommended application rate. *Environmental Pollution* 243:418–426. doi: 10.1016/j.envpol.2018.08.078
- Moser VC, Barone S, Smialowicz RJ, Harris MW, Davis BJ, Overstreet D, Mauney M, Chapin RE (2001) The Effects of Perinatal Tebuconazole Exposure on Adult Neurological, Immunological, and Reproductive Function in Rats. *Toxicological Sciences* 62:339–352. doi: 10.1093/toxsci/62.2.339
- Sancho E, Villarroel MJ, Andreu E, Ferrando MD (2009) Disturbances in energy metabolism of *Daphnia magna* after exposure to tebuconazole. *Chemosphere* 74:1171–1178. doi: 10.1016/j.chemosphere.2008.11.076
- Taxvig C, Hass U, Axelstad M, Dalgaard M, Boberg J, Andeasen HR, Vinggaard AM (2007) Endocrine-disrupting activities *in vivo* of the fungicides Tebuconazole and Epoxiconazole. *Toxicological Sciences* 100:464–473. doi: 10.1093/toxsci/kfm227
- Yellayi S, Naaz A, Szewczykowski MA, Sato T, Woods JA, Chang J, Segre M, Allred CD, Helferich WG, Cooke PS (2002) The phytoestrogen genistein induces thymic and immune changes: A human health concern? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:7616–7621. doi: 10.1073/pnas.102650199

6. Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit chez le Pétrel des neiges

ARTICLE 3

How does maternal age influence reproductive performance and offspring phenotype in the Snow petrel (*Pagodroma nivea*)?

Sophie M. Dupont^{1,*}, Christophe Barbraud¹, Olivier Chastel¹, Karine Delord¹, Charline Parenteau¹, Henri Weimerskirch¹, Frédéric Angelier¹

¹ *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-ULR, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France;*

In preparation for Oecologia

How does maternal age influence reproductive performance and offspring phenotype in the Snow petrel (*Pagodroma nivea*)?

Sophie M. Dupont^{1,*}, Christophe Barbraud¹, Olivier Chastel¹, Karine Delord¹, Charline Parenteau¹, Henri Weimerskirch¹, Frédéric Angelier¹

¹ *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-ULR, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France;*

* Corresponding author: sophie.dupont93@gmail.com

In preparation for Oecologia

Abstract

In wild vertebrates, the increase of breeding success with advancing age has been extensively studied through laying date, clutch size, hatching success, and fledging success. However, to better evaluate the influence of age on breeding success, assessing not only reproductive success but also the quality of developmental conditions and offspring phenotype appears now crucial. Phenology, parental care and fledging success are needed to obtain robust estimates of the ability of parents to successfully breed and rear their chick. Several proxies of developmental conditions can be used to assess the quality of the produced offspring (i. e. body size, body condition, defensive behaviour, sensibility of the HPA axis and breath rate), and therefore, their probability to survive and to recruit into the population. By sampling 36 chicks reared by known-aged mothers, we investigated the influence of maternal age on reproductive performance and offspring quality in a long-lived bird species, the Snow petrel (*Pagodroma nivea*). Old females snow petrels bred and left their chick alone earlier and, ultimately, had a higher fledging success. Moreover, old females had larger chicks which grew faster. In addition, old mothers produced chicks with a higher sensitivity to stress, as shown by higher stress-induced corticosterone levels. Overall, our study demonstrated that maternal age is correlated to reproductive performance (hatching date, duration of the guarding period and survival) and offspring's quality (body size, growth rate and sensitivity to stress), suggesting therefore that older individuals provide better parental cares to their offspring. These results also demonstrate that maternal age can affect the offspring phenotype with potential long-term consequences.

Keywords: Snow Petrel, maternal age, hatching date, guarding period, body size, growth rate, sensibility of HPA axis, defensive behavior

Introduction

In vertebrates, age has a strong influence on individual's reproductive performance, and breeding success usually increases with advancing age (Clutton-Brock 1988; Forslund and Pärt 1995). Three non-mutually exclusive hypotheses have been proposed to explain this age-related improvement of reproductive performance: (1) the *selection hypothesis* which is based on the progressive disappearance of low-quality phenotype among cohort (Curio 1983; Forslund and Pärt 1995; Cam and Monnat 2000), (2) the *restraint hypothesis* which proposes an improvement of reproductive effort with age because of a decrease of the residual reproductive value (Williams 1966), and (3) the *constraint hypothesis* which stipulates that performance increases with breeding experience (Sydeman et al. 1991; Pyle et al. 2001; Bregnballe 2006).

In birds, an extensive body of literature has focused on laying date, clutch size, hatching success, and fledging success to test these evolutionary hypotheses and to investigate this age-related improvement of reproductive performance (Pugesek 1983; Cameron et al. 2000; Mauck et al. 2004; Beamonte-Barrientos et al. 2010). Surprisingly, most of these studies have neglected the importance of the offspring's phenotype as a measurement of reproductive performance. However, there is now increasing evidence that only a small percentage of fledglings will subsequently survive and significantly contribute to future generations through the production of offspring (McCleery et al. 2008; Wilson and Nussey 2010; Cam et al. 2013; Fay et al. 2016). Juveniles are inexperienced, less able to acquire food (Desrochers 1992) and to sustain detrimental conditions (e.g. low food availability, Wiens et al. 2006). Consequently, they often disappear from the population before any breeding attempt (e.g. Alderman et al. 2010; Fay et al. 2015; Naef-Daenzer and Grübler 2016).

In addition, some juveniles can survive until adulthood, but their phenotype may constrain them and reduce their probability to successfully breed later in life (e.g. Van de Pol et al. 2006). This high individual heterogeneity in performance among individuals is often related to organismal systems (e.g., morphology, behaviour, and physiology), which are at least partly determined during their development (Lindström 1999; Monaghan 2008; Cam and Aubry 2011; Maness and Anderson 2013). In that context, assessing not only reproductive success but also the quality of developmental conditions and offspring phenotype appears crucial to better evaluate the influence of age on reproductive performance.

When investigating the influence of age on reproductive performance, several components need therefore to be evaluated. Firstly, phenology, parental care and fledging success are needed to obtain robust estimates of the ability of parents to successfully breed and rear their chick (Clutton-Brock 1988; Newton 1989; Forslund and Pärt 1995; Zhang et al. 2015). Specifically, high parental skills and investment are often related to early breeding and high fledging success in birds (Bogdanova et al. 2006; Angelier et al. 2007b; McCleery et al. 2008; Rebke et al. 2010). Secondly, several proxies of developmental conditions can be used to assess the quality of the produced offspring, and therefore, their probability to survive and to recruit into the population (Cam and Aubry 2011; Mumme et al. 2015). The ontogeny of several “key” morphological, physiological, and behavioural systems occurs during the developmental period and these systems are relevant to assess offspring quality (Schoech et al. 2011). Firstly, slower growth, smaller body size, and lower body condition are usually associated with higher developmental constraints, and with lower subsequent performance (e.g., post-fledging survival probability; Evans et al.; Morrison et al. 2009; Jones et al. 2017; Vernasco et al. 2018; Sauser et al. 2018). Secondly, organismal-related stress systems are set up during the developmental period. Behavioural and physiological proxies of stress levels are considered as a robust tool to assess not only the constraint that may occur during the developmental period, but also the probability of fledglings to subsequently survive and recruit into the population. For example, corticosterone levels (the main avian stress hormone) usually increase in response to nutritional constraints, such as fasting or low food availability (Kitaysky et al. 2003; Lynn et al. 2010; Angelier et al. 2015). In addition, changes in breath rate, corticosterone levels and behaviours in response to an acute stressor have been suggested to reflect stress sensitivity (Carere and van Oers 2004; Angelier et al. 2018). In response to a threatening event, breath rate increases to help modulating ventilatory and cardiovascular activities (Grossman 1983), corticosterone secretion increases to mobilize energy (e.g. protein catabolism, Sapolsky et al. 2000; Romero 2004), and an immediate modification of behaviour is activated (e.g. fleeing or freezing, Wingfield 2003). These physiological and behavioural responses promote a fight-or-flight response that aims to restore homeostasis and help the chick surviving the acute stressor (Wingfield et al. 1998; Wingfield 2013). Importantly, developmental conditions are associated with long-term modifications of physiological and behavioural stress sensitivities (Rensel and Schoech 2011; Zimmer et al. 2013; Grace et al. 2017), which can in turn be related to post-fledging performances (e.g. Harvey et al. 2006; Blas et al. 2007; Breuner et al. 2008; Love et al. 2013).

In this study, we investigated the influence of maternal age on reproductive performance and offspring quality in a long-lived bird species, the Snow petrel (*Pagodroma nivea*). Snow petrels can live up to 50 years old and they produce a single chick *per* breeding season, making this species a perfect model to study the influence of age on breeding success and offspring phenotype independently of sibling competition. We followed 50 known-aged females (from 8 to 34 years old) and their chicks and we specifically monitored their reproductive phenology (hatching date), the duration of the guarding period (a proxy of parental care), and offspring survival. We also assessed the influence of maternal age on the quality of developmental conditions through morphological (growth, body size and body condition), physiological (corticosterone, breath rate) and behavioral (defensive stress response) variables. Because of lower parental/foraging skills (the constraint hypothesis), lower investment into reproduction (the restraint hypothesis), and/or lower individual quality (the selection hypothesis), we predict that reproductive performance will improve with advancing maternal age. More precisely, we predict that younger snow petrels should lay later (prediction 1), leave their chick unguarded earlier (prediction 2), and should have a lower probability to successfully fledge their chick (prediction 3). In addition, offspring developmental conditions should also improve with maternal advancing age and younger snow petrels should produce chicks with a slower growth and a lower body condition (prediction 4). Finally, we predict that offspring physiology and behavior will be affected by maternal age. Because elevated baseline CORT levels are classically associated with nutritional constraints, we predict that younger females will produce offspring with higher CORT levels (prediction 5). We also predict that offspring stress sensitivity will be affected by maternal age (prediction 6). Because a higher sensitivity to stress has previously been associated with a lower post-fledging survival (Blas et al. 2007), we predict that younger females will produce chicks with a high sensitivity to stress (breath rate, defensive behavior, corticosterone stress response).

Material and methods

Study species

Our study focused on the Snow petrel, a long-lived seabird species (Jenouvrier et al. 2005, average lifespan: 50 years-old) with a high survival probability and a low fecundity (only one egg is laid per couple and per year with no replacement clutch in case of failure, (Warham 1990; Chastel et al. 1993).

This species provides bi-parental care both during the incubation and the brooding periods (Warham 1990). At 10-days old on average, the chick becomes thermally emancipated and is left unattended at the nest. Both parents forage at sea to feed their chick and to restore their own body reserves (Chastel et al. 1993). The chick fledges approximately at 47-days old (Brown 1966; Barbraud et al. 1999).

A 56-years old ongoing mark-recapture program (see Barbraud and Chastel 1999) for details on the monitoring protocol) has been conducted at Ile des Pétrels, Pointe Géologie, Terre Adélie, Antarctica (66°40'S, 140°01'E). At this site, all the chicks are banded every year since the beginning of the monitoring program. After fledging, juveniles stay at sea until sexual maturity (acquired on average at 7-years old, Chastel et al. 1993; Jenouvrier et al. 2005) and they return to their colony to breed (breeding site fidelity, 89.8%, Jouventin and Bried 2001). Thanks to this high philopatry and this long-term banding effort, several known-aged birds can be found at the study site.

Determination of parental age and reproductive monitoring

Our study was conducted during the austral summer 2017/2018. During the pre-laying period, the bands of hundreds of breeding pairs were checked, allowing us to determine if a given bird was of known-aged or not. We selected 50 nests with known-aged females (range: 8 to 34 years-old). From mid-December, all nests were daily checked in order to determine the exact hatching date (average incubation period in snow petrels: 44 days, Brown 1966; Barbraud et al. 1999). Then, we daily observed each nest from a distance in order to monitor the age when the chick was left alone by its parents (i.e. age of emancipation) and the duration of the guarding stage. We then visited each nest when the chick was 13 (i. e. after the end of the average guarding period) and 23 (i. e. at the growth peak) days old respectively. When visiting the nest at day 13, we noted whether one of the parents was present in the nest or not (i.e. visiting the nest to provide food to its chick). We also noted whether the chick was still alive at both visits in order to determine its survival rate.

Morphometric measurements, body condition and growth rate

At 13 and 23 days-old, each chick was captured by hand at its nest ($N_{\text{day } 13} = 42$; $N_{\text{day } 23} = 36$). Tarsus length was measured with a calliper to the nearest 0.1 mm; wing size was determined with a ruler to the nearest 1 mm; body mass was obtained using a spring balance to the nearest 5 g.

Body condition was calculated using the scaled mass index (SMI) following Peig and Green (2009). Tarsus length was highly correlated with body mass (tarsus: $r = 0.869$; $p < 0.001$) and was therefore used to calculate the SMI of growing snow petrels by following this formula : $SMI_i = M_i \times \left(\frac{L_0}{L_i}\right)^b$. The terms M_i and L_i respectively correspond to the body mass and the tarsus length of the individual i . The term L_0 is the arithmetic mean value of tarsus length for the whole study population ($L_0 = 32.8$ mm). The exponent b corresponds to the slope estimate of a standardized major axis regression of log-transformed body mass on log-transformed tarsus length ($b = 2.15$).

We then determined the change in body size and body condition between day 13 and 23 only for the chicks that survived ($N_{13-23} = 36$).

Corticosterone levels and breath rate

In addition, when chicks were 13 days-old ($N = 24$), we measured their corticosterone stress response protocol as described by Wingfield et al. (1994). Immediately after capture (i. e. within 3 minutes, Romero and Reed 2005), we collected an initial blood sample (~ 150 μ L) from their alar vein with a 25-gauge needle and heparinized microcapillary tubes. This sample allows us to measure baseline corticosterone levels (hereafter “baseline CORT”). A second blood sample (~ 150 μ L) was collected 30 minutes after capture (hereafter “stress-induced CORT”). Birds were held in a cloth bag during this 30 min restraint. In addition, breath rate was determined by counting the number of respiratory movements during 30 seconds while holding the wings fixed. This measure allows us to estimate the degree of acute physiological stress experienced during handling (Carere and van Oers 2004; Torné-Noguera et al. 2014; Angelier et al. 2018).

Behavioral measurement

In snow petrels and procellariiforms in general, defensive behavior is commonly expressed by stomach oil’s regurgitation (Imber 1976; Warham 1977). Stomach oil can damage the feather structure of avian predators, impairing therefore their flight and thermoregulatory abilities (Dumbacher and Pruett-Jones 1996). At day 13, when capturing the chick, we noted whether it voluntarily spited or not (yes or no). Then, we estimated, thanks to this observation, the behavioural stress response of chicks in case of a potential predator attack (i.e. here a human, Matthews 1949; Imber 1976).

Corticosterone assay and molecular sexing

At the end of each nest visit, blood samples were immediately centrifuged in order to separate plasma and red cells. Then, we store our samples at -20°C until subsequent analyses in the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (Poitou-Charentes, France). Plasma corticosterone concentration was determined by radioimmunoassay as described previously in Angelier et al. (2007). DNA was extracted from red cells samples by using the DNeasy blood and tissue kit (Qiagen). The sex of each blood sampled chick was determined by molecular sexing, based on polymerase chain reaction (PCR) amplification of the CHD gene, as detailed by Fridolfsson and Ellegren (1999).

Statistical analyses

We tested whether reproductive phenology (hatching date and guarding period length) was affected by maternal age. In addition, we studied if morphometric variables were correlated with maternal age and differed between sexes (males and females) at day 13 (i. e. at our first nest visit) and at day 23 (i. e. during the growth peak). At day 13, we also analysed whether behavioural and physiological variables were correlated with maternal age and differed between sexes (males and females). Finally, we studied the influence of maternal age and sex (males and females) on the morphological changes and survival rate from day 13 to day 23.

Firstly, we used linear models (LM) with a normal error distribution to test the relationships between maternal age and (1) hatching date and (2) the length of guarding period. For these two models, we only included maternal age as explanatory variable. Secondly, we used linear models (LM) with a normal error distribution to test the relationships between maternal age and (1) wing size, (2) tarsus length, (3) body mass, (4) SMI both at day 13 and at day 23. In addition, we used linear models (LM) with a normal error distribution to test the relationships between maternal age and (1) baseline CORT level, (2) stress-induced CORT level and (3) breath rate at day 13. We used linear models (LM) with a normal error distribution to test the relationships between maternal age and (1) wing growth, (2) tarsus growth, (3) body mass gain, and (4) changes in SMI between day 13 and day 23. Finally, we ran a general linear model (GLM) with a binomial error distribution to test the effect of the maternal age on defense behavior occurrence at day 13. For all models (day 13, day 23 and changes from day 13 to day 23), maternal age, sex of the offspring and its interaction were included as predictor variables.

In addition, only for LM models conducted at day 13, we also considered whether parents were always present in the nest or not (present vs absent). Finally, we ran a general linear model (GLM) with a binomial error distribution to test the effect of maternal age on the survival rate between day 13 and day 23. In this model, we considered maternal age, sex of the offspring, SMI at day 13 and the interactions ‘Maternal age x sex of the offspring’ and ‘SMI at day 13 x sex of the offspring’ as explanatory variables. Model selection was performed using a step-down approach starting from the most complex model and eliminating explanatory variables or interactions with $p \geq 0.10$ following Zuur 2009. All statistical analyses were performed with R.3.4.2 (R Core Team 2015). The interactions ‘Maternal age x sex of the offspring’ were non-significant for all variables and then were not presented in the results.

Ethic statement

Licences and permissions were granted by the Ethic Committee of Institut Polaire Francais (IPEV) and by the Préfet of Terres australes et antarctiques francaises (TAAF) after advices from the Comité de l’Environnement Polaire (CEP).

Results

Influence of maternal age on hatching date, duration of the guarding period and fledging success

Hatching date was significantly and negatively associated with maternal age (LM, $F_{1,39} = 6.35$, $P = 0.016$, Figure 1A): The chicks from older females hatched earlier than those from younger females. In addition, the duration of the guarding period was also marginally and negatively associated with maternal age (LM, $F_{1,39} = 3.86$, $P = 0.056$, Figure 1B): the chicks from older females were left alone slightly earlier than those from younger females.

Survival rate between day 13 and day 23 was significantly associated with maternal age (GLM, $F_{1,34} = 5.03$, $P = 0.025$), and the chicks from older females had higher survival probability. In addition, this survival rate was marginally and positively correlated with the SMI of the chick at day 13 (GLM, $F_{1,35} = 2.90$, $P = 0.088$). However, survival rate was not affected by the sex of the offspring, and the interaction ‘SMI at day 13 x sex of the offspring’ (GLM, $F_{1,21} = 2.08$, $P = 0.150$; $F_{1,20} = 0.083$, $P = 0.773$ for the sex of the offspring and the interaction respectively).

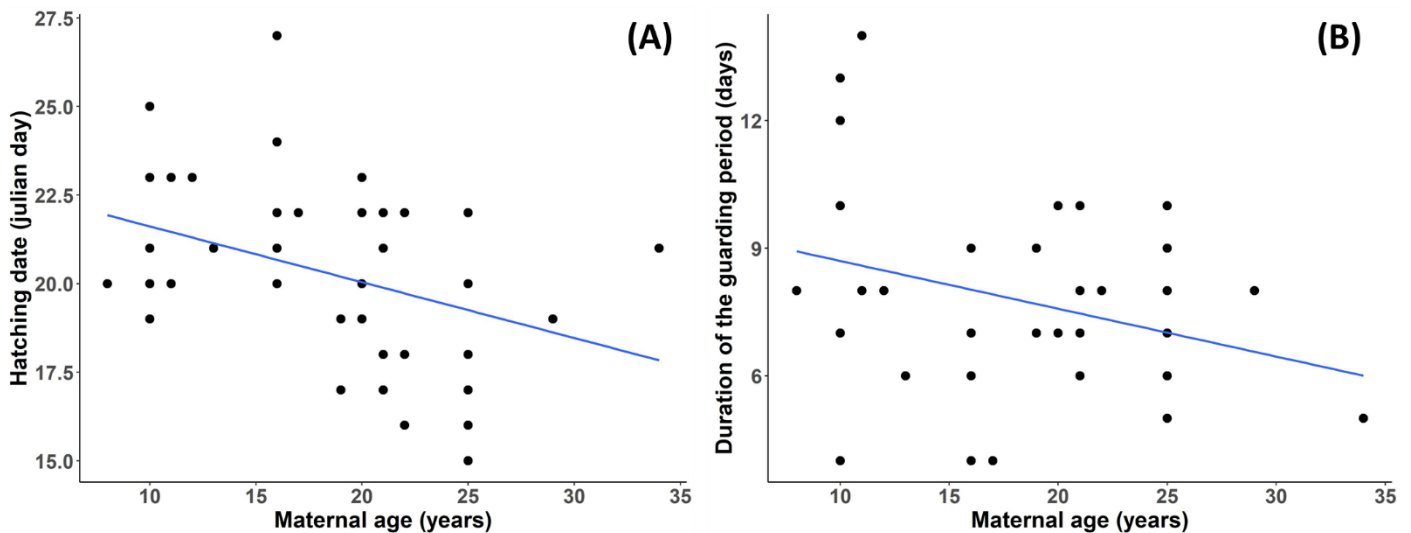


Figure 1: Relationship between (A) hatching date ($R^2 = 0.140$), (B) duration of the guarding period ($R^2 = 0.090$) and maternal age in snow petrels. The blue line represents the linear regression between these two variables.

Influence of maternal age on morphometric, behavioural and physiological measurements at day 13

At day 13, no morphometric measurements were affected by maternal age and the sex of the offspring (LM, maternal age : $F_{1,26} = 2.03$, $P = 0.166$; $F_{1,26} = 0.399$, $P = 0.533$; $F_{1,38} = 0.019$, $P = 0.891$; $F_{1,38} = 0.110$, $P = 0.742$; sex : $F_{1,27} = 1.92$, $P = 0.177$; $F_{1,27} = 0.503$, $P = 0.484$; $F_{1,25} = 0.062$, $P = 0.805$; $F_{1,25} = 0.327$, $P = 0.572$ respectively, for wing size, tarsus length, body mass and SMI). Wing size and tarsus length did not differ between the chicks with or without a parent in their nests (LM, $F_{1,25} = 0.019$, $P = 0.891$; $F_{1,25} = 0.048$, $P = 0.829$, for wing size and tarsus length respectively). However, the body mass and the SMI of chicks with a parent in their nests were significantly higher than those of the chicks that were alone at the time of capture (LM, $F_{1,39} = 5.49$, $P = 0.024$; $F_{1,39} = 9.00$, $P = 0.005$, for body mass and SMI respectively).

At day 13, baseline CORT level was marginally lower for the chicks, which were with a parent in their nests compared to the chicks that were alone at the time of capture (LM, $F_{1,21} = 3.57$, $P = 0.073$, Figure 2A). However, baseline CORT levels were neither affected by maternal age nor by the sex of the offspring (LM, maternal age: $F_{1,19} = 0.019$, $P = 0.891$; sex: $F_{1,20} = 0.066$, $P = 0.800$). Stress-induced CORT levels were affected by both maternal age and the presence of a parent in the nest. More precisely, stress-induced CORT level was significantly and positively associated with maternal age (LM, $F_{1,20} = 4.43$, $P = 0.048$, Figure 2B).

In addition, the chicks with a parent in their nests had significantly lower stress-induced CORT level compared to the chicks that were alone at the time of capture (LM, $F_{1,20} = 11.4$, $P = 0.003$). However, stress-induced CORT levels were not associated with the sex of the offspring (LM, $F_{1,19} = 0.848$, $P = 0.368$). Breath rate was not correlated with maternal age, the sex of the offspring or the presence of a parent in the nest at the time of capture (LM, maternal age: $F_{1,20} = 0.443$, $P = 0.513$; sex: $F_{1,21} = 2.48$, $P = 0.130$; parental presence: $F_{1,19} = 2.30$, $P = 0.146$).

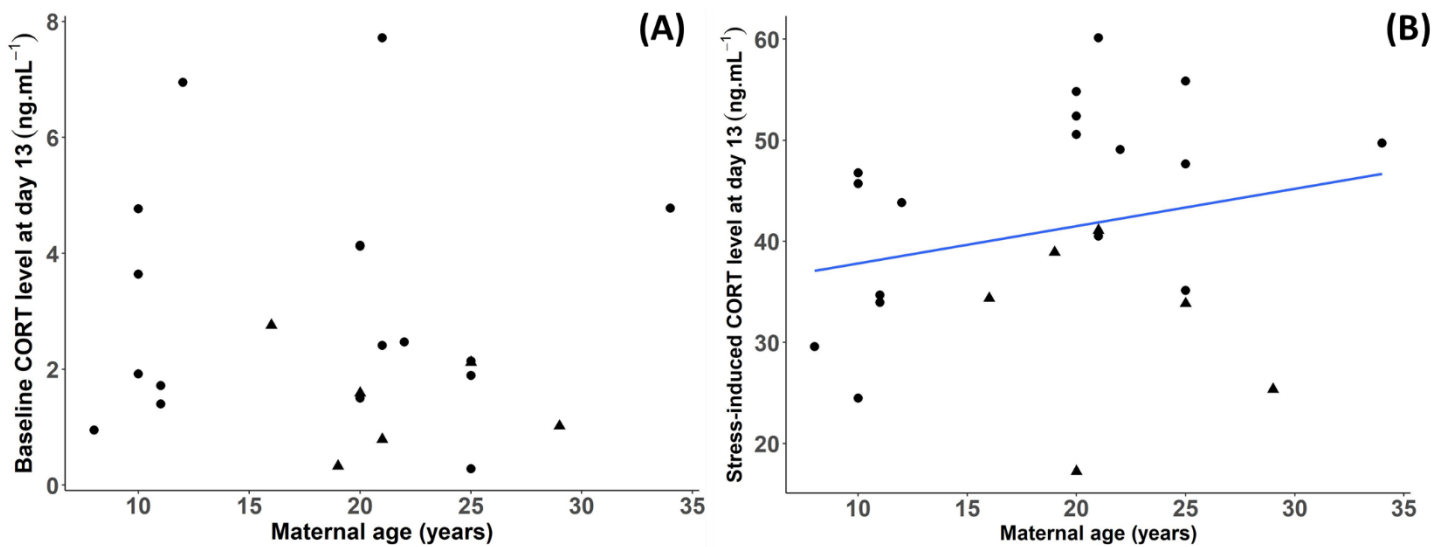


Figure 2: Relationship between 13-days old offspring (A) baseline CORT level, (B) stress-induced CORT level ($R^2 = 0.396$) and maternal age in snow petrels. The blue line represents the linear regression between these two variables. Circles correspond to the chick without any parent in the nest at the capture while triangle to those with one parent in the nest at the capture.

At day 13, the occurrence of defensive behaviour was significantly affected by the presence of a parent in the nest at the time of capture (GLM, $F_{1,21} = 9.49$, $P = 0.002$, Figure 3). More precisely, chicks with a parent in their nests regurgitated less frequently compared to the chicks that were alone at the time of capture. However, the occurrence of defensive behaviour was not associated with maternal age or the sex of the offspring (GLM, maternal age: $F_{1,20} = 0.991$, $P = 0.319$; sex: $F_{1,19} = 0.032$, $P = 0.858$).

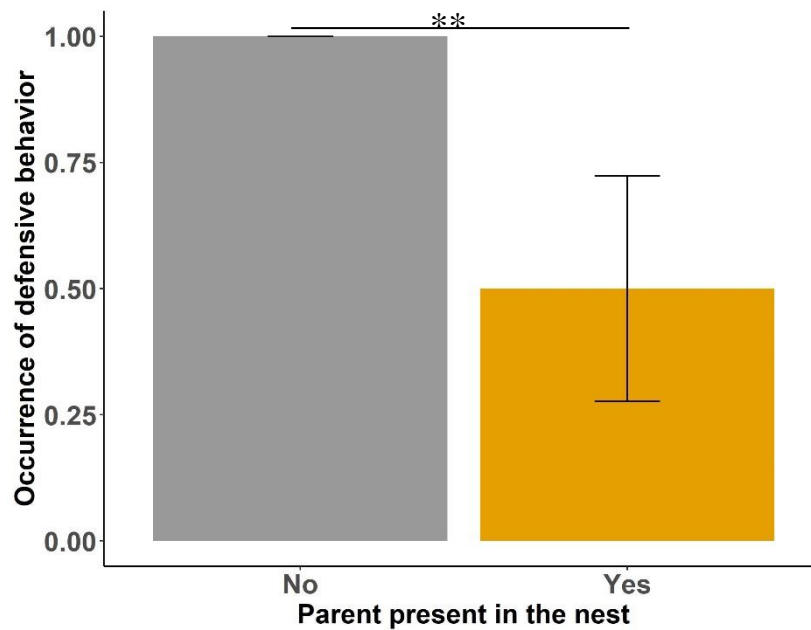


Figure 3: Occurrence of defensive behaviour in relation to the presence or not of a parent in the nest at the capture when chicks were 13-days old.

Influence of maternal age on morphometric measurements at day 23

At day 23, wing size and tarsus length were significantly and positively correlated with maternal age (LM, $F_{1,33} = 15.0$, $P < 0.001$; $F_{1,33} = 7.79$, $P = 0.009$ for wing size and tarsus length respectively, Figure 4A et B). However, body mass and body condition were not affected by maternal age (LM, $F_{1,22} = 1.45$, $P = 0.242$; $F_{1,22} = 0.027$, $P = 0.871$ for body mass and body condition respectively, Figure 4C et D).

Wing size and tarsus length were not affected by the sex of the offspring (LM, $F_{1,22} = 0.492$, $P = 0.490$; $F_{1,22} = 0.678$, $P = 0.419$ for wing size and tarsus length respectively) but body mass and body condition were marginally associated with the sex of the offspring (LM, $F_{1,23} = 3.78$, $P = 0.064$; $F_{1,23} = 4.28$, $P = 0.050$ for body mass and body condition respectively). More precisely, male chicks were slightly bigger and in better body condition compared to female chicks.

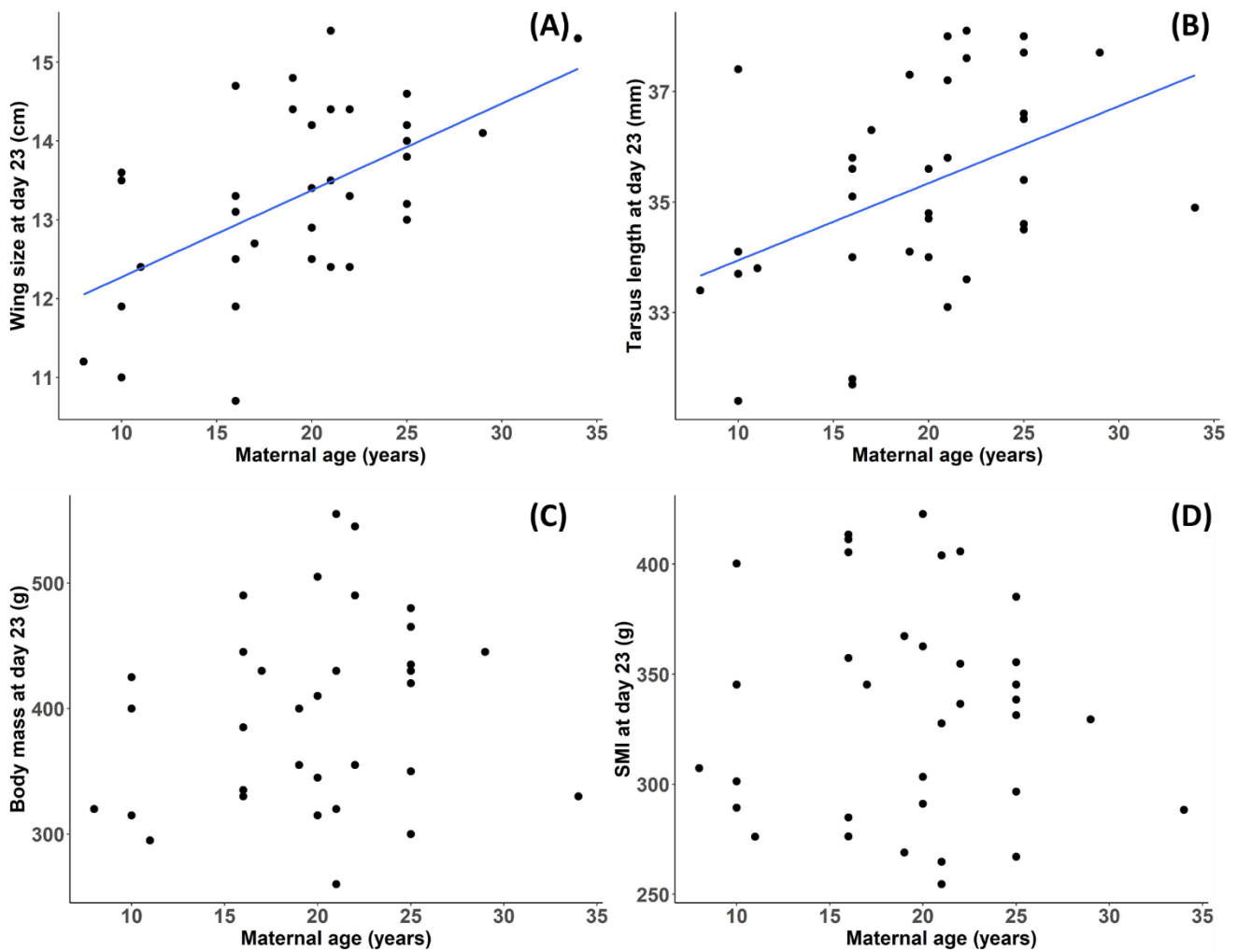


Figure 4: Relation between (A) Wing size ($R^2 = 0.313$), (B) Tarsus length ($R^2 = 0.191$), (C) Body mass, (D) SMI and maternal age in snow petrels. The blue line represents the linear regression between these two variables.

Influence of maternal age on growth between day 13 and day 23

Between day 13 and day 23, wing and tarsus growth were significantly and positively correlated with maternal age (LM, $F_{1,33} = 15.4$, $P < 0.001$; $F_{1,33} = 6.03$, $P = 0.019$ for wing and tarsus growth respectively, Figure 5A et B) but body mass gain and changes in SMI were not affected by maternal age (LM, $F_{1,22} = 1.77$, $P = 0.196$; $F_{1,22} = 0.230$, $P = 0.636$ for body mass gain and changes in SMI respectively, Figure 5C et D). Wing and tarsus growth and changes in body condition did not differ between male and female offspring (LM, $F_{1,22} = 0.013$, $P = 0.911$; $F_{1,22} = 1.10$, $P = 0.305$; $F_{1,23} = 1.81$, $P = 0.192$ respectively for wing and tarsus growth and changes in body condition respectively) but the body mass gain of males was marginally higher than the body mass gain of females (LM, $F_{1,23} = 4.01$, $P = 0.057$).

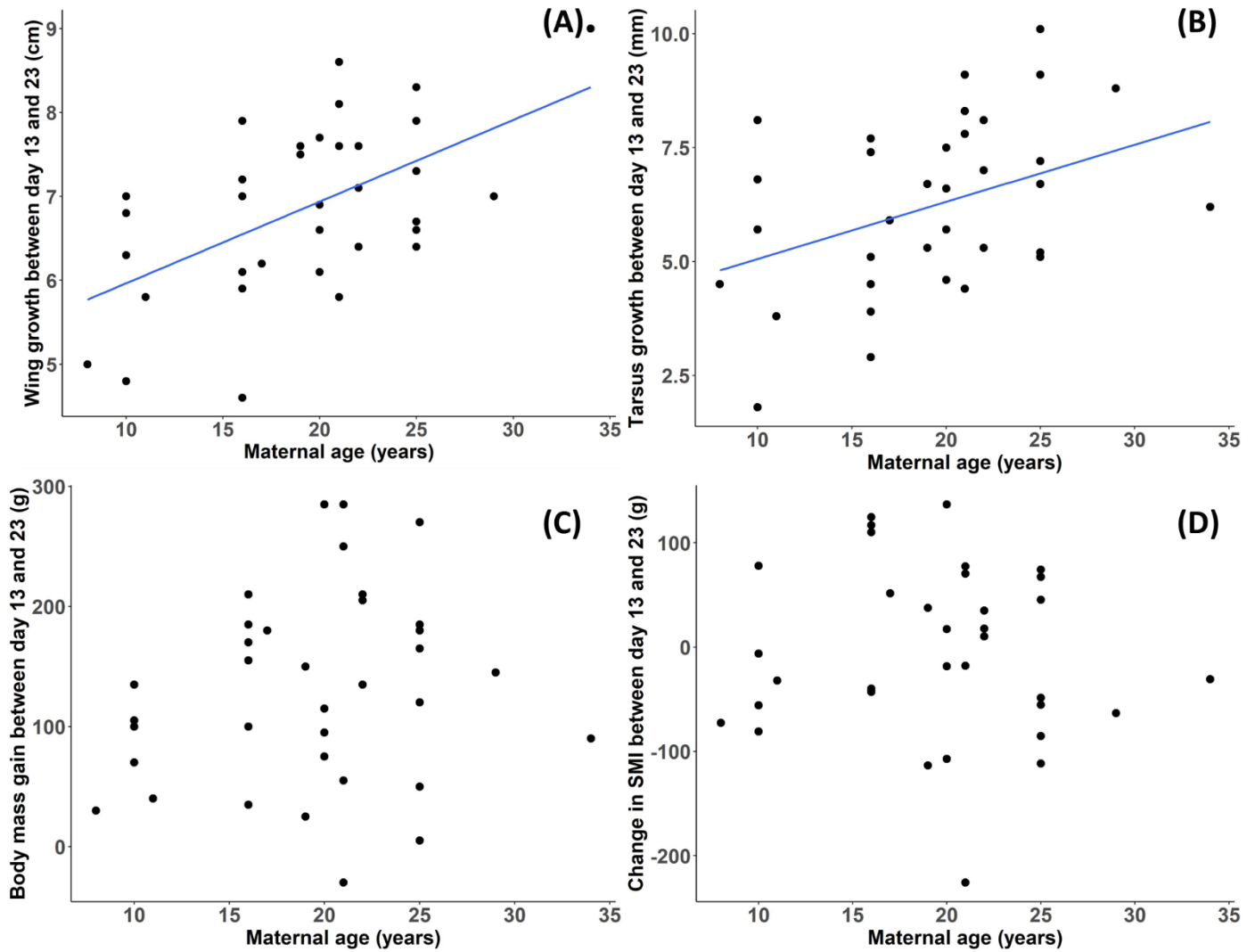


Figure 5: Relation between (A) Wing growth ($R^2 = 0.319$), (B) Tarsus growth ($R^2 = 0.154$), (C) Body mass gain, (D) change in SMI and maternal age in snow petrels. The blue line represents the linear regression between these two variables.

Discussion

In this study, we showed that maternal age has an important and significant influence on reproductive behaviour and performance. Specifically, older females bred and left their chick alone earlier and, ultimately, they also had a higher fledging success. Importantly, we also showed that maternal age had a significant effect on offspring morphology and physiology. The chicks from older females were larger and they grew faster. Importantly, they also had a higher sensitivity to stress, as shown by higher stress-induced corticosterone levels. Altogether, these results demonstrate not only that younger mothers have lower reproductive performances, but also that maternal age affects the offspring phenotype with potential long-term consequences.

Reproductive phenology, duration of the guarding period and offspring survival

Consistent with our first prediction, we found that younger female snow petrels reproduced later. Accordingly, numerous studies have also reported that laying date or hatching date are negatively affected by parental age (Perrins 1970; Curio 1983; de Forest and Gaston 1996; Cam and Monnat 2000; Verhulst and Nilsson 2008; Blas et al. 2009). In birds, and more specifically snow petrels, laying date and reproductive phenology are influenced by environmental conditions (Barbraud and Chastel 1999; Barbraud and Weimerskirch 2006; Dickey et al. 2008; Verhulst and Nilsson 2008; Moe et al. 2009; Descamps et al. 2011) and internal state (body condition: Bêty et al. 2003; Descamps et al. 2011; stress physiology: Goutte et al. 2010), suggesting that younger females may be less able to acquire food and to build as quickly as older females the body reserves, which are required for egg laying. Supporting this interpretation, Barbraud et al. (2000) found in the Snow petrel that laying date was tightly connected to the duration of the pre-laying exodus, during which females forage at sea to improve their body condition.

In addition, we also reported that younger females left their chick unguarded later (prediction 2). To our knowledge, our study is the first to demonstrate that maternal age affects the duration of the guarding period in an altricial species. In petrels, the duration of the guarding phase is related to the environmental condition and to the quality of the parents (Amundsen 1995; Tveraa and Christensen 2002; Varpe et al. 2004), but also to the chick's needs in terms of food provisioning and protection (Varpe et al. 2004, but see Goutte et al. 2011). Leaving a chick unattended can be beneficial because both parents can forage simultaneously at sea, increasing therefore chick provisioning (quantity and frequency, Catry et al. 2006). However, this may also entail some costs because the chick is left unguarded and is therefore more susceptible to inclement weather and/or predation (Weathers et al. 2000; Catry et al. 2006). Older females may be better at provisioning their chick during the first days after hatching and their chicks may therefore reach earlier a given body condition/size. Although this hypothesis could explain why older females left their chick unguarded earlier, it is quite unlikely because we did not find any difference in body size and body condition when the chicks were 13 days old. Instead, older females may be more experienced and better at estimating when the chick can be left alone without any major risk for its survival. They may also have access to more suitable nests, which are better protected against predators and inclement weather, allowing them to leave their chick unattended earlier.

Finally, we also found a strong positive correlation between offspring survival from day 13 to day 23 and maternal age, as previously reported in multiple bird species including the snow petrel (Angelier et al. 2007a; Sergio et al. 2007; Blas et al. 2009; Goutte et al. 2010). Offspring survival was positively and marginally correlated with offspring body condition, suggesting that older females are probably better at provisioning their chick with food. This may be related to higher foraging skills (the constraint hypothesis, Curio 1983), a higher parental effort (the restraint hypothesis, Williams 1966), or the selective disappearance of low-quality parents at young ages (the selection hypothesis, Forslund and Pärt 1995).

Importantly, we specifically focused on females in this study and we did not consider the potential importance of paternal age. This decision resulted from practical reasons because we found more known-aged females than known-aged males in our study colony, but also from ecological reasons because smaller female snow petrels seem to have a higher impact on reproductive performance than larger male snow petrels (Barbraud and Chastel 1999).

Offspring growth, body size, and body condition

According to our fourth prediction, we found that younger mothers had smaller chicks compared to older ones, highlighting therefore that maternal age has an important impact on their offspring developmental conditions. We found that the chicks from younger females grew slower and reached a lower body size 23 days after hatching (wing size and tarsus length). Importantly, this impact of maternal age on body size was not apparent 13 days after hatching, suggesting that young females can sustain their offspring needs at the beginning of the developmental period, when the chick is small and cannot ingest large meals. However, the provisioning effort of young females may not be sufficient later as the chick becomes larger and requires increasing amounts of food, explaining the influence of maternal age on growth and body size 23 days after hatching.

In snow petrels, body condition at fledging is a reliable predictor of post-fledging survival and recruitment in the population (Sausser et al. 2018). In our study, the condition of snow petrel chicks was not related to maternal age, suggesting that chicks from young females did not suffer from nutritional stress. This result is supported by the absence of correlation between maternal age and offspring baseline CORT levels.

In birds, baseline CORT levels increase in response to fasting (Lynn et al. 2003; Angelier et al. 2015) and elevated CORT levels are found in chicks when in poor body condition (Kitaysky et al. 2003). Accordingly, we found that chicks were in better condition and had a lower baseline CORT levels when a parent was in the nest at the time of capture, and had probably just fed its chick.

Interestingly, we however found that the chicks from younger females grew slower and were smaller 23 days after hatching. This suggests that snow petrel chicks may maintain their body condition (a major determinant of post-fledging survival, Sauser et al. 2018) at the expense of their body size, which is at least partly developmentally determined (Barbraud et al. 1999). Interestingly, body size is closely associated with adult performance in this species: smaller snow petrels feed their chick less often and seem to be less efficient foragers (Barbraud et al. 1999, 2019). Therefore, chicks from younger females may have lower survival probabilities and reproductive performance later in life, although these hypotheses need to be explicitly tested in the future.

Offspring sensitivity to stress

Contrary to our sixth prediction, maternal age did not have any significant impact on breath rate and the probability to exhibit defensive behaviour (i.e. regurgitating stomach oil), two variables that are closely linked to stress sensitivity in vertebrates (Imber 1976; Carere and van Oers 2004). This suggests that maternal age has not a strong impact on these components of stress sensitivity in this species. However, we found that stress-induced CORT levels were affected by maternal age in our study. Specifically, chicks from older females have higher stress-induced CORT levels, suggesting that they have a higher adrenocortical stress sensitivity. Elevated stress-induced CORT levels are classically associated with a poor body condition and nutritional stress in chicks (Kitaysky et al. 2001; Pravosudov and Kitaysky 2006; Love and Williams 2008) and this result may therefore be surprising because we did not find any relationship between maternal age and body condition. Interestingly, this pattern is not equivocal since other studies report no or opposite effects of nutritional stress or poor body condition on stress-induced CORT levels (Wada et al. 2009). For example, in the tufted puffin, chicks are known to suppress HPA axis activity and to have therefore lower stress-induced CORT levels when facing nutritional stress (Kitaysky et al. 2005). A reduced CORT stress sensitivity has been interpreted as a way to protect the chick against the detrimental effect of elevated circulating CORT levels (reviewed in Sapolsky et al. 2000).

Interestingly and unexpectedly, we also reported for the first time that the presence of a parent in the nest may mitigate the stress sensitivity of its chick. Thus, snow petrel chicks had lower stress-induced CORT levels and a lower probability to show defensive behaviour (i.e. regurgitating stomach oil) when a parent was present in the nest at the time of capture.

Importantly, there is increasing evidence that the adrenocortical stress response is repeatable among life-history stages (Wada et al. 2008; Grace and Anderson 2014; Vitousek et al. 2014; Small and Schoech 2015; Jimeno et al. 2017), meaning that snow petrel chicks from older females may also have higher stress-induced CORT levels later in life. Although the potential benefits of mounting a strong stress response remains debated (Breuner et al. 2008; Angelier and Wingfield 2013; Vitousek et al. 2018), having elevated stress-induced CORT levels may promote survival under some situations (Angelier et al. 2009). Our study shows for the first time that maternal age can affect offspring CORT stress sensitivity and future studies are now needed to fully understand the fitness consequences of such phenotypic plasticity.

Acknowledgements

Fieldwork was financially and logistically supported by the Institut Paul-Emile Victor (IPEV Programme 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. S. Dupont was supported by a grant from the Conseil Général des Deux-Sèvres and the Région Nouvelle-Aquitaine. We are indebted to Alexandre Baduel and Christophe Sauser for their assistance in the field.

References

- Alderman R, Gales R, Hobday AJ, Candy SG (2010) Post-fledging survival and dispersal of shy albatross from three breeding colonies in Tasmania. *Mar Ecol Prog Ser* 405:271–285. doi: 10.3354/meps08590
- Amundsen T (1995) Egg size and early nestling growth in the Snow petrel. *Condor* 97:345–351. doi: 10.2307/1369020
- Angelier F, Moe B, Blanc S, Chastel O (2009) What factors drive prolactin and corticosterone responses to stress in a long-lived bird species (Snow petrel, *Pagodroma nivea*)? *Physiol Biochem Zool* 82:590–602. doi: 10.1086/603634

- Angelier F, Moe B, Weimerskirch H, Chastel O (2007a) Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology* 76:1181–1191. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01295.x
- Angelier F, Parenteau C, Trouvé C, Angelier N (2018) The behavioural and physiological stress responses are linked to plumage coloration in the rock pigeon (*Columbia livia*). *Physiol Behav* 184:261–267. doi: 10.1016/j.physbeh.2017.12.012
- Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007b) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol* 61:611–621. doi: 10.1007/s00265-006-0290-1
- Angelier F, Wingfield JC (2013) Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: theory, hypotheses and perspectives. *Gen Comp Endocrinol* 190:118–128. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.05.022
- Angelier F, Wingfield JC, Parenteau C, et al (2015) Does short-term fasting lead to stressed-out parents? A study of incubation commitment and the hormonal stress responses and recoveries in snow petrels. *Horm Behav* 67:28–37. doi: 10.1016/j.yhbeh.2014.11.009
- Barbraud C, Chastel O (1999) Early body condition and hatching success in the Snow petrel *Pagodroma nivea*. *Pol Biol* 21:1–4. doi: 10.1007/s003000050326
- Barbraud C, Delord K, Kato A, et al (2019) Sexual segregation in a highly pagophilic and sexually dimorphic marine predator. *bioRxiv* 472431. doi: 10.1101/472431
- Barbraud C, Lormée H, LeNevé A (2000) Body size and determinants of laying date variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 31:295–302. doi: 10.1034/j.1600-048X.2000.310304.x
- Barbraud C, Weimerskirch H (2006) Antarctic birds breed later in response to climate change. *PNAS* 103:6248–6251. doi: 10.1073/pnas.0510397103
- Barbraud C, Weimerskirch H, Robertson GG, Jouventin P (1999) Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *J Anim Ecol* 68:1179–1192. doi: 10.1046/j.1365-2656.1999.00361.x

- Beamonte-Barrientos R, Velando A, Drummond H, Torres R (2010) Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities of a long-lived bird. *American Naturalist* 175:469–480. doi: 10.1086/650726
- Bêty J, Gauthier G, Giroux J (2003) Body condition, migration, and timing of reproduction in Snow Geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *American Naturalist* 162:110–121
- Blas J, Bortolotti GR, Tella JL, et al (2007) Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *PNAS* 104:8880–8884. doi: 10.1073/pnas.0700232104
- Blas J, Sergio F, Hiraldo F (2009) Age-related improvement in reproductive performance in a long-lived raptor: a cross-sectional and longitudinal study. *Ecography* 32:647–657. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05700.x
- Bogdanova MI, Nager RG, Monaghan P (2006) Does parental age affect offspring performance through differences in egg quality? *Funct Ecol* 20:132–141. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01088.x
- Bregnballe T (2006) Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. *J Avian Biol* 37:149–157. doi: 10.1111/j.2006.0908-8857.03088.x
- Breuner CW, Patterson SH, Hahn TP (2008) In search of relationships between the acute adrenocortical response and fitness. *Gen Comp Endocrinol* 157:288–295. doi: 10.1016/j.ygcen.2008.05.017
- Brown D (1966) Breeding biology of the Snow petrel, *Pagodroma nivea* (Forster). Antarctic Division, Department of External Affairs 1:
- Cam E, Aubry L (2011) Early development, recruitment and life history trajectory in long-lived birds. *J Ornithol* 152:187–201. doi: 10.1007/s10336-011-0707-0
- Cam E, Gimenez O, Alpizar-Jara R, et al (2013) Looking for a needle in a haystack: inference about individual fitness components in a heterogeneous population. *Oikos* 122:739–753. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20532.x

- Cam E, Monnat J-Y (2000) Apparent inferiority of first-time breeders in the Kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *J Anim Ecol* 69:380–394. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00400.x
- Cameron EZ, Linklater WL, Stafford KJ, Minot EO (2000) Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser? *Behav Ecol Sociobiol* 47:243–249. doi: 10.1007/s002650050661
- Carere C, van Oers K (2004) Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiol Behav* 82:905–912. doi: 10.1016/j.physbeh.2004.07.009
- Catry P, Phillips R, Forcada J, Croxall JP (2006) Factors affecting the solution of a parental dilemma in albatrosses: at what age should chicks be left unattended? *Anim Behav* 72:383–391. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.10.030
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the Snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94:278–285. doi: 10.1007/BF00341328
- Clutton-Brock TH (1988) Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press
- Curio E (1983) Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125:400–404. doi: 10.1111/j.1474-919X.1983.tb03130.x
- de Forest LN, Gaston AJ (1996) The effect of age on timing of breeding and reproductive success in the Thick-billed murre. *Ecology* 77:1501–1511. doi: 10.2307/2265547
- Descamps S, Bêty J, Love OP, Gilchrist HG (2011) Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. *Funct Ecol* 25:671–681. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01824.x
- Desrochers A (1992) Age and foraging success in European blackbirds: variation between and with individuals. *Anim Behav* 43:885–894. doi: 10.1016/S0003-3472(06)80002-3

- Dickey M-H, Gauthier G, Cadieux M-C (2008) Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biol* 14:1973–1985. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01622.x
- Dumbacher JP, Pruett-Jones S (1996) Avian chemical defense. In: *Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA, pp 137–174
- Evans DR, Hobson KA, Kusack JW, et al Individual condition, but not fledging phenology, carries over to affect post-fledging survival in a Neotropical migratory songbird. *Ibis* 0: doi: 10.1111/ibi.12727
- Fay R, Barbraud C, Delord D, Weimerskirch H (2016) Paternal but not maternal age influences early-life performance of offspring in a long-lived seabird. *Proc R Soc B* 283:20152318. doi: 10.1098/rspb.2015.2318
- Fay R, Weimerskirch H, Delord K, Barbraud C (2015) Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *J Anim Ecol* 84:1423–1433. doi: 10.1111/1365-2656.12390
- Forslund P, Pärt T (1995) Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* 10:374–378. doi: 10.1016/S0169-5347(00)89141-7
- Fridolfsson A-K, Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J Avian Biol* 30:116–121. doi: 10.2307/3677252
- Goutte A, Antoine É, Chastel O (2011) Experimentally delayed hatching triggers a magnified stress response in a long-lived bird. *Horm Behav* 59:167–173. doi: 10.1016/j.yhbeh.2010.11.004
- Goutte A, Antoine É, Weimerskirch H, Chastel O (2010) Age and the timing of breeding in a long-lived bird: a role for stress hormones? *Funct Ecol* 24:1007–1016. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01712.x
- Grace JK, Anderson DJ (2014) Corticosterone stress response shows long-term repeatability and links to personality in free-living Nazca boobies. *Gen Comp Endocrinol* 208:39–48. doi: 10.1016/j.ygcen.2014.08.020

- Grace JK, Martin-Gousset L, Angelier F (2017) Delayed effect of early-life corticosterone treatment on adult anti-predator behavior in a common passerine. *Physiol Behav* 177:82–90. doi: 10.1016/j.physbeh.2017.04.018
- Grossman P (1983) Respiration, stress, and cardiovascular function. *Psychophysiol* 20:284–300. doi: 10.1111/j.1469-8986.1983.tb02156.x
- Harvey MG, Bonter DN, Stenzler LM, Lovette IJ (2006) A comparison of plucked feathers versus blood samples as DNA sources for molecular sexing. *J Field Ornithol* 77:136–140. doi: 10.1111/j.1557-9263.2006.00033.x
- Imber MJ (1976) The origin of petrel stomach oils: a review. *Condor* 78:366. doi: 10.2307/1367697
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabirds species. *Ecology* 86:2889–2903. doi: 10.1890/05-0514
- Jimeno B, Briga M, Verhulst S, Hau M (2017) Effects of developmental conditions on glucocorticoid concentrations in adulthood depend on sex and foraging conditions. *Horm Behav* 93:175–183. doi: 10.1016/j.yhbeh.2017.05.020
- Jones TM, Ward MP, Benson TJ, Brawn JD (2017) Variation in nestling body condition and wing development predict cause-specific mortality in fledgling dickcissels. *J Avian Biol* 48:439–447. doi: 10.1111/jav.01143
- Jouventin P, Bried J (2001) Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. In: *Biology in marine birds*, CRC Press. pp 276–319
- Kitaysky AS, Kitaiskaia EV, Piatt JF, Wingfield JC (2003) Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Horm Behav* 43:140–149. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00030-2
- Kitaysky AS, Romano MD, Piatt JF, et al (2005) The adrenocortical response of tufted puffin chicks to nutritional deficits. *Horm Behav* 47:606–619. doi: 10.1016/j.yhbeh.2005.01.005

- Kitaysky AS, Wingfield JC, Piatt JF (2001) Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the Black-legged kittiwake. *Behav Ecol* 12:619–625. doi: 10.1093/beheco/12.5.619
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 14:343–348. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01639-0
- Love OP, Bourgeon S, Madliger CL, et al (2013) Feather corticosterone predicts offspring performance in a context-dependent manner. *Integr Comp Biol* 53:E131–E131
- Love OP, Williams TD (2008) Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre- and post-natal developmental stress. *Horm Behav* 54:496–505. doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.01.006
- Lynn SE, Breuner CW, Wingfield JC (2003) Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Horm Behav* 43:150–157. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00023-5
- Lynn SE, Stamlis TB, Barrington WT, et al (2010) Food, stress, and reproduction: short-term fasting alters endocrine physiology and reproductive behavior in the Zebra finch. *Horm Behav* 58:214–222. doi: 10.1016/j.yhbeh.2010.03.015
- Maness TJ, Anderson DJ (2013) Predictors of juvenile survival in birds. *Ornithological Monographs* 78:1–55. doi: 10.1525/om.2013.78.1.1
- Matthews LH (1949) The origin of stomach oil in the petrels, with comparative observations on the avian proventriculus. *Ibis* 91:373–392. doi: 10.1111/j.1474-919X.1949.tb02288.x
- Mauck RA, Huntington CE, Grubb TC (2004) Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58:880–885. doi: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb00419.x
- McCleery R.H, Perrins C.M, Sheldon B.C, Charmantier A (2008) Age-specific reproduction in a long-lived species: the combined effects of senescence and individual quality. *Proc R Soc B* 275:963–970. doi: 10.1098/rspb.2007.1418

- Moe B, Stempniewicz L, Jakubas D, et al (2009) Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic. *Mar Ecol Prog Ser* 393:235–246. doi: 10.3354/meps08222
- Monaghan P (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Phil Trans R Soc B* 363:1635–1645. doi: 10.1098/rstb.2007.0011
- Morrison KW, Hipfner JM, Gjerdrum C, Green DJ (2009) Wing length and mass at fledging predict local juvenile survival and age at first return in tufted puffins. *Condor* 111:433–441. doi: 10.1525/cond.2009.080099
- Mumme RL, Bowman R, Pruett MS, Fitzpatrick JW (2015) Natal territory size, group size, and body mass affect lifetime fitness in the cooperatively breeding Florida Scrub-Jay. *Auk* 132:634–646. doi: 10.1642/AUK-14-258.1
- Naef-Daenzer B, Grübler MU (2016) Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *J Field Ornithol* 87:227–250. doi: 10.1111/jfo.12157
- Newton I (1989) *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x
- Perrins CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242–255. doi: 10.1111/j.1474-919X.1970.tb00096.x
- Pravosudov VV, Kitaysky AS (2006) Effects of nutritional restrictions during post-hatching development on adrenocortical function in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Gen Comp Endocrinol* 145:25–31. doi: 10.1016/j.ygcen.2005.06.011
- Pugesek BH (1983) The relationship between parental age and reproductive effort in the California gull (*Larus californicus*). *Behav Ecol Sociobiol* 13:161–171. doi: 10.1007/BF00299919

- Pyle P, Sydeman WJ, Hester M (2001) Effects of age, breeding experience, mate fidelity and site fidelity on breeding performance in a declining population of Cassin's auklets. *Ecology* 70:1088–1097
- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Rebke M, Coulson T, Becker PH, Vaupel JW (2010) Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *PNAS* 107:7841–7846. doi: 10.1073/pnas.1002645107
- Rensel MA, Schoech SJ (2011) Repeatability of baseline and stress-induced corticosterone levels across early life stages in the Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Horm Behav* 59:497–502. doi: 10.1016/j.yhbeh.2011.01.010
- Romero LM (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol Evol* 19:249–255. doi: 10.1016/j.tree.2004.03.008
- Romero LM, Reed JM (2005) Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comp Biochem Phys A* 140:73–79. doi: 10.1016/j.cbpb.2004.11.004
- Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr Rev* 21:55–89. doi: 10.1210/edrv.21.1.0389
- Sausser C, Delord K, Barbraud C (2018) Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. *Biol Lett* 14:20180140. doi: 10.1098/rsbl.2018.0140
- Schoech SJ, Rensel MA, Heiss RS (2011) Short- and long-term effects of developmental corticosterone exposure on avian physiology, behavioral phenotype, cognition, and fitness: a review. *Curr Zool* 57:514–530. doi: 10.1093/czoolo/57.4.514
- Sergio F, Blas J, Forero MG, et al (2007) Sequential settlement and site dependence in a migratory raptor. *Behav Ecol* 18:811–821. doi: 10.1093/beheco/arm052

- Small TW, Schoech SJ (2015) Sex differences in the long-term repeatability of the acute stress response in long-lived, free-living Florida scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*). *J Comp Physiol B* 185:119–133. doi: 10.1007/s00360-014-0866-4
- Sydeman WJ, Penniman JF, Penniman TM, et al (1991) Breeding performance in the Western gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *J Anim Ecol* 60:135–149. doi: 10.2307/5450
- Torné-Noguera A, Pagani-Núñez E, Senar JC (2014) Great tit (*Parus major*) breath rate in response to handling stress: urban and forest birds differ. *J Ornithol* 155:315–318. doi: 10.1007/s10336-013-1025-5
- Tveraa T, Christensen GN (2002) Body condition and parental decisions in the Snow petrel (*Pagodroma nivea*). *Auk* 119:266–270. doi: 10.1642/0004-8038(2002)119[0266:BCAPDI]2.0.CO;2
- Van de Pol M, Bruinzeel LW, Heg D, et al (2006) A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J Anim Ecol* 75:616–626. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01079.x
- Varpe Ø, Tveraa T, Folstad I (2004) State-dependent parental care in the Antarctic petrel: responses to manipulated chick age during early chick rearing. *Oikos* 106:479–488. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.13212.x
- Verhulst S, Nilsson J-Å (2008) The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Phil Trans R Soc B* 363:399–410. doi: 10.1098/rstb.2007.2146
- Vernasco BJ, Sillett TS, Marra PP, Ryder TB (2018) Environmental predictors of nestling condition, postfledging movement, and postfledging survival in a migratory songbird, the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*). *Auk* 135:15–24. doi: 10.1642/AUK-17-105.1
- Vitousek MN, Jenkins BR, Safran RJ (2014) Stress and success: individual differences in the glucocorticoid stress response predict behavior and reproductive success under high predation risk. *Horm Behav* 66:812–819. doi: 10.1016/j.yhbeh.2014.11.004

- Vitousek MN, Taff CC, Hallinger KK, et al (2018) Hormones and fitness: evidence for trade-offs in glucocorticoid regulation across contexts. *Front Ecol Evol* 6:. doi: 10.3389/fevo.2018.00042
- Wada H, Salvante KG, Stables C, et al (2008) Adrenocortical responses in zebra finches (*Taeniopygia guttata*): Individual variation, repeatability, and relationship to phenotypic quality. *Horm Behav* 53:472–480. doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.11.018
- Wada H, Salvante KG, Wagner E, et al (2009) Ontogeny and individual variation in the adrenocortical response of Zebra finch (*Taeniopygia guttata*) nestlings. *Physiol Biochem Zool* 82:325–331. doi: 10.1086/599320
- Warham J (1990) *The petrels: their ecology and breeding systems*. A&C Black
- Warham J (1977) The incidence, functions and ecological significance of petrel stomach oils. *Proc N Z Ecol Soc* 24:84–93
- Weathers WW, Gerhart KL, Hodum PJ (2000) Thermoregulation in Antarctic fulmarine petrels. *J Comp Physiol B* 170:561–572. doi: 10.1007/s003600000134
- Wiens JD, Noon BR, Reynolds RT (2006) Post-fledging survival of Northern goshawks: the importance of prey abundance, weather, and dispersal. *Ecol Appl* 16:406–418. doi: 10.1890/04-1915
- Williams GC (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687–690. doi: 10.1086/282461
- Wilson AJ, Nussey DH (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends Ecol Evol* 25:207–214. doi: 10.1016/j.tree.2009.10.002
- Wingfield JC (2003) Control of behavioural strategies for capricious environments. *Anim Behav* 66:807–815
- Wingfield JC (2013) Ecological processes and the ecology of stress: the impacts of abiotic environmental factors. *Funct Ecol* 27:37–44. doi: 10.1111/1365-2435.12039

- Wingfield JC, Deviche P, Sharbaugh S, et al (1994) Seasonal changes of the adrenocortical responses to stress in redpolls, *Acanthis flammea*, in Alaska. *J Exp Zool* 270:372–380. doi: 10.1002/jez.1402700406
- Wingfield JC, Maney DL, Breuner CW, et al (1998) Ecological bases of hormone-behavior interactions: the “emergency life history stage.” *American Zoologist* 38:191–206. doi: 10.1093/icb/38.1.191
- Zhang H, Vedder O, Becker PH, Bouwhuis S (2015) Age-dependent trait variation: the relative contribution of within-individual change, selective appearance and disappearance in a long-lived seabird. *J Anim Ecol* 84:797–807. doi: 10.1111/1365-2656.12321
- Zimmer C, Boogert NJ, Spencer KA (2013) Developmental programming: Cumulative effects of increased pre-hatching corticosterone levels and post-hatching unpredictable food availability on physiology and behaviour in adulthood. *Horm Behav* 64:494–500. doi: 10.1016/j.yhbeh.2013.07.002
- Zuur AF (ed) (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY

7. Récapitulatif des résultats du Chapitre 1 et Conclusion

Le premier objectif du Chapitre 1 était de déterminer l'effet de différents facteurs abiotiques (conditions climatiques, dérangement anthropique et exposition à un fongicide chez l'Albatros à sourcils noirs, le Pétrel des neiges et le Moineau domestique, respectivement) sur le phénotype mis en place par le poussin. D'après les différentes études présentées précédemment, nous n'avons pas pu mettre en évidence une influence significative des conditions abiotiques de développement sur la qualité du poussin produit.

Plus précisément, l'Article 1 n'a pas révélé de différence significative de condition corporelle et de taille des télomères selon l'année de naissance chez l'Albatros à sourcils noirs. Dans l'Article 2, nous n'avons pas démontré d'effet de la manipulation régulière de pétrels des neiges en croissance par l'Homme sur leur morphologie, leur physiologie et leur comportement ainsi que sur l'évolution des paramètres morphologiques et physiologiques considérés. Néanmoins, une certaine précaution est nécessaire pour l'interprétation des résultats relatifs à la survie des poussins étant donné les conditions météorologiques rudes subies par les poussins après l'âge de 23 jours qui ont engendré une mortalité importante. Enfin, l'exposition de poussins de Moineau domestique à un produit phytosanitaire après leur émancipation du nid ne semble pas affecter leur croissance ou leur condition physiologique de manière significative.

Nos résultats sont quelque peu surprenants au vu de la littérature scientifique disponible démontrant de façon robuste un effet de l'environnement abiotique sur le phénotype mis en place par les individus. Notamment, des conditions climatiques rudes ont déjà été associées à une réduction de la condition corporelle chez la Chouette effraie (*Tyto alba*, Chausson et al., 2014). Par ailleurs, la majorité des protocoles expérimentaux étudiant l'effet d'un dérangement anthropique chez une autre famille d'oiseaux communément rencontrée en Antarctique, les Spheniscidae (regroupant toutes les espèces de Manchots), a précédemment mis en évidence une augmentation de la sensibilité de l'axe HPA des poussins issus de colonies fortement dérangées par la présence de touristes (Walker et al., 2015).

Enfin, le fongicide utilisé dans le cadre de notre étude a auparavant été démontré comme néfaste pour le fonctionnement optimal des mécanismes physiologiques d'organismes aquatiques (Sancho et al. 2009) et pour l'acquisition de la morphologie finale de la progéniture chez des modèles d'étude mammifères (Moser et al., 2001).

Ainsi, l'absence de résultats significatifs dans le cadre de ce doctorat pourrait s'expliquer de par une inadéquation de la sévérité, la durée et/ou du timing auquel a lieu l'apparition des contraintes abiotiques durant le développement des poussins pour qu'elles engendrent des conséquences phénotypiques observables à court terme. Par ailleurs, on pourrait se demander si l'absence de résultats significatifs ne proviendrait pas d'une insensibilité des espèces considérées dans le cadre de ce doctorat pour les dérèglements subis.

Le second objectif de ce chapitre était d'identifier l'importance des parents (via les soins parentaux) dans la définition de la qualité des conditions de développement ainsi que leur potentielle capacité à temporiser les contraintes abiotiques qui pourraient impacter leur progéniture. D'après les études présentées précédemment, la qualité des soins parentaux – approximée dans le cadre de ce doctorat par l'âge des individus reproducteurs – semble essentielle pour produire un poussin en bonne condition (corporelle et physiologique). Plus précisément, dans l'Article 1, l'étude de l'effet de l'âge du couple reproducteur Albatros à sourcils noirs sur la qualité du poussin produit a permis de mettre en évidence que les femelles élevées par de jeunes parents avaient une condition corporelle plus faible que celles élevées par des parents âgés. Également, cette étude révèle que les poussins (mâles et femelles) issus de parents jeunes avaient des télomères plus courts que ceux issus de parents âgés. Les résultats obtenus chez le Pétrel des neiges et présentés dans l'Article 3 corroborent en partie ceux obtenus chez l'Albatros à sourcils noirs. En effet, il a été mis en évidence que la taille (longueur du tarse) et la vitesse de croissance, indicateurs de soins parentaux de bonne qualité, étaient positivement corrélées à l'âge de la mère. Par ailleurs, un retard de l'initiation de la reproduction chez les plus jeunes femelles Pétrel des neiges, (associé dans des études antérieures à une réduction de la probabilité de survie du poussin produit) a été recensé. En revanche, de façon plus surprenante, nous avons également obtenu une grande sensibilité de l'axe HPA (taux de CORT induit par le stress) plus important pour les poussins issus des mères âgées.

Nos résultats sont en adéquation avec les études trouvées dans la littérature scientifique. L'obtention de ces corrélations positives entre l'âge des parents et plusieurs estimateurs phénotypiques de la fitness des poussins produits souligne l'importance des facteurs biotiques, et notamment l'influence parentale, dans la définition de la qualité des conditions de développement. Également, elle confirme qu'évaluer la qualité des soins fournis par les parents grâce à leur âge est fiable.

Cette forte relation entre la qualité des soins parentaux et le phénotype du poussin produit peut notamment s'expliquer du fait du caractère nidicole des deux espèces étudiées dans le cadre de ce doctorat. En effet, les poussins produits sont totalement dépendants de leurs parents durant les premiers jours de leur vie que ce soit en termes de maintien de la température corporelle ou d'approvisionnement en nourriture. Ainsi, en s'appuyant sur la littérature scientifique disponible, nous pouvons émettre l'hypothèse que les parents les plus âgés sont capables d'améliorer la qualité des conditions de développement de leur progéniture via la fréquence de nourrissage des jeunes notamment (Weimerskirch, 1990 ; Ratcliffe & Furness, 1999). Ceci corrobore la meilleure condition corporelle relevée chez les poussins d'Albatros à sourcils noirs et la taille plus importante des poussins de Pétrel des neiges de nos études. Par ailleurs, en apportant de la nourriture en quantité et en qualité suffisante, les parents limitent le stress nutritif de leur progéniture réduisant alors l'érosion des télomères (Honarmand et al., 2010) expliquant alors potentiellement le résultat obtenu chez l'Albatros à sourcils noirs. De prime abord, l'augmentation de sensibilité de l'axe HPA chez les poussins de Pétrel des neiges peut être interprétée comme un indicateur de mauvaise condition corporelle ou de stress nutritif (Kitaysky et al. 2001; Love and Williams 2008). Toutefois, ceci est en contradiction avec les résultats morphométriques obtenus. Notre résultat pourrait alors plutôt indiquer, en adéquation avec les conclusions émises par Kitaysky et al. (2005) chez le Macareux huppé (*Fratercula cirrhata*), qu'une diminution du taux de CORT chez les poussins serait un mécanisme de protection contre un stress nutritif (Sapolsky et al. 2000). Plus concrètement, un stress chronique et/ou intense (tel qu'induit par un état de jeun) engendrerait une diminution de la concentration plasmatique en CORT pour limiter les effets délétères associés à une exposition prolongée à cette hormone de stress.

Enfin, de façon intéressante, la différence de condition corporelle des poussins mâles et femelles, obtenue dans l'Article 1, renforce l'idée qu'il existe un coût distinct associé à l'élevage de poussins mâles et de poussins femelles.

CHAPITRE 2

Effets à long terme de la qualité des conditions de développement sur le phénotype et les performances du poussin produit



L'authentique Parisien, c'est le moineau et non le râleur du trottoir. Voulez-vous aimer Paris ? Oubliez l'homme, ne regardez que ce qui volette et sautille -

Amélie Nothomb

1. Contexte général

La fitness d'un individu repose en partie sur le génome hérité par ses deux parents (Huxley 1944; Hunt et al. 2004). Toutefois, l'environnement dans lequel l'organisme se développe, en interaction avec son génotype, influe également de façon non-négligeable sur le phénotype final obtenu (Stearns and Koella 1986). En effet, un même génotype peut donner plusieurs phénotypes selon les conditions environnementales expérimentées au cours du développement (Dobzhansky 1970; Lewontin 2001; West-Eberhard 2003). La qualité des conditions de développement, en façonnant le phénotype mis en place, peut avoir des effets irréversibles, permanents – négatifs ou positifs – sur la morphologie, la physiologie et le comportement des individus et *in fine* sur leur fitness (Grafen 1988; Lindström 1999; Seckl 2004; Monaghan 2008; Jonsson and Jonsson 2014).

1.1 L'importance de la qualité des conditions environnementales à l'âge adulte pour interpréter la finalité des effets à long terme des conditions de développement

Dans la majorité des études disponibles sur cette thématique de recherche, les effets à long terme de la qualité des conditions de développement sur le phénotype et les performances sont interprétés de prime abord comme délétères pour l'organisme. Toutefois, ils peuvent se révéler en réalité de véritables avantages phénotypiques (Schoech et al. 2011; Drummond and Ancona 2015). Une étude a, par exemple, démontré que les individus ayant été exposés à un stress durant leur croissance présentaient des ailes plus courtes. La taille de l'aile pouvant être considérée comme un estimateur de la taille de l'organisme, la première interprétation possible de cette observation est qu'un stress durant le développement restreint la croissance de l'organisme. Par ailleurs, la taille du corps est négativement corrélée aux capacités de thermogénèse des individus (Bergmann 1847; Hamilton 1961). Un stress durant le développement présente alors une contrainte pour le maintien des organismes notamment aux plus hautes latitudes (Scholander et al. 1950; Gardner et al. 2011).

Toutefois, des ailes plus petites permettent un décollage plus rapide des individus et donc une fuite plus efficace lors de l'apparition d'un prédateur dans l'environnement (Metcalfé and Ure 1995). Également, un corps de plus petite taille permet une thermorégulation plus efficace des individus (Bergmann, 1847) et donc une meilleure gestion des ressources en eau et en nutriments dans les plus basses latitudes (Scholander et al., 1950 ; Gardner et al., 2011). Cette conséquence phénotypique d'un stress post-natal peut donc devenir un véritable atout pour les individus, notamment lorsqu'ils se trouvent dans un environnement tropical et/ou lorsque le risque de prédation est élevé.

C'est ainsi qu'une littérature grandissante, portée notamment par la revue scientifique écrite par Crino et Breuner en 2015, tend à reconsidérer les conséquences à long terme que peuvent engendrer des conditions de développement défavorables et à mettre en évidence les effets positifs possibles. Mais comment peut-on expliquer que des résultats positifs soient ainsi obtenus après avoir subi des contraintes (négatives) lors du développement ? Le phénotype de l'individu en croissance a été façonné pour répondre positivement aux contraintes qu'il subit au moment présent, c'est-à-dire au cours du développement (Monaghan, 2008). Il s'adapte pour le reste de sa vie à ce type de contraintes. Or, en milieu contrôlé notamment, une fois l'application de la contrainte développementale terminée, généralement, les oiseaux sont placés dans des conditions d'hébergement optimales (nourriture et eau *ad libitum*, facteurs climatiques stables et optimaux...). Ces conditions environnementales ne correspondent pas aux conditions de développement c'est-à-dire aux conditions auxquelles les organismes sont adaptés. Ceci peut alors faire apparaître des effets phénotypiques délétères.

De ce fait, l'environnement dans lequel l'organisme évolue une fois adulte est également primordial pour interpréter si les effets à long terme sont avantageux ou délétères. C'est un des aspects sur lesquels Monaghan, en 2008, insiste lorsqu'elle présente les différentes hypothèses qui se confrontent pour expliquer les résultats contradictoires recensés dans les nombreuses études déjà connues sur le sujet (Figure 6).

Les deux hypothèses principales qui se confrontent pour expliquer les résultats déjà obtenus sont : l'hypothèse de *silver-spoon* et l'hypothèse de *match-mismatch*.

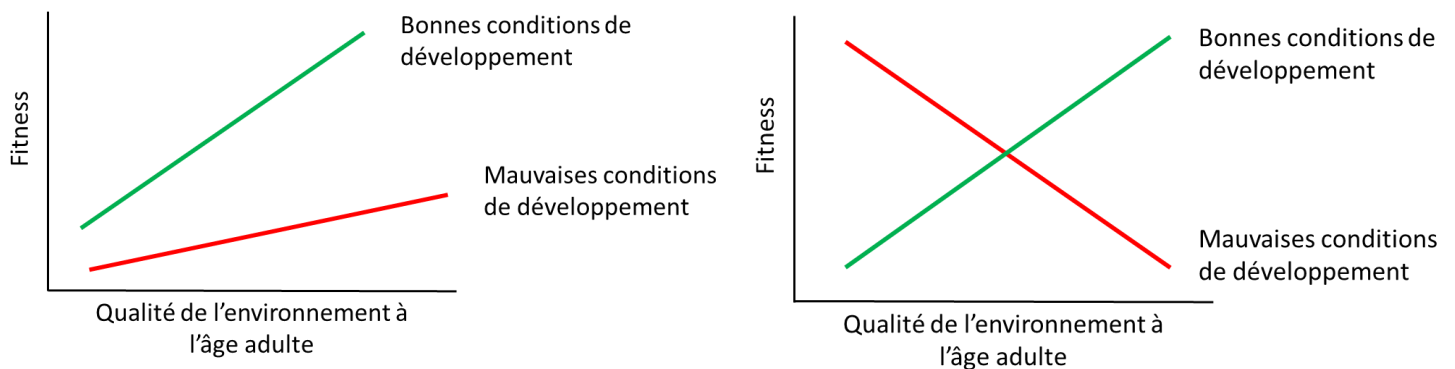


Figure 6 : Représentation graphique des hypothèses de (A) *silver spoon* et (B) *match-mismatch environment*. La fitness de l'individu dépend à la fois de la qualité des conditions de développement mais aussi de la qualité de l'environnement à l'âge adulte.

Pour rappel, l'hypothèse de la cuillère d'argent repose sur le fait que pour n'importe quelle qualité de l'environnement adulte, si l'organisme s'est développé dans des conditions contraignantes, alors il sera toujours de moins bonne qualité qu'un individu qui se sera développé dans un environnement optimal (Figure 6). Par exemple, de mauvaises conditions de développement vont moduler les systèmes anti-oxydants de femelles cailles japonaises engendrant une modification de la pigmentation des œufs pondus (Duval et al. 2014). Or, cette coloration des œufs permet un camouflage efficace de ces derniers contre la prédation. Ce risque de prédation accru des œufs ne dépend donc pas de la qualité de l'environnement à l'âge adulte.

Au contraire, l'hypothèse de concordance des environnements stipule que si les conditions environnementales au stade juvénile et adulte sont similaires alors la fitness de l'individu sera maximale (Figure 6). C'est par exemple ce qu'a montré une étude menée par Costantini et al. (2012) chez le Diamant mandarin où des poussins ont été exposés ou non durant leur croissance à un stress thermique. Une fois adulte, lorsque l'on expose l'intégralité de ces oiseaux à des épisodes de forte chaleur (similaire au stress thermique appliqué durant le développement), ceux ayant déjà subi ce type de contrainte environnementale durant leur croissance y répondent favorablement (stress oxydatif plus faible notamment) contrairement aux autres oiseaux.

La majorité des études qui s'est concentrée sur les effets à long terme des conditions de développement s'est focalisée uniquement sur l'identification de l'hypothèse la plus plausible au vu de leurs résultats. Ainsi, les effets véritables sur la fitness du poussin produit ont été négligés. Or, évolutivement parlant, c'est cet aspect qu'il est primordial d'étudier pour vraiment conclure si les effets à long terme observés sont positifs ou négatifs pour l'organisme. Ceci constitue d'ailleurs un des objectifs de ce doctorat.

1.2 L'avantage de travailler en conditions contrôlées pour étudier les conséquences à long terme des conditions de développement sur le phénotype et les performances individuelles

Une grande partie des expérimentations réalisées pour étudier les effets à long terme des conditions de développement sur le phénotype et les performances des poussins produits a été effectuée en captivité. En effet, en milieu naturel, il est parfois difficile de pouvoir suivre des individus donnés durant de longues périodes de leur vie (plusieurs semaines, mois voire années !) contrairement au milieu captif. Par ailleurs, il est relativement aisé de reproduire en milieu contrôlé des contraintes expérimentées durant le développement en milieu naturel. Cela présente également l'avantage de pouvoir tester indépendamment les effets de facteurs abiotiques ou biotiques soupçonnés d'influencer la qualité des conditions de développement. Par exemple, l'impact d'une réduction de la disponibilité alimentaire (liée à des conditions environnementales médiocres ou des soins parentaux réduits) peut être mimée par réduction de la quantité et ou de la qualité de nourriture disponible pour l'élevage des jeunes (De Kogel 1997; Birkhead et al. 1999; Verhulst et al. 2006). Également, une méthode classiquement utilisée pour mimer une contrainte développementale (nutritionnelle, risque de prédation élevé...) est l'augmentation expérimentale des taux circulants d'hormones de stress, grâce à des implants cutanés ou par ingestion (Breuner et al. 1998; Saldanha et al. 2000; Spencer et al. 2009; Grace et al. 2017a).

Que ce soit en milieu naturel ou en milieu contrôlé, des contraintes environnementales ou des soins parentaux de mauvaise qualité, en générant un stress pour l'organisme en croissance et donc en activant l'axe HPA et la sécrétion de glucocorticoïdes, vont modifier sur le long terme ses capacités cognitives, sa condition corporelle, sa gestion des dépenses énergétiques, l'efficacité de son système immunitaire, son comportement de fuite face à un prédateur, son rang hiérarchique, son succès reproducteur et même sa survie (Tinbergen and Boerlijst 1990; Lochmiller et al. 1993; Gustafsson et al. 1995; Metcalfe and Monaghan 2001; Hegyi and Török 2007; Metcalfe and Alonso-Alvarez 2010; Costantini et al. 2011; Schoech et al. 2011; Cam and Aubry 2011; Monaghan 2014).

Toutefois, le nombre d'études qui se sont intéressées aux conséquences à long terme à l'âge adulte (c'est-à-dire au bout de quelques mois voire années) est relativement faible. La majorité de la littérature disponible s'est focalisée sur les effets quelques semaines après l'apparition de la contrainte durant le développement mais rarement jusqu'à l'atteinte de la maturité sexuelle. Dans le cadre de ce doctorat, grâce à des moyens logistiques et techniques importants, j'ai pu étudier les effets d'un stress post-natal sur le phénotype et les performances individuelles deux ans après cet événement.

1.3 L'intérêt d'étudier le Moineau domestique

L'un des modèles d'oiseaux les plus étudiés sur ces questions d'effets de la qualité des conditions de développement à long terme sur le phénotype des individus est le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*, Zann 1996). En effet, c'est une espèce très facile à maintenir et à reproduire en captivité et dont la biologie est parfaitement connue. Par ailleurs, un dimorphisme sexuel bien marqué caractérise cette espèce d'Estrildidé (Ordre : Passériforme). En revanche, les oiseaux sur lesquels se basent la majorité des protocoles expérimentaux proviennent de la souche domestique de cette espèce (Tschirren et al. 2009). Ainsi, il est possible de se demander si certaines réponses phénotypiques obtenues ne sont pas propres à ces oiseaux domestiqués. En effet, du fait d'une divergence des pressions de sélection qui s'appliquent en milieu naturel et en milieu contrôlé, les résultats pourraient ne pas être applicables aux souches sauvages d'oiseau (Sossinka 1982; Zann 1996; Roff and Mousseau 2005; Rutstein et al. 2007).

Ici, nous nous sommes intéressés aux effets à long terme d'un stress post-natal, réalisé grâce à un design expérimental précis et robuste, sur des composantes essentielles de la fitness individuelle chez une espèce d'oiseau sauvage, le Moineau domestique. En plaçant en captivité des individus nés en milieu naturel, les réponses phénotypiques obtenues seront probablement proches de celles qu'il serait possible d'observer en milieu naturel. A l'aide de relevés novateurs et d'approches inédites focalisées sur les effets d'un stress post-natal sur des composantes phénotypiques essentielles de la fitness chez des moineaux adultes, nous nous sommes demandés :

Article 4

- (1) Un stress post-natal a-t-il un impact sur la gestion des dépenses énergétiques de moineaux adultes ?

Article 5

- (1) Un stress post-natal a-t-il un impact sur la qualité des signaux sexuels visuels mis en place par les mâles moineaux adultes ?

Article 6

- (1) Un stress post-natal a-t-il un impact sur l'effort reproductif de femelles moineaux adultes durant l'incubation et/ou l'élevage des jeunes ?

2. Matériel et méthodes

Dans le cadre de ce chapitre, seul le Moineau domestique a été utilisé pour réaliser des travaux de recherche. En effet, c'est la seule espèce pour laquelle un suivi fin à toutes les étapes de la vie (croissance, mue, hivernage, acquisition de la maturité sexuelle, reproduction, mort) est réalisable aisément grâce à la population captive présente sur le site du C.E.B.C.

Les méthodes utilisées pour répondre aux différentes questions de ce chapitre ont été détaillées dans la section précédente et sont également décrites dans les articles scientifiques associés à cette partie. Un résumé est présenté dans le tableau 9.

2.1 Protocole expérimental

Durant mon doctorat, l'intégralité des expérimentations réalisées chez le Moineau domestique sur les effets à long terme de la qualité des conditions de développement repose sur le protocole expérimental mené par Jacquelyn K. Grace dans le cadre de son post-doctorat avec Frédéric Angelier. L'objectif de ce protocole était de manipuler les taux de corticostérone de poussins avant leur départ du nid afin de reproduire, dans la gamme naturelle de variations de cette hormone chez cette espèce (Loiseau et al. 2008b; Angelier et al. 2016), l'exposition à des événements de stress aigus intenses. Par la suite, Jacquelyn a déterminé les effets de ces manipulations de taux plasmatiques de CORT à court et moyen terme sur la morphologie, la physiologie, le comportement et la survie des individus. Ma thèse s'inscrit dans ce projet de recherche en se concentrant sur les conséquences à long terme de ce stress post-natal sur les performances des individus mâtures sexuellement qui ont été gardés en captivité.

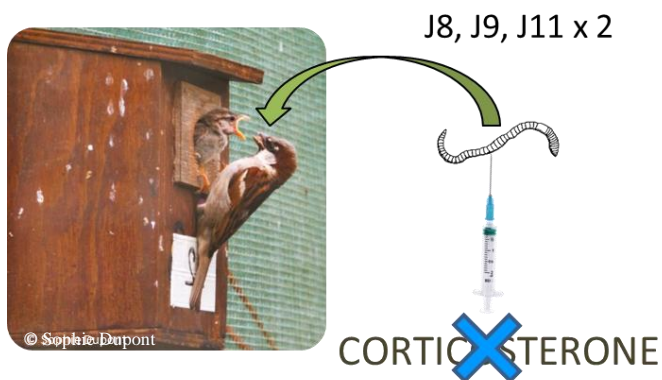
Jacquelyn a suivi durant l'été 2015 la reproduction de couples de moineaux installés dans des nichoirs artificiels placés en milieu naturel. Lorsque les poussins avaient atteint l'âge de 8 jours, ils ont tous été identifiés à l'aide de bagues plastiques colorées. C'est également à cet âge-ci que la modulation hormonale non-invasive a été initiée. Chez le Moineau domestique, le poussin reste au nid environ 15 jours. Ainsi, à l'âge de 8 jours, le poussin est à plus de la moitié de sa croissance pré-envol : ces yeux sont ouverts et, comme démontré chez une espèce de passereaux voisine – le Bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), l'axe HPA est fonctionnel et les poussins sont capables de réaliser des réponses hormonales lors d'un stress (Wada et al. 2007).

Au sein de chaque nichée, la moitié des poussins a été assignée au groupe expérimental et l'autre moitié au groupe témoin. L'affectation a été effectuée par alternance des deux groupes expérimentaux possibles (Témoin ou Expérimental) et selon l'ordre de capture des poussins au nid (exemple : poussin 1 – Témoin, poussin 2 – Expérimental, poussin 3 – Témoin etc). Entre deux nids, l'ordre d'alternance des deux groupes expérimentaux a été inversé (exemple : nid 1 – Témoin puis Expérimental, nid 2 – Expérimental puis Témoin).

Jacquelyn a reproduit la méthode mise en place par Breuner et al. (1998), validée sur différentes espèces d'oiseau (Breuner and Wingfield 2000; Saldanha et al. 2000; Löhms et al. 2006), tout en y apportant les modifications nécessaires pour que ce protocole expérimental soit adapté à l'espèce étudiée, le Moineau domestique (Loiseau et al. 2008b). Plus précisément, lorsque les poussins étaient âgés de 8 jours, elle leur a donné à manger un ver de farine (*Tenebrio molitor*) qui, pour la moitié des poussins de chaque nichoir visité, avait au préalable reçu une injection de 20 µL de 0,6 mg/mL de corticostérone dilué dans du diméthyl sulfoxyde (DMSO) – constituant alors le groupe expérimental ; qui, pour l'autre moitié, avait reçu 20 µL de DMSO – constituant le groupe témoin. A l'âge de 9 jours, les poussins ont reçu deux vers de farine (un le matin et un en début de soirée) traités au préalable de la même façon que le jour précédent (20 µL de 0,6 mg/mL de CORT dilué dans du DMSO ou 20 µL de DMSO pour le groupe expérimental et témoin respectivement). Au jour 11, la dose de CORT contenue dans le ver de farine administré aux poussins du groupe expérimental était plus élevée (afin de s'adapter à la taille et au poids des poussins) : il contenait 20 µL de 0,9 mg/mL de CORT dilué dans le DMSO (Figure 26). Grâce à la variabilité de la fréquence de ces visites au nid, elle a évité tout phénomène d'habituation des oiseaux et a engendré de l'imprédictibilité dans son dérangement, renforçant son design expérimental. Grâce à une prise de sang réalisée 40 minutes après l'ingestion du ver de farine à l'âge de 8 jours, elle a pu vérifier que les poussins ayant reçu de la corticostérone par ingestion durant leur croissance avaient bien des taux plasmatiques de CORT transitoirement plus élevés que chez les poussins n'en ayant pas reçu. Plus précisément, la concentration plasmatique des poussins du groupe Expérimental était 8,6 fois supérieure à celle des poussins du groupe témoin ($[CORT]_{\text{Expérimental}} = 76,74 \pm 11,44 \text{ ng/mL}$; $[CORT]_{\text{Témoin}} = 8,95 \pm 1,45 \text{ ng/mL}$). Cette concentration plasmatique fait partie de la gamme de variation physiologique naturellement présente chez cette espèce. Ainsi, la perturbation hormonale réalisée par Jacquelyn peut être assimilée à une réponse au stress naturelle pour un moineau.

Juste avant leur envol, vers l'âge de 13 jours en moyenne, la moitié des poussins de chaque nid, équitablement répartis entre nos deux groupes expérimentaux, a été récupérée et placée en captivité. Les poussins ont été installés par fratrie dans des cages adaptées. Jacquelyn, aidée de soigneurs, les a alors tous sevrés à la main avant de les placer dans les grandes volières extérieures du C.E.B.C. A mon arrivée au CEBC, j'ai alors utilisé ces moineaux pour comprendre l'impact à long terme d'un stress post-natal sur le phénotype et les performances des moineaux.

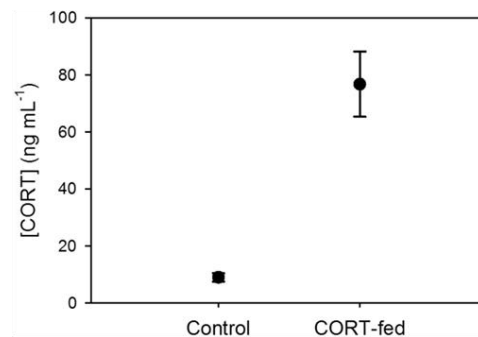
Groupe témoin



Groupe expérimental



[CORT] à l'âge de 8 jours



Grace et al. 2017

Figure 26 : Protocole expérimental consistant en la manipulation des taux plasmatiques de CORT durant le développement post-natal chez des poussins non-émancipés de Moineau domestique (Grace et al. 2017).

Tableau 9 : Résumé des différentes mesures et prélèvements effectués, et des indices et analyses de laboratoire associées. Le détail des méthodes est disponible dans la section Matériel et Méthodes de ce manuscrit et dans les manuscrits d'article correspondants.

Espèce	Indice	Mesures et prélèvements	Analyse de laboratoire	Manuscrit
Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Condition corporelle	Mesures morphologiques	Un stress post-natal impacte-t-il la taille/la condition corporelle à l'âge adulte ? Un stress post-natal impacte-t-il la taille/la condition corporelle des poussins produits ?	Arts. 4, 5 et 6
	Sexe de l'individu (pour les poussins) ; Longueur des télomères	Cellules sanguines	Un stress post-natal impacte-t-il la longueur des télomères des poussins produits ? Y a-t-il une différence de sensibilité des conditions de développement subies entre les poussins mâles et femelles ?	Art. 6
	Niveaux de CORT basal et induit par un stress	Plasma	Un stress post-natal impacte-t-il la sensibilité physiologique des poussins produits ?	Art. 6
	Hématocrite	Sang total	Un stress post-natal impacte-t-il l'état physiologique des poussins produits ?	Art. 6
	Gestion des dépenses énergétiques	Mesure de la consommation d'oxygène à 25°C	Un stress post-natal impacte-t-il le métabolisme basal des individus à l'âge adulte ?	Art. 4
		Mesure de la consommation d'oxygène à 5°C	Un stress post-natal impacte-t-il le métabolisme de thermorégulation des individus à l'âge adulte ?	Art. 4
		Perte de masse	Un stress post-natal impacte-t-il la perte de masse au cours de la nuit des individus à l'âge adulte ?	Art. 4
	Attractivité sexuelle/Qualité du reproducteur	Taille et couleur des signaux sexuels du mâle	Un stress post-natal impacte-t-il la qualité des signaux sexuels secondaires produits par les mâles à l'âge adulte ?	Art. 5
	Investissement parental	Comportement d'incubation et fréquence de nourrissage	Un stress post-natal impacte-t-il l'investissement des femelles adultes dans l'incubation et/ou l'élevage des jeunes ?	Art. 6

3. Stress post-natal et performances individuelles (métabolisme) chez le Moineau domestique

ARTICLE 4

Slowing down the metabolic engine:
impact of early-life corticosterone exposure on adult metabolism in house
sparrows (*Passer domesticus*).

Sophie M. Dupont^{1,*}, Jacquelyn K. Grace², Olivier Lourdaïs¹, François Brischoux¹, Frédéric
Angelier¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-ULR, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois,
France ;

² Dept. of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, College Station, TX
77843, USA.

Slowing down the metabolic engine:
impact of early-life corticosterone exposure on adult metabolism in
house sparrows (*Passer domesticus*).

Sophie M. Dupont^{1,*}, Jacquelyn K. Grace², Olivier Lourdais¹, François Brischoux¹, Frédéric
Angelier¹

¹ *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-ULR, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois,
France ;*

² *Dept. of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, College Station, TX 77843,
USA.*

* Corresponding author: sophie.dupont@cebc.cnrs.fr

Accepted in *Journal of Experimental Biology*

Abstract

Whole organism metabolism is an integrative process that determines not only the energy cost of living but also the energy output that is available for behavioral and physiological processes during the life cycle. Developmental challenge is known to affect growth, development of several organs, and several physiological mechanisms (such as HPA responsiveness, oxidative stress or immunity), which may altogether affect adult metabolism. All these developmental effects are likely to be mediated by glucocorticoids but the impact of developmental glucocorticoid exposure on adult metabolism has rarely been studied and the results are equivocal. In this study, we examined the impact of developmental exposure to corticosterone (CORT, the main avian glucocorticoid hormone) on RMR (resting metabolic rate, measured in thermoneutrality, 25°C) and TMR (thermoregulatory metabolic rate, measured in cold challenging condition, 5°C) in the House sparrow. Following experimental administration of CORT at the nestling stage, house sparrows were kept in captivity until adulthood when their metabolism was measured. We found that post-natal CORT exposure decreased both RMR and TMR in adult sparrows. This CORT-mediated reduction of metabolism was also associated with a reduced overnight body mass loss. Therefore, our results suggest that developmental CORT exposure can orient the phenotype towards an energy-saving strategy, which may be beneficial in a constraining environmental context.

Key-words: Early-life stress; Glucocorticoids; Energy expenditure; House sparrow

Introduction

Whole organism metabolism is an integrative process that determines not only the energy cost of self-maintenance (Daan et al., 1990; Bryant, 1997; McNab, 2002) but also the energy output that is available for individual behavioral and physiological processes during the life cycle (Biro and Stamps, 2010; Careau et al., 2011). Resting metabolic rate (RMR) is often referred as the energetic cost of the organism's self-maintenance (McNab, 1997; Speakman et al., 2004). For example, RMR is often positively correlated with the size of the organs of an organism (e.g. heart, liver, kidneys, and intestines, (Burness et al., 1998; Chappell et al., 1999; Chappell et al., 2007; Petit et al., 2014; Piersma et al., 1996). Importantly, RMR can also be positively associated with the expression of specific energy-demanding behaviors (reviewed in Biro & Stamps, 2010; Careau et al., 2011), suggesting that a high RMR is required to sustain high aerobic capacity and active lifestyle (i.e., the 'performance model', Careau et al., 2008). On the other hand, a low RMR may be associated with an energy-saving strategy, which may be beneficial especially during demanding life-history stages such as growth (e.g. Moe, 2004; Moe et al., 2005) or periods of poor food availability (Mathot et al., 2009). Recently, several studies have shown that RMR can be related to reproductive performance and survival in wild vertebrates although these results are context- and species-dependent (Auer et al., 2015; Blackmer et al., 2005; Boratyński and Koteja, 2010; Bouwhuis et al., 2014; Burton et al., 2011; Rønning et al., 2016).

Within a given species, there is often a high inter-individual variation in RMR, which cannot be explained by multiple traits including body mass, sex, age, environmental conditions, or reproductive status (Broggi et al., 2007; Burton et al., 2011; Careau et al., 2008; Konarzewski and Książek, 2013; Speakman et al., 2004). There is good evidence that metabolic rate is at least partly heritable (e.g. Nilsson et al., 2009; Rønning et al., 2007; Sadowska et al., 2005) and repeatable, sometimes over long periods, within individuals (e.g. Bech et al., 1999; Bouwhuis et al., 2011; Broggi et al., 2009; Rønning et al., 2005). In other words, some individuals consistently have a higher RMR than others. This suggests that individuals differ in their energetic cost of living, and potentially in their ability to sustain the high energy requirements of specific behavioral or physiological processes and life-history stages (Nilsson, 2002; Careau et al., 2008). Despite the importance of RMR in determining energy budget (e.g. Moe et al., 2005; Vézina et al., 2006) and potentially performance (e.g. Larivée et al., 2010; Rønning et al., 2016), little is known regarding the origin of inter-individual variation in RMR (Speakman et al., 2004; Vézina et al., 2006; Careau et al., 2008; Burton et al., 2011).

Developmental conditions can affect growth, development of several organs, and several physiological mechanisms (such as HPA responsiveness, oxidative stress or immunity efficiency), which are known altogether to affect metabolism (Moe, 2004; Vézina et al., 2009; Burton et al., 2011; Schmidt et al., 2012). For example, there is convincing evidence that developmental food restriction will induce a short-term metabolic compensation with a RMR reduction in birds (Moe, 2004; Moe et al., 2005; Rønning et al., 2009). Similarly, developmental conditions have been shown to impact adult metabolism (Burton et al., 2011). For example, high postnatal brood competition and low-quality postnatal diet are associated with higher adult RMR in zebra finches (*Taeniopygia guttata*, Burness et al., 2000; Careau et al., 2014; Criscuolo et al., 2008; Verhulst et al., 2006) while developmental exposure to chronic traffic noise is associated with reduced RMR in adult house sparrows (*Passer domesticus*, Brischoux et al., 2017). In the zebra finch, there is also evidence that maternal effects, such as the deposition of maternal testosterone in eggs, have short- (Tobler et al., 2007) and long-term impacts on RMR in offspring (Nilsson et al., 2011).

Hormones are thought to be the main mediators of prenatal and postnatal effects of developmental conditions on adult phenotype (Groothuis et al., 2008). Among endocrine mechanisms, glucocorticoids are probably among the best candidates to mediate the impact of developmental conditions on adult metabolism. Glucocorticoids are classically secreted in response to a disruption of homeostasis (McEwen and Wingfield, 2003; Romero et al., 2009) and work to restore homeostasis by mediating morphological, physiological and behavioral changes in vertebrates (Angelier and Wingfield, 2013; Wingfield et al., 1998). In birds, elevated corticosterone levels (the main glucocorticoid secreted in birds) are associated with multiple physiological processes, which are not necessarily related to stress responses (MacDougall-Shackleton et al. 2019). Corticosterone action and regulation are associated with many complex cascade effects, which are derived from the activation of several types of corticosterone receptors (Romero 2004; Landys et al. 2006; MacDougall-Shackleton et al. 2019). In growing chicks, exposure to exogenous CORT increases begging rates, thereby increasing parental effort to help chicks survive this short-term challenge (Kitaysky et al., 2001; Loiseau et al., 2008). Developmental glucocorticoid exposure is also known to have long-term impacts on morphology (e.g. organ size and body composition, Searcy et al., 2004; reviewed in Schoech et al., 2011) and physiology (e.g., immunity and several hormonal pathways, De Coster et al., 2011; Marasco et al., 2016; Zito et al., 2017, reviewed in Spencer, 2017).

For example, developmental glucocorticoid exposure is known to affect the functioning of the HPA axis and to result in either an increased or a decreased sensitivity of this endocrine axis during adulthood (reviewed in Schoech et al. 2011; Love & Williams 2008; Marasco et al. 2012; Schmidt et al. 2014). In addition, glucocorticoids are known to be closely linked to metabolism and energy expenditures (Astheimer et al., 1992; Jimeno et al., 2017; Jimeno et al., 2018; Landys et al., 2006). For example, an increase in circulating glucocorticoids levels is known to promote lipid and glucose mobilization (Sapolsky et al. 2000) and to increase locomotor activity (Astheimer et al. 1992; Lynn et al. 2003). Accordingly, post-developmental glucocorticoid exposure may affect metabolism through its influence on the functioning of the HPA axis. Surprisingly, the impact of developmental glucocorticoid exposure on adult metabolism has been studied in only two studies and the results are somehow equivocal. Thus, Schmidt et al. (2012) found that developmental exposure to corticosterone resulted in increased RMR in female but not in male song sparrows (*Melospiza melodia*). In the zebra finch, Spencer & Verhulst (2008) found that developmental corticosterone exposure did not impact RMR during adulthood. Most studies on developmental glucocorticoid exposure have focused on RMR while neglecting metabolic rate under constraining conditions (e.g. thermal challenging conditions, TMR, which reflect realistic environmental variations) despite its ecological importance (Biro and Stamps, 2010; Burton et al., 2011; Careau et al., 2008).

In this study, we examined the impact of developmental exposure to corticosterone on metabolism in the house sparrow. Following experimental administration of corticosterone at the nestling stage, house sparrows were kept in captivity until adulthood (see Grace et al., 2017a; Grace et al., 2017b) when their metabolism was measured. We specifically measured their RMR (thermoneutrality, 25°C) and their TMR (thermoregulatory metabolic rate, when they were exposed to challenging, cold thermal conditions, 5°C). To better assess the consequences of a potential effect of developmental corticosterone exposure on metabolism, we also monitored overnight body mass loss in corticosterone-treated and control house sparrows at 25°C and 5°C. Wild birds cannot forage at night, and thus, during the winter must maintain homeostasis while fasting under cold temperatures. In that context, their ability to maintain their body mass overnight may be a crucial determinant of overnight survival (Burns et al., 2013; Lima, 1986) and/or of the foraging activity the next morning (Bednekoff and Houston, 1994; McNamara et al., 1994; Moiron et al., 2018; Pitera et al., 2018). The effect of a developmental challenge on adult metabolism remains controversial in the literature, and several studies found contradictory patterns (e.g. Verhulst et al., 2006; Spencer & Verhulst, 2008; Schmidt et al., 2012; Careau et al., 2014; Brischoux et al., 2017).

Therefore, it is difficult to establish a directional prediction. Because we logically expect that a high metabolism will be associated with the use of body reserves notably when food is absent (e.g. at night) or limited, we predict that the potential effect of developmental CORT exposure on RMR or TMR may translate into an effect on overnight body mass loss.

Material & Methods

Post-natal corticosterone treatment

This study focused on thirty-four two-year-old house sparrows (21 females and 13 males), which were exposed to corticosterone during their development (CORT-fed group, $N_{\text{female}} = 10$; $N_{\text{male}} = 7$) or not (control group, $N_{\text{female}} = 11$; $N_{\text{male}} = 6$). Briefly, all these sparrows were born in artificial and accessible nest boxes from a free-living population. They were fed 4 times during their development (once at 8 and 9 days post-hatching respectively and twice at 11 days post-hatching) with mealworms containing either corticosterone dissolved in dimethyl sulfoxide (DMSO, CORT-fed group) or DMSO only (control group, see (Grace et al., 2017b) for details). This ingestion of CORT-treated mealworm resulted in transient increased circulating CORT level (8.6-fold) in house sparrow chicks (Grace et al., 2017a). Previous work conducted on house sparrow found similar circulating CORT level during a standardized capture-restraint test (Angelier et al., 2016), demonstrating our CORT level manipulation was within physiological range. At fledging, all these birds were captured, raised in individual cages (45.5 x 35.5 x 51 cm) and were kept in semi-captivity (outdoor aviaries 5 x 5 x 2 m) with food and water *ad libitum* (commercial seed mixture), salt/mineral blocks, and millet on the stalk. We previously tested the impact of this post-hatching corticosterone exposure on growth, morphology, behavior, and survival (see Dupont et al., 2019; Grace et al., 2017a; Grace et al., 2017b). Briefly, CORT-fed individuals were smaller as nestlings but were able to compensate for this bad start and there was no impact of the post-natal CORT treatment on body size or body condition at juvenile and adult stages (Grace et al., 2017b). In addition, we found that CORT-fed house sparrows had lower antipredator skills and had smaller visual ornaments than controls. In the current study, we specifically measured our variables of interest (RMR, TMR and overnight body mass loss) in 17 of these CORT-fed (10 females and 7 males) and in 15 of these control (10 females and 5 males) sparrows.

Metabolic measurements

Metabolic rate was measured using multichannel flow-through respirometry (RM8 Multiplexer, Sable System). All our measurements were conducted between the 10th and the 27th of January 2017 (winter night temperature, range: from -5°C to 10°C) and followed the protocols previously described (see Dupoué et al., 2015; Powolny et al., 2016). On the day of metabolic measurement, birds (two-year-old) were captured at 3:00 pm from the outdoor aviaries and their tarsus length and wing length were measured with a sliding caliper or a graduated ruler, respectively. Tarsus and wing length did not differ between CORT-fed and control groups (ANOVAs, tarsus length: $F_{1,32} = 0.059$, $p = 0.810$, wing length: $F_{1,32} < 0.001$, $p = 0.759$). Before 4:00 pm, all birds were placed in individual cages similar to those used during the rearing period in a designated room with food and water *ad libitum*. At 6:00 pm, food was removed from cages to ensure that individuals were fasting during subsequent metabolic measurements. At 8:00 pm, birds were weighed with an electronic scale and immediately placed in a dark hermetic box with a perch (Glass box, internal volume = 3000 mL) that was placed in walk-in chamber already adjusted to the testing temperature (25°C or 5°C). We measured metabolic rates of seven individuals per session because our multichannel open-circuit respirometry unit (Sables system, Las Vegas, NV) is composed of eight analyzer chambers, one of which remained empty as a control. Outside air was provided at a constant flow (~ 450 mL/min) to each box through an air pump (Bioblock Scientific 551) and a mass-flow controller (FlowBar-8, Sable Systems). Then, sequential samples were taken from expelled air of each box via a gas flow switcher (RM-Multiplexer, Sable Systems). Before water was stripping from the air using Drierite (W. A. Hammond Drierite, Xenia, OH), expelled air passed through a hygrometer (RH 300, Sable Systems). Then, dried air samples were sent to the CO₂ analyzer (CA10A, Sable Systems) and then to the O₂ analyzer (FC10A, Sable Systems). All the hardware outputs were simultaneously recorded (UI-2, Sable Systems). At 6:00 am (the following day), all birds were removed from the metabolic chambers and immediately weighed. Because air and water analysis were achieved one chamber at a time, the eight chambers were sequentially sampled during 15 min periods (see Brischoux et al. 2017). Each individual was tested at two temperatures (25°C and 5°C, which correspond respectively to the lower limit of this species' thermoneutral zone (defining as the lowest nocturnal metabolic rate measured according to the calorimetric chamber temperature, Hudson & Kimzey, 1966) and to a mildly challenging temperature (birds are facing minimal temperature ranging from -5°C to 10°C during that period of the year at the study site) to determine RMR and TMR for each individual.

Half of the individuals were first tested at 25°C, and one week later at 5°C. The other half was first tested at 5°C, and one week later at 25°C.

Respiratory values of O₂ and CO₂ concentrations were extracted from stable resting periods. This extraction was blinded to the group allocation of each individual. We then calculated mean overnight flow rate and individual's and baseline's respiratory values of O₂ and CO₂ for each thermal condition (25°C and 5°C). Sparrow oxygen consumption (VO₂, mL.min⁻¹) were calculated at each studied temperature using respirometric equations derived from Lighton, (2008):

$$VO_2 = \text{flow rate} \times \frac{(F_iO_2 - F_eO_2) - F_eO_2 \times (F_eCO_2 - F_iCO_2)}{1 - F_eO_2}$$

where FeO₂ is the mean fractional proportion of O₂ entering the chamber, FiO₂ is the mean fractional proportion of O₂ exiting the chamber, FeCO₂ is the mean fractional proportion of CO₂ entering the chamber, and FiCO₂ is the mean fractional proportion of CO₂ exiting the chamber.

Water density was extracted blindly from stable resting periods. We then calculated mean overnight flow rate and individual's and baseline's water density for each thermal condition (25°C and 5°C). Mean overnight total evaporative water loss (EWL, mL.min⁻¹) was calculated at each studied temperature using the equation derived from (Withers, 1977):

$$EWL = \text{flow rate} \times (\text{Water density}_{\text{Analyzed chamber}} - \text{Water density}_{\text{Baseline}}) \times 1.44$$

'Water density_{Analyzed chamber}' is the mean overnight water density in the chamber containing a bird and 'Water density_{Baseline}' is the mean overnight water density in the empty chamber.

Overnight Mass loss

Overnight body mass loss was calculated at each studied temperature using the following equation:

$$\text{Body mass loss (\%)} = 100 \times \frac{\text{Initial body mass} - \text{Final body mass}}{\text{Initial body mass}}$$

'Initial body mass' was mass the day before metabolism measurements, taken at 8:00 pm, while final body mass was mass at 6:00 am the following morning.

Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R.3.1.1 (R core Team, 2015). Firstly, we ran linear mixed-effect models (LMER) with a normal error distribution to test the influence of the post-natal CORT treatment on (1) oxygen consumption, (2) evaporative water loss and (3) body mass loss. For each model we tested the effect of post-natal CORT treatment, thermal condition, initial body mass and sex. We also tested following interactions “post-natal CORT treatment x thermal condition”, “post-natal CORT treatment x sex”, “thermal condition x sex”. For all models, we included individual identity as a random effect because each bird was tested twice (25°C and 5°C). Secondly, we ran two linear models (LM) according to our two thermal conditions (respectively at 25°C and 5°C) with a normal error distribution to test the influence of oxygen consumption on overnight body mass loss. We ran one model per thermal condition because oxygen consumption was strongly affected by thermal conditions and these two explanatory variables could not be included simultaneously in the model (Graham, 2003). For these two models, sex and the interaction “oxygen consumption x sex” were also included as explanatory variables. In addition, we ran two LMER according to our two post-natal treatments (respectively CORT-fed and Control individuals) with a normal error distribution to determine the influence of thermal condition on overnight body mass loss. We ran one model per post-natal treatment because body mass loss strongly differed between post-natal treatments. In these models, we included individual identity as a random effect. Best-fitting models were selected via an information-theoretic approach using the Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc), and applying the principle of parsimony (Burnham and Anderson, 2002). Parameters' estimates (Estimate \pm standard error), t-value and p-value of fixed effects are given for the best models.

Ethic statements

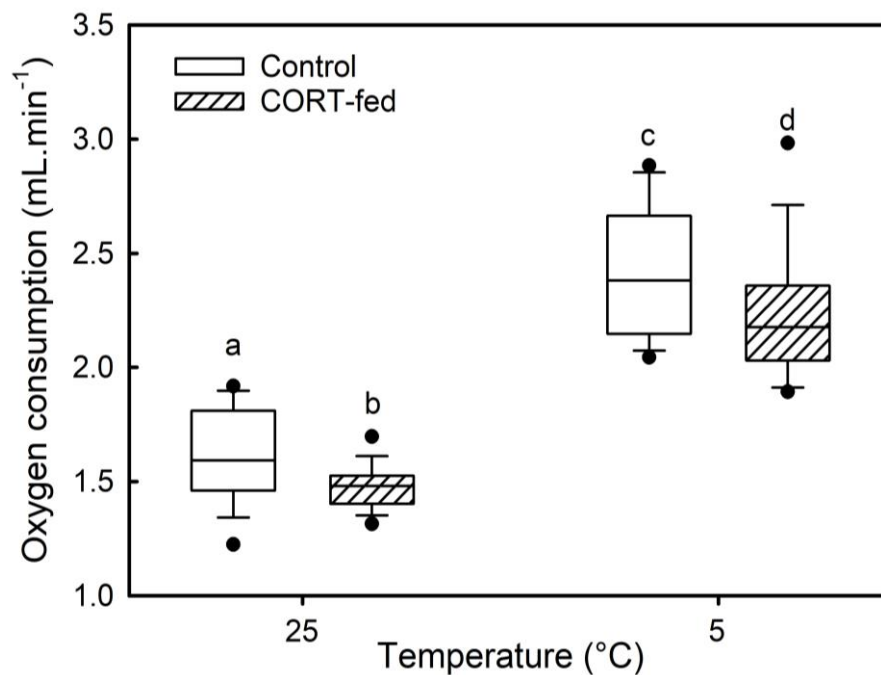
Permissions to capture, sample, and hold house sparrows in captivity was issued by the French government (DREAL, Poitou-Charentes, permit delivered to Frederic Angelier) and by the Muséum National d'Histoires Naturelles. All experiments procedures were approved by the French government (R45GRETAF1-10) and Centre National de la Recherche Scientifique, and conform to guidelines set forth by the French Ministry of Higher Education and Research and Ministry of Agriculture and Fisheries.

Results

Oxygen consumption

Oxygen consumption was significantly lower in CORT-fed individuals compared to controls (Table 1; Fig. 1). In addition, individuals consumed significantly more oxygen at 5°C compared to 25°C (Table 1; Fig. 1), indicating that TMR was significantly higher than RMR. There was a positive effect of initial body mass on oxygen consumption (Table 1; Fig. 1). However, there was no significant effect of sex, or any interaction term on oxygen consumption (Table 1), suggesting that CORT-fed individuals consumed less oxygen than control ones at both 25°C and 5°C. Body mass did not differ between CORT-fed individuals and controls (LM, post-natal CORT treatment, $F_{1,32} = 1.90$, $P = 0.177$; Sex, $F_{1,31} = 0.076$, $P = 0.785$; interaction, $F_{1,30} = 0.455$, $P = 0.505$).

Figure 1: Difference in oxygen consumption (RMR and TMR) between the two thermal conditions (25°C and 5°C) in 34 adults house sparrow exposed to corticosterone (CORT-fed, N = 17) or not (Control, N = 17) during their development. Shaded boxplots represent CORT-fed individuals. White boxplots represent Control individuals. Box-and-whisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the top and bottom quartiles, respectively; the line across the box represents the mean. The ends of the whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers. Different letters denote statistical significance between two groups (linear mixed-effect model, $p < 0.05$).



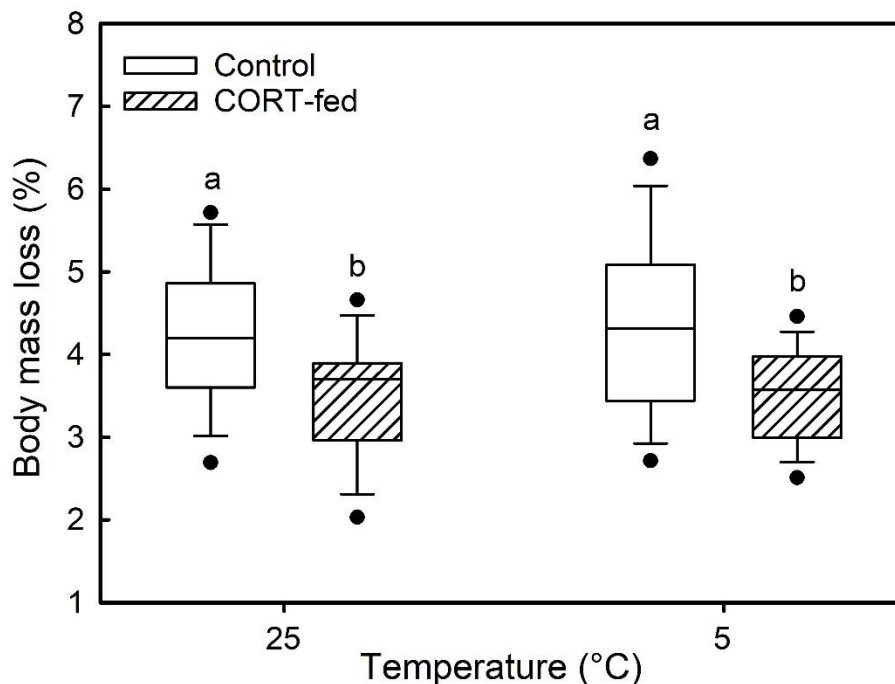
Evaporative water loss

Evaporative water loss was significantly higher in the thermoneutral condition rather than in the cold challenging condition (Supplementary table 1; Supplementary figure 1). However, there was no significant effect of post-natal CORT treatment, sex or any interaction on evaporative water loss (Supplementary table 1).

Body mass loss

Body mass loss was significantly lower in CORT-fed individuals compared to controls (Table 1; Fig. 2). Surprisingly, we found that overnight body mass loss was not higher when the birds were maintained at 5°C relative to 25°C (Table 1). In addition, there was no significant effect of sex, or any interaction term on body mass loss (Table 1; Fig. 2).

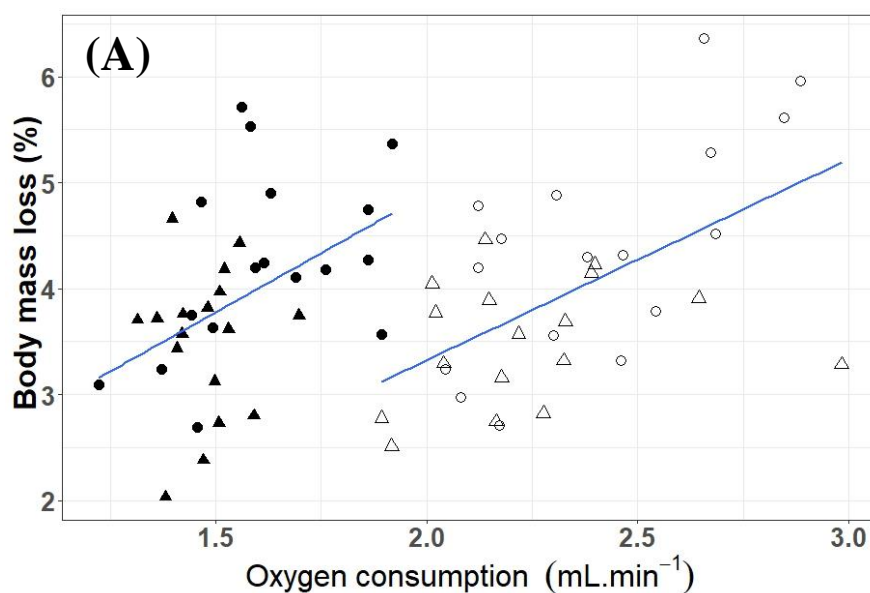
Figure 2: Difference in overnight body mass loss between the thermal conditions (25°C and 5°C) in 34 adults house sparrow exposed to corticosterone (CORT-fed, N = 17) or not (Control, N = 17) during their development. Shaded boxplots represent CORT-fed individuals. White boxplots represent Control individuals. Box-and-whisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the top and bottom quartiles, respectively; the line across the box represents the mean. The ends of the whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers. Different letters denote statistical significance between two groups (linear mixed-effect model, $p < 0.05$).

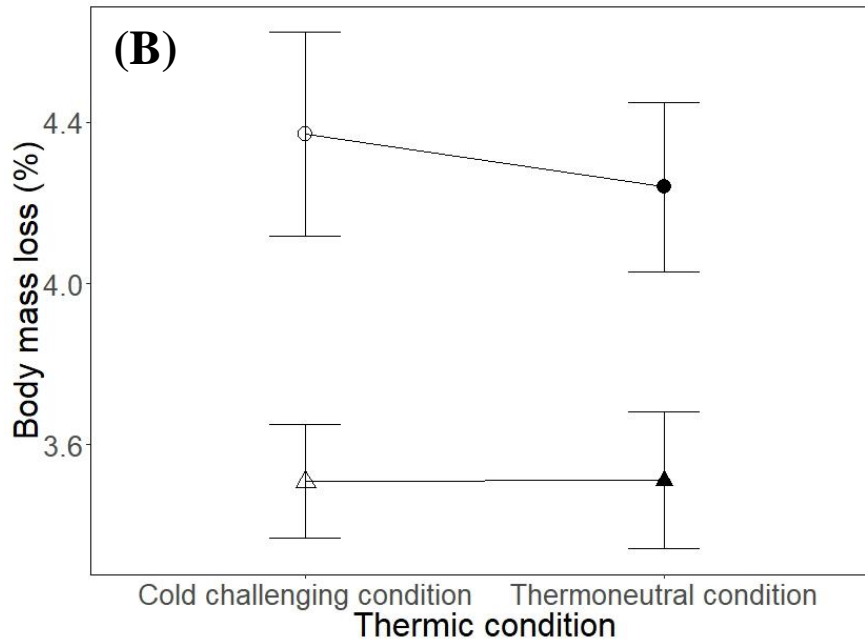


Body mass loss and oxygen consumption

Both at 25°C and 5°C, body mass loss was significantly and positively explained by oxygen consumption (Table 1; 25°C: $r^2 = 0.219$; 5°C: $r^2 = 0.375$; Fig. 3A). There was no significant effect of sex, or the interaction “sex x oxygen consumption” on body mass loss (Table 1). Body mass loss did not differ between thermal conditions (25°C vs. 5°C) for both CORT-fed and control sparrows (LMER, CORT-fed: $P = 0.789$; Control: $P = 0.744$; Fig. 3B).

Figure 3: Relationship between overnight body mass loss and (A) oxygen consumption (RMR and TMR) and (B) thermal condition in 17 CORT-fed and 17 Control adult house sparrows, held at either 25°C (black symbols) or 5°C (white symbols). Triangle and circle points represent CORT-fed and Control individuals, respectively. The lines represent the relationship between individual body mass loss and (A) oxygen consumption in thermoneutral conditions (25°C; LMER: $p = 0.005$) and in a mildly challenging condition (5°C; LMER: $p < 0.001$) for CORT-fed and Control adults, combined.





Discussion

In this study, we experimentally demonstrated for the first time that developmental CORT exposure can reduce metabolism later in life in a wild vertebrate species. Accordingly, we demonstrated that post-natal CORT exposure decreased both RMR and TMR during adulthood. In line with these results, we found that house sparrows that were exposed to CORT as nestlings had lower overnight body mass loss as adults at both normal and low temperatures. Therefore, our results suggest that developmental CORT exposure can slow down metabolic rate during adulthood, potentially through a direct effect on metabolism or an indirect CORT-mediated effect on metabolism if the HPA axis of CORT-fed individuals is down-regulated. This CORT-mediated metabolic response may be an adaptive response to developmental constraints through alteration of the individual's somatic state (somatic state-based adaptive developmental plasticity *sensu* Nettle & Bateson 2015) and/or it could orient the phenotype towards an energy-saving strategy, which might be beneficial later in life if the environmental context remains constraining (e.g. low food availability, “the environmental matching hypothesis”, Monaghan, 2008; informational developmental plasticity *sensu* Nettle & Bateson 2015). Alternatively, this reduced metabolism could entail costs (survival cost or reproductive costs), especially if it is associated with a lower maximal metabolic rate (MMR), as previously found in other studies (Hayes and O'Connor, 1999; Petit et al., 2016).

Impact of developmental CORT exposure on RMR and TMR

In this experimental study, we found that post-natal CORT exposure was associated with lower adult metabolic rate in a wild bird species. Additionally and according to our expectation, we found that house sparrows had a higher metabolic rate when exposed to challenging temperature (see also Carleton & Del Rio, 2005; Vézina et al., 2006; Nzama, Downs, & Brown, 2010). Our experimental CORT manipulation was associated not only with a reduced RMR (i.e., measured at thermoneutrality) but also a reduced TMR (i.e., measured when the individuals were held at 5°C). These results provide convincing evidence that developmental CORT exposure slows down the metabolic set-up under both favorable and challenging temperature conditions in our study species.

Our metabolic results are somewhat surprising because developmental nutritional constraints have been associated with an increased adult RMR in another passerine species, captive zebra finches (Careau et al., 2014; Criscuolo et al., 2008; Verhulst et al., 2006). However, Spencer & Verhulst (2008) did not find any evidence that developmental CORT exposure affects RMR during adulthood in this same species. Additionally, developmental constraints are associated with decreased RMR in several other bird species (Brzęk and Konarzewski, 2001; Moe, 2004; Brischoux et al., 2017), and can have sex-specific effects on metabolism within a species (Schmidt et al., 2012). Together, these studies suggest that the impact of developmental conditions on metabolism probably depends on the context, timing and duration of stressor experience, sex, and species. Overall, our study demonstrates that developmental conditions and more specifically, developmental CORT exposure, can shape the metabolic phenotype at adult stages through direct effects. In addition, developmental CORT exposure may have acted on metabolism through an indirect effect on endocrine systems (e.g. functioning of the HPA axis, modifications of tissue-specific CORT receptor density, or change in Corticosterone Binding Globulin regulation). For instance, the HPA axis of CORT-fed birds could be down-regulated in comparison to control birds. Consequently, they could have lower circulating CORT levels than controls when transferred to the metabolic chambers and this could be associated with a lower metabolic rate since CORT is known to increase metabolism in birds. However, this hypothesis seems to be unlikely because all individuals have been maintained in individual cages for long period before that experiment and they were therefore habituated to these captive conditions (Grace et al. 2017a; Grace et al. 2017b). In addition, they stayed in these cages during several hours before the actual metabolic measurements.

Importantly, developmental constraints (e.g. nutritional deficit) and developmental CORT exposure may not always have the same effect on metabolism, especially because naturalistic constraints, such as food constraints, may affect metabolism independently of CORT. This may indeed explain the discrepancy between our results and those from previous studies, which manipulated nutritional conditions (Verhulst et al. 2006; Schmidt et al. 2012; Careau et al. 2014), and found that nutritional constraints could be associated with no change or an increase in RMR. Our study however emphasizes that elevated physiological doses of CORT during the developmental period (within the natural range of the species, Angelier et al. 2016) affects metabolism. Therefore, naturalistic developmental constraints (e.g. food restriction) could affect metabolism through an effect of increased CORT levels on metabolism or other physiological mechanism related to metabolism, as previously suggested in the zebra finch (Schmidt et al. 2012).

In birds, metabolism is mainly determined by organ size and body composition because all organs do not have the same energy need to function properly (reviewed in Burton et al., 2011). For instance, organ sizes can significantly contribute to whole-organism metabolic rate in laboratory mice, especially the sizes of energy-demanding organs such as liver, kidneys, heart, muscles and intestines (Konarzewski & Diamond, 1995, reviewed in Swanson et al., 2017). Similarly, specific organs may play a key role in explaining the differences in RMR and TMR that we reported in this study (Salin et al., 2016, reviewed in Norin & Metcalfe, 2019). In a previous study, we found that exposure to developmental CORT was associated with a delayed growth (Grace et al., 2017a; Grace et al., 2017b), which may have affected the development of specific organs. Supporting this possibility, developmental CORT exposure has been reported to alter organ morphology and function in endotherms (reviewed in Rinaudo & Wang, 2012; Careau et al., 2014). Although CORT-treated and control nestlings had similar body size and body mass at adulthood (this study, Grace et al., 2017b), they may differ in organ size or function. Therefore, our results suggest that developmental CORT exposure may be associated with a mass-independent change in tissue metabolic activity (Vézina et al., 2006). Further studies are now necessary to assess body composition and organ mass to test this hypothesis.

Developmental CORT exposure may also have affected some endocrine pathways, which are known or suspected to regulate metabolism in vertebrates (e.g., the Hypothalamic-Pituitary-Thyroid (HPT) axis, McNabb, 2006; and the Hypothalamic-Pituitary-Adrenal (HPA) axis, Jimeno et al., 2017; Landys et al., 2006).

Several studies have shown that these two axes and circulating levels of corticosterone and thyroid hormones are positively correlated with RMR, activity, and energy expenditure in vertebrates (corticosterone: Astheimer et al., 1992; Jimeno et al., 2017, 2018; thyroid hormones: Chastel et al., 2003; Vézina et al., 2009; Elliott et al., 2013; Welcker et al., 2013). Others have reported that developmental constraints or developmental CORT exposure can down-regulate the HPA axis later in life with a potential negative effect on metabolism (reviewed in Schoech et al., 2011). Similarly, developmental food restriction was associated with a concomitant reduction of metabolism and circulating levels of thyroid hormones in Japanese quails (Rønning et al., 2009). However further studies are necessary to test this functional hypothesis in our study species and it would be relevant to measure CORT and thyroid hormones concentrations in addition to metabolism and energy expenditures.

Body mass loss, metabolism, and potential fitness consequences.

Surprisingly, we found that overnight body mass loss was not higher when the birds were maintained at 5°C relative to thermoneutrality (i.e. 25°C). This result appears puzzling because TMR was much higher than RMR in our study, suggesting that house sparrows were expending more energy when held at 5°C relative to thermoneutrality. This result is supported by another study, which reported important differences in metabolism between two groups of house sparrows, but no difference in their overnight body mass loss (Nzama et al., 2010). This pattern probably results from differences in evaporative water loss (EWL) between the two thermal conditions. In our study, EWL was much more important when sparrows were held at 25°C relative to 5°C (see Supplementary figure 1 and supplementary table 1), suggesting that sparrows were losing more water but less body reserves at 25°C than 5°C.

Developmental CORT exposure was associated with a lower overnight body mass loss in adult house sparrows in our study. In other words, CORT-fed birds lost less mass relative to controls after a night of fasting regardless of the ambient temperature (25°C or 5°C). This difference in body mass loss between CORT-fed and control sparrows appears to result from their differences in metabolism because metabolism is associated with energy expenditure and body reserve catabolism in fasting animals (McNab, 2002; Speakman et al., 2004; Swanson, 2010). Indeed, we found a positive and significant relationship between metabolism and overnight body mass loss at both 25°C and 5°C. Reduced overnight metabolism and body mass loss may be adaptive by allowing house sparrows to save their energy under unfavorable environmental conditions, such as low food availability or inclement weather (Reinertsen and Haftorn, 1986).

This may be especially important in winter because overnight fasting is particularly energetically constraining for wild birds during that period (low temperature, longer nights and prolonged fasting; (Krams et al., 2010; Krams et al., 2013; Burns et al., 2013). Supporting this interpretation, a few studies have reported that reduced metabolism can be associated with higher overwintering survival in mammals and birds (e.g., red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, Larivée et al., 2010; blue tits, *Cyanistes caeruleus*, Nilsson & Nilsson, 2016).

Yet, other studies have reported reduced survival associated with lower RMR (e.g., Nilsson & Nilsson, 2016; Scholer et al., 2019). Thermogenesis requires a high RMR (Vézina et al., 2006), a process that is critical to birds such as sparrows that elevate body temperature primarily by shivering (a process dependent on the size of pectoral muscles, O'Connor, 1995; O'Connor, 1995; Dawson & O'Connor, 1996; Swanson, 2001; Hohtola, 2004). Therefore, although CORT-fed sparrows may benefit from a lower metabolic rate by conserving energy in the short-term, they may be less able to tolerate prolonged periods of cold compared to control birds with higher metabolic rates. In this study, we did not measure body temperature and CORT-fed sparrows could therefore have a lower metabolism because of a reduced body temperature. At the ultimate level a lower body temperature is usually associated with reduced performance (especially in term of maintenance) suggesting that CORT-fed individuals could have a lower survival especially when cold conditions occur. We have also previously found that sparrows fed with CORT as nestlings had depressed adult evasive behavior (i. e. were easier to catch), suggesting that they may have less flight and/or neuromuscular abilities compared to controls (Grace et al., 2017a). In addition, in late winter, a low RMR has been associated with reduced reproductive performance in the study species (i. e. delayed laying date, Chastel et al. 2003). Altogether, these results and interpretations also suggest that a reduced RMR could be associated with costs in CORT-fed sparrows. Interestingly, the relative costs and benefits of a reduced metabolism is likely to depend on the environmental context, which may explain why several studies have failed to find consistent relationships between metabolism and fitness in vertebrates (Burton et al., 2011; Nilsson & Nilsson, 2016; Rønning et al., 2016). Further studies focusing on fitness metrics (survival and reproduction) are now required to fully assess the fitness costs and benefits of this CORT-mediated effect of developmental conditions on metabolism.

Acknowledgements

We thank A. Dupoué for his technical advice and B. Picard for his support during field work. This material is based upon work supported under a Fondation Fyssen Postdoctoral Fellowship to J. K. Grace. This work was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique, the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, the CPER ECONAT, and the Agence Nationale de la Recherche (ANR project URBASTRESS, ANR-16-CE02-0004-01 to F. Angelier). S. M. Dupont was supported by a grant from the Conseil Général des Deux-Sèvres and the Région Nouvelle-Aquitaine.

Competing interests

No competing interests declared.

Authors' contribution

S.M.D., J.K.G., and F.A. designed the study, collected field data and carried out data analyses and drafted the manuscript. S.M.D. and O.L. ran metabolic measurements. F.B. and O.L. helped drafted the manuscript. All authors gave final approval for publication.

Funding information

This material is based upon work supported under a Fondation Fyssen Postdoctoral Fellowship to J. K. G. This work was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique, the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, the CPER ECONAT, and the Agence Nationale de la Recherche (ANR project URBASTRESS ANR-16-CE02-0004-01 to F. Angelier). S. M. D. was supported by a grant from the Conseil Général des Deux-Sèvres and the Région Nouvelle-Aquitaine.

Data accessibility

Data will be accessible as a supporting information file.

References

Angelier, F. and Wingfield, J. C. (2013). Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: theory, hypotheses and perspectives. *Gen. Comp. Endocrinol.* **190**, 118–128.

- Angelier, F., Meillère, A., Grace, J. K., Trouvé, C. and Brischoux, F.** (2016). No evidence for an effect of traffic noise on the development of the corticosterone stress response in an urban exploiter. *Gen. Comp. Endocrinol.* **232**, 43–50.
- Astheimer, L. B., Buttemer, W. A. and Wingfield, J. C.** (1992). Interactions of corticosterone with feeding, activity and metabolism in passerine birds. *Ornis Scand.* **23**, 355.
- Auer, S. K., Salin, K., Rudolf, A. M., Anderson, G. J. and Metcalfe, N. B.** (2015). The optimal combination of standard metabolic rate and aerobic scope for somatic growth depends on food availability. *Funct. Ecol.* **29**, 479–486.
- Bech, C., Langseth, I. and Gabrielsen, G. W.** (1999). Repeatability of basal metabolism in breeding female kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **266**, 2161–2167.
- Bednekoff, P. A. and Houston, A. I.** (1994). Avian daily foraging patterns: effects of digestive constraints and variability. *Evol. Ecol.* **8**, 36–52.
- Biro, P. A. and Stamps, J. A.** (2010). Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends Ecol. Evol.* **25**, 653–659.
- Blackmer, A. L., Mauck, R. A., Ackerman, J. T., Huntington, C. E., Nevitt, G. A. and Williams, J. B.** (2005). Exploring individual quality: basal metabolic rate and reproductive performance in storm-petrels. *Behav. Ecol.* **16**, 906–913.
- Boratyński, Z. and Koteja, P.** (2010). Sexual and natural selection on body mass and metabolic rates in free-living bank voles: selection on metabolic rate. *Funct. Ecol.* **24**, 1252–1261.
- Bouwhuis, S., Sheldon, B. C. and Verhulst, S.** (2011). Basal metabolic rate and the rate of senescence in the Great tit. *Funct. Ecol.* **25**, 829–838.
- Bouwhuis, S., Quinn, J. L., Sheldon, B. C. and Verhulst, S.** (2014). Personality and basal metabolic rate in a wild bird population. *Oikos* **123**, 56–62.
- Brischoux, F., Meillère, A., Dupoué, A., Lourdais, O. and Angelier, F.** (2017). Traffic noise decreases nestlings' metabolic rates in an urban exploiter. *J. Avian Biol.* **48**, 905–909.
- Broggi, J., Hohtola, E., Koivula, K., Orell, M., Thomson, R. L. and Nilsson, J.-Å.** (2007). Sources of variation in winter basal metabolic rate in the Great tit. *Funct. Ecol.* **21**, 528–533.
- Broggi, J., Hohtola, E., Koivula, K., Orell, M. and Nilsson, J.-Å.** (2009). Long-term repeatability of winter basal metabolic rate and mass in a wild passerine. *Funct. Ecol.* **23**, 768–773.
- Bryant, D. M.** (1997). Energy expenditure in wild birds. *Proc. Nutr. Soc.* **56**, 1025–1039.

- Brzęk, P. and Konarzewski, M.** (2001). Effect of food shortage on the physiology and competitive abilities of sand martin (*Riparia riparia*) nestlings. *J. Exp. Biol.* **204**, 3065–3074.
- Burness, G. P., Ydenberg, R. C. and Hochachka, P. W.** (1998). Interindividual variability in body composition and resting oxygen consumption rate in breeding Tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Physiol. Zool.* **71**, 247–256.
- Burness, G. P., McClelland, G. B., Wardrop, S. L. and Hochachka, P. W.** (2000). Effect of brood size manipulation on offspring physiology: an experiment with passerine birds. *J. Exp. Biol.* **203**, 3513–3520.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R.** (2002). *Model selection and multimodel inference, 2nd Edition*. New York: Springer-Verlag.
- Burns, D. J., Ben-Hamo, M., Bauchinger, U. and Pinshow, B.** (2013). Huddling house sparrows remain euthermic at night, and conserve body mass. *J. Avian Biol.* **44**, 198–202.
- Burton, T., Killen, S., Armstrong, J. and Metcalfe, N.** (2011). What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 3465–3473.
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M. and Réale, D.** (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos* **117**, 641–653.
- Careau, V., Thomas, D., Pelletier, F., Turki, L., Landry, F., Garant, D. and Réale, D.** (2011). Genetic correlation between resting metabolic rate and exploratory behaviour in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): Pace-of-life in a murid rodent. *J. Evol. Biol.* **24**, 2153–2163.
- Careau, V., Buttemer, W. A. and Buchanan, K. L.** (2014). Early-developmental stress, repeatability, and canalization in a suite of physiological and behavioral traits in female zebra finches. *Integr. Comp. Biol.* **54**, 539–554.
- Carleton, S. A. and Del Rio, C. M.** (2005). The effect of cold-induced increased metabolic rate on the rate of ¹³C and ¹⁵N incorporation in house sparrows (*Passer domesticus*). *Oecologia* **144**, 226–232.
- Chappell, M. A., Bech, C. and Buttemer, W. A.** (1999). The relationship of central and peripheral organ masses to aerobic performance variation in house sparrows. *J. Exp. Biol.* **202**, 2269–2279.
- Chappell, M. A., Garland, T., Robertson, G. F. and Saltzman, W.** (2007). Relationships among running performance, aerobic physiology and organ mass in male mongolian gerbils. *J. Exp. Biol.* **210**, 4179–4197.

- Chastel, O., Lacroix, A. and Kersten, M.** (2003). Pre-breeding energy requirements: thyroid hormone, metabolism and the timing of reproduction in house sparrows *Passer domesticus*. *J. Avian Biol.* **34**, 298–306.
- Criscuolo, F., Monaghan, P., Nasir, L. and Metcalfe, N. B.** (2008). Early nutrition and phenotypic development: ‘catch-up’ growth leads to elevated metabolic rate in adulthood. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **275**, 1565–1570.
- Daan, S., Masman, D. and Groenewold, A.** (1990). Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* **259**, R333–R340.
- Dawson, W. R. and O’Connor, T. P.** (1996). Energetic features of avian thermoregulatory responses. In *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (ed. Carey, C.), pp. 85–124. Boston, MA: Springer US.
- De Coster, G., Verhulst, S., Koetsier, E., De Neve, L., Briga, M. and Lens, L.** (2011). Effects of early developmental conditions on innate immunity are only evident under favourable adult conditions in zebra finches. *Naturwissenschaften* **98**, 1049–1056.
- Dupont, S. M., Grace, J. K., Brischoux, F. and Angelier, F.** (2019). Post-natal corticosterone exposure affects ornaments in adult male house sparrows (*Passer domesticus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **276**, 45–51.
- Dupoué, A., Stahlschmidt, Z. R., Michaud, B. and Lourdais, O.** (2015). Physiological state influences evaporative water loss and microclimate preference in the snake *Vipera aspis*. *Physiol. Behav.* **144**, 82–89.
- Elliott, K. H., Welcker, J., Gaston, A. J., Hatch, S. A., Palace, V., Hare, J. F., Speakman, J. R. and Anderson, W. G.** (2013). Thyroid hormones correlate with resting metabolic rate, not daily energy expenditure, in two charadriiform seabirds. *Biol. Open* **2**, 580–586.
- Grace, J. K., Martin-Gousset, L. and Angelier, F.** (2017a). Delayed effect of early-life corticosterone treatment on adult anti-predator behavior in a common passerine. *Physiol. Behav.* **177**, 82–90.
- Grace, J. K., Froud, L., Meillère, A. and Angelier, F.** (2017b). House sparrows mitigate growth effects of post-natal glucocorticoid exposure at the expense of longevity. *Gen. Comp. Endocrinol.* **253**, 1–12.
- Graham, M. H.** (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* **84**, 2809–2815.

- Groothuis, T. G., Carere, C., Lipar, J., Drent, P. J. and Schwabl, H.** (2008). Selection on personality in a songbird affects maternal hormone levels tuned to its effect on timing of reproduction. *Biol. Lett.* **4**, 465–467.
- Hayes, J. P. and O'Connor, C. S.** (1999). Natural selection on thermogenic capacity of high-altitude Deer mice. *Evolution* **53**, 1280–1287.
- Hohtola, E.** (2004). Shivering thermogenesis in birds and mammals. *Life Cold Evol. Mech. Adapt. Appl. 12th Int. Hibernation Symp.* 241–252.
- Hudson, J. W. and Kimzey, S. L.** (1966). Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the House sparrow, *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **17**, 203–217.
- Jimeno, B., Hau, M. and Verhulst, S.** (2017). Strong association between corticosterone levels and temperature-dependent metabolic rate in individual zebra finches. *J. Exp. Biol.* **220**, 4426–4431.
- Jimeno, B., Hau, M. and Verhulst, S.** (2018). Corticosterone levels reflect variation in metabolic rate, independent of ‘stress.’ *Sci. Rep.* **8**, 13020.
- Kitaysky, A. S., Wingfield, J. C. and Piatt, J. F.** (2001). Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the Black-legged kittiwake. *Behav. Ecol.* **12**, 619–625.
- Konarzewski, M. and Diamond, J.** (1995). Evolution of basal metabolic rate and organ masses in laboratory mice. *Evolution* **49**, 1239–1248.
- Konarzewski, M. and Książek, A.** (2013). Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate. *J. Comp. Physiol. B* **183**, 27–41.
- Krams, I., Cirule, D., Suraka, V., Krama, T., Rantala, M. J. and Ramey, G.** (2010). Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. *Funct. Ecol.* **24**, 172–177.
- Krams, I., Cirule, D., Vrublevska, J., Nord, A., Rantala, M. J. and Krama, T.** (2013). Nocturnal loss of body reserves reveals high survival risk for subordinate great tits wintering at extremely low ambient temperatures. *Oecologia* **172**, 339–346.
- Landys, M. M., Ramenofsky, M. and Wingfield, J. C.** (2006). Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *Gen. Comp. Endocrinol.* **148**, 132–149.
- Larivée, M. L., Boutin, S., Speakman, J. R., McAdam, A. G. and Humphries, M. M.** (2010). Associations between over-winter survival and resting metabolic rate in juvenile North American red squirrels. *Funct. Ecol.* **24**, 597–607.

- Lighton, J. R.** (2008). *Measuring metabolic rates: a manual for scientists*. Oxford University Press.
- Lima, S. L.** (1986). Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* **67**, 377–385.
- Loiseau, C., Sorci, G., Dano, S. and Chastel, O.** (2008). Effects of experimental increase of corticosterone levels on begging behavior, immunity and parental provisioning rate in house sparrows. *Gen. Comp. Endocrinol.* **155**, 101–108.
- Love, O. P. and Williams, T. D.** (2008). Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre- and post-natal developmental stress. *Horm. Behav.* **54**, 496–505.
- Lynn, S. E., Breuner, C. W. and Wingfield, J. C.** (2003). Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Horm. Behav.* **43**, 150–157.
- MacDougall-Shackleton, S. A., Bonier, F., Romero, L. M. and Moore, I. T.** (2019). Glucocorticoids and “stress” are not synonymous. *Integr. Org. Biol.* **1**, obz017.
- Marasco, V., Herzyk, P., Robinson, J. and Spencer, K. A.** (2016). Pre- and post-natal stress programming: developmental exposure to glucocorticoids causes long-term brain-region specific changes to transcriptome in the precocial Japanese quail. *J. Neuroendocrinol.* **28**, 5.
- Marasco, V., Robinson, J., Herzyk, P. and Spencer, K. A.** (2012). Pre- and post-natal stress in context: effects on the stress physiology in a precocial bird. *J. Exp. Biol.* **215**, 3955–3964.
- Mathot, K. J., Godde, S., Careau, V., Thomas, D. W. and Giraldeau, L.-A.** (2009). Testing dynamic variance-sensitive foraging using individual differences in basal metabolic rates of zebra finches. *Oikos* **118**, 545–552.
- McEwen, B. S. and Wingfield, J. C.** (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm. Behav.* **43**, 2–15.
- McNab, B. K.** (1997). On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiol. Zool.* **70**, 718–720.
- McNab, B. K.** (2002). *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Cornell University Press.
- McNabb, F. M. A.** (2006). Avian thyroid development and adaptive plasticity. *Gen. Comp. Endocrinol.* **147**, 93–101.

- McNamara, J. M., Houston, A. I. and Lima, S. L.** (1994). Foraging routines of small birds in winter: a theoretical investigation. *J. Avian Biol.* **25**, 287–302.
- Moe, B.** (2004). Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J. Exp. Biol.* **207**, 4067–4076.
- Moe, B., Brunvoll, S., Mork, D., Brobakk, T. E. and Bech, C.** (2005). Does food shortage delay development of homeothermy in European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*)? *J. Comp. Physiol. B* **175**, 21–30.
- Moiron, M., Mathot, K. J. and Dingemanse, N. J.** (2018). To eat and not be eaten: diurnal mass gain and foraging strategies in wintering great tits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **285**, 20172868.
- Monaghan, P.** (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **363**, 1635–1645.
- Nettle, D. and Bateson, M.** (2015) Adaptive developmental plasticity: what is it, how can we recognize it and when can it evolve? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **282**, 20151005.
- Nilsson, J.** (2002). Metabolic consequences of hard work. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **269**, 1735–1739.
- Nilsson, J. F. and Nilsson, J.-Å.** (2016). Fluctuating selection on basal metabolic rate. *Ecol. Evol.* **6**, 1197–1202.
- Nilsson, J.-Å., Åkesson, M. and Nilsson, J. F.** (2009). Heritability of resting metabolic rate in a wild population of blue tits. *J. Evol. Biol.* **22**, 1867–1874.
- Nilsson, J. F., Tobler, M., Nilsson, J.-Å. and Sandell, M. I.** (2011). Long-lasting consequences of elevated yolk testosterone for metabolism in the Zebra finch. *Physiol. Biochem. Zool.* **84**, 287–291.
- Norin, T. and Metcalfe, N. B.** (2019). Ecological and evolutionary consequences of metabolic rate plasticity in response to environmental change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **374**, 20180180.
- Nzama, S. N., Downs, C. T. and Brown, M.** (2010). Seasonal variation in the metabolism-temperature relation of house sparrows (*Passer domesticus*) in KwaZulu-Natal, South Africa. *J. Therm. Biol.* **35**, 100–104.
- O'Connor, T. P.** (1995a). Seasonal acclimatization of lipid mobilization and catabolism in house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Physiol. Zool.* **68**, 985–1005.
- O'Connor, T. P.** (1995b). Metabolic characteristics and body composition in house finches: effects of seasonal acclimatization. *J. Comp. Physiol. B* **165**, 298–305.

- Petit, M., Lewden, A. and Vézina, F.** (2014). How does flexibility in body composition relate to seasonal changes in metabolic performance in a small passerine wintering at northern latitude? *Physiol. Biochem. Zool.* **87**, 539–549.
- Petit, M., Clavijo-Baquet, S. and Vézina, F.** (2016). Increasing winter maximal metabolic rate improves intrawinter survival in small birds. *Physiol. Biochem. Zool.* **90**, 166–177.
- Piersma, T., Bruinzeel, L., Drent, R., Kersten, M., Van der Meer, J. and Wiersma, P.** (1996). Variability in basal metabolic rate of a long-distance migrant shorebird (Red knot, *Calidris canutus*) reflects shifts in organ sizes. *Physiol. Zool.* **69**, 191–217.
- Pitera, A. M., Branch, C. L., Bridge, E. S. and Pravosudov, V. V.** (2018). Daily foraging routines in food-caching mountain chickadees are associated with variation in environmental harshness. *Anim. Behav.* **143**, 93–104.
- Powolny, T., Bretagnolle, V., Dupoué, A., Lourdais, O. and Eraud, C.** (2016). Cold tolerance and sex-dependent hypothermia may explain winter sexual segregation in a farmland bird. *Physiol. Biochem. Zool.* **89**, 151–160.
- R core Team** (2015). R: a language and environment for statistical computing.
- Reinertsen, R. E. and Haftorn, S.** (1986). Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *J. Comp. Physiol. B* **156**, 655–663.
- Rinaudo, P. and Wang, E.** (2012). Fetal programming and metabolic syndrome. *Annu. Rev. Physiol.* **74**, 107–130.
- Romero, L. M., Dickens, M. J. and Cyr, N. E.** (2009). The reactive scope model — A new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Horm. Behav.* **55**, 375–389.
- Romero, L. M.** (2004). Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol. Evol.*, **19**, 249–255.
- Rønning, B., Moe, B. and Bech, C.** (2005). Long-term repeatability makes basal metabolic rate a likely heritable trait in the Zebra finch *Taeniopygia guttata*. *J. Exp. Biol.* **208**, 4663–4669.
- Rønning, B., Jensen, H., Moe, B. and Bech, C.** (2007). Basal metabolic rate: heritability and genetic correlations with morphological traits in the zebra finch: Genetics of BMR and morphological traits. *J. Evol. Biol.* **20**, 1815–1822.
- Rønning, B., Mortensen, A. S., Moe, B., Chastel, O., Arukwe, A. and Bech, C.** (2009). Food restriction in young Japanese quails: effects on growth, metabolism, plasma thyroid hormones and mRNA species in the thyroid hormone signalling pathway. *J. Exp. Biol.* **212**, 3060–3067.

- Rønning, B., Broggi, J., Bech, C., Moe, B., Ringsby, T. H., Pärn, H., Hagen, I. J., Saether, B.-E. and Jensen, H.** (2016). Is basal metabolic rate associated with recruit production and survival in free-living house sparrows? *Funct. Ecol.* **30**, 1140–1148.
- Sadowska, E. T., Labocha, M. K., Baliga, K., Stanisiz, A., Wróblewska, A. K., Jagusiak, W. and Koteja, P.** (2005). Genetic correlations between basal and maximum metabolic rates in a wild rodent: consequences for evolution of endothermy. *Evolution* **59**, 672–681.
- Salin, K., Auer, S. K., Rudolf, A. M., Anderson, G. J., Selman, C. and Metcalfe, N. B.** (2016). Variation in metabolic rate among individuals is related to tissue-specific differences in mitochondrial leak respiration. *Physiol. Biochem. Zool.* **89**, 511–523.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M. and Munck, A. U.** (2000). How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrinol. Rev.* **21**, 55–89.
- Schmidt, K. L., MacDougall-Shackleton, E. A., Soma, K. K. and MacDougall-Shackleton, S. A.** (2014). Developmental programming of the HPA and HPG axes by early-life stress in male and female song sparrows. *Gen. Comp. Endocrinol.* **196**, 72–80.
- Schmidt, K. L., MacDougall-Shackleton, E. A. and MacDougall-Shackleton, S. A.** (2012). Developmental stress has sex-specific effects on nestling growth and adult metabolic rates but no effect on adult body size or body composition in song sparrows. *J. Exp. Biol.* **215**, 3207–3217.
- Schoech, S. J., Rensel, M. A. and Heiss, R. S.** (2011). Short- and long-term effects of developmental corticosterone exposure on avian physiology, behavioral phenotype, cognition, and fitness: a review. *Curr. Zool.* **57**, 514–530.
- Scholer, M. N., Arcese, P., Puterman, M. L., Londoño, G. A. and Jankowski, J. E.** (2019). Survival is negatively related to basal metabolic rate in tropical Andean birds. *Funct. Ecol.* **33**, 1436–1445.
- Searcy, W. A., Peters, S. and Nowicki, S.** (2004). Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *J. Avian Biol.* **35**, 269–279.
- Speakman, J. R., Król, E. and Johnson, M. S.** (2004). The functional significance of individual variation in basal metabolic rate. *Physiol. Biochem. Zool.* **77**, 900–915.
- Spencer, K. A.** (2017). Developmental stress and social phenotypes: integrating neuroendocrine, behavioural and evolutionary perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **372**, 20160242.
- Spencer, K. A. and Verhulst, S.** (2008). Post-natal exposure to corticosterone affects standard metabolic rate in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **159**, 250–256.

- Swanson, D. L.** (2001). Are summit metabolism and thermogenic endurance correlated in winter-acclimatized passerine birds? *J. Comp. Physiol. [B]* **171**, 475–481.
- Swanson, D. L.** (2010). Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates. In *Current Ornithology* (ed. Thompson, C. F.), pp. 75–129. New York, NY: Springer.
- Swanson, D. L., McKechnie, A. E. and Vézina, F.** (2017). How low can you go? An adaptive energetic framework for interpreting basal metabolic rate variation in endotherms. *J. Comp. Physiol. B* **187**, 1039–1056.
- Tobler, M., Nilsson, J.-Å. and Nilsson, J. F.** (2007). Costly steroids: egg testosterone modulates nestling metabolic rate in the Zebra finch. *Biol. Lett.* **3**, 408–410.
- Verhulst, S., Holveck, M.-J. and Riebel, K.** (2006). Long-term effects of manipulated natal brood size on metabolic rate in zebra finches. *Biol. Lett.* **2**, 478–480.
- Vézina, F., Jalvingh, K. M., Dekinga, A. and Piersma, T.** (2006). Acclimation to different thermal conditions in a northerly wintering shorebird is driven by body mass-related changes in organ size. *J. Exp. Biol.* **209**, 3141–3154.
- Vézina, F., Petit, M., Buehler, D. M., Dekinga, A. and Piersma, T.** (2009). Limited access to food and physiological trade-offs in a long-distance migrant shorebird. I. Energy metabolism, behavior, and body-mass regulation. *Physiol. Biochem. Zool.* **82**, 549–560.
- Welcker, J., Chastel, O., Gabrielsen, G. W., Guillaumin, J., Kitaysky, A. S., Speakman, J. R., Tremblay, Y. and Bech, C.** (2013). Thyroid hormones correlate with basal metabolic rate but not field metabolic rate in a wild bird species. *PLOS ONE* **8**, e56229.
- Wingfield, J. C., Maney, D. L., Breuner, C. W., Jacobs, J. D., Lynn, S., Ramenofsky, M. and Richardson, R. D.** (1998). Ecological bases of hormone-behavior interactions: the “emergency life history stage.” *Am. Zool.* **38**, 191–206.
- Withers, P. C.** (1977). Measurement of VO₂, VCO₂, and evaporative water loss with a flow-through mask. *J. Appl. Physiol.* **42**, 120–123.
- Zito, J. B., Hanna, A., Kadoo, N. and Tomaszycski, M. L.** (2017). Early life stress increases testosterone and corticosterone and alters stress physiology in zebra finches. *Horm. Behav.* **95**, 57–64.

Table 1: Linear mixed models selection table based on the Akaike Information Criterion (AICc) to determine the best models explaining oxygen consumption and body mass loss, respectively. AICc computations and relative variable importance (weight, w_i) are indicated for the five best models and the null model. Best models are shown in bold and ranked from lowest to highest AICc values. Parameter estimates are presented for the best models.

Models	K	Log(L)	AICc	Δ AICc	w_i	Parameter	Estimate SE	\pm t	p
<i>Oxygen consumption</i>									
1. Initial body mass, Thermal condition, Post-natal CORT treatment	6	13.0	-12.7	0.00	0.33	Intercept	0.931 ± 0.517	1.80	0.072
2. Initial body mass, Thermal condition, Post-natal CORT treatment, Sex	7	13.4	-10.9	1.87	0.13	Initial body mass	0.056 ± 0.020	2.85	0.004
3. Initial body mass, Thermal condition, Post-natal CORT treatment, Thermal condition x Post-natal CORT treatment	7	13.2	-10.5	2.20	0.11	Thermal condition (25°C) ^a	-0.771 ± 0.043	-17.7	< 0.001
4. Initial body condition, Thermal condition	5	10.7	-10.4	2.29	0.10	Treatment (CORT-fed) ^a	-0.124 ± 0.055	-2.26	0.024
5. Initial body mass, Thermal condition, Post-natal CORT treatment, Sex, Thermal condition x Sex	8	13.8	-9.2	3.51	0.06				
6. NULL	3	-42.4	91.2	104.0	0.00				

Body mass loss

1. Initial body mass, Post-natal CORT treatment	5	12.8	-14.7	0.00	0.39	Intercept	-0.640 ± 0.483	-1.33	0.185
2. Initial body mass, Post-natal CORT treatment, Sex	6	13.4	-13.4	1.32	0.20	Initial body mass	0.068 ± 0.018	3.66	< 0.001
3. Initial body mass, Thermal condition, Post-natal CORT treatment	6	12.9	-12.4	2.36	0.12	Treatment (CORT-fed) ^a	-0.192 ± 0.051	-3.76	< 0.001
4. Initial body condition, Post-natal CORT treatment, Sex, Post-natal CORT treatment x Sex	7	13.9	-12.0	2.77	0.10				
5. Initial body mass, Thermal condition, Post-natal CORT treatment, Sex	7	13.4	-11.0	3.76	0.06				
6. NULL	3	-0.37	7.1	21.8	0.00				

*Body mass loss**Thermoneutral condition (25°C)*

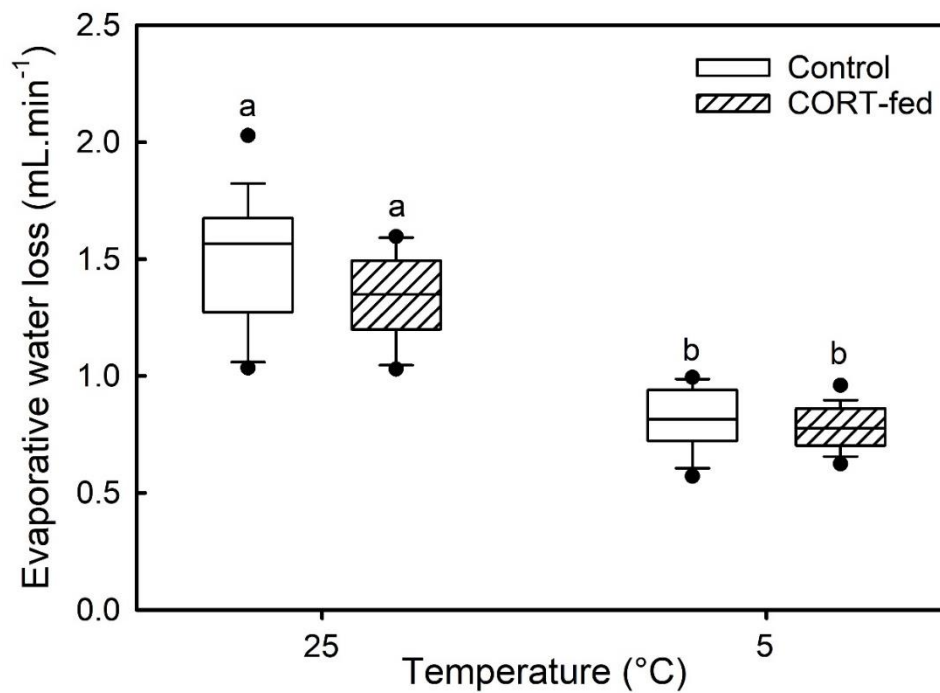
1. Oxygen consumption	3	4.05	-1.3	0.00	0.700	Intercept	-0.066 ± 0.357	-0.187	0.853
2. Oxygen consumption, Sex	4	4.06	1.3	2.56	0.194	Oxygen consumption	0.689 ± 0.230	3.00	0.005
3. Oxygen consumption, Sex, Oxygen consumption x Sex	5	4.21	3.7	5.03	0.057				
4. NULL	2	-0.162	4.7	6.01	0.035				

Cold challenging condition (5°C)

1. Oxygen consumption	3	6.69	-6.6	0.00	0.695	Intercept	-0.276 ± 0.297	-0.929	0.359
2. Oxygen consumption, Sex	4	6.93	-4.5	2.11	0.242	Oxygen consumption	0.557 ± 0.127	4.38	< 0.001
3. Oxygen consumption, Sex, Oxygen consumption x Sex	5	6.94	-1.7	4.86	0.061				
4. NULL	2	-1.30	7.0	13.6	0.001				

^aFor fixed factors, the non-reference factor is indicated in parenthesis.

Supplementary figure 1: Difference in evaporative water loss between the two thermal conditions (25°C and 5°C) in 34 adults house sparrow exposed to corticosterone (CORT-fed, N = 17) or not (Control, N = 17) during their development. Shaded boxplots represent CORT-fed individuals. White boxplots represent Control individuals. Box-and-whisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the top and bottom quartiles, respectively; the line across the box represents the mean. The ends of the whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers. Different letters denote statistical significance between two groups (LMER, $p < 0.05$).



Supplementary table 1: Linear mixed models selection table based on the Akaike Information Criterion (AICc) to determine the best model explaining evaporation water loss. AICc computations and relative variable importance (Weight) are indicated for the five best models and the null model. Best model is shown in bold. Parameter estimates are presented for the best model.

Models	K	Log(L)	AICc	Δ AICc	wi	Parameter	Estimate \pm SE	χ^2	<i>p</i>
<i>Evaporative water loss</i>									
1. Initial body mass, Thermic condition, Treatment	6	23.7	-34.0	0.00	0.233	Intercept	-0.392 \pm 0.398	-0.986	0.324
2. Initial body mass, Thermic condition	5	22.4	-33.8	0.24	0.206	Initial body mass	0.046 \pm 0.015	3.00	0.003
3. Initial body mass, Thermic condition, Treatment, Thermic condition x Treatment	7	24.6	-33.3	0.68	0.166	Thermic condition (25°C) ^a	0.628 \pm 0.042	14.8	< 0.001
4. Initial body condition, Thermic condition, Treatment, Sex	7	23.8	-31.7	2.33	0.072				
5. Initial body mass, Thermic condition, Sex	6	22.5	-31.6	2.41	0.070				
6. NULL	3	-27.3	61.0	95.0	0.000				

^aFor fixed factors, the non-reference factor is indicated in parenthesis.

4. Stress post-natal et performances individuelles (attractivité sexuelle) chez le Moineau domestique

ARTICLE 5

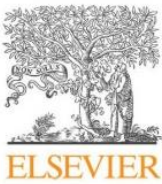
Post-natal corticosterone exposure affects ornaments in adult male house sparrows (*Passer domesticus*)

Sophie Marie Dupont¹, Jacquelyn Kaye Grace², François Brischoux¹, Frédéric Angelier¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, ULR, Villiers-en-Bois, France

²Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, College Station, TX 77843, USA

General and Comparative endocrinology – in press



Contents lists available at ScienceDirect

General and Comparative Endocrinology

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

Post-natal corticosterone exposure affects ornaments in adult male house sparrows (*Passer domesticus*)

Sophie M. Dupont^{a,*}, Jacquelyn K. Grace^b, François Brischoux^a, Frédéric Angelier^a

^a Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-ULR, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France

^b Dept. of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, College Station, TX 77843, USA



ARTICLE INFO

Keywords:

Early-life stress
Glucocorticoid
Ornament
House sparrow

ABSTRACT

In vertebrates, the ontogeny of several crucial organismal systems is known to occur early in life. Developmental conditions can ultimately have important consequences on adult fitness by affecting individual phenotype. These developmental effects are thought to be primarily mediated by endocrine systems, and especially by glucocorticoids. In this study, we tested how post-natal exposure to corticosterone (the primary avian glucocorticoid) may subsequently affect the expression of ornaments in adult male house sparrows (*Passer domesticus*). Specifically, we investigated the long-term consequences of this manipulation on the size and color of several visual signals: badge, wing bar, tarsus and beak. Post-natal corticosterone exposure had a strong negative impact on the size, but not the color, of some male ornaments (badge and wing bar surface area). Because wing bar and badge surface area are used as sexual and/or hierarchical signals in house sparrow, we showed that early life stress can affect some aspect of attractiveness and social status in this species with potentially important fitness consequences (e.g. sexual selection and reproductive performance).

Future studies need now to explore the costs and benefits of this developmental plasticity for individuals (i.e. fitness).

1. Introduction

Early life is considered a critical step of the life-history cycle because the ontogeny of crucial organismal systems occurs during that specific period (Lindström, 1999). Accordingly, developmental conditions are well known to influence growth, perinatal survival, adult phenotype and ultimately individual fitness (Mousseau and Fox, 1998). For some species, poor developmental conditions, such as nutritional constraints, infections, or high parasite loads, appear to have a detrimental effect on adult fitness (i.e., “the silver spoon effect”, Metcalfe and Monaghan, 2001). Alternatively, several studies have also suggested that developmental conditions could prime the organism to match the phenotype to the environmental conditions which are likely to be encountered during adulthood (i.e., “the environmental matching hypothesis”; Monaghan, 2008). Under the latter hypothesis, poorer developmental conditions can be associated with better adult performances when adults live in a harsh environment (Monaghan, 2008; Crino and Breuner, 2015; Nettle and Bateson, 2015).

The endocrine system is one mechanism that mediates the influence of developmental conditions on adult phenotype and performance (Lessells, 2008; McGlothlin and Ketterson, 2008). More precisely the

hypothalamic-pituitary-adrenals (HPA) axis and associated exposure to glucocorticoids is one of the primary mechanisms vertebrates use to sense stressors in their environment and alter their phenotype in response (Spencer et al., 2009; Romero, 2004; Harris and Seckl, 2011; Levine, 2002). Glucocorticoids are often classified as the main “stress” hormones in vertebrates because they are secreted in response to stressors or energetic challenges (Sapolsky et al., 2000; Romero, 2004). In this way, they are involved in allostatic processes, which mediate behavioral and physiological adjustments to environmental changes (McEwen and Wingfield, 2003; Romero et al., 2009; Angelier and Wingfield, 2013). Developing organisms can be exposed to glucocorticoids either through maternal transfer (e.g. glucocorticoid yolk deposition in oviparous species or maternal glucocorticoid secretion in viviparous species) or through the stimulation of the HPA axis of the developing organism itself (Grootuis and Schwabl, 2008; Meylan et al., 2012). Developmental exposure to glucocorticoids is known to affect the ontogeny of several organismal systems in vertebrates, and therefore, to be an important driver of phenotypic plasticity (Dufty et al., 2002; Wada, 2008; Schoech et al., 2011). Therefore, understanding how developmental exposure to glucocorticoids may subsequently affect adult phenotype and fitness is crucial to assess the impact

* Corresponding author.

E-mail address: sophie.dupont@cebc.cnrs.fr (S.M. Dupont).

<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.02.021>

Received 7 September 2018; Received in revised form 4 February 2019

Available online 01 March 2019

0016-6480/ © 2019 Elsevier Inc. All rights reserved.

of early life stressors on wild vertebrates (Crino and Breuner, 2015).

Several studies have shown that developmental conditions and glucocorticoid exposure can have both short-term and long-lasting effects on morphology, physiology and behavior (reviewed in Schoech et al., 2011; Crino and Breuner, 2015). For instance, experimental post-natal glucocorticoid exposure can affect growth (Kriengwatana et al., 2013; Grace et al., 2017a) with long-term effects on adult body size (Kriengwatana et al., 2013). Post-natal glucocorticoid exposure also affects metabolism (Spencer and Verhulst, 2008; Careau et al., 2014; Schmidt et al., 2012), cognition (Crino et al., 2014a), neophobic and antipredator behavior (Spencer and Verhulst, 2007; Grace et al., 2017b).

A few studies have examined the direct impact of developmental conditions on fitness and reproductive performance of wild vertebrate species (Van De Pol et al., 2006; Stamps, 2006; Descamps et al., 2008; Bouwhuis et al., 2015; Marshall et al., 2017). For example, zebra finch males that were developmentally stressed (i.e., post-natal corticosterone (CORT) exposure) had a reduced adult life expectancy compared to controls (Monaghan et al., 2012). In this same species, Crino et al. (2014b) also reported that post-natal corticosterone treatment resulted in subsequent higher reproductive success, suggesting that early life glucocorticoid exposure can be beneficial later in life, at least under some circumstances. The difficulty of following wild individuals throughout their lifetime (Stamps, 2006; Clutton-Brock and Sheldon, 2010; Cam and Aubry, 2011) has led many researchers to rely on secondary sexual signals as a proxy for adult reproductive success (Spencer et al., 2003, 2005; Buchanan et al., 2003, 2004; Schmidt et al., 2013). However, most of these studies have focused on acoustic signals (reviewed in Peters et al., 2014) while neglecting visual signals (but see Crino et al., 2014b). In addition, several studies have examined whether nutritional developmental conditions can affect the expression of secondary sexual visual signals during adulthood (e.g., Hill, 2000; Naguib and Nemitz, 2007; Hubbard et al., 2015; Honarmand et al., 2017; Naguib et al., 2008; Noguera et al., 2017). But, to our knowledge, only a single study has experimentally tested whether developmental glucocorticoid exposure could affect such signals and they did not find any relationship between bill coloration and developmental CORT exposure (Crino et al., 2014b).

Here, we tested the influence of a post-natal exposure to CORT, the primary avian glucocorticoid, on the expression of potential secondary sexual signals in adult male house sparrows (*Passer domesticus*). This species is especially relevant to test this hypothesis because ornaments have been extensively studied in this species (Laucht and Dale, 2012; Møller, 1987a,b; Buchanan et al., 2001; Laucht et al., 2011). Although the role of house sparrow badge (size and coloration) in sexual selection is debated (reviewed in Nakagawa et al., 2007), this ornament has been linked to male physiological condition (Buchanan et al., 2001; Gonzalez et al., 2001; Laucht et al., 2011, 2010), hierarchical status (Møller, 1987a,b; Bókony et al., 2006), body condition (Poston et al., 2005), age (Veiga, 1993; Nakagawa et al., 2007; Morrison et al., 2008) and sexual motivation (Møller, 1990). In addition, wing bar is also affected by age and condition (Laucht and Dale, 2012) and it has been identified as a visual ornament which is used by females for sexual selection (Moreno-Rueda and Hoi, 2012). Recently, beak and tarsus colorations have also been suggested as potential secondary sexual signals (Laucht et al., 2010; Laucht and Dale, 2012). Overall, these multiple ornaments have the potential to signal an individual status (condition, age, fighting ability; Bókony et al., 2006; Nakagawa et al., 2007; Laucht and Dale, 2012) and sexual attractiveness (at least for wing bar: Moreno-Rueda and Hoi, 2012). In this study, we specifically tested whether post-natal CORT exposure affected the expression of all these visual signals in adult male house sparrows. Post-natal CORT exposure could mimic poor developmental conditions or increase early-life energy expenditure, leading to poor quality adult males who would therefore display smaller or less colorful visual signals (i.e., the “silver-spoon hypothesis”, Lindström, 1999). Alternatively, post-natal CORT exposure

may shape the phenotype of the sparrows to increase their ability to cope with a stressful environment (i.e., the “environmental matching hypothesis”; Monaghan, 2008). Under that scenario, post-natal CORT treatment could affect life-history strategy and reproductive investment (Crino and Breuner, 2015). Because post-natal CORT exposure is associated with reduced lifespan in house sparrows (Grace et al., 2017a), we would expect that post-natal CORT exposure will lead to increased investment in visual sexual signals. Therefore, we predict that post-natal CORT exposure may specifically affect the ornaments, which are involved in sexual selection (e.g. wing bar, Moreno-Rueda and Hoi, 2012). Finally, post-natal CORT treatment may also have no effect on these signals, as previously reported in a domestic bird species (Crino et al., 2014b).

2. Material and methods

2.1. Study species and post-natal CORT treatment

This study focused on seventeen wild-origin first-breeding male house sparrows that were held in captivity under standardized conditions. These sparrows were used previously to investigate the impact of post-natal glucocorticoid exposure on development and adult behavior, physiology and morphology (see Grace et al., 2017a,b). In brief, wild nestlings in their nests were given corticosterone (CORT) non-invasively by injecting live mealworms with 20 µl of 0.6 mg mL⁻¹ CORT (days 8 and 9 post-hatching) or 0.9 mg mL⁻¹ CORT (day 11 post-hatching) suspended in dimethyl sulfoxide (DMSO). Treatment occurred in the morning on days 8 and 9 post-hatching and both morning and evening on day 11 post-hatching, when half of the chicks in the study were given CORT-injected mealworms (CORT-fed group) while the other half were given DMSO-only mealworms (Control group). This technique resulted in a temporary and acute increase in circulating CORT levels (see Grace et al., 2017a for further details). At fledging, all individuals were transferred to captivity and were held under standardized conditions. They were fed *ad libitum* with commercial seed mixture and water, were supplied with salt/mineral blocks and millet on the stalk, and kept on a natural daylight schedule. At the beginning of the breeding season (May 2016), when birds were approximately one year-old, the sexual ornaments of 17 surviving males were measured (10 CORT-fed sparrows, 7 controls).

2.2. Badge and wing bar surface area

Following the methods of previous studies, we determined maximal badge length and width on live birds using a ruler to the nearest 0.1 cm (Møller, 1987a). These two measurements correspond respectively 1) to the highest vertical distance between the base of the beak and the black feather tips of the badge; 2) to the highest horizontal distance between black feathers composing the badge. We determined the badge surface area using the regression equation previously established and validated by Møller (1987a) and Gonzalez et al. (2001) for house sparrows: badge size (mm²) = 166.7 + 0.45 × badge length (mm) × badge width (mm).

One photograph of the left wing of each individual was taken with a Canon EOS D500 (N = 16 because one photograph was of low quality and could not be used). Birds were placed at the same distance from the camera and with the back oriented towards the camera. The wing was opened and was positioned flat on a board. Then, the white wing bar surface area was determined with Gimp (version 2.8.22). Specifically, the contours of the wing bar were delimited with the free selection tool of the software and the number of pixels calculated. Pixel number was then converted into mm² using a reference of known surface area.

2.3. Badge, beak, tarsus and wing bar color

Birds were photographed always at the same distance in front of a

gray background including one colored standard reference. They were held successively in four standardized positions (see Laucht and Dale, 2012 for more details) in order to take pictures with the best viewing angle of the badge, the beak, the tarsus and the wing bar respectively. For each individual, the contours of the black badge and the white wing bar were delimited using the free selection tool of Gimp. For the beak and the tarsus, a specific part of the ornament was selected: a triangle (0.26 cm^2) and a rectangle (0.35 cm^2) were respectively drawn at the base of the lower mandible and on the upper half of the tarsus. For each selected surface, the proportions of Red (R), Blue (B) and Green (G) were extracted by using Gimp. These values were then converted into hue (H), saturation (S) and brightness (B). Hue is expressed in degree and corresponds to the specific tone of a color. Saturation is expressed in percentage and corresponds to the color intensity. Brightness is expressed in percentage and corresponds to the relative darkness of a color (0% and 100% respectively indicate a black and a white surface). By applying the same methodology, we also determined the HSB values for the colored-standard reference that was present in all photographs. This reference was used to obtain standardized and comparable HSB values for each individual (see Laucht and Dale, 2012 for further details). Note that the pictures of the badge were only used for color determination and they could not be used to determine badge size because part of the badge was not visible in some pictures.

2.4. Body size and body condition

For each individual, wing length was measured with a ruler to the nearest 0.1 cm, and beak and tarsus length were measured with a caliper to the nearest 0.1 mm. Birds were weighed with an electronic scale to the nearest 0.1 g. Body condition was calculated using the scaled mass index (SMI) following Peig and Green, 2009. Tarsus length was highly correlated with body mass (tarsus: $r = 0.626$; $F_{1,15} = 9.65$; $p = 0.007$) and was therefore used to calculate the SMI of house sparrows ($SMI_i = M_i \times (L_i/L_0)^b$). The terms M_i and L_i respectively correspond to the body mass and the tarsus length of the individual i . The term L_0 is the arithmetic mean value of tarsus length for the whole study population ($L_0 = 18.94 \text{ mm}$, $n = 17$ individuals). The exponent b corresponds to the slope estimate of a standardized major axis regression of log-transformed body mass on log-transformed tarsus length ($b = 1.03$).

2.5. Statistical analysis

We used linear models (LM) with a normal error distribution to test the influence of the post-natal CORT treatment on (1) badge surface area and coloration, (2) wing bar surface area and coloration, (3) beak length and coloration, (4) tarsus length and coloration. For each model, post-natal CORT treatment and SMI were included as explanatory variables. Regarding the coloration of ornaments, we also included the size of the studied ornament as an explanatory variable in the models. Interactions were not included because of the limited sample sizes ($N = 17$ for badge, tarsus and beak; $N = 16$ for wing). All statistical analyses were performed with R.3.1.1 (R core Team, 2015).

3. Results

3.1. Ornament size

Badge surface area was significantly smaller in CORT-fed males compared to controls ($F_{1,14} = 14.26$, $p = 0.002$; Fig. 1A), and there was no significant effect of SMI on badge surface area ($F_{1,14} = 1.98$, $p = 0.18$). CORT-fed males also had smaller wing bars than controls ($F_{1,13} = 12.06$, $p = 0.004$; Fig. 1B) and wing bar surface area was negatively correlated with SMI ($F_{1,13} = 6.65$, $p = 0.023$).

Beak length was significantly and positively correlated with SMI ($F_{1,14} = 7.21$, $p = 0.018$). However, there was no significant effect of

post-natal CORT treatment on beak length ($F_{1,14} = 0.251$, $p = 0.624$, Fig. 1C). Tarsus length was not affected by the post-natal CORT treatment or SMI ($F_{1,14} = 0.005$, $p = 0.945$; $F_{1,14} < 0.001$, $p = 0.991$ respectively, Fig. 1D).

3.2. Ornamental coloration

For all ornaments, no color variables (hue, saturation, brightness) were explained by post-natal CORT treatment or by SMI or by ornament size (Table 1).

4. Discussion

In this study, we showed that developmental CORT exposure negatively affected the size of plumage-based, but not structural ornaments in a wild bird species. Specifically, we found that male house sparrows that had received CORT treatment as nestlings had smaller badges and wing bars as adults. However, we did not find any impact of post-natal CORT exposure on beak and tarsus length or on the coloration of any of these ornaments (badge, wing bar, beak and tarsus). Because wing bar size is an important determinant of mate selection in this species (Laucht and Dale, 2012; Moreno-Rueda and Hoi, 2012; Laucht et al., 2011), our study suggests that early-life exposure to corticosterone reduces some aspects of sexual attractiveness in male house sparrows. In addition, we also found that post-natal CORT exposure had a negative impact on badge size, which has previously been associated with physiological status, condition, and fighting abilities (Buchanan et al., 2001; Gonzalez et al., 2001; Laucht et al., 2011, 2010; Møller, 1987a,b; Bókony et al., 2006; Poston et al., 2005). Previous work in this species has also found reduced survival due to post-natal CORT exposure (Grace et al., 2017a). Together with our result, this provides support for the “silver spoon hypothesis”: early-life CORT exposure leads to poor quality adult males, probably by mimicking poor developmental conditions or increasing early-life energy expenditure.

4.1. Post-natal CORT treatment, badge and wing bar size

We found that post-natal CORT exposure was associated with smaller plumage-based visual signals later in life (badge and wing bar size). Although numerous studies have examined the impact of developmental CORT exposure on adult acoustic signals (i.e. song) in birds (Spencer et al., 2003, 2005; Buchanan et al., 2004; Schmidt et al., 2013), only a single study has focused on adult visual sexual ornaments. Similar to our results for color of ornaments, Crino et al. (2014b) found no relationship between developmental CORT treatment and the color of sexual ornaments in zebra finches. To our knowledge, our study is therefore the first to show that developmental CORT exposure can affect the expression (i.e., size) of sexual (wing bar, Moreno-Rueda and Hoi, 2012) and hierarchical (badge, Nakagawa et al., 2007) ornaments.

Although the effect of glucocorticoids, specifically, on avian sexual ornamentation is relatively understudied, several studies have reported a negative effect of poor developmental conditions on the size or the color of sexual plumage ornaments in birds (Butler and McGraw, 2010; Ohlsson et al., 2002; Walker et al., 2013; Naguib and Nemitz, 2007; Hubbard et al., 2015; Honarmand et al., 2017). Because we found that developmental CORT exposure can also negatively affect the size of wing bars, our study suggests that CORT may mediate the influence of poor developmental conditions on the expression of sexual ornaments later in life.

In vertebrates, glucocorticoid secretion classically increases in response to energetic challenges (Sapolsky et al., 2000; Romero, 2004). Increased CORT levels trigger multiple behavioral and physiological changes that may help nestlings survive such challenges (Wingfield et al., 1998; Angelier and Wingfield, 2013). These changes are often associated with a reallocation of resources from growth or other life-history traits to immediate survival (Wingfield and Sapolsky, 2003;

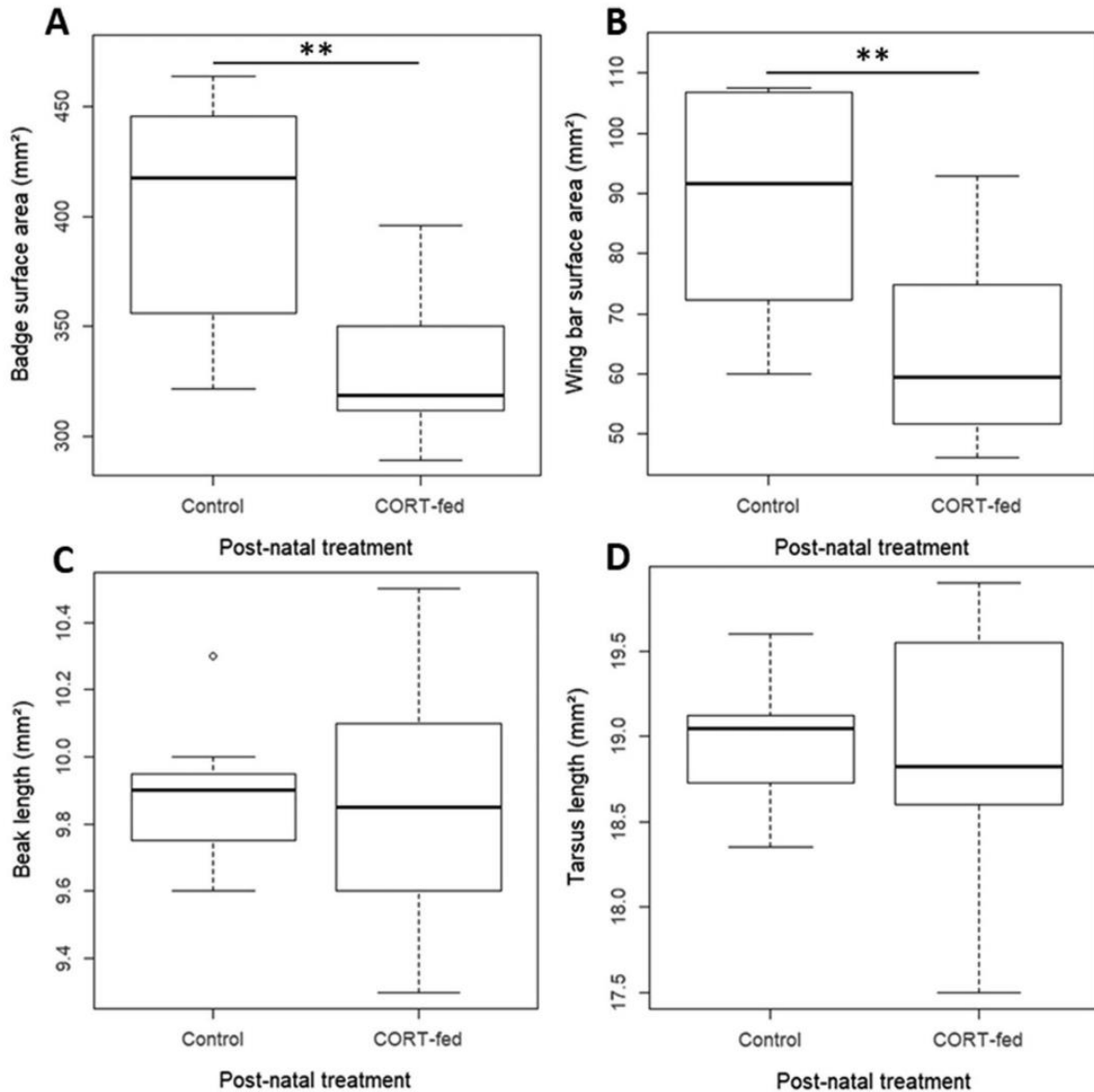


Fig. 1. Post-natal treatment effect on badge surface area (A), wing bar surface area (B), beak length (C) and tarsus length (D). Box-and-whisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, respectively; the line across the box represents the median. The whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers.

Angelier and Wingfield, 2013). For example, elevated CORT levels in chicks can be associated with depletion of energy reserves (i.e. protein catabolism; Sapolsky et al., 2000; Landys et al., 2006), delayed growth (Hull et al., 2007; Wada and Breuner, 2008; Grace et al., 2017a), poor body condition (Davison et al., 1983; Kitaysky et al., 2003; Schoech et al., 2011), and immuno-depression (Loiseau et al., 2008; Stier et al., 2009). All of these changes may have long-term consequences on physiological determinants of sexual signals later in life and on life-history strategy (i.e., reproductive investment: Taborsky, 2006; Schoech et al., 2011; Crino and Breuner, 2015). For instance, poor developmental nutritional conditions and CORT exposure have important long-term effects on the functioning of the HPA axis (Hull et al., 2007; Crino et al., 2014b; Haussmann et al., 2012; Love and Williams, 2008; Marasco et al., 2012; Spencer et al., 2009; Pakkala et al., 2016), which interacts with the hypothalamic-pituitary-gonadal (HPG) axis to regulate sexual hormone secretion (e.g., testosterone) in vertebrates (Wingfield and Sapolsky, 2003). Therefore, long-term modifications of the HPA axis could affect adult badge and wing bar sizes, which are

under control of testosterone levels in house sparrows (Evans et al., 2000; Gonzalez et al., 2001; Buchanan et al., 2001; Laucht et al., 2011; Laucht and Dale 2012), as are many other vertebrate sexual and hierarchical ornaments (Hau, 2007).

Similarly, CORT is known to affect the growth and structure of feathers, and the color and quality of the plumage (DesRochers et al., 2009; Jenni-Eiermann et al., 2015). For example, CORT-implanted barn owl nestlings (*Tyto alba*) produced feathers with less phaeomelanin coloration relative to control nestlings (Roulin et al., 2008). Therefore, a long-term modification of the HPA axis could explain why plumage ornaments are overall smaller in CORT-treated birds relative to control ones. Further studies are necessary to assess how post-natal CORT exposure may mechanistically affect badge and wing bar sizes in house sparrows.

4.2. Post-natal CORT treatment, body size and color of ornaments

We did not find any effect of post-natal CORT exposure on the other

Table 1

The effects of post-natal CORT treatment, SMI and ornament size on color variables (i.e., hue, saturation and brightness) of sexual ornaments (i.e., badge, wing bar, beak and tarsus). Main effects were tested using a linear model with a normal error distribution.

Ornament	Color variable	Explanatory variable	df	F-value	p-value	
Badge	Hue	post-natal CORT treatment	1,13	3.577	0.081	
		SMI	1,13	0.001	0.979	
		Badge surface	1,13	3.480	0.085	
	Saturation	post-natal CORT treatment	1,13	0.722	0.411	
		SMI	1,13	1.803	0.202	
		Badge surface	1,13	0.215	0.651	
	Brightness	post-natal CORT treatment	1,13	0.386	0.545	
		SMI	1,13	0.239	0.633	
		Badge surface	1,13	0.061	0.809	
	Wing bar	Hue	post-natal CORT treatment	1,12	1.622	0.227
			SMI	1,12	0.063	0.805
			Wing bar surface area	1,12	0.909	0.359
Saturation		post-natal CORT treatment	1,12	1.797	0.205	
		SMI	1,12	0.393	0.542	
		Wing bar surface area	1,12	0.663	0.432	
Brightness		post-natal CORT treatment	1,12	2.097	0.173	
		SMI	1,12	0.809	0.386	
		Wing bar surface area	1,12	2.452	0.143	
Beak		Hue	post-natal CORT treatment	1,13	0.008	0.930
			SMI	1,13	0.051	0.825
			Beak length	1,13	4.32	0.058
	Saturation	post-natal CORT treatment	1,13	0.031	0.863	
		SMI	1,13	0.737	0.406	
		Beak length	1,13	0.157	0.698	
	Brightness	post-natal CORT treatment	1,13	0.051	0.825	
		SMI	1,13	0.371	0.553	
		Beak length	1,13	0.137	0.717	
	Tarsus	Hue	post-natal CORT treatment	1,13	0.049	0.828
			SMI	1,13	0.162	0.694
			Tarsus length	1,13	0.052	0.823
Saturation		post-natal CORT treatment	1,13	0.016	0.902	
		SMI	1,13	0.245	0.629	
		Tarsus length	1,13	1.14	0.306	
Brightness		post-natal CORT treatment	1,13	0.094	0.764	
		SMI	1,13	0.007	0.937	
		Tarsus length	1,13	0.116	0.739	

visual attributes we examined, such as tarsus and beak lengths or the color of all our variables of interest (i.e., tarsus, beak, badge, wing bar). Although there is little literature examining the effect of post-natal CORT on ornaments in birds, we can again look to studies investigating developmental nutritional constraints, which typically increase circulating CORT (Kitaysky et al., 1999; Pravosudov and Kitaysky, 2006). There, we see that although developmental nutritional constraints are often associated with low quality ornaments in birds, this is not always the case (e.g., Blount et al., 2003; Naguib et al., 2008; Krause and Naguib, 2015; Honarmand et al., 2017). Together with our results, this suggests that specific ornaments and/or the characteristics of specific ornaments may be more sensitive to poor developmental conditions and post-natal CORT exposure than others in some species. Several studies have shown that individuals are able to compensate for a bad start in life (Lindstrom et al., 2005) and accordingly we did not find any effect of postnatal CORT on the color of ornaments, or on adult body size

(tarsus and beak), consistent with previous research in this system (Grace et al., 2017a). Experimental birds were able to catch-up with control birds despite the well-known acute negative effect of CORT exposure on early-life growth in birds (e.g. Davison et al., 1983; Kitaysky et al., 2003; Schoech et al., 2011) including the house sparrow (Loiseau et al., 2008; Grace et al., 2017a). Our study demonstrates that CORT exposure does not always have long-lasting consequences on structural body size (see also Grace et al., 2017a) or the color of some ornaments (beak, tarsus, badge and wing bar), at least when individuals are maintained in optimal captive conditions (i.e. food *ad libitum*).

It remains unclear why the coloration of ornaments is not affected by post-natal CORT exposure (see also Crino et al., 2014b). The expression of some ornaments may not be determined by physiological systems that are affected by developmental CORT exposure. For example, a few studies did not find any evidence that CORT levels are related to melanin-based plumage color in birds (Jenkins et al., 2013; Fairhurst et al., 2015; Angelier et al., 2018) and this could explain why the color of ornaments were not affected by developmental CORT exposure in our study.

4.3. Conclusion

In this study, we demonstrated that developmental CORT exposure can affect the expression of male ornaments, which are used as sexual and/or hierarchical signals (badge and wing bar size) in house sparrows (Laucht and Dale, 2012; Møller, 1987a,b; Nakagawa et al., 2007; Laucht et al., 2011). It shows that early life stress can affect attractiveness and social status in this species with potentially important fitness consequences (e.g. sexual selection and reproductive performance). We only studied individuals one year after CORT exposure and future studies should now examine whether these effects of developmental CORT exposure on ornaments persist through the entire lifetime of individuals (average life span for house sparrows: 5–6 years old, Anderson, 2006). Finally, CORT may also affect reproductive strategies and CORT-fed individuals may invest their resources towards parental care at the expense of the expression of specific ornaments (see Crino et al., 2014b for an example). Therefore, future studies should also examine the consequences of developmental CORT exposure on mate choice and reproductive performance to fully assess the impact of early-life stress on individual fitness.

Acknowledgements

We thank L. Froud, L. Martin-Gousset, J. Pavie and D. Ménard for field work and caring for captive birds.

This material is based upon work supported under a Fondation Fyssen Postdoctoral Fellowship to J. Grace. This work was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique, the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, the CPER ECONAT, and the Agence Nationale de la Recherche (ANR project URBASTRESS ANR-16-CE02-0004-01 to F. Angelier). S. Dupont was supported by a grant from the Conseil Général des Deux-Sèvres and the Région Nouvelle-Aquitaine.

References

- Anderson, T.R., 2006. *Biology of the Ubiquitous House Sparrow: From Genes to Populations*. Oxford University Press, New York.
- Angelier, F., Parenteau, C., Trouvé, C., Angelier, N., 2018. The behavioural and physiological stress responses are linked to plumage coloration in the rock pigeon (*Columba livia*). *Physiol. Behav.* 184, 261–267. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.12.012>.
- Angelier, F., Wingfield, J.C., 2013. Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: theory, hypotheses and perspectives. *Gen. Comp. Endocrinol.* 190, 118–128. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.05.022>.
- Blount, J.D., Metcalfe, N.B., Birkhead, T.R., Surai, P.F., 2003. Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in zebra finches. *Science* 300, 125–127. <https://doi.org/10.1126/science-1082142>.
- Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Liker, A., 2006. Multiple cues in status signalling: the role of wingbars in aggressive interactions of male House Sparrows. *Ethology* 112, 947–954.

- <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01246.x>.
- Bouwhuis, S., Vedder, O., Becker, P.H., 2015. Sex-specific pathways of parental age effects on offspring lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Evolution* 69, 1760–1771. <https://doi.org/10.1111/evo.12692>.
- Buchanan, K.L., Evans, M.R., Goldsmith, A.R., Bryant, D.M., Rowe, L.V., 2001. Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268, 1337–1344.
- Buchanan, K.L., Leitner, S., Spencer, K.A., Goldsmith, A.R., Catchpole, C.K., 2004. Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271, 2381–2386. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2874>.
- Buchanan, K.L., Spencer, K.A., Goldsmith, A.R., Catchpole, C.K., 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 1149–1156.
- Butler, M.W., McGraw, K.J., 2010. Past or present? Relative contributions of developmental and adult conditions to adult immune function and coloration in mallard ducks (*Anas platyrhynchos*). *J. Comp. Physiol. B*. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0529-z>.
- Cam, E., Aubry, L., 2011. Early development, recruitment and life history trajectory in long-lived birds. *J. Ornithol.* 152, 187–201.
- Careau, V., Buttemer, W.A., Buchanan, K.L., 2014. Early-developmental stress, repeatability, and canalization in a suite of physiological and behavioral traits in female zebra finches. *Integr. Comp. Biol.* 54, 539–554. <https://doi.org/10.1093/icb/ict095>.
- Clutton-Brock, T., Sheldon, B.C., 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.* 25, 562–573. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.002>.
- R Core Team, 2015. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna <https://www.R-project.org>.
- Crino, O.L., Breuner, C.W., 2015. Developmental stress: evidence for positive phenotypic and fitness effects in birds. *J. Ornithol.* 156, 389–398. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1236-z>.
- Crino, O.L., Driscoll, S.C., Ton, R., Breuner, C.W., 2014a. Corticosterone exposure during development improves performance on a novel foraging task in zebra finches. *Anim. Behav.* 91, 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.02.017>.
- Crino, O.L., Prather, C.T., Driscoll, S.C., Good, J.M., Breuner, C.W., 2014b. Developmental stress increases reproductive success in male zebra finches. 20141266-20141266. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1266>.
- Davison, T.F., Rea, J., Rowell, J.G., 1983. Effects of dietary corticosterone on the growth and metabolism of immature *Gallus domesticus*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 50, 463–468.
- Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D., Gaillard, J.-M., 2008. Age-specific variation in survival, reproductive success and offspring quality in red squirrels: evidence of senescence. *Oikos* 117, 1406–1416.
- DesRochers, D.W., Reed, J.M., Awerman, J., Kluge, J.A., Wilkinson, J., van Griethuysen, L.I., Aman, J., Romero, L.M., 2009. Exogenous and endogenous corticosterone alter feather quality. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 152, 46–52. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.08.034>.
- Dufty, A.M., Clobert, J., Møller, A.P., 2002. Hormones, developmental plasticity and adaptation. *Trends Ecol. Evol.* 17, 190–196.
- Evans, M.R., Goldsmith, A.R., Norris, S.R.A., 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47, 156–163.
- Fairhurst, G.D., Bond, A.L., Hobson, K.A., Ronconi, R.A., 2015. Feather-based measures of stable isotopes and corticosterone reveal a relationship between trophic position and physiology in a pelagic seabird over a 153-year period. *Ibis* 157, 273–283. <https://doi.org/10.1111/ibi.12232>.
- Gonzalez, G., Sorci, G., Smith, L.C., Lope, F., 2001. Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50, 557–562.
- Grace, J.K., Froud, L., Meillère, A., Angelier, F., 2017a. House sparrows mitigate growth effects of post-natal glucocorticoid exposure at the expense of longevity. *Gen. Comp. Endocrinol.* 253, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2017.08.011>.
- Grace, J.K., Martin-Goussset, L., Angelier, F., 2017b. Delayed effect of early-life corticosterone treatment on adult anti-predator behavior in a common passerine. *Physiol. Behav.* 177, 82–90. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.04.018>.
- Groothuis, T.G., Schwabl, H., 2008. Hormone-mediated maternal effects in birds: mechanisms matter but what do we know of them? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1647–1661. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0007>.
- Harris, A., Seckl, J., 2011. Glucocorticoids, prenatal stress and the programming of disease. *Horm. Behav.* 59, 279–289. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2010.06.007>.
- Hau, M., 2007. Regulation of male traits by testosterone: implications for the evolution of vertebrate life histories. *BioEssays* 29, 133–144. <https://doi.org/10.1002/bies.20524>.
- Hausmann, M.F., Longenecker, A.S., Marchetto, N.M., Juliano, S.A., Bowden, R.M., 2012. Embryonic exposure to corticosterone modifies the juvenile stress response, oxidative stress and telomere length. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 1447–1456. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1913>.
- Hill, G.E., 2000. Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *J. Avian Biol.* 31, 559–566. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.310415.x>.
- Honarmand, M., Krause, E.T., Naguib, M., 2017. Implications of nutritional stress as nestling or fledgling on subsequent attractiveness and fecundity in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *PeerJ* 5, e3628. <https://doi.org/10.7717/peerj.3628>.
- Hubbard, J.K., Jenkins, B.R., Safran, R.J., 2015. Quantitative genetics of plumage color: lifetime effects of early nest environment on a colorful sexual signal. *Ecol. Evol.* 5, 3436–3449. <https://doi.org/10.1002/ece3.1602>.
- Hull, K.L., Cockrem, J.F., Bridges, J.P., Candy, E.J., Davidson, C.M., 2007. Effects of corticosterone treatment on growth, development, and the corticosterone response to handling in young Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 148, 531–543. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.06.423>.
- Jenkins, B.R., Vitousek, M.N., Safran, R.J., 2013. Signaling stress? An analysis of pheomelanin-based plumage color and individual corticosterone levels at two temporal scales in North American barn swallows, *Hirundo rustica erythrogaster*. *Horm. Behav.* 64, 665–672. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.08.006>.
- Jenni-Eiermann, S., Helfenstein, F., Vallat, A., Glauser, G., Jenni, L., 2015. Corticosterone: effects on feather quality and deposition into feathers. *Meth. Ecol. Evol.* 6, 237–246. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12314>.
- Kitaysky, A.S., Kitaiskaia, E.V., Piatt, J.F., Wingfield, J.C., 2003. Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Horm. Behav.* 43, 140–149. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(02\)00030-2](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(02)00030-2).
- Kitaysky, A.S., Piatt, J.F., Wingfield, J.C., Romano, M., 1999. The adrenocortical stress-response of Black-legged Kittiwake chicks in relation to dietary restrictions. *J. Comp. Physiol. B* 169, 303–310. <https://doi.org/10.1007/s003600050225>.
- Krause, E.T., Naguib, M., 2015. Zebra finch males compensate in plumage ornaments at sexual maturation for a bad start in life. *Front. Zool.* 12.
- Kriengwatana, B., Wada, H., Macmillan, A., MacDougall-Shackleton, S.A., 2013. Juvenile nutritional stress affects growth rate, adult organ mass, and innate immune function in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Physiol. Biochem. Zool.* 86, 769–781. <https://doi.org/10.1086/673260>.
- Landys, M.M., Ramenofsky, M., Wingfield, J.C., 2006. Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 148, 132–149. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.02.013>.
- Laucht, S., Dale, J., 2012. Correlations of condition, testosterone, and age with multiple ornaments in male house sparrows: patterns and implications. *Condor* 114, 865–873. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110194>.
- Laucht, S., Dale, J., Mutzel, A., Kempenaers, B., 2011. Individual variation in plasma testosterone levels and its relation to badge size in House Sparrows *Passer domesticus*: it's a night-and-day difference. *Gen. Comp. Endocrinol.* 170, 501–508. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.11.007>.
- Laucht, S., Kempenaers, B., Dale, J., 2010. Bill color, not badge size, indicates testosterone-related information in house sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64, 1461–1471. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0961-9>.
- Lessells, C.M., 2008. Neuroendocrine control of life histories: what do we need to know to understand the evolution of phenotypic plasticity? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1589–1598. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0008>.
- Levine, S., 2002. Regulation of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis in the neonatal rat: the role of maternal behavior. *Neurosci. Res.* 4, 557–564. <https://doi.org/10.1080/10298420290030569>.
- Lindström, J., 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *TREE* 14, 343–348.
- Lindström, J., Metcalfe, N.B., Royle, N.J., 2005. How are animals with ornaments predicted to compensate for a bad start in life? A dynamic optimization model approach. *Funct. Ecol.* 19, 421–428. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00974.x>.
- Loiseau, C., Sorci, G., Dano, S., Chastel, O., 2008. Effects of experimental increase of corticosterone levels on begging behavior, immunity and parental provisioning rate in house sparrows. *Gen. Comp. Endocrinol.* 155, 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2007.03.004>.
- Love, O., Williams, T., 2008. Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre- and post-natal developmental stress. *Horm. Behav.* 54, 496–505. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.01.006>.
- Marasco, V., Robinson, J., Herzyk, P., Spencer, K.A., 2012. Pre- and post-natal stress in context: effects on the stress physiology in a precocial bird. *J. Exp. Biol.* 215, 3955–3964. <https://doi.org/10.1242/jeb.071423>.
- Marshall, H.H., Vitikainen, E.I.K., Mwanguhya, F., Businge, R., Kyabulima, S., Hares, M.C., Inzani, E., Kalema-Zikusoka, G., Mwesige, K., Nichols, H.J., Sanderson, J.L., Thompson, F.J., Cant, M.A., 2017. Lifetime fitness consequences of early-life ecological hardship in a wild mammal population. *Ecol. Evol.* 7, 1712–1724. <https://doi.org/10.1002/ece3.2747>.
- McEwen, B.S., Wingfield, J.C., 2003. The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm. Behav.* 43, 2–15. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(02\)00024-7](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(02)00024-7).
- McGlothlin, J.W., Ketterson, E.D., 2008. Hormone-mediated suites as adaptations and evolutionary constraints. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1611–1620. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0002>.
- Metcalfe, N.B., Monaghan, P., 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol. Evol.* 16, 254–260.
- Meylan, S., Miles, D.B., Clobert, J., 2012. Hormonally mediated maternal effects, individual strategy and global change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367, 1647–1664. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0020>.
- Møller, A.P., 1990. Sexual behavior is related to badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27, 23–29.
- Møller, A.P., 1987a. Social control of deception among status signalling house sparrows *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20, 307–311.
- Møller, A.P., 1987b. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Anim. Behav.* 35, 1637–1644.
- Monaghan, P., 2008. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1635–1645. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0011>.
- Monaghan, P., Heidinger, B.J., D'Alba, L., Evans, N.P., Spencer, K.A., 2012. For better or worse: reduced adult lifespan following early-life stress is transmitted to breeding partners. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 709–714. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1111>.

- 1291.
- Moreno-Rueda, G., Hoi, H., 2012. Female house sparrows prefer big males with a large white wing bar and fewer feather holes caused by chewing lice. *Behav. Ecol.* 23, 271–277. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr182>.
- Morrison, E.B., Kinnard, T.B., Stewart, I.R.K., Poston, J.P., Hatch, M.I., Westneat, D.F., 2008. The links between plumage variation and nest site occupancy in male house sparrows. *Condor* 110, 345–353.
- Mousseau, T.A., Fox, C.W., 1998. The adaptative significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* 13, 403–407.
- Naguib, M., Heim, C., Gil, D., 2008. Early developmental conditions and male attractiveness in zebra finches. *Ethology* 114, 255–261. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01466.x>.
- Naguib, M., Nemitz, A., 2007. Living with the past: nutritional stress in juvenile males has immediate effects on their plumage ornaments and on adult attractiveness in zebra finches. *PLoS One* 2, e901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000901>.
- Nakagawa, S., Ockendon, N., Gillespie, D.O.S., Hatchwell, B.J., Burke, T., 2007. Assessing the function of house sparrows' bib size using a flexible meta-analysis method. *Behav. Ecol.* 18, 831–840. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm050>.
- Nettle, D., Bateson, M., 2015. Adaptive developmental plasticity: what is it, how can we recognize it and when can it evolve? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20151005. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1005>.
- Noguera, J.C., Metcalfe, N.B., Monaghan, P., 2017. Postnatal nutrition influences male attractiveness and promotes plasticity in male mating preferences. *Sci. Nat.* 104. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1524-y>.
- Ohlsson, T., Smith, H.G., Raberg, L., Hasselquist, D., 2002. Pheasant sexual ornaments reflect nutritional conditions during early growth. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269, 21–27.
- Pakkala, J.J., Norris, D.R., Sedinger, J.S., Newman, A.E.M., 2016. Experimental effects of early-life corticosterone on the hypothalamic-pituitary-adrenal axis and pre-migratory behavior in a wild songbird. *Funct. Ecol.* 30, 1149–1160. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12603>.
- Peig, J., Green, A.J., 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118, 1883–1891. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>.
- Peters, S., Searcy, W.A., Nowicki, S., 2014. Developmental stress, song-learning, and cognition. *Integr. Comp. Biol.* 54, 555–567. <https://doi.org/10.1093/icb/ctu020>.
- Poston, J.P., Hasselquist, D., Stewart, I.R.K., Westneat, D.F., 2005. Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Anim. Behav.* 70, 1171–1181. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.02.015>.
- Pravosudov, V.V., Kitaysky, A.S., 2006. Effects of nutritional restrictions during post-hatching development on adrenocortical function in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 145, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.06.011>.
- Romero, L.M., 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol. Evol.* 19, 249–255. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.008>.
- Romero, L.M., Dickens, M.J., Cyr, N.E., 2009. The reactive scope model — a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Horm. Behav.* 55, 375–389. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.12.009>.
- Roulin, A., Almasi, B., Rossi-Pedruzzi, A., Ducrest, A.-L., Wakamatsu, K., Miksik, I., Blount, J.D., Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., 2008. Corticosterone mediates the condition-dependent component of melanin-based coloration. *Anim. Behav.* 75, 1351–1358. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.007>.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M., Munck, A.U., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr. Rev.* 21, 55–89.
- Schmidt, K.L., MacDougall-Shackleton, E.A., MacDougall-Shackleton, S.A., 2012. Developmental stress has sex-specific effects on nestling growth and adult metabolic rates but no effect on adult body size or body composition in song sparrows. *J. Exp. Biol.* 215, 3207–3217. <https://doi.org/10.1242/jeb.068965>.
- Schmidt, K.L., Moore, S.D., MacDougall-Shackleton, E.A., MacDougall-Shackleton, S.A., 2013. Early-life stress affects song complexity, song learning and volume of the brain nucleus RA in adult male song sparrows. *Anim. Behav.* 86, 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.036>.
- Schoech, S.J., Rensel, M.A., Heiss, R.S., 2011. Short- and long-term effects of developmental corticosterone exposure on avian physiology, behavioral phenotype, cognition, and fitness: a review. *Curr. Zool.* 57, 514–530. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.4.514>.
- Spencer, K., Buchanan, K., Goldsmith, A., Catchpole, C., 2003. Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Horm. Behav.* 44, 132–139. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(03\)00124-7](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(03)00124-7).
- Spencer, K.A., Evans, N.P., Monaghan, P., 2009. Postnatal stress in birds: a novel model of glucocorticoid programming of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis. *Endocrinology* 150, 1931–1934. <https://doi.org/10.1210/en.2008-1471>.
- Spencer, K.A., Verhulst, S., 2008. Post-natal exposure to corticosterone affects standard metabolic rate in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 159, 250–256. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.09.007>.
- Spencer, K.A., Verhulst, S., 2007. Delayed behavioral effects of postnatal exposure to corticosterone in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Horm. Behav.* 51, 273–280. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2006.11.001>.
- Spencer, K.A., Wimpenny, J.H., Buchanan, K.L., Lovell, P.G., Goldsmith, A.R., Catchpole, C.K., 2005. Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58, 423–428. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0927-5>.
- Stamps, J.A., 2006. The silver spoon effect and habitat selection by natal dispersers. *Ecol. Lett.* 9, 1179–1185. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00972.x>.
- Stier, K.S., Almasi, B., Gasparini, J., Piau, R., Roulin, A., Jenni, L., 2009. Effects of corticosterone on innate and humoral immune functions and oxidative stress in barn owl nestlings. *J. Exp. Biol.* 212, 2085–2091. <https://doi.org/10.1242/jeb.024406>.
- Taborsky, B., 2006. Mothers determine offspring size in response to own juvenile growth conditions. *Biol. Lett.* 2, 225–228. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0422>.
- Van De Pol, M., Bruinzeel, L.W., Heg, D., Van Der Jeugd, H.P., Verhulst, S., 2006. A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*): fitness consequences of early conditions. *J. Anim. Ecol.* 75, 616–626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01079.x>.
- Veiga, J.P., 1993. Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the House sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution* 47, 1161–1170.
- Wada, H., 2008. Glucocorticoids: mediators of vertebrate ontogenetic transitions. *Gen. Comp. Endocrinol.* 156, 441–453. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.02.004>.
- Wada, H., Breuner, C.W., 2008. Transient elevation of corticosterone alters begging behavior and growth of white-crowned sparrow nestlings. *J. Exp. Biol.* 211, 1696–1703. <https://doi.org/10.1242/jeb.009191>.
- Walker, L.K., Stevens, M., Karadas, F., Kilner, R.M., Ewen, J.G., 2013. A window on the past: male ornamental plumage reveals the quality of their early-life environment. 20122852-20122852. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2852>.
- Wingfield, J.C., Maney, D.L., Breuner, C.W., Jacobs, J.D., Lynn, S., Ramenofsky, M., Richardson, R.D., 1998. Ecological bases of hormone-behavior interactions: the “emergency life history stage”. *Am. Zool.* 38, 191–206.
- Wingfield, J.C., Sapolsky, R.M., 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how. *J. Neuroendocrinol.* 15, 711–724.

5. Stress post-natal et investissement parental chez le Moineau domestique

ARTICLE 6

Does early-life stress lead to faster pace of life in female house
sparrows (*Passer domesticus*)?

Sophie Marie Dupont¹, Jacquelyn Kaye Grace², François Brischoux¹, Frédéric Angelier¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, ULR, Villiers-en-Bois, France

²Department of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A&M University, College Station, TX
77843, USA

In preparation

Introduction

The concept of pace-of-life syndrome could be defined as a continuum of life-history strategies adoptable by individuals to optimize energetic trade-offs between survival and reproductive success and then to maximize fitness according to environmental conditions (Martin II et al. 2006; Réale et al. 2010; Niemelä et al. 2013). At the slow end of this axis, individuals are expected to exhibit a slower growth rate, delayed reproduction, lower reproductive and metabolic rates, longer lifespans, stronger immune responses, and are expected to avoid risky situations. Individuals at the fast end of this axis tend to show opposite pattern (Wikelski et al. 2003; Martin II et al. 2006; Douglas Robinson et al. 2010; Réale et al. 2010; Schultner et al. 2013; Royauté et al. 2018; Sepp et al. 2018).

Because of the strong link between life-history strategy adopted and fitness-associated phenotypic traits (Stearns 2000; Williams et al. 2010; Careau and Garland 2012; Pap et al. 2015; Rádai et al. 2017), understanding “why” and “how” variations in life-history strategies occur is extensively studied (Niemelä et al. 2012). Glucocorticoid hormones, produced by the Hypothalamic-Pituitary-Adrenal axis (HPA), have been proposed as physiological mediators between current environmental conditions and life-history strategies chosen in vertebrates (Finch and Rose 1995; Ricklefs and Wikelski 2002; Miles et al. 2007; Hau et al. 2010; Williams et al. 2010). Indeed, glucocorticoids are involved in the energy saving (i. e. acquisition and mobilization) both during predictable/optimal (baseline concentration which regulates metabolism) or unpredictable/constraining (stress-induced concentration which shut down non-essential processes) life-history events (Lea et al. 1992; Wingfield and Sapolsky 2003; Crespi et al. 2013). Then, it could mediate decisions taken during energetic demanding periods, regarding the internal state and the current environmental conditions (Piersma et al. 2000; Romero 2002). Reproduction is one of the most crucial energetic demand periods for female (Thomson et al. 1998; Reid et al. 2000; Ouyang et al. 2013). Indeed, egg production (laying date, size and number), egg incubation and chick rearing are high-costly life-history events (Linden and Møller 1989; Sæther et al. 1993; Hanssen et al. 2005). Then, glucocorticoids could modulate its investment in these reproductive outputs (Love et al. 2004; Lendvai et al. 2007; Groscolas et al. 2008; Adkins-Regan 2008; Angelier and Chastel 2009; Bonier et al. 2009b; Ouyang et al. 2011; Bonier et al. 2011) and determine whether individual should continue investing in a brood or rather into processes that promote individual’s survival to the next breeding attempt (Bonier et al. 2009a; Ouyang et al. 2012 but see Sapolsky et al. 2000; Love et al. 2004, 2014; Crossin et al. 2012 in short-lived species).

Interestingly, glucocorticoids levels are also important energetic drivers during early-life stages. Indeed, developmental glucocorticoids levels seem to influence many phenotypic traits' expression (Spencer et al. 2010; Monaghan and Hausmann 2015; Hau et al. 2016). An impressive number of studies have assessed that post-natal elevated corticosterone (the main glucocorticoid hormone in birds, CORT) exposure had short but also long-term effects on individual phenotypes (Matthews 2002; Seckl and Meaney 2004; Spencer et al. 2010). Notably, the adult HPA efficiency/organization/sensibility/regulation depend on CORT exposure early in life (Spencer et al. 2009). Then, adult CORT concentrations and finally adult trade-off decisions as current reproductive effort also could be influenced by early-life environmental experience (MacDougall-Shackleton et al. 2013). However, despite the growing number of studies that assess post-natal CORT effects on adult energetical-demanding morphological, physiological and behavioral traits, such as survival probability (Monaghan et al. 2012; Grace et al. 2017a), investment in sexual signal traits (Dupont et al. 2019), parasitism, metabolism and oxidative stress levels, almost few studies have so far considered its effects on parental behavior and reproductive outputs (in captive zebra finches, Spencer et al. 2010; Crino et al. 2014). This could be explained notably by the fact that following reproduction in wild vertebrate species is quite difficult. To our knowledge, only two studies were made in captivity but only focused on one phase of the two-parts reproductive period: the incubation and the chick rearing respectively (Spencer et al., 2010; Crino et al., 2014). However, they found controversial results. On one hand, Spencer et al. (2010) highlighted that early-life stressed females reduced their incubation behaviour. On the other hand, Crino et al. (2014) reported that CORT-treated males increased their parental breeding behaviour and then sired more offspring and in higher quality than control ones. Whatever the result obtained, these two studies demonstrated that adult behaviour might be impacted by early-life environmental conditions. In addition, it reflects the different adaptive pace-of-life strategies adopted according to early-life environment. Then, focusing on the effects of post-natal CORT exposure on female reproductive investment/outputs could be a relevant way to determine its potential impact on life-history strategy's choice.

In this study, we examined, for the first time, the impact of post-natal CORT exposure on reproductive investment, both during the incubation and the rearing periods, in semi-captive adult females house sparrow (*Passer domesticus*). Following experimental administration of CORT, nestling wild house sparrows were kept in captivity until adulthood (see Grace et al. 2017a, b) when their reproductive investments were measured.

Birds are especially relevant to test these questions because it is easy to monitor parental effort and the reproductive outputs associated. During incubation and brooding, females alternate between eggs/chicks' cares and self-maintenance (i. e. between reproduction and survival, Schoenle et al. 2017). In this study, incubation investment was then defined as the time spent in the nest and brooding investment as feeding rate to the nest. Female's reproductive efforts were here estimated through the laying date, the clutch size and mass, the hatching success, the quality of offspring (through morphological and physiological parameters) and finally the number of broods achieved (Perrins 1970; Hochachka and Smith 1991).

According to previous studies that manipulated developmental corticosterone exposure, we predicted that early-life stress exposure could either result in increased, unchanged, or reduced reproductive outputs. In addition, we also predicted that whatever the direction of the change in female reproductive investment could be strongly and positively associated with its incubation and breeding effort.

Material & Methods

Post-hatching corticosterone treatment

Twenty-one 2-years old female house sparrows were exposed to corticosterone during their development (experimental group, N = 11 females) or not (control group, N = 10 females). These sparrows were part of a captive population used previously to investigate the impact of post-natal corticosterone exposure on juvenile and adult behavior, physiology and morphology (see Grace et al. 2017a, b; Dupont et al. 2019). In a nutshell, during the summer 2015, we non-invasively manipulated glucocorticoids in wild nestlings to result in a temporary and acute increase in circulating CORT levels (see Grace et al., 2017a for further details). In their nest, individuals from the experimental group were given corticosterone by injecting live mealworms with 20 μl of 0.6 mg mL⁻¹ CORT (morning on days 8 and 9 post-hatching) or 0.9 mg mL⁻¹ CORT (both morning and evening on day 11 post-hatching) suspended in dimethyl sulfoxide (DMSO). At the same period, individuals from the control group were fed with DMSO-only mealworms. At fledging, all individuals were transferred to captivity and were held under standardized conditions at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (Poitou-Charentes, France). At the beginning of their first breeding season (April 2017), we specifically measured reproductive outputs, incubation and brooding behaviors and offspring's quality of the 21 surviving females (11 CORT-fed, 10 controls).

Reproductive outputs

Before the breeding season (March 2017), twenty-one males were caught in the wild (Secondigné-sur-Belle, Poitou-Charentes, France). Then, our twenty-one pairs were divided into 7 square outdoor aviaries (dimensions 5 x 5 x 2 m) at the rate of 3 pairs per aviary. In each aviary, we previously fixed 4 artificial nest-boxes equitably distributed (i. e. one on each wall) and placed one feeder equidistant from all of the nest-boxes (i. e. in the center of the aviary). They were fed *ad libitum* with commercial seed mixture and water and were supplied with salt/mineral blocks and millet on the stalk.

We monitored the nests by visiting each nest-box every 2 days. Once an egg was observed, we noted this date as the clutch initiation date. Then, we checked the nest-box every day until we obtained the same number of eggs for 2 consecutive days. We recorded the clutch size. In addition, we measured length and width of each egg (N = 286) thanks to a caliper to the nearest 0.1 mm. We then calculated the egg volume (mm³) from the equation: $0.512 \times \text{Length} \times \text{Width}^2$ (Hoyt 1979). We also weighted the eggs using an electronic balance to the nearest 0.1 g. We then determined the clutch mass which corresponded to the cumulative mass of all eggs from a clutch. Because female house sparrows lay one egg per day and begin incubation when laying the last egg, this date was considered day 0 of the incubation period. The incubation period typically lasts 10 days, so we daily checked each incubating nest starting from day 8 of the incubation period until all chicks hatched. We recorded the number of hatched chicks and could then calculate the hatching success as the proportion of eggs that hatched. The day 0 of the nestling period corresponded to the date of the first hatched chick. Then, we noted the number of chicks in the nest at day 12, as an estimate of fledging success. Regarding the whole reproductive season, we numbered the brood events achieved, the number of laying eggs, the total mass of laying eggs, the number of hatched chicks per each female and the number of 12-days old chicks produced.

We monitored females' reproductive investment (incubation and breeding behavior) and behavior only during the first two brood events. Four females had never bred. The others had achieved at least 2 brood events but 3 of them had never produced chicks (N = 16, N = 17, N = 14, N = 6, N = 2 respectively for brood event n°1 to 5).

Incubation behavior

At day 3 and 8 of the incubation period of the brood events n°1 and n°2, the incubation behavior of the female was recorded using video monitoring. We used small (4 x 4 cm) waterproof video camera (Go Pro Hero Session 4) placed on a post at 1.5 m from the nest-box, facing towards the nest entrance. We filmed nests between 3:30 and 5:30pm. We put the post one and a half hours before the beginning of the recording in order to habituate birds to this new object in their aviaries. We didn't not consider the first 30-minutes of the recording videos in order to eliminate the disturbance period induced by the presence of a human in the aviary for installing the camera on the post. We then video monitored females for 76 minutes (optimal time of video available for quasi-all video recordings, N = 61 from all broods and from all days of incubation period). We defined 4 metrics to describe female's incubation behavior: the total time spent on the nest, the number of incubation events, the average time of incubation events and the average time between two incubation events. Because we found no significant difference in incubation behavior between the two recording days but a strong influence of variation in behavior due to meteorological conditions, we decided to only focus on sunny/cloudy incubation events. We chose the day 3 of incubation period's monitoring where video recordings with precipitation were less noticed and with less missing video recordings (N = 13 and N = 17 for brood events n°1 and n°2 respectively). Then, for the 2 recordings of this day with inclement weather (brood event n°1), we replaced it by the one of the day 8 of incubation period. Finally, no video recording was available for 1 nest (brood event n°1) due to the destruction of eggs before day 3 of incubation period, and was therefore neither included in our analyses.

Breeding behavior

At day 6 of the nestling period of the brood events n°1 and n°2 (N = 10 and N = 11 respectively), the breeding behavior of the female was recorded using video monitoring. We filmed nests between 8:30 and 10:00am. Indeed, because House sparrow is a diurnal bird species, feeding activities are null during the night. Then, parents have to compensate this chicks' nocturnal nutritional restriction by increasing their feeding rates in the morning. By measuring feeding rate during this period, we then focused on the quality of parental care and reproductive investment. As for incubation recordings, we didn't not consider the first 30-minutes of the videos and we then video monitored females for 76 minutes. More precisely, we numbered the travels from and to the nest achieved by females.

Unfortunately, no video recording was available at day 6 of nestling period for 3 brood events (N = 18). Unfortunately, for 2 brood events, chicks died before reaching this age. We encountered a technical problem during the recording of the third brood event. These nests were then removed from our breeding analyses.

Offspring quality

For the brood events n°1 and n°2, at 12-days old, each chick was captured by hand at its nest (N = 37 and N = 39 for brood events n°1 and n°2 respectively). Tarsus length was measured with a calliper to the nearest 0.1 mm and body mass was obtained using a spring balance to the nearest 5 g.

Body condition was then calculated using the scaled mass index (SMI) following Peig and Green (2009). Tarsus length was highly correlated with body mass ($r = 0.689$; $F_{1,74} = 148.0$; $p < 0.001$) and was therefore used to calculate the SMI of growing house sparrows by following this formula: $SMI_i = M_i \times \left(\frac{L_0}{L_i}\right)^b$. The terms M_i and L_i respectively correspond to the body mass and the wing size of the individual i . The term L_0 is the arithmetic mean value of wing size for all chicks born in the nests ($L_0 = 15.6$ mm). The exponent b corresponds to the slope estimate of a standardized major axis regression of log-transformed body mass on log-transformed wing size ($b = 1.85$).

In addition, we achieved a stress response protocol as described by Wingfield et al. (1994). Immediately after capture by hand at their nest (i. e. within 3 minutes), we collected an initial blood sample (~ 100 μ L) from their alar vein with 25-gauge needles and heparinized microcapillary tubes. This sample corresponds to the basal corticosterone concentration that the animals should maintain to be able to cope with current predictable energetics demands (hereafter named as baseline CORT, Romero and Reed, 2005). A second blood sample (~100 μ L) was collected 30 minutes after capture. It corresponds to the maximum corticosterone concentration secreted in response to unpredictable events (hereafter named as stress-induced CORT, Wingfield et al., 1998). Between these two blood samplings, birds were measured and then, were kept in a tissue bag.

Physiological assays

Immediately at the end of each field session, we centrifugated blood samples (5000 rpm during 7 minutes) in order to separate plasma and red cells. Samples were stored at -20°C until analyses at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé laboratory.

Plasma CORT concentration was determined by radioimmunoassay as described previously in Angelier et al. (2007). DNA was extracted from red cells samples by using the DNeasy blood and tissue kit (Qiagen). The sex of each chick was determined by molecular sexing, based on polymerase chain reaction (PCR) amplification of the CHD gene, as detailed by Fridolfsson and Ellegren (1999). In addition, the red blood samples were used to determine telomere length thanks to a real-time quantitative PCR using RAG1 as reference gene following a protocol previously validated for birds (Criscuolo et al., 2018).

Statistical analysis

Firstly, we tested the influence of post-natal CORT treatment on several female's reproductive outputs (clutch initiation date, size and mass; hatching success, number of chicks reaching 12-days old *per* brood event and for the whole reproductive season; total number and mass of laying eggs and total number of brood events achieved; investment in the production of eggs (mass and volume)) by using mixed-effect linear models (LMER) with post-natal CORT treatment and number of brood event included as explanatory variables (Table 1). For all models, we included mother identity as a random effect because all females had achieved at least 2 brood events during the reproductive season. Secondly, we studied the influence of post-natal CORT treatment on female's incubation behavior. We applied a principal component analysis (PCA) with the four incubation variables defined previously. The two principal components cumulatively explained 84.9% of the variance (PC1 = 52.6%, PC2 = 32.0%). A more positive PC1 value was associated with fewer but longer incubating events and higher interval between two incubating events (Table 2). PC1 value reflects female's incubation motivation. A more positive PC2 value was associated with greater total time spent incubating (Table 2). PC2 value reflects female's incubation effort. Then, we ran LMER by using post-natal CORT treatment, number of brood event and clutch size as explanatory variables. The mother identity was considered as random effect. Thirdly, we tested the influence of post-natal CORT treatment on female' 6-days old chicks feeding rates by using general linear mixed-effect model (GLMER, Poisson error distribution) with post-natal CORT treatment, number of brood event and brood size as explanatory variables (Table 1). The mother identity was considered as random effect. Finally, we studied the influence of post-natal CORT treatment on the quality of 12-days old chicks produced by females (tarsus length, body mass, body condition, baseline and stress-induced CORT levels, telomere length) by using post-natal CORT treatment, number of brood event, brood size at day 12 and sex of the offspring as explanatory variables (Table 1). We also included the mother identity as random effect.

Model selections were performed using a backwards stepwise approach starting from the most complex model and eliminating progressively explanatory variables or interactions with $p \geq 0.100$. All statistical analyses were performed with R 3.4.2 (R core Team 2015).

Results

Post-natal CORT exposure and adult reproductive output

Logically, clutch initiation date was significantly and positively associated with the number of brood event (Table 3). However, there was no significant effect of post-natal CORT treatment and the interaction on clutch initiation date (Table 3). Clutch size and clutch mass differed significantly between CORT-fed and Control females. More precisely, CORT-fed females produced larger and heavier clutches compared to Control ones (Figures 1A and 1B respectively; Table 3). However, clutch size and mass were not affected by the number of brood event and the interaction between treatment and the number of the brood event (Table 3). Both hatching success and 12-days old chicks produced *per* brood event were not associated with post-natal CORT treatment, number of brood event, or the interaction (Table 3). The number of reproductive events, the total number of laying eggs, the total mass of laying eggs and the total number of 12-days old chicks produced differed significantly between CORT-fed and Control females. More precisely, regarding the whole reproductive season, CORT-fed females had greater reproductive outputs compared to Control ones (Figures 2A, 2B, 2C and 2D respectively; Table 3). Interestingly, eggs' mass and volume were significantly affected by post-natal CORT treatment and the number of brood event. More precisely, CORT-treated females produced smaller and lighter eggs compared to Controls (Figures 3A and 3B; Table 4). In addition, these two eggs characteristics significantly decreased over the brood events (Figure 3A,B; Table 4). However, there was no significant effect of the interaction on the eggs' mass and volume (Table 4).

Post-natal CORT exposure and female's incubation and breeding behaviors

Both incubation motivation and effort did not differ according to post-natal CORT treatment, clutch size, number of brood event, or the interactions (Figure 4A and 4B; Table 5). Female's feeding rate to 6-days old chicks was significantly affected by post-natal CORT treatment and the number of brood event (Figure 5; Table 6). More precisely, we found that CORT-fed females achieved more travels from and to their nests compared to Control ones.

In addition, females fed less frequently their chicks during the brood event n°1 compared to the brood event n°2. However, female's feeding rate was not correlated with brood size and the interactions (Table 6).

Post-natal CORT exposure and offspring quality

Tarsus length of 12-days old chicks significantly differed according to maternal post-natal CORT treatment, brood size and sex of the offspring (Figure 6A; Table 7). More precisely, 12-days old chicks had longer tarsus when raised by CORT-fed females compared to Control ones. In addition, tarsus length increased with the brood size. Finally, males were significantly taller than females. However, offspring's tarsus length was not significantly affected by the number of brood event or the interactions (Table 7). Body mass of 12-days old chicks was significantly associated with brood size and sex of the offspring (Table 7). More precisely, body mass decreased with the brood size. In addition, males were significantly heavier than females. Moreover, offspring's body mass differed marginally according to maternal post-natal CORT treatment (Figure 6B; Table 7). More precisely, 12-days old chicks were slightly heavier when raised by CORT-fed females compared to Control ones. However, body mass was not significantly affected by the number of brood event or the interactions (Table 7). Body condition of 12-days old chicks significantly was significantly and positively correlated with the brood size (Table 7). However, offspring's body condition was not significantly affected by post-natal CORT treatment (Figure 6C), the number of brood event, sex of the offspring or the interactions (Table 7). Baseline CORT level of 12-days old chicks was only marginally and negatively affected by the number of brood event (Table 7). However, offspring's baseline CORT level was not significantly affected by post-natal CORT treatment (Figure 6D), brood size, sex of the offspring and the interactions (Table 7). Stress-induced CORT level of 12-days old chicks differed significantly between males and females and number of brood event (Table 7). More precisely, males had lower stress-induced CORT level compared to females. In addition, this CORT level significantly decreased with the number of brood event. Moreover, offspring's stress-induced CORT level marginally differed according to maternal post-natal CORT treatment (Figure 6E). More precisely, chicks raised by CORT-fed females had higher stress-induced CORT level compared to those produced by Control ones. Finally, telomere length of 12-dys old chicks significantly differed according to maternal post-natal CORT treatment (Figure 6F; Table 7). More precisely, 12-days old chicks had longer telomere when raised by CORT-fed females compared to Control ones.

However, offspring's telomere length was significantly affected by brood size, number of the brood event, sex of the offspring or the interactions (Table 7).

Discussion

In this study, we experimentally demonstrated that post-natal CORT exposure positively affects adult reproductive success in the house sparrow. More precisely, we found that females that received CORT treatment as nestlings produced more eggs and achieved more brood events as adults during their first reproductive season compared to control ones. Moreover, they increased their brooding investment and raised chicks in greater number and in higher quality (body size and telomere length). Therefore, our results suggest that CORT-fed females invest more in their first reproduction and less in their self-maintenance compared to Control ones. Consequently, early-life stress seems to modify the life-history strategy adopted by an individual throughout its reproduction. Specifically, our results corroborate that CORT-fed females may have a faster pace-of-life although future studies should focus on the longevity of these birds to fully assess the costs of this intense breeding investment.

Our results highlighted that post-natal CORT exposure was associated with greater reproductive outputs during the first breeding season. More precisely, we found that CORT-fed females had higher clutch size and mass, a greater number of laying eggs and fledging chicks and achieved more brood events during the whole reproductive season. Moreover, we demonstrated that chicks produced by CORT-fed females were of higher quality (i. e. longer tarsus and telomere length) and fledged earlier (data unshown). Then, our results suggest that females exposed to a developmental stress invest more in their first annual reproduction and maybe less in their self-maintenance contrary to control ones. This corroborates with a faster pace-of-life syndrome for these early-life stressed individuals. Accordingly, one of the two studies available to our knowledge on this issue has also reported that early-life stress is associated with increased reproductive investment in male zebra finches (*Taeniopygia guttata*, Crino et al., 2014). More precisely, they found that post-natal CORT-treated males raised higher offspring both in quality and quantity. This pattern was not found in the second study found in the literature that reported a decrease in maternal incubation investment (Zebra finch, *Taeniopygia guttata*, Spencer et al., 2010). Then, our study is therefore the first to show that developmental CORT exposure could positively affect maternal reproductive strategy.

Interestingly, thanks to the monitoring of two entire brood events i. e. from beginning of the incubation to chicks' fledging, we reported that the difference of female house sparrows' investment according to their post-natal CORT treatment was only present during the rearing period. Indeed, we found that post-natal CORT exposure had no effect on the female incubation effort. In concordance with this lack of difference in incubation investment, we also found that the hatching success was similar between our two experimental groups. This result appears somewhat surprising because developmental CORT exposure has been previously associated, in the only available study to our knowledge, with a decrease in incubation effort in female zebra finches (Spencer et al., 2010). Then, this striking difference between these two experiments highlighted the importance of timing, duration, dose and method of CORT administration during the early-life phase, as well as the species-specific response to this developmental treatment. Indeed, our CORT manipulation was achieved when house sparrow chicks were yet fed by their parents in the nests while Spencer and her colleagues treated nutritionally-independent zebra finch chicks.

How could we explain such early-life stress effect on adult reproductive strategy? Currently, according to available literature, it is very difficult to establish the direct effects of post-natal CORT exposure on reproductive strategy choice. Indeed, Crino et al. (2014) raised the problem of confusing indirect effects and the pleiotropic effects of developmental CORT exposure on aspects of organism phenotype that were not assessed in experiments. Notably, we could illustrate this issue thanks to a concrete example from this study: the effect of post-natal CORT treatment on egg volume and mass. We obtained that CORT-treated females produced more eggs *per* brood event compared to control ones. However, laying eggs produced by CORT-fed females were smaller and lighter than those from control ones. We could first explain this result through the differential reproductive strategy achieved by CORT-fed and Control females: the first ones favored the quantity while the second ones promoted the quality. Interestingly, none strategy is better than the other because hatching success was similar between our two experimental groups. However, a second indirect explanation could be proposed thanks to the link between post-natal CORT treatment, metabolism and egg production. Indeed, in the same house sparrow population, it has been previously demonstrated that early-life stress decreases basal metabolic rates of post-natal CORT-treated females (Dupont et al., in prep). Yet, egg size increases with metabolic rates (Martin 1987). Consequently, CORT-treated females could produce smaller eggs compared to control ones because of their expenditure strategy impacted by early-life conditions and not directly through a modulation of egg production according to developmental CORT exposure.

Several hypotheses could be emitted to explain our results. First, because reproduction is a high-costly life-history event, current reproduction effort comes at the cost of future reproduction. Then, according to the 'terminal investment' theory, individuals with lower probability to successfully achieved future reproductive events may invest more in current breeding events to maximize their fitness (Clutton-Brock 1984; Stearns 1992). Because, it has been previously demonstrated that developmental CORT treatment decreases lifespan (possibly through increased oxidative damage, Monaghan et al. 2012; Tissier et al. 2014), life-history theory suggests that CORT-treated females increased their investment (i. e. their energy expenditure) in this current reproductive event, due to their reduced probability to successfully survive or breed to the next reproductive season (Crino et al., 2014). On the contrary, control females, by limiting their current reproductive effort, may maximized their residual reproductive value for the future events and may increase their survival probability (Trivers 1972; Pianka and Parker 1975). Consequently, females tend to optimize their reproductive strategy according to their early-life experiences and their life expectancy. This also suggests that in the entire life, the reproductive success of both CORT-fed and Control females will be similar (Monaghan et al., 2012). Secondly, we reported that CORT-fed females had lower stress-induced CORT level during this reproductive season (data unpublished). Interestingly, exhibiting low CORT levels during the reproduction may be associated with an enhancement of prolactin levels (Carretero et al. 1997; Yokoyama et al. 2008; Spencer et al. 2010) which was one of the main hormones regulating parental behavior in bird species (Criscuolo et al. 2006; Groscolas et al. 2008; Angelier and Chastel 2009). Then, through the disruption of the adult HPA axis regulation/function, we could hypothesize that post-natal CORT exposure could enhance prolactin production and then promote female's reproductive investment.

Interestingly, our study supports the growing body of literature that tend to demonstrate that post-natal CORT exposure had not only negative impacts for individuals but could also shape adaptative response/phenotype to developmental conditions and consequently had positive effects on fitness (Monaghan 2008; Crino and Breuner 2015). To go further, it could be now interesting to study the reproductive outputs and incubation and breeding investment in a constraining adult environment.

References

- Adkins-Regan E (2008) Do hormonal control systems produce evolutionary inertia? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 363:1599–1609. doi: 10.1098/rstb.2007.0005
- Angelier F, Chastel O (2009) Stress, prolactin and parental investment in birds: a review. *Gen Comp Endocrinol* 163:142–148. doi: 10.1016/j.ygcen.2009.03.028
- Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol* 61:611–621. doi: 10.1007/s00265-006-0290-1
- Bonier F, Martin PR, Moore IT, Wingfield JC (2009a) Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends Ecol Evol* 24:634–642. doi: 10.1016/j.tree.2009.04.013
- Bonier F, Moore IT, Martin PR, Robertson RJ (2009b) The relationship between fitness and baseline glucocorticoids in a passerine bird. *General and Comparative Endocrinology* 163:208–213. doi: 10.1016/j.ygcen.2008.12.013
- Bonier F, Moore IT, Robertson RJ (2011) The stress of parenthood? Increased glucocorticoids in birds with experimentally enlarged broods. *Biol Lett* 7:944–946. doi: 10.1098/rsbl.2011.0391
- Careau V, Garland T (2012) Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology* 85:543–571. doi: 10.1086/666970
- Carretero J, Rubio M, Sánchez F, et al (1997) Corticosterone induces hypoactivity of prolactin immunoreactive cells. *CTO* 160:15–20. doi: 10.1159/000147992
- Clutton-Brock TH (1984) Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist* 123:212–229. doi: 10.1086/284198
- Crespi EJ, Williams TD, Jessop TS, Delehanty B (2013) Life history and the ecology of stress: how do glucocorticoid hormones influence life-history variation in animals? *Funct Ecol* 27:93–106. doi: 10.1111/1365-2435.12009

- Crino OL, Breuner CW (2015) Developmental stress: evidence for positive phenotypic and fitness effects in birds. *J Ornithol* 156:389–398. doi: 10.1007/s10336-015-1236-z
- Crino OL, Prather CT, Driscoll SC, et al (2014) Developmental stress increases reproductive success in male zebra finches. *Proc R Soc B* 281:20141266–20141266. doi: 10.1098/rspb.2014.1266
- Criscuolo F, Bertile F, Durant JM, et al (2006) Body mass and clutch size may modulate prolactin and corticosterone levels in eiders. *Physiological and Biochemical Zoology* 79:514–521. doi: 10.1086/501065
- Crossin GT, Trathan PN, Phillips RA, et al (2012) Corticosterone predicts foraging behavior and parental care in Macaroni penguins. *American Naturalist* 180:E31–E41. doi: 10.1086/666001
- Douglas Robinson W, Hau M, Klasing KC, et al (2010) Diversification of Life Histories in New World Birds. *Auk* 127:253–262. doi: 10.1525/auk.2010.127.2.253
- Dupont SM, Grace JK, Brischoux F, Angelier F (2019) Post-natal corticosterone exposure affects ornaments in adult male house sparrows (*Passer domesticus*). *Gen Comp Endocrinol* 276:45–51. doi: 10.1016/j.ygcen.2019.02.021
- Finch CE, Rose MR (1995) Hormones and the physiological architecture of life history evolution. *The Quarterly Review of Biology* 70:1–52
- Fridolfsson A-K, Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J Avian Biol* 30:116–121. doi: 10.2307/3677252
- Grace JK, Froud L, Meillère A, Angelier F (2017a) House sparrows mitigate growth effects of post-natal glucocorticoid exposure at the expense of longevity. *Gen Comp Endocrinol* 253:1–12. doi: 10.1016/j.ygcen.2017.08.011
- Grace JK, Martin-Gousset L, Angelier F (2017b) Delayed effect of early-life corticosterone treatment on adult anti-predator behavior in a common passerine. *Physiol Behav* 177:82–90. doi: 10.1016/j.physbeh.2017.04.018

- Groscolas R, Lacroix A, Robin J-P (2008) Spontaneous egg or chick abandonment in energy-depleted king penguins: A role for corticosterone and prolactin? *Hormones and Behavior* 53:51–60. doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.08.010
- Hanssen SA, Hasselquist D, Folstad I, Erikstad KE (2005) Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:1039–1046. doi: 10.1098/rspb.2005.3057
- Hau M, Casagrande S, Ouyang JQ, Baugh AT (2016) Glucocorticoid-mediated phenotypes in vertebrates. In: *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier, pp 41–115
- Hau M, Ricklefs RE, Wikelski M, et al (2010) Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:3203–3212. doi: 10.1098/rspb.2010.0673
- Hochachka W, Smith JNM (1991) Determinants and consequences of nestling condition in song sparrows. *Journal of Animal Ecology* 60:995–1008. doi: 10.2307/5427
- Hoyt DF (1979) Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96:73–77. doi: 10.1093/auk/96.1.73
- Lea RW, Klandorf H, Harvey S, Hall TR (1992) Thyroid and adrenal function in the ring dove (*Streptopelia risoria*) during food deprivation and a breeding cycle. *Gen Comp Endocrinol* 86:138–146. doi: 10.1016/0016-6480(92)90135-7
- Lendvai ÁZ, Giraudeau M, Chastel O (2007) Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the House sparrow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:391–397. doi: 10.1098/rspb.2006.3735
- Linden M, Møller AP (1989) Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology & Evolution* 4:367–371. doi: 10.1016/0169-5347(89)90101-8
- Love OP, Breuner CW, Vézina F, Williams TD (2004) Mediation of a corticosterone-induced reproductive conflict. *Horm Behav* 46:59–65. doi: 10.1016/j.yhbeh.2004.02.001

- Love OP, Madliger CL, Bourgeon S, et al (2014) Evidence for baseline glucocorticoids as mediators of reproductive investment in a wild bird. *Gen Comp Endocrinol* 199:65–69. doi: 10.1016/j.ygcen.2014.01.001
- MacDougall-Shackleton SA, Schmidt KL, Furlonger AA, MacDougall-Shackleton EA (2013) HPA axis regulation, survival, and reproduction in free-living sparrows: functional relationships or developmental correlations? *Gen Comp Endocrinol* 190:188–193. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.05.026
- Martin II LB, Hasselquist D, Wikelski M (2006) Investment in immune defense is linked to pace of life in house sparrows. *Oecologia* 147:565–575. doi: 10.1007/s00442-005-0314-y
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487. doi: 10.1146/annurev.es.18.110187.002321
- Matthews SG (2002) Early programming of the hypothalamo–pituitary–adrenal axis. *Trends in Endocrinology & Metabolism* 13:373–380. doi: 10.1016/S1043-2760(02)00690-2
- Miles DB, Sinervo B, Hazard LC, et al (2007) Relating endocrinology, physiology and behaviour using species with alternative mating strategies. *Functional Ecology* 21:653–665. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01304.x
- Monaghan P (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Phil Trans R Soc B* 363:1635–1645. doi: 10.1098/rstb.2007.0011
- Monaghan P, Hausmann MF (2015) The positive and negative consequences of stressors during early life. *Early Human Development* 91:643–647. doi: 10.1016/j.earlhumdev.2015.08.008
- Monaghan P, Heidinger BJ, D’Alba LB, et al (2012) For better or worse: reduced adult lifespan following early-life stress is transmitted to breeding partners. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:709–714. doi: 10.1098/rspb.2011.1291
- Niemelä PT, Dingemanse NJ, Alioravainen N, et al (2013) Personality pace-of-life hypothesis: testing genetic associations among personality and life history. *Behav Ecol* 24:935–941. doi: 10.1093/beheco/art014

- Niemelä PT, Vainikka A, Hedrick AV, Kortet R (2012) Integrating behaviour with life history: boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Functional Ecology* 26:450–456. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01939.x
- Ouyang JQ, Sharp PJ, Dawson A, et al (2011) Hormone levels predict individual differences in reproductive success in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:2537–2545. doi: 10.1098/rspb.2010.2490
- Ouyang JQ, Muturi M, Quetting M, Hau M (2013) Small increases in corticosterone before the breeding season increase parental investment but not fitness in a wild passerine bird. *Horm Behav* 63:776–781. doi: 10.1016/j.yhbeh.2013.03.002
- Ouyang JQ, Quetting M, Hau M (2012) Corticosterone and brood abandonment in a passerine bird. *Animal Behaviour* 84:261–268. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.05.006
- Pap PL, Vágási CI, Vincze O, et al (2015) Physiological pace of life: the link between constitutive immunity, developmental period, and metabolic rate in european birds. *Oecologia* 177:147–158. doi: 10.1007/s00442-014-3108-2
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x
- Perrins CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242–255. doi: 10.1111/j.1474-919X.1970.tb00096.x
- Pianka ER, Parker WS (1975) Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist* 109:453–464. doi: 10.1086/283013
- Piersma T, Reneerkens J, Ramenofsky M (2000) Baseline corticosterone peaks in shorebirds with maximal energy stores for migration: a general preparatory mechanism for rapid behavioral and metabolic transitions? *General and Comparative Endocrinology* 120:118–126. doi: 10.1006/gcen.2000.7543
- R core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing.

- Rádai Z, Kiss B, Barta Z (2017) Pace of life and behaviour: rapid development is linked with increased activity and voracity in the Wolf spider *Pardosa agrestis*. *Animal Behaviour* 126:145–151. doi: 10.1016/j.anbehav.2017.02.004
- Réale D, Garant D, Humphries MM, et al (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:4051–4063. doi: 10.1098/rstb.2010.0208
- Reid JM, Monaghan P, Ruxton GD (2000) Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 267:37–41. doi: 10.1098/rspb.2000.0963
- Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* 17:462–468. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02578-8
- Romero LM, Reed JM (2005) Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comp Biochem Phys A* 140:73–79. doi: 10.1016/j.cbpb.2004.11.004
- Romero ML (2002) Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *Gen Comp Endocrinol* 128:1–24. doi: 10.1016/S0016-6480(02)00064-3
- Royauté R, Berdal MA, Garrison CR, Dochtermann NA (2018) Painless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72:. doi: 10.1007/s00265-018-2472-z
- Sæther B-E, Andersen R, Pedersen HC (1993) Regulation of parental effort in a long-lived seabird an experimental manipulation of the cost of reproduction in the Antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behav Ecol Sociobiol* 33:147–150. doi: 10.1007/BF00216594
- Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr Rev* 21:55–89. doi: 10.1210/edrv.21.1.0389

- Schoenle LA, Dudek AM, Moore IT, Bonier F (2017) Red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) with higher baseline glucocorticoids also invest less in incubation and clutch mass. *Hormones and Behavior* 90:1–7. doi: 10.1016/j.yhbeh.2017.02.002
- Schultner J, Kitaysky AS, Gabrielsen GW, et al (2013) Differential reproductive responses to stress reveal the role of life-history strategies within a species. *Proc R Soc B* 280:20132090–20132090. doi: 10.1098/rspb.2013.2090
- Seckl JR, Meaney MJ (2004) Glucocorticoid programming. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1032:63–84. doi: 10.1196/annals.1314.006
- Sepp T, McGraw KJ, Kaasik A, Giraudeau M (2018) A review of urban impacts on avian life-history evolution: does city living lead to slower pace of life? *Global Change Biology* 24:1452–1469. doi: 10.1111/gcb.13969
- Spencer KA, Evans NP, Monaghan P (2009) Postnatal stress in birds: a novel model of glucocorticoid programming of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis. *Endocrinology* 150:1931–1934. doi: 10.1210/en.2008-1471
- Spencer KA, Heidinger BJ, D’Alba LB, et al (2010) Then versus now: effect of developmental and current environmental conditions on incubation effort in birds. *Behav Ecol* 21:999–1004. doi: 10.1093/beheco/arq090
- Stearns S (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press
- Stearns SC (2000) Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476–486. doi: 10.1007/s001140050763
- Thomson DL, Monaghan P, Furness RW (1998) The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews* 73:293–304. doi: 10.1017/S0006323198005180
- Tissier ML, Williams TD, Criscuolo F (2014) Maternal effects underlie ageing costs of growth in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *PLoS ONE* 9:e97705. doi: 10.1371/journal.pone.0097705
- Trivers R (1972) Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection & the descent of man*. Aldine de Gruyter, New York, pp 136–179

- Wikelski M, Spinney L, Schelsky W, et al (2003) Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270:2383–2388. doi: 10.1098/rspb.2003.2500
- Williams JB, Miller RA, Harper JM, Wiersma P (2010) Functional linkages for the pace of life, life-history, and environment in birds. *Integr Comp Biol* 50:855–868. doi: 10.1093/icb/icq024
- Wingfield JC, Deviche P, Sharbaugh S, et al (1994) Seasonal changes of the adrenocortical responses to stress in redpolls, *Acanthis flammea*, in Alaska. *Journal of Experimental Zoology* 270:372–380. doi: 10.1002/jez.1402700406
- Wingfield JC, Maney DL, Breuner CW, et al (1998) Ecological bases of hormone-behavior interactions: the “emergency life history stage.” *American Zoologist* 38:191–206. doi: 10.1093/icb/38.1.191
- Wingfield JC, Sapolsky RM (2003) Reproduction and resistance to stress: when and how? *J Neuroendocrinol* 15:711–724. doi: 10.1046/j.1365-2826.2003.01033.x
- Yokoyama K, Hayashi M, Mogi C, et al (2008) Dose-dependent effects of a glucocorticoid on prolactin production. *Endocrine Journal* advpub:0803260087–0803260087. doi: 10.1507/endocrj.K07E-063

Tables

Table 1: Description of complete models built to test the influence of post-natal CORT treatment received by females on reproductive outputs, eggs' investment, incubation and breeding behaviors and quality of 12-days old chicks.

Biological assumption	Dependent variable	Independent variable	Model type
Effect of post-natal CORT treatment on reproductive outputs	Clutch initiation date	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Interaction, Mother identity*	LMER
	clutch size	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Interaction, Mother identity*	LMER
	clutch mass	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Interaction, Mother identity*	LMER
	Hatching success	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Interaction, Mother identity*	LMER
	Number of chicks reaching 12-days old	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Interaction, Mother identity*	LMER
Effect of post-natal CORT treatment on eggs' investment	Egg mass	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Interaction, Mother identity*	LMER
	Egg volume	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Interaction, Mother identity*	LMER
Effects of post-natal CORT treatment on incubation behavior	Incubation motivation	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Clutch size, Interactions, Mother identity*	LMER
	Incubation effort	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Clutch size, Interactions, Mother identity*	LMER
Effect of post-natal CORT treatment on breeding behavior	Feeding rates	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Brood size, Interactions, Mother identity*	GLMER
Effect of post-natal CORT treatment on the quality of 12-days old chicks produced	Tarsus length	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Brood size, Interactions, Mother identity*	LMER
	Body mass	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Brood size, Interactions, Mother identity*	LMER
	Body condition	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Brood size, Interactions, Mother identity*	LMER
	Baseline CORT level	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Brood size, Interactions, Mother identity*	LMER
	Stress-induced CORT level	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Brood size, Interactions, Mother identity*	LMER
	Telomere length	Post-natal CORT treatment, Number of brood events, Brood size, Interactions, Mother identity*	LMER

Table 2: Factor loadings of incubation behaviors variables from our 21 females onto the two first principal components

	PC1	PC2
Eigenvalue	2.10	1.28
Variance explained	52.6	32.0
Loadings		
Total time incubating (sec)	0.375	0.913
Number of incubation events	- 0.732	0.522
Average time of incubation events (sec)	0.923	0.288
Average time between two incubation events (sec)	0.759	- 0.297

Table 3: The effect of post-natal CORT treatment on female’s reproductive outputs (i. e. clutch initiation date, size and mass; hatching success; number of 12-days old chicks produced *per* brood event and during the whole reproductive season; number of reproductive events achieved; total number and mass of laying eggs). Main effects were tested using a LMER with a normal error distribution. Bolded values highlight statistically significant parameters.

Variable of interest	Explanatory variables	df	F-value	P-value
1. Clutch initiation date	Post-natal CORT treatment	1, 49	0.045	0.832
	Number of brood event	4, 50	1403.1	< 0.001
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	4, 45	0.595	0.964
	Intercept	1, 50	567.6	< 0.001
2. Clutch size	Post-natal CORT treatment	1, 53	8.2	0.004
	Number of brood event	4, 49	0.863	0.930
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	4, 45	4.77	0.312
	Intercept	1, 53	488.4	< 0.001
3. Clutch mass	Post-natal CORT treatment	1, 53	3.95	0.047
	Number of brood event	4, 49	1.880	0.758
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	4, 45	3.60	0.463
	Intercept	1, 53	343.0	< 0.001
4. Hatching success	Post-natal CORT treatment	1, 49	0.003	0.955
	Number of brood event	4, 50	1.87	0.760
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	4, 45	0.720	0.949
	Intercept	1, 50	21.3	< 0.001
5. 12-days old chicks produced	Post-natal CORT treatment	1, 53	0.136	0.713
	Number of brood event	4, 49	1.38	0.848
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	4, 45	1.42	0.840
	Intercept	1, 53	10.9	< 0.001
6. Reproductive events	Post-natal CORT treatment	1, 53	5.2	0.027
	Intercept	1, 53	271.0	< 0.001
7. Total laying eggs	Post-natal CORT treatment	1, 53	16.3	< 0.001
	Intercept	1, 53	217.1	< 0.001
8. Total mass of laying eggs	Post-natal CORT treatment	1, 53	25.7	< 0.001
	Intercept	1, 53	301.4	< 0.001
9. Total 12-days old chicks produced	Post-natal CORT treatment	1, 53	4.16	0.047
	Intercept	1, 53	29.9	< 0.001

Table 4: The effect of post-natal CORT treatment on the female’s eggs investment (i. e. egg mass and egg volume). Main effects were tested using a LMER with a normal error distribution. Bolded values highlight statistically significant parameters.

Variable of interest	Explanatory variables	df	F-value	P-value
1. Egg volume	Post-natal CORT treatment	1, 280	10.4	0.001
	Number of brood event	4, 280	64.4	< 0.001
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	4, 276	7.26	0.123
	Intercept	1, 280	1692.1	< 0.001
2. Egg mass	Post-natal CORT treatment	1, 280	6.51	0.011
	Number of brood event	4, 280	29.5	< 0.001
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	4, 276	7.15	0.128
	Intercept	1, 280	1489.2	< 0.001

Table 5: The effect of post-natal CORT treatment on the female’s incubation motivation and effort. Main effects were tested using a LMER with a normal error distribution. Bolded values highlight statistically significant parameters.

Variable of interest	Explanatory variables	df	F-value	P-value
1. Incubation motivation	Post-natal CORT treatment	1, 29	0.361	0.548
	Number of brood event	1, 28	0.054	0.817
	Clutch size	1, 30	1.44	0.230
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 27	0.367	0.544
	Post-natal CORT treatment x Clutch size	1, 26	0.262	0.609
	Intercept	1, 30	1.41	0.235
2. Incubation effort	Post-natal CORT treatment	1, 28	0.003	0.956
	Number of brood event	1, 29	1.070	0.301
	Clutch size	1, 30	2.55	0.110
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 26	0.103	0.748
	Post-natal CORT treatment x Clutch size	1, 27	0.348	0.555
	Intercept	1, 30	2.090	0.149

Table 6: The effect of post-natal CORT treatment on the female’s feeding rate to 6-days old progeny. Main effects were tested using a GLMER with a Poisson error distribution. Bolded values highlight statistically significant parameters.

Variable of interest	Explanatory variables	df	χ -value	P-value
Feeding rate	Post-natal CORT treatment	1, 15	5.26	0.022
	Number of brood event	1, 15	5.84	0.016
	Brood size	1, 14	0.126	0.723
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 12	0.025	0.874
	Post-natal CORT treatment x Brood size	1, 13	0.480	0.488
	Intercept	1, 15	85.1	< 0.001

Table 7: The effect of post-natal CORT treatment on the offspring’s quality (i. e. tarsus length, body mass, body condition, baseline and stress-induced CORT levels and telomere length). Main effects were tested using a LMER with a normal error distribution. Bolded values highlight statistically significant parameters.

Variable of interest	Explanatory variables	df	F-value	P-value
1. Tarsus length	Post-natal CORT treatment	1, 72	7.27	0.007
	Number of brood event	1, 71	0.764	0.382
	Brood size	1, 72	3.88	0.049
	Sex of the offspring	1, 72	5.06	0.024
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 68	0.183	0.668
	Post-natal CORT treatment x Brood size	1, 70	0.662	0.416
	Post-natal CORT treatment x Sex of the offspring	1, 69	0.560	0.454
	Intercept	1, 72	509.1	< 0.001
2. Body mass	Post-natal CORT treatment	1, 72	2.99	0.084
	Number of brood event	1, 71	0.853	0.356
	Brood size	1, 72	4.56	0.033
	Sex of the offspring	1, 72	4.75	0.029
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 69	0.261	0.609
	Post-natal CORT treatment x Brood size	1, 70	1.12	0.290
	Post-natal CORT treatment x Sex of the offspring	1, 68	0.042	0.837
	Intercept	1, 72	140.7	< 0.001
3. Body condition	Post-natal CORT treatment	1, 73	0.242	0.63
	Number of brood event	1, 71	0.013	0.910
	Brood size	1, 74	34.0	< 0.001
	Sex of the offspring	1, 72	0.258	0.611
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 69	2.07	0.150
	Post-natal CORT treatment x Brood size	1, 69	0.915	0.339
	Post-natal CORT treatment x Sex of the offspring	1, 70	2.010	0.156
	Intercept	1, 74	507.3	< 0.001
4. Baseline CORT level	Post-natal CORT treatment	1, 72	0.540	0.462
	Number of brood event	1, 74	3.52	0.061
	Brood size	1, 73	0.616	0.432
	Sex of the offspring	1, 71	0.013	0.907
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 68	0.087	0.768
	Post-natal CORT treatment x Brood size	1, 69	1.25	0.264
	Post-natal CORT treatment x Sex of the offspring	1, 70	1.82	0.177
	Intercept	1, 74	55.5	< 0.001
5. Stress-induced CORT level	Post-natal CORT treatment	1, 72	3.29	0.070
	Number of brood event	1, 72	5.61	0.018
	Brood size	1, 71	0.336	0.562
	Sex of the offspring	1, 72	4.34	0.037
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 69	0.098	0.754
	Post-natal CORT treatment x Brood size	1, 70	0.4	0.534
	Post-natal CORT treatment x Sex of the offspring	1, 68	0.1	0.782
	Intercept	1, 72	62.6	< 0.001
6. Telomere length	Post-natal CORT treatment	1, 74	6.53	0.011
	Number of brood event	1, 73	1.19	0.275
	Brood size	1, 72	0.674	0.411
	Sex of the offspring	1, 71	0.036	0.850
	Post-natal CORT treatment x Number of brood event	1, 69	0.375	0.540
	Post-natal CORT treatment x Brood size	1, 70	0.9	0.344
	Post-natal CORT treatment x Sex of the offspring	1, 68	0.2	0.629
	Intercept	1, 74	423.2	< 0.001

Figures

Figure 1: Post-natal CORT treatment effect on (A) clutch size and (B) clutch mass. Control and CORT-fed females are represented respectively in light and dark grey. Box-and-hisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, respectively; the line across the box represents the median. The whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers.

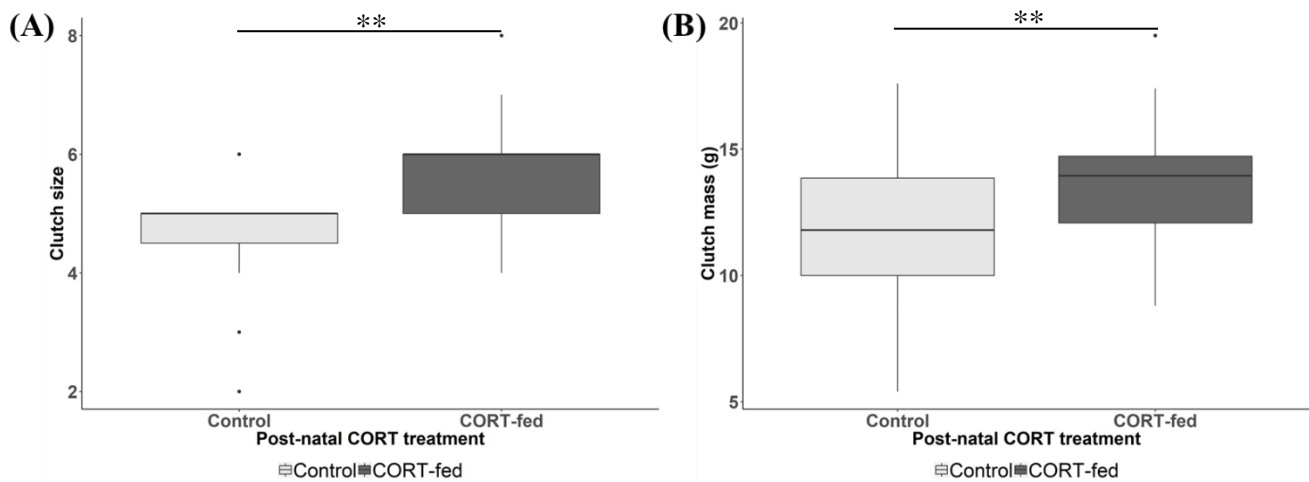


Figure 2: Post-natal CORT treatment effect on (A) egg mass and (B) egg volume. Control and CORT-fed females are represented respectively in light and dark grey. Box-and-hisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, respectively; the line across the box represents the median. The whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers.

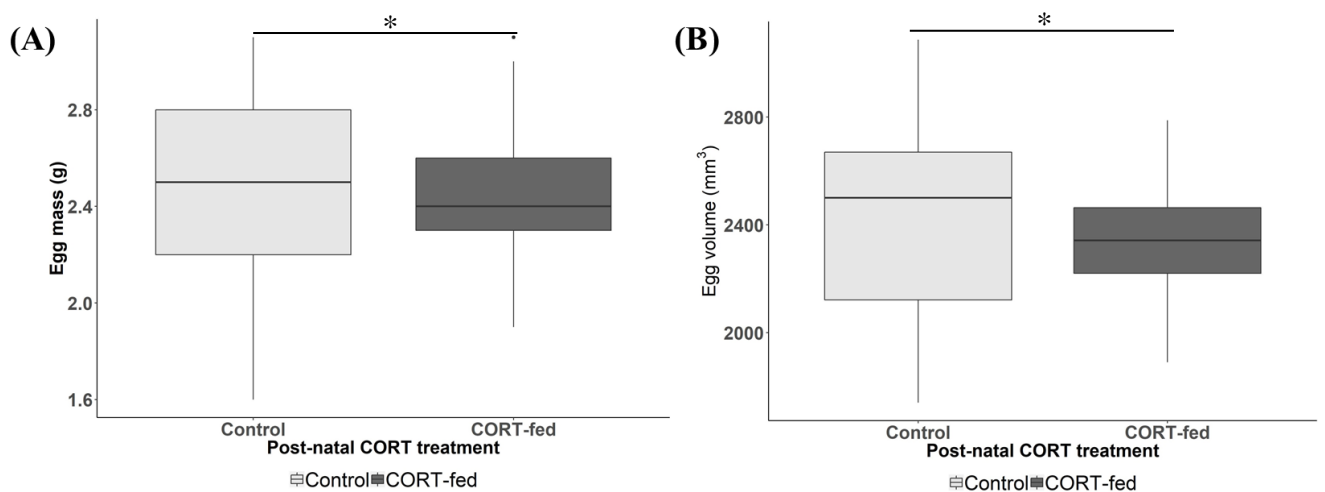


Figure 3: Post-natal CORT treatment effect on (A) total number of laying eggs, (B) total mass of laying eggs, (C) total number of 12-days old chicks produced and (D) number of reproductive events achieved. Control and CORT-fed females are represented respectively in light and dark grey. Box-and-hisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, respectively; the line across the box represents the median. The whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers.

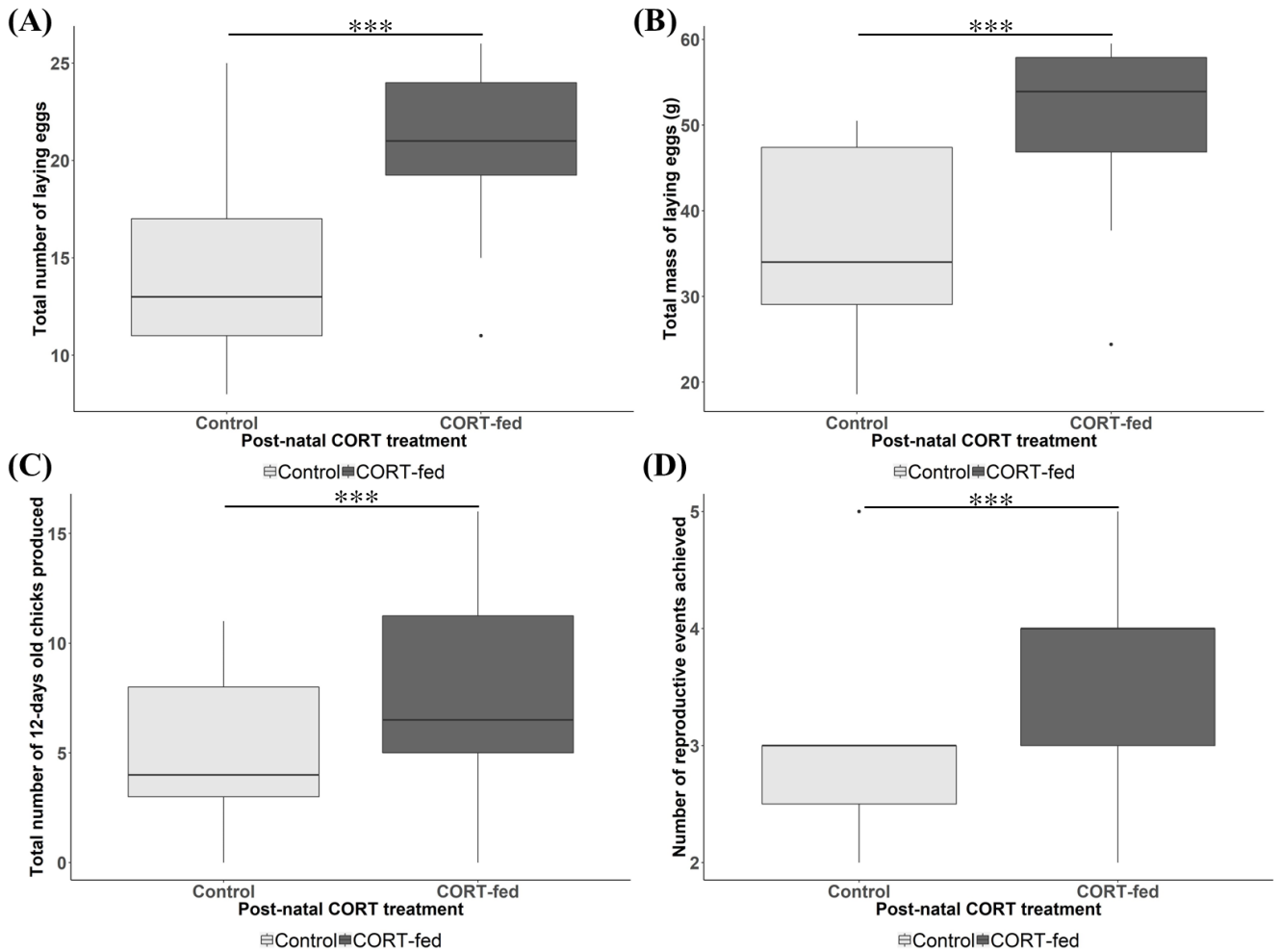


Figure 4 : Post-natal CORT treatment effect on (A) incubation motivation and (B) incubation effort. Control and CORT-fed females are represented respectively in light and dark grey. Box-and-hisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, respectively; the line across the box represents the median. The whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers.

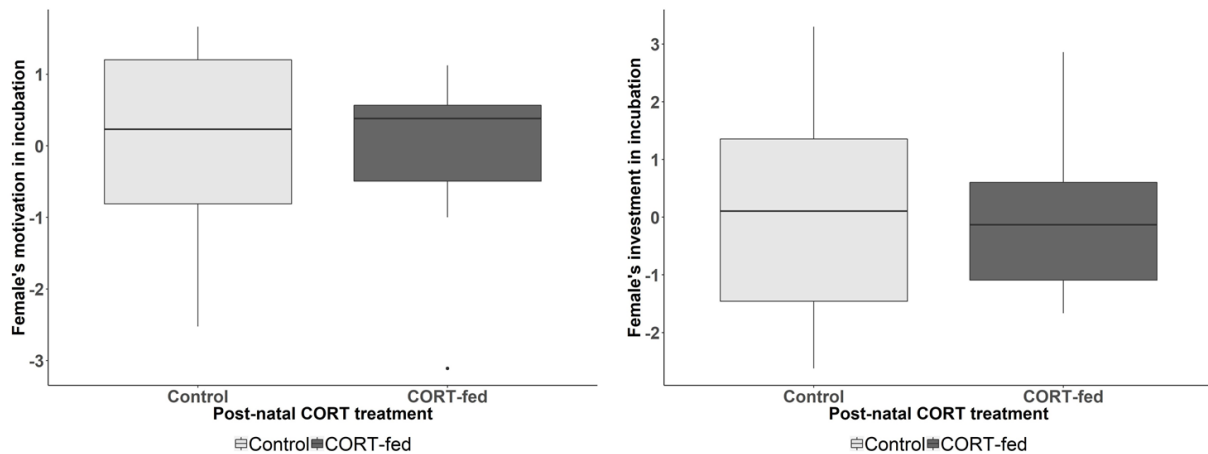


Figure 5 : Post-natal CORT treatment effect on number of feeding round trips to 6-days old chicks in the nest. Control and CORT-fed females are represented respectively in light and dark grey. Box-and-hisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, respectively; the line across the box represents the median. The whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers.

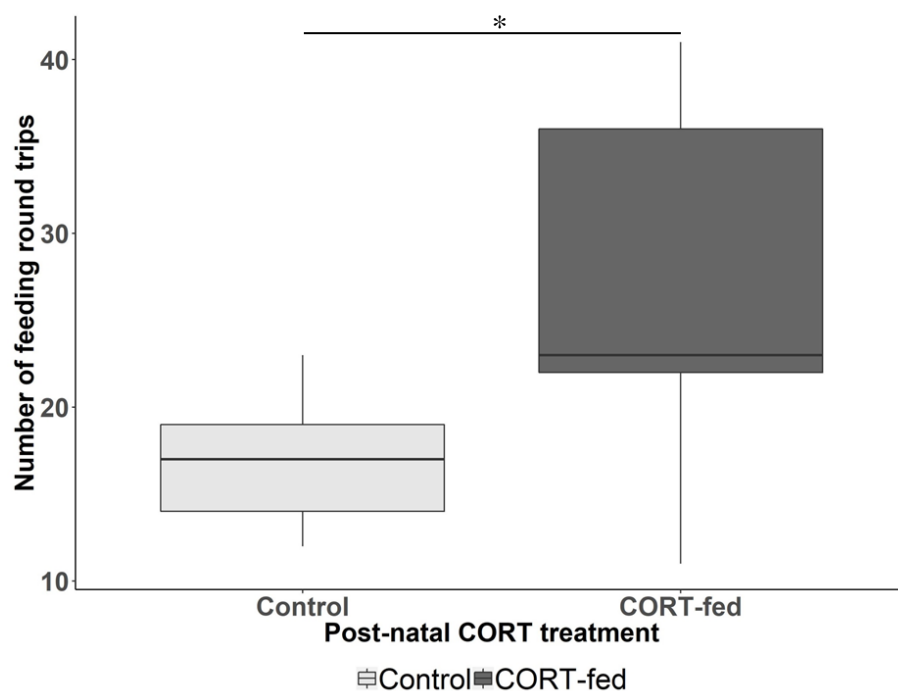
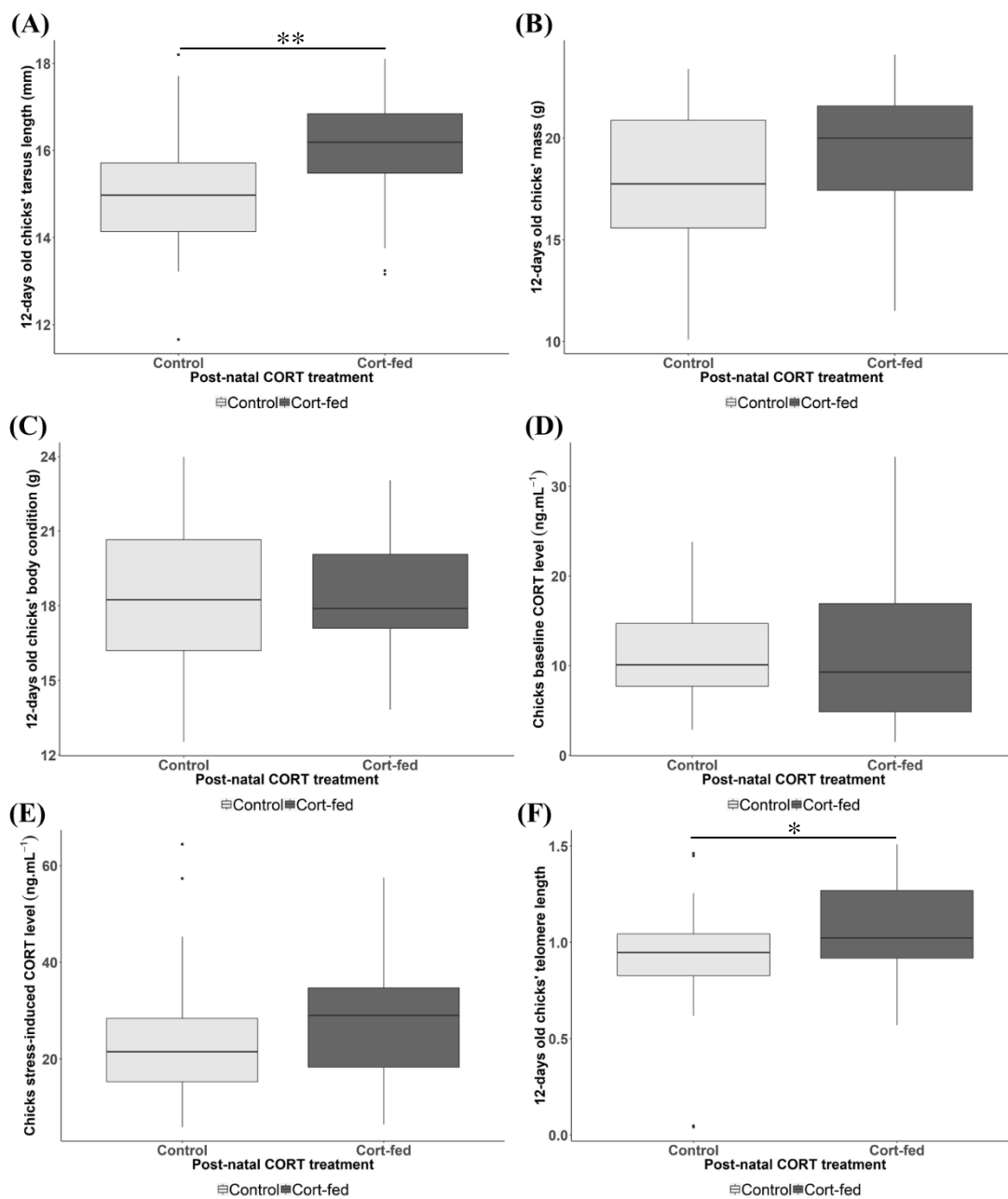


Figure 6: Post-natal CORT treatment effect on offspring's (A) tarsus length, (B) body mass, (C) body condition, (D) baseline CORT level, (E) stress-induced CORT level and (F) telomere length. Control and CORT-fed females are represented respectively in light and dark grey. Box-and-hisker plots represent the data: the top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, respectively; the line across the box represents the median. The whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers.



6. Récapitulatif des résultats du Chapitre 2 et Conclusion

Dans ce chapitre portant sur l'étude des effets à long terme d'une manipulation des taux plasmatiques de CORT chez des poussins de Moineau domestique, nous avons mis en évidence que :

- Des individus ayant reçu de la CORT durant leur développement avaient un métabolisme plus bas que des individus ayant été élevés dans des conditions optimales, que ce soit en zone de thermoneutralité ou durant un challenge thermique (Article 4). Également, leur perte de masse nocturne était plus faible (Article 4).
- Des mâles adultes ayant grandi dans un environnement contraignant avaient des signaux sexuels visuels plus petits que ceux ayant été élevés dans des conditions optimales (Article 5).
- Des femelles adultes stressées durant leur croissance présentaient un investissement parental plus élevé que celles ayant été élevées dans des conditions optimales. Plus précisément, elles produisaient des œufs en plus grand nombre et réalisaient plus d'évènements de reproduction au cours d'une même saison. Par ailleurs, sur l'intégralité de leur première saison de reproduction, elles ont élevé des poussins en plus grand nombre, avec une meilleure condition corporelle et des télomères plus longs (Article 6).

Les résultats obtenus au cours de ces différentes études confirment que la qualité des conditions de développement peut impacter durablement le phénotype ou les performances individuelles des organismes. En revanche, de manière assez surprenante, la direction des effets observés durant ce doctorat est en partie en contradiction avec les hypothèses et résultats déjà étayés dans la littérature scientifique. Tout d'abord, à l'âge adulte, plus aucune différence morphométrique n'est observable entre nos groupes expérimentaux (hiver, saison de reproduction, Articles 4, 5 et 6). Ainsi, bien qu'un retard de croissance ait été précédemment décelé au sein de ces deux groupes, les individus dont les taux de CORT ont été modulés durant leur croissance ont été capables de le compenser dès l'amélioration des conditions d'hébergement (Grace et al., 2017a). Par ailleurs, nos études démontrent que les individus semblent être capables, selon la qualité de leurs conditions de développement, de modifier leurs stratégies d'histoire de vie.

Notamment, l'Article 4 semble souligner que les individus ayant été stressés durant leur croissance adoptent une stratégie de gestion des dépenses énergétiques différente de celles des individus ayant grandi dans des conditions optimales. Plus précisément, ils privilégieraient l'économie d'énergie. Ceci est en contradiction avec les quelques études au protocole expérimental similaire au nôtre déjà disponibles dans la littérature scientifique. En effet, elles avaient respectivement obtenu aucun effet, une augmentation de la variabilité des taux métaboliques et une augmentation du métabolisme des individus ayant reçu de la CORT durant leur croissance (Spencer et Verhulst, 2008 ; Verhulst et al., 2006 ; Schmidt et al., 2012 respectivement). Cette disparité de résultats peut s'expliquer notamment par des réponses phénotypiques espèce-dépendantes, rendant alors difficile la généralisation des résultats obtenus. Néanmoins, il serait important dans de futures études d'estimer plus précisément les coûts et avantages d'un métabolisme bas. En effet, cela permettrait de déterminer, quelle que soit l'espèce considérée, les conséquences sur la fitness pour les individus ayant reçu de la CORT durant leur développement et ainsi statuer sur l'hypothèse évolutive associée à cette stratégie métabolique.

L'Article 5 nous permet de mettre en évidence que l'expérience de mauvaises conditions de développement réduit l'attractivité sexuelle des mâles. La seule étude, à notre connaissance, ayant étudié ce paramètre dans le cadre d'une manipulation des taux de CORT durant le développement n'avait pas trouvé de corrélation entre ces deux variables (Crino et al., 2014). Toutefois, cette étude avait démontré un investissement maximal de ces mâles dans l'élevage de leurs poussins. On peut alors se demander si la réduction des signaux sexuels visuels des mâles moineaux indique une économie d'énergie des mâles avant de s'investir de façon importante dans le nourrissage de leur progéniture ou si notre résultat démontre que ces individus sont en moins bonne condition et sont alors incapables d'investir une grande quantité d'énergie dans la production d'ornements. Des études complémentaires étudiant le succès reproducteur des mâles en fonction de leur traitement post-natal seraient donc nécessaires pour préciser ce résultat.

Enfin, les résultats de l'Article 6 tendent à indiquer que les femelles stressées durant leur développement post-natal ont un succès reproducteur plus élevé que les femelles ayant grandi dans des conditions optimales. Ceci corrobore l'étude de Crino et al. (2014) qui a démontré que les mâles diamant mandarins dont les taux de CORT ont été modulés durant la croissance produisaient des poussins en plus grand nombre et de meilleure qualité. Ceci suggère donc qu'un stress post-natal modifie la stratégie reproductrice des individus et promeut un investissement important dans la première saison de reproduction. Toutefois, étant donné le coût associé à la réalisation d'un événement/d'une saison de reproduction, il serait maintenant intéressant de suivre le succès reproducteur de ces femelles sur plusieurs saisons de reproduction afin d'évaluer si elles sont capables de soutenir cet effort reproducteur sur plusieurs saisons ou non. Par ailleurs, cela nous permettrait de déterminer si les femelles s'investissent de façon importante dans ce premier événement de reproduction afin de maximiser leur fitness du fait d'une plus faible espérance de vie.

DISCUSSION



Le raisonnement est aussi naturel à l'Homme que le vol aux oiseaux –

Quintilien

Au cours de ce doctorat, j'ai utilisé des approches descriptives, corrélatives et expérimentales, reposant tout particulièrement sur l'utilisation d'outils physiologiques complémentaires (physiologie du stress, télomère, stress oxydatif...), afin de comprendre :

- . d'une part, comment l'environnement abiotique et la qualité des soins parentaux pouvaient moduler à court terme le phénotype des poussins produits ;
- . d'autre part, comment de mauvaises conditions de développement impactaient à long terme les performances des individus.

Une synthèse de l'ensemble des résultats obtenus au cours de ce doctorat est présentée dans le Tableau 10.

Dans un premier temps, l'étude de l'impact à court terme de la qualité des conditions de développement n'a pas permis d'appréhender l'influence de facteurs abiotiques - climat, perturbation anthropique et exposition au Tébuconazole respectivement - sur le phénotype chez les poussins d'Albatros à sourcils noirs, de Pétrel des neiges et de Moineau domestique (Figure 27). En revanche, j'ai pu mettre en évidence l'importance des facteurs biotiques dans la mise en place du phénotype des poussins produits. Notamment, la qualité des soins parentaux - approximée ici par l'âge du couple reproducteur chez l'Albatros à sourcils noirs et l'âge de la mère chez le Pétrel des neiges - est positivement corrélée à la condition morphologique et physiologique du poussin produit (Figure 27).

Dans un second temps, le suivi de moineaux domestiques captifs a permis de relever les effets à long terme engendrés par la manipulation des taux plasmatiques de CORT avant envol sur les performances individuelles à l'âge adulte. Notamment, il a été mis en évidence que l'expérience d'un stress post-natal induisait une diminution du métabolisme des oiseaux et une réduction de la taille des signaux sexuels visuels des mâles (Figure 31). Également, une augmentation de l'investissement des femelles dans leur premier évènement de reproduction a été observée (Figure 31). Ainsi, grâce à une approche expérimentale, j'ai pu démontrer que de mauvaises conditions de développement pouvaient modifier de façon permanente la gestion des dépenses énergétiques et la stratégie reproductrice des mâles et des femelles.

Tableau 10 : Synthèse des résultats obtenus au cours de cette thèse et hypothèses évolutives soutenues

Facteur des conditions de développement considéré	Questions biologiques abordées	Article associé	Résultats obtenus dans le cadre de doctorat	Hypothèse évolutive soutenue
Facteurs climatiques	Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin - Albatros à sourcils noirs	Article 1	Aucun effet de l'année de naissance sur la condition corporelle et la longueur des télomères du poussin produit	Aucune
Perturbation anthropique	Perturbation anthropique et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit - Pétrel des neiges	Article 3	Aucun effet <i>a priori</i> sur la croissance, la physiologie, le comportement et la survie du poussin produit	Aucune
Exposition à un fongicide	Ecotoxicologie et impacts phénotypiques à court terme - Moineau domestique	Résultats préliminaires	Aucun effet sur la morphologie et la physiologie du poussin émancipé	Aucune
Âge moyen du couple reproducteur	Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin - Albatros à sourcils noirs	Article 1	Corrélation positive entre l'âge du couple reproducteur et la qualité du poussin produit (meilleure condition corporelle et télomères plus longs)	Hypothèse du <i>silver-spoon</i>
Âge de la mère	Qualité des soins parentaux et effets à court terme sur le phénotype du poussin produit - Pétrel des neiges	Article 2	Corrélation positive entre l'âge de la mère et la qualité du poussin produit (plus grand, meilleur état physiologique, croissance plus rapide et meilleure survie avant envol)	Hypothèse du <i>silver-spoon</i>
Modification des taux de CORT post-éclosion	Stress post-natal et performances individuelles (métabolisme) - Moineau domestique	Article 4	Un stress post-natal réduit le métabolisme des individus que ce soit en zone de thermoneutralité ou lors d'un challenge thermique suggérant la promotion d'une économie des dépenses énergétiques	Hypothèse du <i>match-mismatch</i>
Modification des taux de CORT post-éclosion	Stress post-natal et performances individuelles (attractivité sexuelle) - Moineau domestique	Article 5	Un stress post-natal réduit la taille des signaux visuels utilisés par les mâles pour séduire les femelles suggérant la diminution de leur attractivité sexuelle	Hypothèse du <i>silver-spoon</i>
Modification des taux de CORT post-éclosion	Stress post-natal et investissement parental - Moineau domestique	Article 6	Un stress post-natal augmente l'investissement des femelles dans leur première reproduction que ce soit en terme de quantité et de qualité de poussins produits	Hypothèse du <i>match-mismatch</i> (à confirmer avec le succès reproducteur de ces individus sur l'intégralité de leur vie)

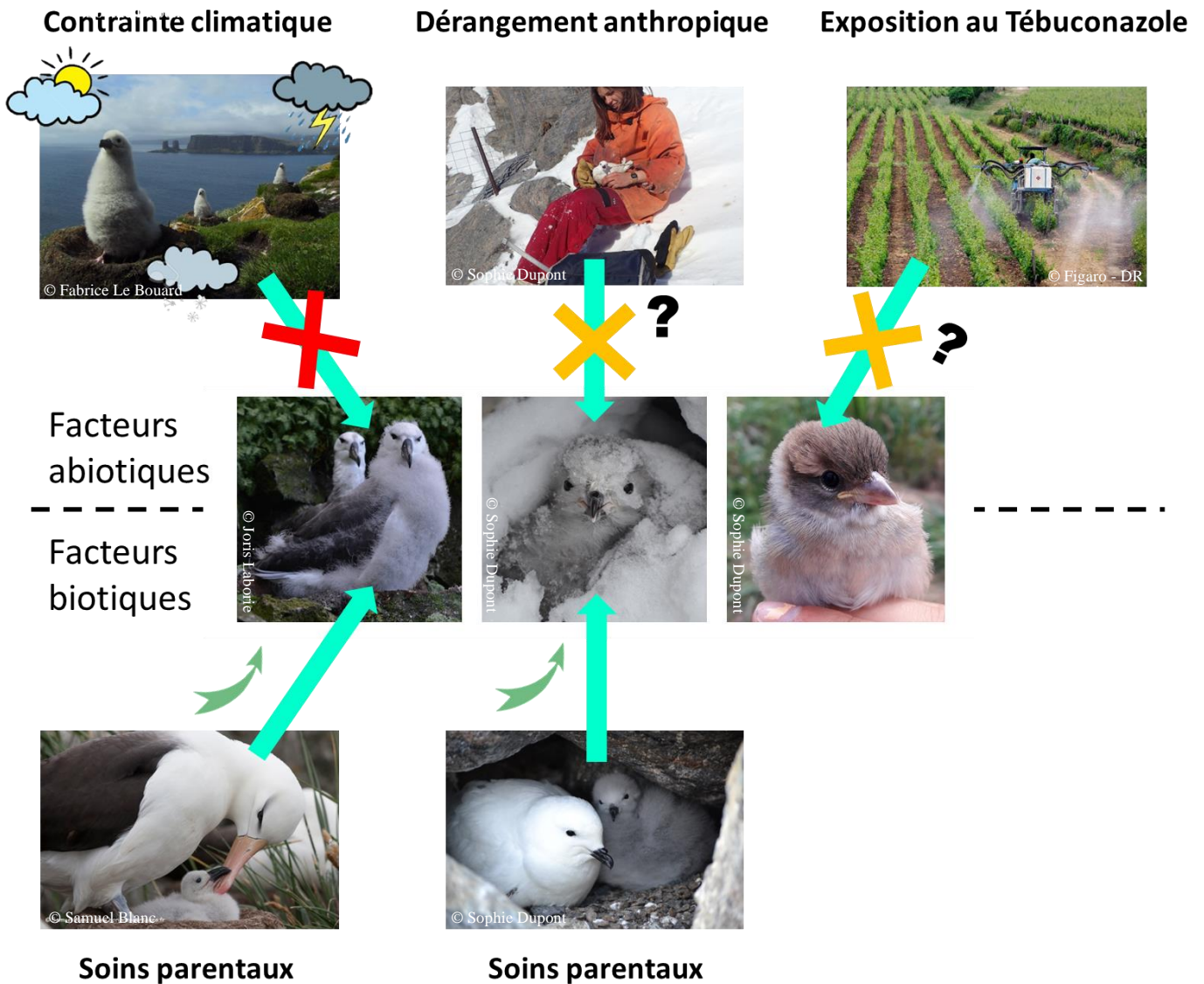


Figure 27 : Schéma récapitulatif des résultats obtenus au cours de ce doctorat sur les effets à court terme de facteurs abiotiques (conditions météorologiques, dérangement anthropique et exposition à un fongicide) et biotiques (soins parentaux) sur le phénotype des poussins produits. La croix rouge signifie l'absence de relation entre le paramètre considéré et le phénotype produit, les croix jaunes, l'absence de relation à considérer avec précaution et les flèches vertes à l'obtention de corrélation significative et positive.

1. Influence à court terme de l'environnement abiotique sur le phénotype des poussins

1.1 Effet à court terme de l'environnement abiotique sur le phénotype du poussin

Dans le cadre de ce doctorat, les facteurs abiotiques environnementaux considérés n'ont pas permis de mettre en évidence d'effets détectables des conditions de développement sur le phénotype du poussin produit. Plus précisément, **l'Article 1** ne montre pas de variation phénotypique selon l'année de naissance – approximant les conditions climatiques subies – du poussin d'Albatros à sourcils noirs produit. **L'Article 2** semble indiquer que le dérangement anthropique – estimé par des entrées régulières dans la colonie et des contentions potentiellement sources de stress pour les individus – n'est pas un facteur affectant la croissance et la sensibilité au stress (physiologique et comportemental) du poussin de Pétrel des neiges. Enfin, **les Résultats préliminaires** ne démontrent pas d'impact de l'exposition au Tébuconazole en fin de développement/maturation de l'organisme sur la morphologie et la physiologie de jeunes moineaux domestiques. Toutefois, ce pesticide est connu pour être un perturbateur neurologique et donc pour affecter principalement les capacités cognitives des individus. Dans les résultats préliminaires présentés, seule l'étude des effets à court terme sur la morphologie et la physiologie a été présentée. Néanmoins, des mesures comportementales et cognitives ont été réalisées chez ces oiseaux à l'issue du traitement antifongique. Le dépouillement des vidéos associées à ces relevés est encore en cours de réalisation d'où leur absence dans ce manuscrit. L'analyse statistique de ces variables est donc particulièrement attendue afin de déterminer l'effet neurotoxicologique de ce produit chez les moineaux.

Il est toutefois intéressant de noter que, dans **l'Article 6** (Chapitre 2, Effets à long terme), le phénotype des poussins de Moineau domestique est affecté par leur période d'éclosion (successions de plusieurs nichées entre Mai et Août). Des poussins avec des taux de CORT induits par le stress plus bas sont notamment observés lorsqu'ils sont nés durant la période de la saison la plus clémente (jours longs, conditions météorologiques favorables). Les conditions de développement semblent donc différer entre les nichées successives réalisées par un couple. Ainsi, l'environnement abiotique (et/ou biotique) peut affecter le phénotype du poussin produit.

Les résultats obtenus dans le cadre de ces différentes études sont quelque peu étonnants car en contradiction avec une partie de nos prédictions, fondées sur la littérature scientifique disponible.

1.1.1 Absence d'effet à court terme des conditions climatiques

Les conditions climatiques subies durant le développement ont déjà été démontrées comme néfastes pour la croissance et la survie des poussins. Par exemple, chez la Chouette effraie (*Tyto Alba*) tout comme chez l'Alouette des champs (*Alauda arvensis*), le Pinson des arbres (*Chaffinch Fringilla coelebs*) et le Bruant jaune (*Emberiza citrinella*), Chausson et al. (2014) et Bradbury et al. (2003) ont respectivement démontré une relation négative forte entre l'intensité des précipitations et la condition corporelle des poussins. Par ailleurs, ces deux études ont démontré qu'une diminution de la température ambiante durant la phase de développement au nid affecte le taux de survie des poussins et notamment diminue le nombre de poussins à l'envol. Les poussins d'oiseaux marins sont également affectés par les conditions météorologiques subies durant leur croissance (Konarzewski and Taylor 1989; Ritz et al. 2005; Pinaud et al. 2005; Wheeler et al. 2013). De manière assez frappante, Cruz and Cruz (1990) ont démontré que les poussins de Pétrel des Galapagos (*Pterodroma phaeopygia*) nés durant l'oscillation australe d'El Nino (ENSO) avaient une croissance ralentie, une masse plus faible et un envol du nid plus tardif. Dans le cadre de l'étude menée chez l'Albatros à sourcils noirs (**Article 1**), les conditions environnementales et notamment les facteurs climatiques qui en découlent ont été pris en compte uniquement via l'année de naissance du poussin (étés 2011/2012, 2012/2013, 2013/2014). Cette approche, permettant de déterminer l'impact de conditions climatiques interannuelles contrastées sur le phénotype du poussin produit, a déjà été réalisée et a fourni des résultats concluants (Laaksonen et al. 2002). Ainsi, on peut se demander si les trois années considérées dans le cadre de notre étude étaient suffisamment différentes pour que des variations phénotypiques interannuelles soient observables. Cette hypothèse est d'ailleurs soutenue par deux arguments robustes. D'une part, le succès d'envol des poussins au sein de cette colonie était d'au moins 80% pour les trois années considérées (Figure 28). Ceci semble indiquer que ces trois années étaient donc favorables à l'élevage d'un poussin.

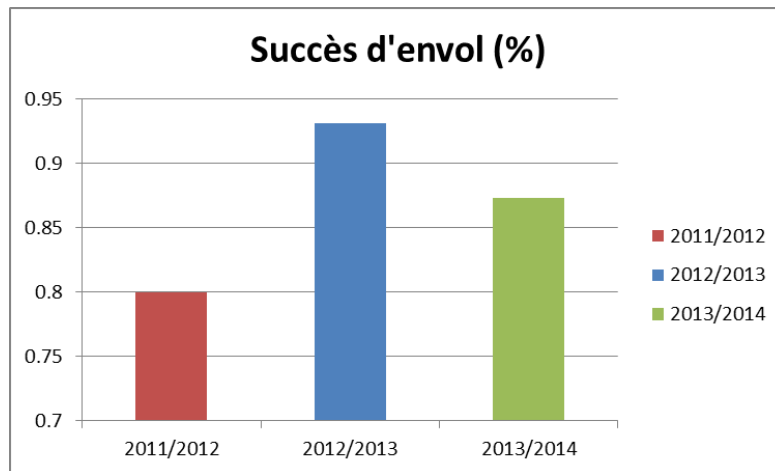


Figure 28 : Succès d’envol des poussins d’Albatros à sourcils noirs pour les années de naissance 2011/2012, 2012/2013 et 2013/2014. Le succès d’envol correspond à la proportion d’oiseaux qui se sont envolés par rapport au nombre total de poussins qui ont éclos dans la colonie.

D’autre part, une faible variation interannuelle de la température de surface d’eau de mer (SST) a été relevée entre ces trois années (Pardo et al. 2017; Figure 29). Or, la SST est un bon estimateur de la disponibilité alimentaire du milieu. De plus, Pinaud et Weimerskirch (2002) ont déjà démontré chez cette espèce qu’il existe une corrélation positive entre cette variable et le succès reproducteur des individus.

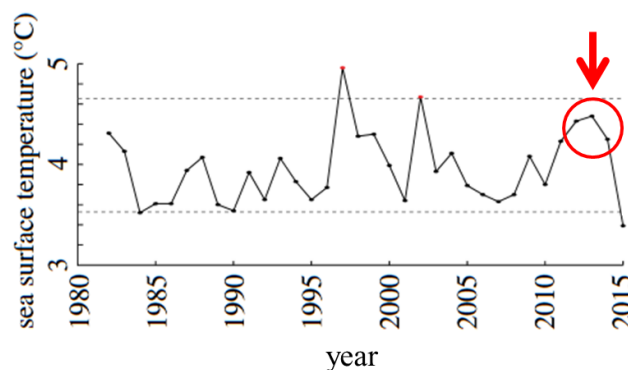


Figure 29 : Evolution de la température de l’eau de surface de la mer (SST) entre les années 1980 et 2015. Les trois années considérées dans le cadre de notre étude sont entourées en rouge et indiquées par la flèche rouge. La variation interannuelle entre ces trois années est relativement faible. D’après Pardo et al., 2017.

Répéter cette analyse sur un plus grand nombre d'années d'échantillonnage pourrait augmenter la probabilité d'inclure des années avec des conditions météorologiques contraignantes (par exemple, la saison de reproduction 2014/2015, caractérisée par une SST faible, Figure 29) ou du moins accroître la variabilité des conditions météorologiques interannuelles. Également, pouvoir obtenir des informations précises sur les conditions météorologiques subies tout au long de la période de croissance des poussins pourrait être intéressant pour déterminer l'influence d'événements climatiques particuliers durant le développement.

1.1.2 Absence d'effet à court terme d'un dérangement anthropique

Des études conduites sur les manchots, autre grande famille d'oiseaux répandue en Antarctique, a déjà mis en évidence l'influence de la présence de l'Homme sur le phénotype des poussins. Une étude conduite par Walker et al. (2005) a par exemple démontré une diminution de la sensibilité de l'axe HPA des poussins de Manchot de Magellan (*Spheniscus magellanicus*) nés dans des colonies visitées par de nombreux touristes chaque année en comparaison à des poussins issus de colonies pas ou peu dérangées par l'Homme. Par ailleurs, Palacios et al. (2018) ont mis en évidence que les poussins de Manchot de Magellan avaient un état de santé général plus mauvais (hématocrite, immunité humorale, réponse inflammatoire) dans des colonies dérangées par les touristes. Néanmoins, la majeure partie des études menées à l'heure actuelle sur les Procellariiformes n'a pas relevé d'influence directe de la présence de l'Homme (touristes ou expérimentateurs) sur la croissance et/ou la survie des poussins (Saffer et al. 2000; Fiske et al. 2013 mais voir Wheeler et al., 2013). En revanche, des cas d'abandon de nids par les parents de ces espèces, associés alors à une baisse de la survie des poussins, ont déjà été recensés (Warham, 1990). Chez le Pétrel des neiges, la réalisation de captures et mesures répétées entre l'émancipation thermique du poussin et son envol ne semble pas avoir d'impact sur le phénotype des poussins. Les résultats obtenus dans **l'Article 2** sont donc similaires à ceux déjà présentés dans les différentes études qui se sont penchées sur cette question chez les Procellariiformes (Saffer et al. 2000; Brewer et al. 2008; Fiske et al. 2013 ; revue dans Carey 2009). Ainsi, notre protocole expérimental semble être robuste pour évaluer l'effet d'une perturbation anthropique sur le phénotype des poussins. Les résultats contrastés rencontrés dans la littérature scientifique semblent indiquer qu'il existe une différence de sensibilité au dérangement anthropique selon l'espèce/la famille considérée. Le Pétrel des neiges serait alors une espèce peu sensible à la présence de l'Homme dans son environnement.

Toutefois, la grande disparité des protocoles expérimentaux employés (Caughley 1977; Götmark 1992; Phillips et al. 2003) encourage vivement la réalisation d'études plus standardisées. Également, comme discuté dans l'**Article 2**, la considération d'un super contrôle, c'est-à-dire d'un groupe d'individus manipulés et mesurés uniquement à J32, serait pertinent afin de s'assurer que c'est la capture et la manipulation d'oiseaux et non pas l'entrée et la traversée de colonies (ce qui pourrait expliquer les résultats homogènes entre nos deux groupes expérimentaux) qui sont considérées comme dérangement pour les organismes.

1.1.3 Absence d'effet à court terme d'une exposition au Tébuconazole

A l'heure actuelle, les études expérimentales qui se sont focalisées sur l'influence du Tébuconazole sur la morphologie, la physiologie et le succès reproducteur des individus ont travaillé uniquement sur des modèles mammifères (Moser et al. 2001; Yellayi et al. 2002; Kjærstad et al. 2010) et des organismes aquatiques (Sancho et al. 2009, 2016; Yu et al. 2013). Leurs résultats démontrent un impact négatif de ce fongicide sur le phénotype des individus. Il a notamment été identifié comme perturbateur endocrinien, hépatotoxique et semble induire des malformations cérébrales et testiculaires (Yellayi et al. 2002; EFSA 2009; Kjærstad et al. 2010). Il a également été révélé comme neuro-perturbateur (Crofton 1996; Moser et al. 2001; Heusinkveld et al. 2013). Il dérègle également certaines fonctions physiologiques vitales telles que le métabolisme (Sancho et al. 2016) et la régulation de la thyroïde (Liu et al. 2011). Mais l'intérêt du choix de ce fongicide dans le cadre de mon doctorat provient de ses effets délétères post-nataux sur la croissance et la survie des descendants produits (Moser et al. 2001; Taxvig et al. 2007). Contrairement aux effets du Tébuconazole déjà relevés durant le développement sur le phénotype des descendants de modèles mammifères et aquatiques, notre étude n'a pas mis en évidence d'impact significatif de ce pesticide sur le phénotype de poussins de Moineau domestique. La différence de résultats observés pourrait s'expliquer par plusieurs hypothèses. Tout d'abord, les organismes jusqu'à présent considérés dans ces études écotoxicologiques sont exposés au Tébuconazole via l'alimentation (pour les mammifères) ou de façon permanente (par ingestion et par voie cutanée) puisque baignant dans de l'eau contaminée (pour les organismes aquatiques). De ce fait, on pourrait se demander si la quantité entrante de produit chimique dans ces organismes ne serait pas plus importante que pour les oiseaux, qui y sont exposés via l'eau de boisson.

Pour y répondre, il serait notamment intéressant de quantifier la concentration en polluant selon le mode d'exposition. Également, on pourrait se demander si les doses appliquées sont suffisamment fortes pour induire des réponses phénotypiques observables.

La majorité des études expérimentales réalisées à l'heure actuelle a exposé les organismes à de fortes doses de Tébuconazole (parfois sub-létales) maximisant la toxicité de ce produit. Toutefois, étant donné que nous nous sommes basés sur les données de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (c'est-à-dire rattachée à une zone géographique incluse dans l'aire de répartition naturelle du Moineau domestique) pour choisir les concentrations appliquées, les effets observés au cours de notre étude présentent l'avantage de pouvoir être interprétés dans un contexte écologique pertinent. Ceci rend alors notre design expérimental robuste et fiable par rapport aux degrés d'exposition des organismes dans leur environnement naturel. Par ailleurs, nos résultats corroborent les travaux réalisés *in natura* chez plusieurs espèces d'oiseaux. Pourtant, les rares études qui se sont intéressées à l'effet d'un pesticide sur la croissance de poussins se sont uniquement basées sur des corrélations entre la consommation de nourriture contaminée trouvée dans l'habitat naturel et le phénotype des poussins produits, sans réel dosage de la quantité de produit chimique auquel l'organisme est exposé (Odderskær and Sell 1993; Boatman et al. 2004). Par ailleurs, il est possible de se demander si les moineaux sont capables d'absorber, d'assimiler et/ou d'accumuler les composés chimiques de ce fongicide. En effet, on pourrait supposer que l'absence d'effet proviendrait d'une incapacité des organismes à dégrader ce composant et donc qu'il ne pourrait pas agir sur des cellules cibles. Pour confirmer/infirmier cette hypothèse, un dosage des taux de polluant dans le sang et les plumes d'individus traités dans le cadre de notre protocole expérimental est envisagé.

1.1.4 Effet de la période d'éclosion sur la physiologie des poussins de Moineau

A l'heure actuelle, la période d'éclosion des poussins de plusieurs espèces d'oiseaux a déjà été démontré comme un facteur déterminant pour le phénotype mis en place. Plus précisément, la différence de conditions climatiques rencontrées durant la croissance entre les nichées a été démontrée comme influençant la qualité des poussins produits. Notamment, des différences de taille et de condition corporelle ont été observées chez des poussins de Mésange charbonnière (*Parus major*) en Méditerranée entre la première et la seconde nichée. Plus précisément, Lambrechts et al. (2008) ont mis en évidence que les poussins nés durant la deuxième période d'éclosion étaient plus gros.

Les auteurs ont notamment émis l'hypothèse que des conditions environnementales abiotiques plus clémentes avec des jours plus longs et des températures plus élevées au cours de la deuxième nichée pourraient expliquer ce résultat (Mägi and Mänd 2004). Cependant, des résultats contrastés ont été obtenus, par exemple, chez l'Hirondelle rustique (*Hirundo rustica*). En effet, ce sont les poussins de la première nichée qui semblent être de meilleure qualité phénotypique. Toutefois, cette différence n'apparaît que lorsque l'Oscillation Nord-Atlantique d'El Niño est importante (Møller 2002), c'est-à-dire lorsque les conditions climatiques favorisent seulement les nichées précoces. Dans le cadre de l'Article 6 (Chapitre 2), nous avons mis en évidence que les poussins ayant éclos durant la deuxième nichée ont des taux de CORT induits par le stress plus bas que ceux nés au cours de la première nichée. Or, la sensibilité/réactivité de l'axe HPA est négativement corrélée à la qualité des conditions de développement (Love and Williams 2008; Monaghan and Haussmann 2015). Plus précisément, des conditions de développement contraignantes vont être associées à des taux de CORT (basaux et induits par le stress) plus élevés que lorsque les conditions de développement rencontrées sont optimales. Par exemple, Honarmand et al. (2010) ont démontré qu'une contrainte nutritive durant le développement était associée à des taux plasmatiques de CORT plus élevés chez des poussins de Diamant mandarin. Toutefois, dans le cadre de notre étude, la quantité et la qualité des ressources nutritives étaient constantes tout au long de la période de reproduction. Ainsi, parmi les facteurs environnementaux abiotiques, seules les conditions climatiques/météorologiques ont pu varier entre les deux nichées, corroborant alors les études précédemment décrites. Les poussins de la première nichée sont nés durant le mois de Mai alors que les poussins de la seconde nichée sont nés en plein cœur de l'été (durant les mois de Juin/Juillet). Les poussins issus de la seconde nichée auraient alors subi des conditions de développement abiotiques plus clémentes, avec des températures plus élevées et des jours plus longs, comme dans l'étude conduite par Lambrechts et al. (2008). Les conditions abiotiques subies durant le développement seraient alors importantes pour le phénotype mis en place chez le Moineau domestique. Afin de préciser l'importance des facteurs climatiques dans la définition de la qualité des conditions de développement, il serait maintenant intéressant de réaliser des expérimentations où la température, l'humidité et/ou la photopériode sont modifiées à la première et à la seconde nichée (avec quantité de nourriture similaire). Considérer également des facteurs biotiques tel que l'investissement parental dans chaque nichée serait nécessaire. On pourrait en effet imaginer que l'amélioration de la qualité de la deuxième nichée proviendrait de l'acquisition d'expérience entre les deux nichées par les individus reproducteurs et donc de meilleurs soins parentaux.

1.2 Les facteurs influençant la mise en place d'une réponse phénotypique par les organismes en cours de développement

1.2.1 L'importance de l'âge des poussins

Tout d'abord, nous pouvons émettre l'hypothèse que l'absence d'effet de l'environnement abiotique sur le phénotype des poussins (Chapitre 1, Albatros à sourcils noirs, Pétrel des neiges et Moineau domestique) trouverait son explication dans l'âge auquel les relevés morphologiques, physiologiques et comportementaux ont été réalisés. En effet, d'après Lindström (1999), l'âge auquel apparaît une contrainte durant le développement est crucial pour la sévérité et la pérennité des conséquences engendrées. Par ailleurs, l'étude conduite par Chausson et al. (2014) a démontré que chez la Chouette effraie, l'influence de la température de l'air sur la survie des poussins est plus forte entre l'âge de 8 et 39 jours après l'éclosion, soit durant leur phase de croissance maximale. Ainsi, on peut se demander si nos relevés n'ont pas été réalisés « trop tard » par rapport à cette phase de développement maximale, plus sensible aux conditions de développement. En parallèle de ces potentiels relevés tardifs au cours du développement des individus, on peut également émettre deux autres hypothèses. Premièrement, chez l'Albatros à sourcils noirs (**Article 1**) du fait de l'absence de relevés morphométriques au cours du développement, on peut s'attendre à ce que l'absence de différence morphologique et physiologique soit due à une compensation de croissance (appelée plus communément *catch-up growth*) des poussins juste avant leur envol (unique période où les relevés ont été réalisés). Ceci s'illustre alors avec un scénario du type : les poussins subissent des conditions de développement de qualité différente (soins parentaux variables liés à l'âge des parents) induisant une vitesse de croissance différente durant leur phase de croissance maximale. Toutefois, juste avant leur envol, les poussins ayant un retard de croissance important vont être capables de puiser dans leurs réserves énergétiques pour poursuivre leur croissance et atteindre une taille similaire à celle des poussins à croissance rapide avant de s'envoler. N'ayant réalisé qu'un seul prélèvement en fin de croissance, nous ne pouvons donc pas confirmer ou infirmer cette hypothèse. La réalisation d'un protocole basé sur au moins deux visites au nid serait intéressante pour mieux définir la courbe de croissance de cette espèce en fonction des conditions climatiques subies. Deuxièmement, on peut se demander si la sélection naturelle n'a pas déjà fait disparaître les poussins les plus faibles durant la première partie de leur vie, c'est-à-dire avant que nous réalisions des mesures. Concernant l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges, il a été démontré que le taux de mortalité au stade poussin chez les Procellariiformes était plus élevé durant les premiers jours de vie (Prince et al. 1994; Catry et al. 2006; Wheeler et al. 2013) et non à l'approche de l'envol.

Or, dans le cadre des études réalisées sur ces espèces, les mesures ont été réalisées après émancipation thermique du poussin et jusqu'à son envol, c'est-à-dire après cette phase de forte mortalité juvénile. Cette possibilité de sélection est particulièrement vraie pour l'**Article 2** lors duquel un épisode de mortalité massive des pétrels des neiges a eu lieu du fait de tempêtes de neige répétées. Seuls les poussins les plus robustes ont alors survécu, homogénéisant potentiellement le phénotype des individus mesurés. Pour confirmer ou infirmer notre hypothèse, il serait maintenant intéressant de réaliser des mesures sur des poussins dès leur naissance et jusqu'à leur envol ou leur mort. Chez le Moineau domestique, les poussins ont été exposés au Tébuconazole (**Résultats préliminaires**) après leur envol du nid, à l'âge de 31 jours. Les individus avaient donc déjà quasiment atteint leur taille adulte et le fonctionnement général de leur organisme était déjà mis en place. Répéter ce protocole expérimental mais en exposant cette fois-ci des poussins avant leur émancipation du nid et des oiseaux à l'âge adulte nous permettrait de pouvoir statuer sur cette question.

1.2.2 L'importance de l'intensité de la contrainte subie

Dans le cadre de ce doctorat, l'environnement abiotique de développement n'est peut-être pas le facteur le plus influant pour la mise en place du phénotype produit. Toutefois, on peut se demander si l'intensité de la contrainte subie était optimale pour que des réponses phénotypiques variées soient obtenues.

En effet, lorsque l'on ne considère que les facteurs abiotiques de l'**Article 1**, il semblerait que les trois années d'étude aient été « bonnes » et insuffisamment contrastées pour permettre l'observation de variations phénotypiques interannuelles. La perturbation environnementale induite était alors modérée et comparable entre les trois années. En revanche, les résultats de l'**Article 2** semblent plutôt suggérer que ce serait l'apparition d'évènements météorologiques rudes et imprévisibles au cours du développement qui effacerait toute trace de l'influence des facteurs environnementaux considérés. En effet, durant l'été austral 2017/2018, les conditions météorologiques plutôt correctes au moment de l'éclosion des poussins (températures clémentes, vent faible et humidité modérée) se sont complètement dégradées au fil de la saison jusqu'à devenir particulièrement contraignantes pour les poussins. De fortes rafales de vent catabatique, des températures ne dépassant pas les 0°C et surtout de très nombreuses chutes de neiges et de pluie (neige fondue) ont notamment été enregistrées.

Les poussins de pétrel, alors âgés d'une vingtaine de jours étaient mouillés et ensevelis sous la neige (Wingfield et al. 2011a, b). Leurs parents, quant à eux, étaient coincés en mer. De ce fait, une très forte mortalité (due au froid et à la faim) a été observée durant la deuxième moitié de période de croissance des poussins avant envol. Cette hausse anormale de la mortalité des poussins en raison de fortes précipitations corrobore de nombreuses études disponibles dans la littérature scientifique (Radford et al. 2001; Demongin et al. 2010; Chausson et al. 2014; Descamps et al. 2015). Ainsi, la perturbation était trop extrême pour que les organismes puissent répondre à cette contrainte et une grande majorité des individus en sont morts. Pour confirmer l'ensemble des interprétations réalisées, la répétition de ce protocole expérimental durant une année avec des conditions climatiques clémentes tout au long de la croissance des poussins, semble être nécessaire pour s'assurer qu'aucun effet du dérangement anthropique n'ait été masqué par ces conditions climatiques très difficiles.

Dans le cadre des **Résultats préliminaires** présentés chez le Moineau domestique, aucun effet majeur de l'exposition au Tébuconazole n'a été mis en évidence sauf peut-être sur leur physiologie (augmentation de la fréquence respiratoire, uniquement chez les mâles). Toutefois, ces résultats restent à confirmer. Les analyses biologiques actuellement en cours au sein du C.E.B.C devraient nous permettre de préciser nos observations préliminaires. Néanmoins, comme discuté précédemment, on peut se demander si la dose environnementale appliquée, très faible, était suffisante pour induire l'apparition de réponses phénotypiques des organismes comme engendré par les doses écotoxicologiques retrouvées dans les différentes études disponibles dans la littérature scientifique. La perturbation était alors potentiellement de trop faible intensité pour engendrer des modifications phénotypiques visibles à court terme. Par ailleurs, le Tébuconazole a été qualifié de contaminant environnemental à toxicité chronique (Sancho et al., 2009, 2016). Cela signifie que l'apparition d'effets délétères pour les organismes vivants n'a lieu qu'au bout d'un certain temps d'exposition. Ainsi, on peut se demander si la durée de notre traitement écotoxicologique était suffisamment longue pour induire des effets phénotypiques observables. On pourrait aussi s'attendre à ce que les effets de ce produit ne soient visibles que sur le long terme (corroborant les corrélations négatives entre le succès reproducteur et le taux de contamination des individus, Lopez-Antia et al. 2016 ou la condition corporelle des individus adultes et la bioaccumulation de ce type de contaminants dans les organismes, Pescador and Peris 2005), une fois que l'organisme final a atteint sa maturité sexuelle (Sancho et al., 2016).

Des mesures complémentaires à l'âge adulte auraient donc été intéressantes pour déterminer si l'âge de l'individu influait sur la réponse phénotypique des organismes exposés à ce pesticide. Seules des mesures morphométriques au cours de l'hiver sont disponibles dans le cadre de cette étude et n'ont pas permis de révéler des effets à long terme sur la morphologie des individus.

Dans le cadre de l'**Article 6** (Chapitre 2 – Effets à long terme), les conditions environnementales subies durant la croissance semblent moduler le phénotype mis en place par les poussins de Moineau domestique. Plus précisément, les oiseaux ayant éclos plus tardivement dans la saison de reproduction ont un taux de CORT induit par le stress plus bas. Ainsi, il semblerait que la différence des caractéristiques abiotiques (et biotiques) des conditions de développement rencontrées à la première et la deuxième nichée soit suffisante pour induire une variation phénotypique observable. Toutefois, aucune donnée météorologique précise ne permet de quantifier la différence de qualité des conditions abiotiques subies par les poussins (hygrométrie, température, photopériode) ni de déterminer quels paramètres sont importants dans la définition de l'environnement abiotique de croissance. Des relevés climatiques seraient donc intéressants à récolter en parallèle de la saison de reproduction afin de préciser l'évolution du climat au cours de la saison de reproduction et d'identifier les facteurs abiotiques clés qui modulent le développement des poussins.

Lorsque l'on récapitule l'importance de l'intensité de la perturbation subie sur les réponses phénotypiques mises en place durant le développement, nous pouvons alors interpréter nos résultats de la façon suivante :

- . Les contraintes environnementales subies par les poussins d'Albatros à sourcils noirs (conditions climatiques) et de Moineau domestique (exposition au Tébuconazole) étaient minimales ; aucune réponse phénotypique n'a alors pu être observable.
- . Les contraintes environnementales subies par les poussins de Moineau domestique (Chapitre 2, Effets à long terme, conditions météorologiques et soins parentaux variables au cours de la saison de reproduction) étaient d'intensité intermédiaire ; des différences morphologiques étaient alors visibles entre les nichées.
- . Les contraintes environnementales subies par les poussins de Pétrel des neiges (événements météorologiques exceptionnellement rudes) étaient intenses et de longue durée ; cette variable abiotique était tellement importante que cela a potentiellement masqué les modifications morphologiques, physiologiques et comportementales engendrées par la perturbation anthropique.

2. Influence à court terme de l'environnement biotique sur le phénotype des poussins

2.1 L'importance de la qualité des soins parentaux dans la définition de la qualité des conditions de développement

2.1.1 Comment l'âge des parents peut-il impacter la qualité des poussins produits ?

Ce doctorat a permis de renforcer l'importance du rôle des parents dans la définition de la qualité des conditions de développement. En effet, dans le cadre de l'étude menée sur les Albatros à sourcils noirs (**Article 1**), nous avons mis en évidence une corrélation positive entre l'âge moyen du couple reproducteur et la longueur des télomères/la condition corporelle du poussin produit. De façon similaire, nous avons relevé une corrélation positive entre l'âge de la mère et la taille/la sensibilité de l'axe HPA du poussin pétrel des neiges (**Article 3**). En revanche, l'influence de l'âge de la mère sur la dynamique d'érosion des télomères n'a pas pu être présentée dans ce manuscrit car les mesures de télomères sont en cours de réalisation au sein du C.E.B.C. Néanmoins, nos résultats suggèrent déjà que des parents plus âgés produisent des poussins de meilleure qualité.

L'approximation de la qualité des soins parentaux par l'âge des parents repose sur la corrélation positive qu'il existe entre l'âge des individus reproducteurs et leur succès reproducteur (Curio 1983; Newton 1989; Martin 1995; Gaillard et al. 2000; Heidinger et al. 2006, 2016; Fay et al. 2016). Également, l'âge estime de manière fiable l'expérience en tant que reproducteur des individus. Notamment, les individus les plus âgés ont une meilleure efficacité dans leur recherche alimentaire et leur capacité à acquérir un site de reproduction de bonne qualité (Desrochers 1992; Pärt 2001; Carrete et al. 2006; Daunt et al. 2007). Cette relation entre l'âge des individus reproducteurs et leur succès reproducteur est très bien connue car elle a été étudiée chez de nombreux modèles d'étude. Toutefois, rares sont les études qui ont directement corrélé, comme dans le cadre de ce doctorat, l'âge du parent avec la qualité phénotypique du poussin produit. Pourtant, la qualité du poussin produit – positivement corrélée à sa probabilité de recrutement dans la population reproductrice et sa probabilité de survie – permet de définir de manière plus précise la fitness des individus reproducteurs. En effet, cela va nous donner des informations sur la capacité de la génération N+1 à transmettre des allèles donnés au sein de la population.

Pour pouvoir aller encore plus loin dans l'identification des facteurs biotiques qui jouent vraiment dans la définition des soins parentaux, notamment chez les Procellariiformes, il serait maintenant intéressant de combiner l'observation du comportement des parents en fonction de leur âge : évaluer leur investissement dans l'incubation et l'élevage des jeunes, caractériser la qualité du nid construit/cavité sélectionnée, estimer la quantité et la qualité de la nourriture fournie aux jeunes etc... avec l'évaluation de l'effet direct de ces variables sur la qualité du poussin produit, corrélation qui n'a pour le moment été que très peu réalisée.

2.1.1.1 La condition corporelle et la croissance

Plusieurs études ont détecté des effets directs de l'âge des parents sur la fréquence de nourrissage des jeunes (Weimerskirch 1990; Lequette and Weimerskirch 1990; Ratcliffe and Furness 1999). Par ailleurs, les individus âgés rapportent aux jeunes de la nourriture en plus grande quantité et de meilleure qualité du fait de leur meilleure exploitation de l'habitat et d'une plus grande efficacité de recherche alimentaire (Desrochers, 1992 ; Daunt et al., 2007). Or, chez les espèces nidicoles, comme l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges, le poussin est totalement dépendant de l'approvisionnement en nourriture fournie par les parents pour survivre et grandir. Ainsi, c'est via la qualité et la quantité de nourriture fournie que le parent va notamment moduler la vitesse de croissance du poussin et sa prise de poids. Nous avons mis en évidence que les poussins issus de parents âgés chez l'Albatros à sourcils noirs (**Article 1**) et le Pétrel des neiges (**Article 3**) étaient respectivement en meilleure condition corporelle et plus grands que ceux élevés par de jeunes parents. Nos résultats, en adéquation avec ceux disponibles dans la littérature scientifique, semblent donc suggérer que les parents les plus âgés, via de meilleures capacités d'approvisionnement, vont produire des poussins en meilleure condition. Il serait maintenant intéressant de quantifier et d'estimer la valeur nutritive des repas fournis par les parents selon leur âge.

2.1.1.2 La sensibilité de l'axe HPA

L'obtention d'une augmentation de la sensibilité de l'axe HPA chez des poussins issus de mères âgées (**Article 3**) est, de prime abord, quelque peu surprenante et contre-intuitive. En effet, la majorité des études disponibles dans la littérature scientifique a démontré qu'une sensibilité plus importante de l'axe HPA d'un poussin était associée à de mauvaises conditions de développement (Honarmand et al. 2010) et notamment à une mauvaise condition corporelle et/ou à l'expérience d'un stress nutritif (Kitaysky et al. 2001; Pravosudov and Kitaysky 2006; Love and Williams 2008). Or, dans le cadre de notre étude conduite chez le Pétrel des neiges, nous avons obtenu que les poussins ayant les taux de CORT induit par le stress les plus élevés étaient également les plus lourds. Ainsi, nos résultats sont en contradiction avec notre prédiction et la majeure partie de la littérature scientifique. Néanmoins, notre étude n'est pas la première à mettre en évidence cet effet contradictoire de la qualité des conditions de développement sur les taux de CORT induits chez des poussins (par exemple, Kitaysky et al., 2005). En s'appuyant sur la revue de Sapolsky et al. (2000), ce résultat a précédemment été interprété comme une diminution de la sécrétion de CORT par les individus contraints durant leur développement (et non pas comme une hausse de la sensibilité de l'axe HPA des individus élevés dans des conditions optimales). Cela permettrait alors aux individus subissant une contrainte nutritive de se protéger contre une exposition prolongée à des taux élevés de CORT, déjà démontrée comme néfaste pour l'organisme (Romero and Wikelski 2001; Brown et al. 2005; Kitaysky et al. 2007, 2010; Goutte et al. 2010).

Poursuivre les travaux de recherche se focalisant expressément sur l'influence des conditions de développement sur la mise en place/organisation et fonctionnement de l'axe HPA semble nécessaire pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents associés.

2.1.1.3 La longueur des télomères

Chez l'Albatros à sourcils noirs (**Article 1**), nous avons observé que les poussins issus de parents âgés avaient des télomères plus longs que ceux issus de parents jeunes. De récentes études réalisées sur des espèces peu longévives, le Rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*, Asghar et al. 2014) et le Cingle plongeur (*Cinclus cinclus*, Becker et al. 2015) ont mis en évidence une corrélation positive entre l'âge des individus reproducteurs et la longueur des télomères de leur progéniture.

Toutefois, les études disponibles dans la littérature scientifique ne sont pas toutes unanimes puisque, une corrélation négative entre ces deux variables d'intérêt (Criscuolo et al. 2017) ainsi qu'une absence de relation (Froy et al. 2017) ont également été relevées. Nos résultats sont donc en adéquation avec une partie des résultats disponibles dans la littérature scientifique.

Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer les résultats mis en évidence dans le cadre de nos études. Tout d'abord, la longueur des télomères est héritable d'une génération à l'autre (Horn et al. 2010; Reichert et al. 2015) mais est aussi corrélée à la longévité (Heidinger et al. 2012; Barrett et al. 2013) et à la qualité individuelle (Bauch et al. 2012). Ainsi, on peut supposer qu'au sein des différentes classes d'âges, la sélection naturelle a progressivement fait disparaître les individus reproducteurs de moins bonne qualité, de plus courte espérance de vie, c'est-à-dire les individus avec les télomères les plus courts et aux soins parentaux de moindre qualité (*hypothèse de la sélection*). Par ailleurs, la vitesse d'érosion des télomères durant la croissance est modulée par la qualité des conditions de développement (Boonekamp et al. 2014a; Meillère et al. 2015; Young et al. 2016). Plus précisément, plus les conditions de développement sont bonnes et moins le raccourcissement des télomères est important. Notamment, la limitation des contraintes nutritives via des apports de nourriture en quantité et en qualité suffisantes par les parents ainsi qu'une réduction des événements stressants (risque de prédation ou événements météorologiques rudes) via le choix du nid et/ou l'efficacité de défense du nid par le parent sont associées à un moindre raccourcissement des télomères du poussin. Or, il a déjà été démontré que les individus reproducteurs plus âgés avaient une meilleure capacité d'acquisition des ressources (Desrochers 1992), arrivaient plus tôt sur les sites de reproduction, acquérant ainsi les meilleurs nids et se reproduisant plus tôt dans la saison (Bogdanova et al. 2006; Blas et al. 2009) et s'investissaient plus dans leur reproduction (via notamment des taux d'hormones impliquées dans les soins parentaux plus élevées, Heidinger et al. 2006; Goutte et al. 2010 ; *hypothèse de contrainte ou hypothèse de restriction*) ce qui pourrait limiter l'érosion des télomères de leur progéniture.

Les résultats obtenus sur des marqueurs physiologiques suggèrent que les parents âgés produisent des conditions de développement de meilleure qualité (i. e. moins stressante) pour leur progéniture. Néanmoins, nos données ne nous permettent pas de trancher entre les différentes hypothèses évolutives retrouvées dans la littérature.

2.1.2 Comment la fréquence de nourrissage module-t-elle la qualité des poussins produits ?

Crino et al. (2014) dans le cadre d'un protocole expérimental similaire à celui présenté dans le Chapitre 2 a démontré qu'un plus grand investissement des mâles (dépendant de la qualité de leurs conditions de développement) dans leur effort de reproduction – via notamment une fréquence de nourrissage élevée – était associé à la production de poussins à l'envol en plus grand nombre, plus lourds et en meilleure condition corporelle à l'envol. L'étude conduite sur les femelles moineaux domestiques (Chapitre 2, **Article 6**) corrobore alors parfaitement les résultats obtenus dans le cadre de l'étude conduite par Crino et al., (2014). En effet, nous avons obtenu que les femelles dont les taux de CORT ont été modulés durant leur croissance s'investissaient de façon plus importante dans leur première saison de reproduction via un nombre de nichées plus conséquent mais aussi à une plus grande fréquence de nourrissage des poussins. Les poussins produits, ont une meilleure condition corporelle et (résultat très intéressant et novateur) des télomères plus longs. Ce résultat, bien qu'assez instinctif, permet de souligner l'importance de la qualité des soins parentaux dans la définition des conditions de développement de la progéniture.

Toutefois, les conditions d'hébergement dans lesquelles ces résultats ont été obtenus étaient optimales puisque la nourriture était de très bonne qualité (larves vivantes et diverses pâtées) et en très grande quantité (réapprovisionnement quotidien). Il serait maintenant intéressant de regarder comment les parents modulent leur réapprovisionnement de nourriture aux jeunes lorsque la nourriture est limitée. En effet, plusieurs études ont démontré que les parents ajustent leur fréquence de nourriture notamment en fonction de la condition corporelle de leurs poussins, l'intensité de leur quémante alimentaire et leur propre condition corporelle (Bengtsson and Rydén 1983; Grundel 1987; Voltura et al. 2002).

2.2 Le rôle du parent comme médiateur entre les facteurs abiotiques des conditions de développement et le phénotype du poussin

L'étude menée sur les poussins d'Albatros à sourcils noirs (**Article 1**) n'a pas permis de démontrer un effet de l'année de naissance sur le phénotype du poussin produit. Néanmoins, il est intéressant de noter qu'à conditions abiotiques égales, les parents les plus âgés sont capables de produire des conditions de développement de meilleure qualité pour leurs poussins. Ces individus reproducteurs sont donc capables de mieux exploiter leur environnement abiotique. Ce résultat suggère alors l'importance de la qualité individuelle des parents pour la mise en place du phénotype des poussins. Ce résultat est en adéquation avec la littérature disponible sur le sujet (Sydeman et al. 1991; Leugger-Eggimann 1997; Ratcliffe et al. 1998; Richner and Tripet 1999; Forbes and Mock 2000; Laaksonen et al. 2002; Barbraud and Weimerskirch 2005; Schmaltz et al. 2011) et du rôle prédominant des soins parentaux dans la définition des conditions de développement.

Afin de pouvoir préciser l'importance du rôle des parents comme atténuateur/médiateur des conditions de développement abiotiques, il serait maintenant intéressant d'étudier la qualité des poussins produits lorsque les conditions environnementales sont contrastées. Notamment, en augmentant le nombre d'années de suivi sur une même colonie d'oiseaux philopatrics comme l'Albatros à sourcils noirs, la probabilité de retrouver plusieurs années de suite les mêmes individus reproducteurs pourrait offrir l'opportunité de réellement distinguer les effets liés à l'environnement, le parent ou les deux. Par ailleurs, comme précédemment discuté, cela permettrait d'augmenter la probabilité de considérer une année de naissance caractérisée par des conditions environnementales abiotiques plutôt difficiles. On s'attendrait alors à ce que la différence de qualité phénotypique entre un poussin élevé dans de bonnes et de mauvaises conditions de développement soit moindre que pour un parent jeune (Figure 30). Enfin, comme souligné par Clutton-Brock (1988) étudier cette influence chez des espèces à courte-durée de vie, comme le Moineau domestique par exemple, serait une piste intéressante à creuser. En effet, ayant une espérance de vie réduite, le nombre d'évènements de reproduction réalisés sur l'intégralité de la vie sera particulièrement faible. Ainsi, contrairement aux espèces longévives, l'abandon du nid et l'échec d'élevage de jeunes jusqu'à l'envol est plutôt limité afin de maximiser la fitness individuelle.

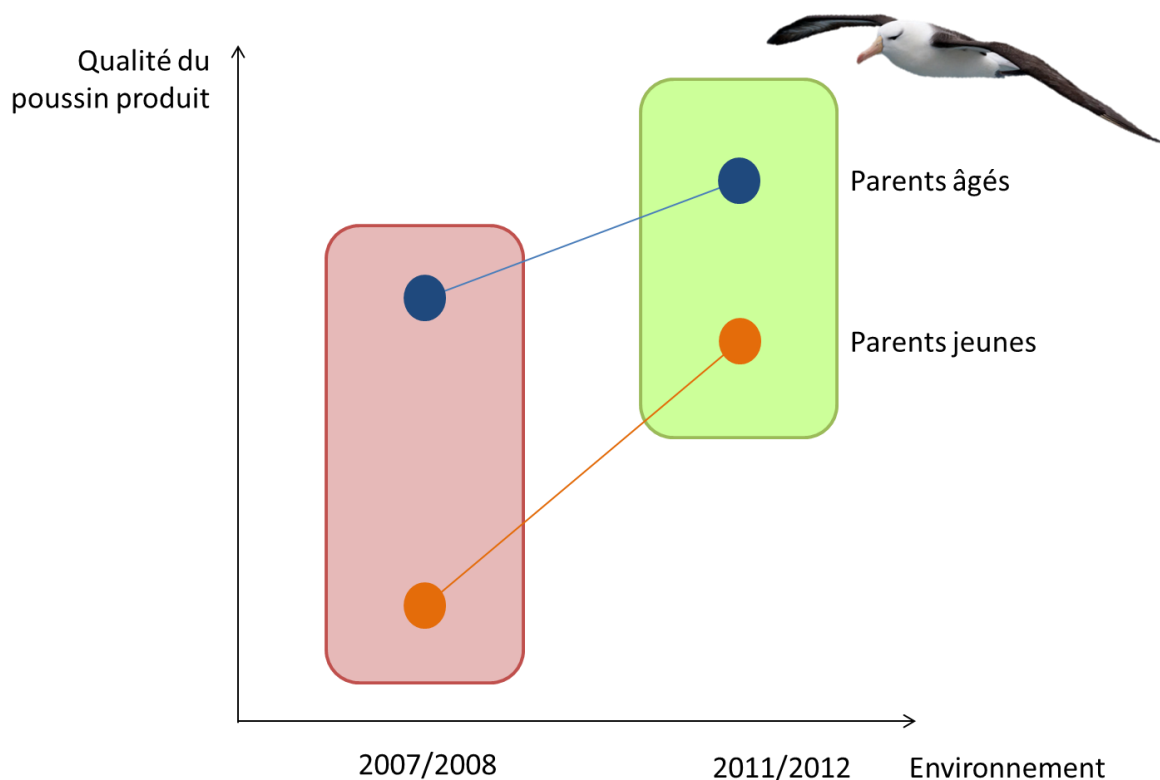


Figure 30 : Prédictions de la qualité du poussin produit par des couples d’Albatros à sourcils noirs selon leur âge (âgé – point bleu vs jeune – point orange) et selon la qualité de l’environnement abiotique de croissance (2011/2012 : conditions favorables – encadré vert, 2007/2008 : conditions rudes -encadré rouge).

2.3 Hypothèse du *silver-spoon* ou du *match-mismatch* validée ?

Les études conduites sur les espèces longévives d’oiseaux marins (**Articles 1 et 3**), en démontrant une corrélation positive entre la qualité des conditions de développement et la qualité du poussin produit, tendent à soutenir l’hypothèse de *silver-spoon*. Celle-ci stipule en effet que lorsque les conditions de développement sont favorables (i. e. élevage par des parents âgés et expérimentés), la croissance du poussin sera alors optimale et le phénotype mis en place sera alors avantageux (Grafen 1988; Metcalfe and Monaghan 2001). Dans le cadre de ce doctorat, nous avons mis en évidence que plus la qualité des soins parentaux (et donc des conditions de développement) était bonne et plus la condition corporelle et physiologique du poussin était élevée. Or, avant envol, ce sont des estimateurs robustes de la probabilité d’envol et de survie post-envol (Tinbergen and Boerlijst 1990; Perrins and McCleery 2001; Van der Jeugd 2001).

Généralement, seuls les poussins de très bonne qualité parviennent à survivre la première année en mer où les conditions environnementales sont très fluctuantes et donc très contraignantes pour les individus.

On peut donc s'attendre à ce que les avantages conférés par les bonnes conditions de développement s'appliquent sur le long terme, c'est-à-dire que les poussins produits durant les « mauvaises » années, exemple l'été austral 2017/2018, aient une probabilité de survie la première année, moins bonne que des poussins qui auraient été élevés dans un environnement plus clément, exemple l'été austral 2018/2019. Par ailleurs, de façon très intéressante, plusieurs études ont déjà démontré l'influence de la qualité des conditions de développement sur la probabilité de recrutement au sein de la population reproductrice (Reid et al. 2003) et le succès reproducteur (Gustafsson and Sutherland 1988; Haywood and Perrins 1992; Van de Pol et al. 2006b). C'est pourquoi, il sera intéressant de confirmer l'avantage conféré par de bonnes conditions de développement chez l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges via une estimation de la probabilité de survie de ces individus et/ou leur probabilité de recrutement au sein de la population reproductrice et/ou leur succès reproducteur. Toutefois, contrairement aux espèces sur lesquelles les études précédentes se sont focalisées, l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges, sont des espèces longévives. Elles acquièrent leur maturité sexuelle tardivement, vers l'âge moyen de 9,9 ans. Ainsi, retrouver à l'âge adulte les individus suivis au stade poussin est relativement difficile (mortalité en mer avant acquisition de la maturité sexuelle, sélection d'un site de nidification vers des colonies inaccessibles et/ou non suivies etc). De ce fait, trancher de manière fiable entre les deux hypothèses principales émises par Monaghan (2008) semble complexe sur ces deux espèces. En revanche, chez le Moineau domestique, du fait de son maintien possible en captivité et de ces histoires individuelles plus rapides (acquisition de la maturité sexuelle à l'âge de 1 an notamment), il aurait été plus aisé de trancher entre ces deux hypothèses. Toutefois, des contraintes logistiques n'ont pas permis de conserver en captivité les individus ayant été exposés au stade poussin au Tébuconazole. Par ailleurs, l'absence d'effet significatif probant sur le phénotype des moineaux au stade poussin ne permet pas de prédire de manière robuste l'hypothèse validée. Des suivis à plus long terme seraient nécessaires.

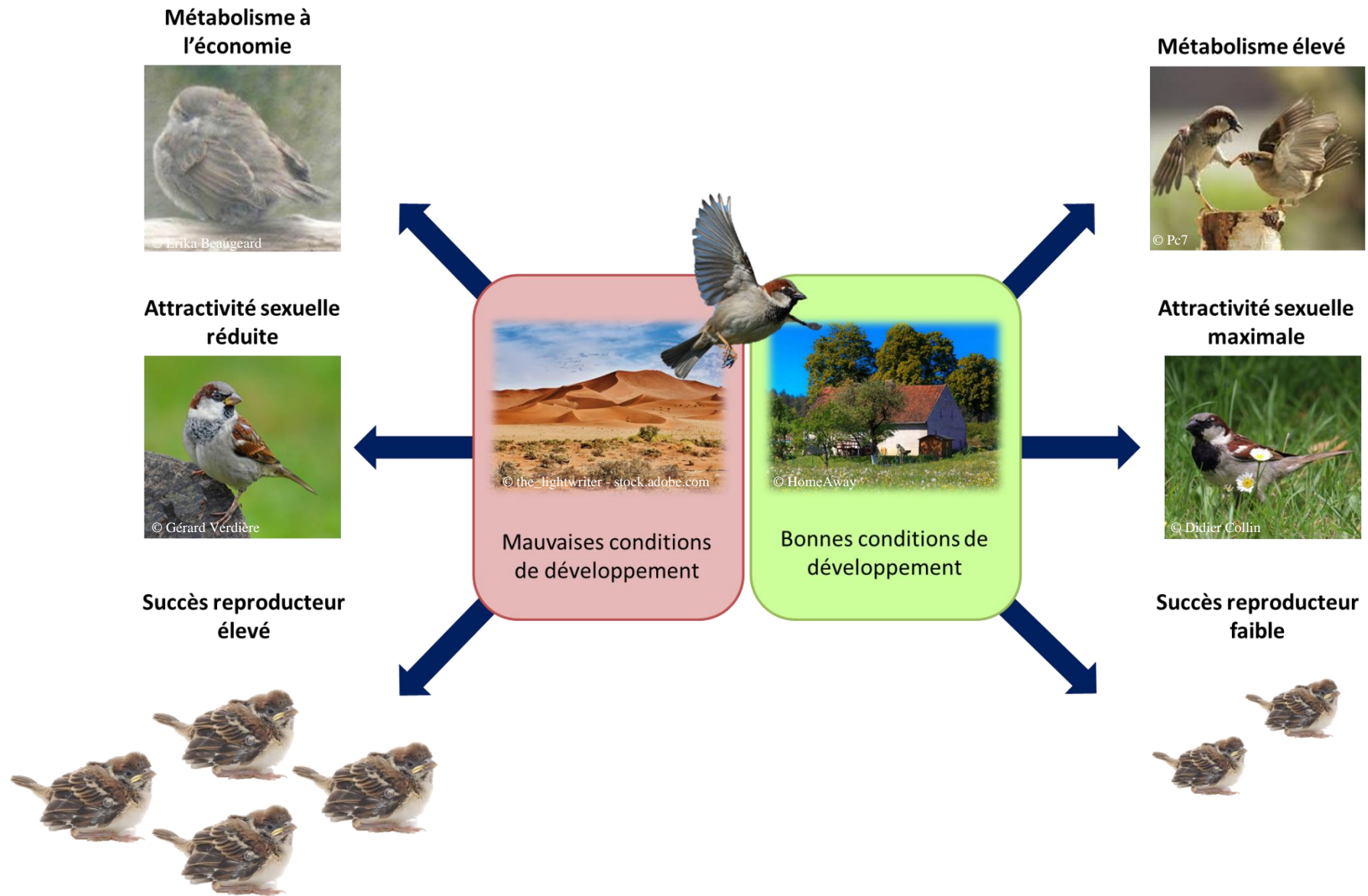


Figure 31 : Schéma récapitulatif des résultats obtenus au cours de ce doctorat sur les effets à long-terme d'une modulation du taux plasmatique de CORT sur les performances individuelles (gestion des dépenses énergétiques, attractivité sexuelle et succès reproducteur) de moineaux domestiques.

3. Influence à long terme de la qualité des conditions de développement sur les performances des poussins

Dans le cadre de ce doctorat, l'utilisation d'une approche expérimentale pour évaluer l'influence d'un stress post-natal sur le phénotype et les performances individuelles à l'âge adulte chez une espèce d'oiseaux terrestres a été particulièrement enrichissante. Deux grandes fonctions essentielles dans la définition de la fitness des individus ont été étudiées, à savoir la gestion des dépenses énergétiques et l'investissement dans la reproduction. Nous avons mis en évidence, en hiver, une diminution du métabolisme basal et de thermorégulation accompagnée d'une réduction de la perte de masse nocturne d'individus ayant reçu de la CORT durant leur développement (**Article 4**). Également, une baisse de la qualité des signaux sexuels visuels produits par des mâles moineaux dont les taux de CORT ont été modulés durant leur croissance a été observée (**Article 5**). Enfin, un investissement plus important des femelles dont les taux de CORT durant la croissance ont été modifiés a été relevé (**Article 6**). Ainsi, nos résultats semblent indiquer que lors de conditions environnementales adultes contraignantes (faible température nocturne durant l'hiver par exemple), les individus ayant été contraints durant leur développement (contrainte mimée par une augmentation expérimentale des niveaux de CORT circulants) prônent l'économie d'énergie et donc l'optimisation de leur survie nocturne. Nos résultats semblent également indiquer une modification de la stratégie reproductrice des individus avec une réduction de l'attractivité sexuelle des mâles et une maximisation de l'effort reproducteur des femelles lors de leur première saison de reproduction.

L'une des grandes complexités liées à l'interprétation des résultats obtenus en s'appuyant sur la littérature scientifique déjà disponible provient de la grande diversité de protocoles expérimentaux réalisés pour induire de mauvaises conditions de développement chez la progéniture. Même si le résultat est le même, à savoir générer une contrainte pour le descendant, l'intensité du stress associé n'est pas forcément la même. De ce fait, ici nous ne nous appuyerons que sur des études ayant réalisé des protocoles comparables à celui réalisé chez le Moineau domestique, à savoir augmenter expérimentalement le niveau plasmatique de CORT durant le développement.

3.1 Effets à long terme sur la gestion des dépenses énergétiques

L'effet de mauvaises conditions de développement sur la gestion des dépenses énergétiques des individus a été développé dans moins de 5 articles scientifiques qui ont relevé, contrairement à notre étude, aucun effet d'un stress post-natal, une augmentation de la variabilité des taux métaboliques et une augmentation du métabolisme des individus ayant reçu de la CORT durant leur croissance (Verhulst et al. 2006; Spencer and Verhulst 2008; Schmidt et al. 2012 respectivement). Notre étude est ainsi la première d'une part à obtenir une diminution des dépenses énergétiques nocturnes et d'autre part, à considérer, en complément de la mesure du métabolisme basal des individus, leur métabolisme de thermorégulation ainsi que la perte de masse associée.

Quelles sont les conséquences associées à une réduction du métabolisme basal et de thermorégulation des individus ?

Avoir un métabolisme de repos et de thermorégulation faible est associé à des dépenses énergétiques réduites (McNab 2002) ce qui corrobore la plus faible perte de masse nocturne mise en évidence dans le cadre de notre étude (**Article 4**).

Cela peut constituer un avantage pour les individus, notamment lorsque les conditions environnementales subies sont contraignantes (faible disponibilité alimentaire, nourriture de moindre qualité, conditions climatiques rudes). En effet, une perte de masse réduite (et un métabolisme plus faible) est associée à une meilleure capacité de jeûne, une plus faible nécessité de recherche de nourriture et/ou une meilleure accumulation des réserves (Reinertsen and Haftorn 1986; Chappell et al. 2007; Careau et al. 2008; Mathot et al. 2009; Larivée et al. 2010). Ainsi, un métabolisme plus faible peut, sous certaines conditions environnementales données, promouvoir la survie des individus (Nilsson and Nilsson 2016). Dans le cadre de notre étude, cela soutiendrait alors l'hypothèse du *match-mismatch* émise par Monaghan (2008).

Toutefois, des études ont également démontré qu'un métabolisme basal faible pouvait être associé à des coûts (Nilsson 2002). Notamment, bien que Nilsson et Nilsson (2016) aient démontré que la réduction du métabolisme pouvait, à court terme, maximiser la probabilité de survie des individus, ils ont également souligné qu'au vu de la limitation des capacités métaboliques de ces mêmes individus, soutenir durant de longues périodes des processus forts coûteux en énergie telle que la thermogénèse leur était impossible. Ainsi, lorsque les contraintes abiotiques durent dans le temps, les individus ayant les plus faibles taux métaboliques ont une probabilité de survie relativement faible comparés à ceux ayant des niveaux métaboliques élevés.

Par ailleurs, plusieurs études ont déjà démontré qu'il existait une corrélation positive entre le niveau de métabolisme de repos des individus et leur succès reproducteur (Biro and Stamps 2010; Burton et al. 2011; Rønning et al. 2016) dont le Moineau domestique (Chastel et al. 2003). De ce fait, un métabolisme faible devient délétère pour l'organisme notamment lors de la reproduction, activité pourtant essentielle dans la définition de la fitness individuelle. Selon cette interprétation, notre résultat semble alors plutôt valider l'hypothèse du *silver-spoon* émise par Monaghan (2008).

Ainsi, du fait de la difficulté de trancher entre les deux principales hypothèses évolutives, il serait important dans de futures études d'estimer plus précisément les coûts et avantages d'un métabolisme faible, notamment en termes de survie et de succès reproducteur. En effet, cela permettrait de déterminer les conséquences sur la fitness pour les individus ayant reçu de la CORT durant leur développement et ainsi statuer sur l'hypothèse évolutive associée à cette stratégie métabolique.

3.2 Effets à long terme sur l'attractivité des mâles

L'attractivité sexuelle a, quant à elle, été largement étudiée dans le contexte de stress post-natal. En revanche, la plupart des études disponibles s'est intéressée à l'effet des conditions de développement, via la réalisation d'une contrainte nutritive, sur la qualité des signaux sexuels visuels mis en place (Hill 2000; Naguib and Nemitz 2007; Naguib et al. 2008; Hubbard et al. 2015; Honarmand et al. 2017; Noguera et al. 2017). La seule étude trouvée dans la littérature scientifique ayant réalisé des travaux comparables à ceux présentés dans ce doctorat, c'est-à-dire modulant le taux basal de CORT durant la croissance, n'a pas mis en évidence d'impact des conditions de développement sur la qualité des signaux visuels (Crino et al., 2014). Par ailleurs, cette étude ne s'est intéressée qu'à l'intensité de la coloration de ces signaux et pas à leur taille. Ainsi, notre étude est la première à démontrer un effet délétère d'une modification des taux de CORT durant la croissance sur la qualité visuelle des signaux secondaires.

Quelles sont les conséquences associées à une réduction de la taille des signaux sexuels ?

Plusieurs études se sont intéressées aux rôles de ces signaux sexuels visuels chez des modèles d'étude oiseaux. Notamment, la taille et la coloration de ces ornements sont corrélées à la condition corporelle des individus (Poston et al. 2005; Laucht and Dale 2012), à leur statut hiérarchique (Møller 1987b, a; Bókony et al. 2006), à leur motivation à se reproduire (Møller 1990) et à leur état physiologique (Buchanan et al. 2001; Gonzalez et al. 2001; Laucht et al. 2010, 2011).

Certaines études les ont alors considérés comme pouvant être des signaux honnêtes de la qualité phénotypique des individus reproducteurs. Parmi les résultats disponibles dans la littérature scientifique, il a d'ailleurs été suggéré que les partenaires reproducteurs (femelle dans la plupart des cas) chez de nombreuses espèces, dont le Moineau domestique, utilisent la taille/coloration de ces signaux visuels dans leur choix de partenaire sexuel (Moreno-Rueda and Hoi 2012). Néanmoins, les résultats relatifs à leur importance dans la sélection sexuelle sont controversés (Nakagawa et al. 2007). Par ailleurs, les coûts et avantages associés à la mise en place de ces ornements n'ont été que très peu étudiés. Pourtant, leur qualité pourrait être associée à des stratégies reproductrices distinctes (Crino and Breuner 2015).

Dans le cadre de mes travaux de recherche, l'investissement parental des mâles n'a été étudié qu'au travers de la taille et la coloration de leurs ornements visuels. Or, comme suggéré par Crino et al., 2014, les mâles ayant été élevés dans de mauvaises conditions de développement peuvent modifier leur stratégie reproductrice pour maximiser leur fitness via des soins parentaux d'extrêmement bonne qualité. De ce fait, étudier l'investissement des mâles dans l'intégralité des étapes qui composent la saison de reproduction (la probabilité de recrutement dans la population reproductrice, le nombre de copulations extra-pair, la qualité du nid, l'investissement dans l'incubation et l'élevage des jeunes) serait maintenant une piste de recherche à explorer.

Ainsi, cela permettrait de déterminer si la réduction de la qualité des signaux sexuels visuels indique soit que les individus réduisent l'énergie allouée à la production de signaux sexuels de bonne qualité en faveur d'un investissement plus important dans l'élevage de poussins de bonne qualité (modification de la stratégie reproductrice des individus afin de l'adapter aux conditions environnementales à priori défavorables, validation de l'hypothèse du *match-mismatch*, Monaghan 2008) soit que les individus sont en moins bonne condition physique/physiologique et qu'ils sont donc incapables d'investir une grande quantité d'énergie dans la production d'ornements coûteux mais également dans les soins parentaux (hypothèse du *silver spoon*, Monaghan 2008).

3.3 Effets à long terme sur l'investissement maternel

Enfin, seulement deux études se focalisant sur les effets d'une modification des taux de CORT durant le développement sur le succès reproducteur des individus et leur investissement dans la reproduction ont été trouvées dans la littérature scientifique (Crino et al., 2014 et Spencer et al., 2010). Ces études ont obtenu des résultats contradictoires puisque l'une d'elles a relevé un effet négatif d'un stress post-natal sur l'investissement des femelles dans l'incubation alors que la seconde a observé un effet positif sur l'investissement de mâles stressés durant leur développement dans l'élevage de leur progéniture. Nos résultats corroborent ceux mis en évidence dans cette seconde étude. De façon très intéressante, notre expérimentation nous a permis, contrairement aux deux autres études disponibles, de s'intéresser à l'investissement des femelles durant l'intégralité des événements de reproduction réalisés (de la ponte jusqu'à l'envol des jeunes). Grâce à la réalisation d'un protocole standardisé de réponse au stress chez toutes les femelles lorsque leurs poussins étaient âgés de 12 jours, nous sommes en mesure d'émettre une hypothèse quant à cette différence d'investissement maternel selon la qualité de leurs conditions de développement. En effet, de manière très intéressante, nous avons relevé que les femelles dont les taux de CORT ont été modulés durant leur croissance avaient, à l'âge adulte, des taux de CORT induit par le stress plus faibles que celles ayant été élevées dans des conditions optimales. Or, des études antérieures ont déjà mis en évidence qu'il existait une corrélation négative entre les concentrations plasmatiques (basales et induites par le stress) de CORT et les concentrations circulantes de l'une des hormones maternelles les plus importantes, la prolactine (Wingfield and Kitaysky 2002; Chastel et al. 2005; Angelier and Chastel 2009). Cette hormone est notamment impliquée dans l'initiation et le maintien des comportements parentaux (Buntin 1996; Angelier et al. 2009 ; revue dans Angelier & Chastel, 2009). Une augmentation des taux circulants de prolactine dans le plasma est par exemple associée à un investissement plus important dans les comportements d'incubation et de nourrissage des poussins (Wang and Buntin 1999; Chastel et al. 2005; Verreault et al. 2008).

Ainsi, notre résultat tend à suggérer que la modulation des taux de CORT durant le développement impacte sur le long terme le fonctionnement de l'axe HPA. Via des cascades de réactions, des modulations hormonales et comportementales importantes peuvent alors avoir lieu. Dans le cas présent, notre résultat suggère par exemple que l'axe HPA des femelles ayant été contraintes durant leur développement est moins activé que celui des femelles témoins durant la reproduction, s'accompagnant alors d'un plus faible rétrocontrôle sur la voie de biosynthèse de la prolactine, alors présent en grande quantité dans le plasma.

Quelles sont les conséquences associées à une augmentation de l'investissement maternel dans leur première saison de reproduction ?

Au vu des résultats particulièrement surprenants mis en évidence, il conviendrait d'évaluer le succès reproducteur des femelles sur plusieurs événements de reproduction afin d'observer si cette tendance à un meilleur succès reproducteur se confirme ou si la tendance s'inverse au fil des années et des saisons de reproduction. En effet, le coût associé à chaque événement de reproduction (Gustafsson and Sutherland 1988; Saino et al. 1997) engendre une diminution de valeur sélective des individus. On pourrait alors s'attendre à ce que les femelles ayant reçu un stress durant leur développement voient leur effort de reproduction fortement diminué à chaque saison de reproduction du fait de leur investissement important dans la saison de reproduction précédente. Cela nous permettrait alors de déterminer si ce sont des stratégies reproductrices différentes (femelles stressées : maximisation des premières reproductions du fait d'une potentielle réduction de la longévité et donc du nombre d'événements de reproduction réalisés ; femelles témoins : optimisation des dépenses énergétiques afin de maximiser la survie et le nombre de saisons de reproductions assurées tout au long de la vie de l'individu) ou si les individus ayant été stressés au cours de leur croissance sont effectivement des individus avec une meilleure aptitude reproductrice. Evaluer le coût associé à cet effort maternel conséquent, via l'estimation de l'espérance de vie des femelles selon leur traitement post-natal serait alors une piste très intéressante à étudier. A l'heure actuelle (Juillet 2019), toutes les femelles ayant été considérées dans le cadre de l'étude présentée dans l'**Article 6** sont vivantes. Ainsi, deux ans après leur premier événement de reproduction, aucun coût sur la longévité des individus ne semble visible.

Cette observation est d'ailleurs corroborée par des analyses complémentaires ayant été effectuées pour déterminer la longueur des télomères de ces femelles. Aucune différence significative de la taille de leur télomère lors de leur premier événement de reproduction n'a été mise en évidence (Figure 32). Poursuivre cette étude à long terme jusqu'à la mort de toutes les femelles devrait donc nous donner de précieux renseignements.

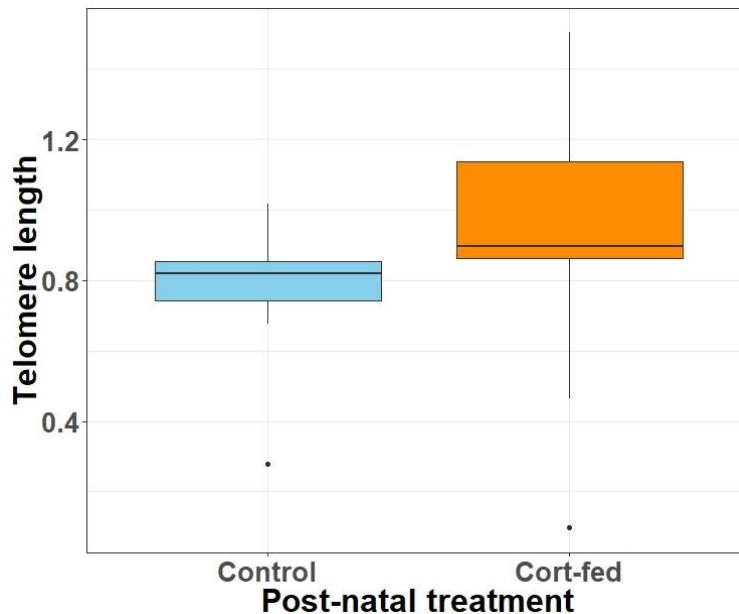


Figure 32 : Longueur des télomères des femelles Moineau domestique, au cours de leur première saison de reproduction (été 2017) selon leur traitement post-natal (bleu – groupe témoin, orange – groupe expérimental).

Il est en revanche difficile de définir si l’augmentation d’investissement parental mise en évidence chez les femelles ayant reçu une contrainte durant leur développement s’accorde avec l’une ou l’autre des deux hypothèses principales émises par Monaghan (2008). En effet, pour corroborer l’hypothèse du *silver-spoon* il aurait fallu que ces femelles aient un investissement parental réduit, une condition corporelle moins bonne et/ou une moins bonne efficacité de recherche/acquisition de nourriture et/ou un accès réduit à un partenaire sexuel du fait d’une position hiérarchique défavorable. Toutefois, notre résultat ne valide pas l’hypothèse de *match-mismatch*.

En effet, d’après Monaghan (2008) pour valider l’hypothèse de *match-mismatch*, il faut que l’environnement de développement soit le même que l’environnement adulte pour qu’une meilleure fitness soit obtenue pour ces individus. Or, dans le cadre de notre protocole expérimental, durant la période de reproduction, de nombreux efforts avaient été fournis pour proposer aux individus reproducteurs un environnement de reproduction optimal (c’est-à-dire non contraignant/stressant) avec de la nourriture fournie *ad-libitum* (réapprovisionnement quotidien en diverses pâtes d’élevage et de larves d’insectes vivantes). Ainsi, nous nous serions attendus, dans les conditions d’élevage créées par nos soins à ce que les femelles ayant eu des conditions de développement de mauvaise qualité soient défavorisées car n’étant pas dans un environnement adulte semblable à celui qu’elles ont subi durant leur croissance.

Notre résultat pourrait alors s'expliquer du fait de l'hypothèse de *sélection* qui aurait fait disparaître les individus les plus faibles et les moins performants de nos deux groupes expérimentaux (CORT-fed ou Témoin) au stade poussin : le taux de mortalité était alors plus important chez les individus du groupe CORT-fed (Grace et al., 2017b). Ceci corrobore aussi le fait qu'à l'âge adulte, le taux de mortalité est équivalent entre nos deux groupes (et est égal à 0, observation personnelle, Sophie Dupont).

Evaluer le succès reproducteur de ces femelles dans un environnement contraignant (avec une disponibilité alimentaire limitée par exemple) est aussi une des pistes à envisager.

4. Effet du sexe de l'individu sur les réponses phénotypiques mises en place

Dans le cadre de ce doctorat, une importance particulière a été mise sur la prise en compte du sexe des individus dans les réponses phénotypiques induites à court et long terme par des contraintes environnementales durant leur développement. En effet, au vu des nombreuses études préalables qui ont déjà révélé la sensibilité d'un sexe par rapport à l'autre à la qualité des conditions de développement, nous nous attendions également à ce qu'un effet du sexe des individus soit mis en évidence.

4.1 Effet du sexe sur les réponses phénotypique mises en place à court terme

Nous avons effectivement relevé, à court terme, une différence de condition corporelle entre les poussins mâles et les poussins femelles chez l'Albatros à sourcils noirs (**Article 1**). Plus précisément, nous avons observé que la qualité des conditions de développement n'avait pas d'effet sur la condition corporelle du poussin lorsque ce dernier était un mâle. Au contraire, lorsque le poussin était une femelle, une corrélation positive entre la qualité de l'environnement de croissance et la condition corporelle de leur progéniture a été notée. Par ailleurs, nous avons mis en évidence que les poussins de Pétrel des neiges mâles étaient plus lourds et avaient une meilleure condition corporelle que les poussins femelles (**Article 3**). D'après la littérature scientifique disponible et les différents concepts théoriques associés à la variation des réponses phénotypiques selon le sexe de l'individu (décrites dans l'Introduction Générale), nous pouvons émettre plusieurs hypothèses. Premièrement, la différence de besoins énergétiques associés à chaque sexe pourrait expliquer nos résultats. Plus précisément, on pourrait se demander si les femelles n'auraient pas besoin de plus d'énergie pour grandir contrairement aux mâles.

Ceci corrobore la différence de conditions corporelles trouvée chez les poussins d'Albatros à sourcils noirs soumis à des conditions de développement de moindre qualité (Article 1). Néanmoins, cette hypothèse est peu probable car les femelles sont généralement plus petites que les mâles et donc ont des coûts de production plus faibles (résultats sur le bec des poussins d'Albatros à sourcils noirs et résultats sur la masse des poussins de Pétrel des neiges, Phillips et al., 2003). Deuxièmement, il pourrait être suggéré que nos résultats proviendraient d'une différence d'investissement parental selon le sexe du poussin produit. Les parents augmenteraient la qualité des soins parentaux prodigués lorsque le poussin est un mâle (Weimerskirch et al. 2000). Ce résultat est également appuyé par la capacité des individus reproducteurs à ajuster le sex-ratio selon leur âge : les jeunes individus produisent plus de mâles (Grand Albatros, Weimerskirch et al. 2005).

Par ailleurs, une distinction de la réponse phénotypique mise en place par les mâles et les femelles moineaux domestiques exposés à du Tébuconazole a été relevée (**Résultats préliminaires**). Plus précisément, les mâles semblent être plus sensibles à une exposition à ce pesticide que les femelles étant donné l'augmentation de leur fréquence respiratoire lorsque le traitement appliqué incluait du fongicide dans leur eau de boisson (toute concentration confondue). On peut alors émettre l'hypothèse que la sensibilité au stress (associée à une exposition chimique, Sancho et al., 2016) des mâles et des femelles diffère. On pourrait alors s'attendre à ce que le Tébuconazole modifie/impacte différemment les systèmes hormonaux selon le sexe de l'individu engendrant des réponses comportementales et physiologiques propres aux mâles et aux femelles.

4.2 Effet du sexe sur les réponses phénotypiques mises en place à long terme

L'absence de différence de réponses phénotypiques entre les mâles et les femelles à l'âge adulte notamment dans la gestion des dépenses énergétiques est relativement surprenante puisque de précédentes études ont déjà montré que seul le métabolisme de repos des femelles était affecté par la qualité des conditions de développement (Schmidt et al., 2012 ; Spencer et Verhulst 2008). Toutefois, notre résultat pourrait s'expliquer notamment de par la période à laquelle s'est déroulée notre mesure : l'hiver. En effet, à cette période de l'année, les contraintes énergétiques subies par les individus mâles et femelles sont relativement similaires. Il serait maintenant particulièrement intéressant de mesurer le métabolisme et la perte de masse nocturne des individus selon leur sexe durant la reproduction.

En effet, les coûts associés à la reproduction diffèrent selon le sexe de l'individu reproducteur (globalement, une femelle aura des coûts de reproduction plus élevés que les mâles) ce qui pourrait accentuer les effets sexe-dépendants de la qualité des conditions de développement sur la gestion des dépenses énergétiques à l'âge adulte.

Pour des raisons pratiques et de faisabilité, les deux études relatives à l'investissement parental n'ont considéré qu'un seul des deux sexes (mâle – attractivité sexuelle vs femelle – effort de reproduction). Toutefois, dans l'étude de l'investissement des individus dans leur effort reproducteur, évaluer d'une part l'investissement des mâles dans l'élevage des jeunes (comme dans l'étude de Crino et al., 2014) aurait été intéressant. D'autre part, la qualité des signaux sexuels visuels des femelles (présence d'une bande blanche alaire sur chaque aile) aurait été pertinent afin d'estimer l'investissement des femelles dans leurs ornements et de comparer les variations phénotypiques observées selon les conditions de développement subies.

5. Perspectives d'étude

5.1 La considération d'une gamme d'âges plus étendue, l'apparition du phénomène de sénescence chez les espèces longévives

La gamme d'âges considérée dans le cadre de nos deux études (respectivement 7-28 ans et 10-34 ans pour l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges) n'inclut que des individus « dans la force de l'âge ». Le succès reproducteur de ces individus dessine, comme suggéré dans la littérature scientifique, une relation linéaire jusqu'à l'atteinte d'un plateau (Forslund & Pärt, 1995 ; Clutton-Brock, 1988 ; Curio, 1983). Toutefois, lorsque l'on inclut des individus reproducteurs plus âgés de ces deux espèces, on observe une diminution du succès reproducteur de ces individus (Angelier et al., 2007a,b). Cette diminution du succès reproducteur, malgré les efforts reproductifs importants, s'expliquerait par l'apparition de mécanismes de sénescence de plusieurs fonctions vitales physiologiques, comportementales ou physiques (Nussey et al. 2013) chez les partenaires reproducteurs. Ce phénomène de vieillissement/affaiblissement de l'organisme peut s'expliquer du fait d'accumulation de mutations délétères sur l'ADN en raison de la diminution de pression de sélection exercée sur ces individus vieillissants (Medawar 1952; Hamilton 1966), de la promotion de gènes à fonction avantageuse dans les premières années de vie et qui devient handicapante avec le temps (théorie de la pléiotropie antagoniste, Williams 1957) ou encore de l'accumulation d'erreurs dans la réplication du soma et la perte totale des télomères (théorie du soma jetable, Kirkwood 1977). Toujours est-il que cela induit chez ces individus sénescents une baisse de l'efficacité de recherche alimentaire et/ou de défense du territoire notamment (Catry et al., 2006), induisant alors une diminution de la qualité des conditions de développement de leurs progénitures. Cette baisse de la qualité des soins parentaux avec l'âge des individus reproducteurs affecte alors la qualité phénotypique des poussins produits. Parmi les rares études disponibles sur des modèles d'étude oiseaux, une étude menée par Saino et al., 2002, a mis en évidence que les individus sénescents produisaient des poussins de moins bonne condition corporelle, dont le développement du plumage est ralenti et avec une immunité acquise plus faible. Il semble donc intéressant de continuer à préciser comment la sénescence peut moduler la qualité des conditions de développement et la capacité des individus reproducteurs à atténuer les contraintes environnementales. Grâce à des outils écologiques innovants, tels que les télomères, nous pourrions alors établir son effet sur le phénotype des poussins produits.

5.2 La combinaison de l'étude de la gestion des dépenses énergétiques nocturnes et l'investissement dans la reproduction chez le Moineau domestique

Au vu des résultats déjà concluants sur la gestion des dépenses énergétiques des individus durant l'hiver, étudier le métabolisme lors de la période de reproduction serait une piste à envisager pour tenter de préciser comment les mâles s'investissent dans leur saison de reproduction. Plus précisément, cela nous permettrait de déterminer si les mâles dont les taux de CORT ont été modulés durant la croissance maintiennent un état d'économie général de l'organisme avant la saison de reproduction, c'est-à-dire lors de la mise en place des signaux sexuels d'où leur faible attractivité afin de s'investir de façon très importante durant la saison de reproduction, c'est-à-dire lors de l'incubation des œufs et l'élevage des jeunes notamment (comme dans l'étude de Crino et al., 2014) ou bien si les mâles limitent durant toute la saison de reproduction leurs dépenses énergétiques. A l'heure actuelle, l'effet d'un stress post-natal sur le métabolisme des organismes n'a jamais été étudié en période de reproduction. Or, c'est via les ressources énergétiques disponibles que les individus reproducteurs « décident » s'ils s'investissent dans cet événement de reproduction ou s'ils privilégient leur survie. Cela permettrait alors de tenter de comprendre les différences de compromis énergétiques mis en place par les individus selon leurs conditions de développement.

5.3 L'importance du *catch-up growth*

Il semble crucial à l'heure actuelle d'identifier à la fois les effets à court terme et les effets à long terme engendrés par de mauvaises conditions de développement du fait de la disparité des réponses phénotypiques pouvant être mises en place par les organismes selon leur âge. Les études conduites sur la population captive du C.E.B.C. initiée durant le post-doctorat de Jacquelyn K. Grace illustrent parfaitement cette constatation. En effet, à court terme, Jacquelyn a démontré des effets particulièrement délétères de mauvaises conditions de développement sur le phénotype des poussins. Notamment, une moins bonne condition corporelle et une probabilité de survie significativement réduite ont été recensés (Grace et al., 2017a). Toutefois, après émancipation, les individus semblent avoir été capables de compenser leur retard de croissance car, à l'âge adulte, plus aucune différence morphologique n'est décelable (Grace et al., 2017a,b). Cette accélération tardive de la vitesse de croissance des individus (*catch-up growth*, Bohman, 1955 ; Hegyi and Török, 2007) afin d'atteindre une taille adulte « normale » corrobore de nombreuses études retrouvées dans la littérature (Spencer et al., 2009). Toutefois, cette compensation de croissance a des coûts pour l'organisme (Metcalf and Mongahan, 2001 ; Monaghan 2008).

Par exemple, la mise en place de *catch-up growth* par des poussins de Diamant mandarin a précédemment été démontrée comme réduisant la longévité des individus et modifiant la morphologie à l'âge adulte (De Kogel, 1997). Chez notre groupe de moineaux, l'un des coûts potentiels de ce *catch-up growth* qui a été relevé par Jacquelyn K. Grace dans le cadre de l'une de ses études serait une diminution de la réactivité face à un danger à l'âge adulte (Grace et al., 2017b). Dans le cadre de mon doctorat, la réduction du métabolisme de repos et la baisse de la qualité des signaux sexuels secondaires chez ces oiseaux pourraient également être une conséquence de ce phénomène. Par ailleurs, l'une des hypothèses qui est émise pour expliquer l'investissement accru des femelles dans leur première reproduction pourrait être une réduction de leur espérance de vie et donc une maximisation du nombre de petits produits au vu du probable nombre restreint d'évènements de reproduction qu'elles vont réaliser. Ceci corroborerait donc également la notion de coût associée à cette compensation de croissance. Néanmoins, nos données ne nous permettent pas de distinguer si c'est directement via une modulation de certains mécanismes physiologiques ou comportementaux causée par de mauvaises conditions ou si c'est un dysfonctionnement/altération de mécanismes lié au *catch-up growth* qui explique ces résultats. Poursuivre les études combinant des mesures morphologiques, physiologiques et comportementales à court et long terme semblent donc nécessaires pour préciser les effets et l'importance de ce processus de *catch-up growth*.

5.4 L'étude combinée des effets à court et long terme, validation des hypothèses évolutives, *silver-spoon* ou *match-mismatch*

Les résultats obtenus dans le cadre du protocole expérimental réalisé sur le Moineau domestique (Chapitre 2) ont permis de démontrer à court (par Jacquelyn K. Grace) mais aussi à long terme (ce doctorat) les effets de la qualité des conditions de développement sur le phénotype des individus. La disparité de cohérence des différents résultats obtenus avec la littérature scientifique souligne le besoin de préciser encore les effets de la qualité des conditions de développement sur le phénotype et les performances individuelles.

Par ailleurs, la difficulté d'interpréter ces résultats d'un point de vue évolutif provient de deux facteurs distincts. Le premier a pour origine le fait que généralement les études ne se focalisent que sur une performance individuelle à la fois. Il n'est alors pas possible de démontrer que les individus adoptent des stratégies d'histoire de vie innovantes issues de la promotion de certaines fonctions, comportements (exemple l'investissement dans le nourrissage des jeunes) au détriment d'autres (exemple le métabolisme).

Des études combinant différents outils écologiques, notamment ceux utilisés dans le cadre de doctorat, sont nécessaires pour parvenir à mieux identifier les stratégies induites par de mauvaises conditions de développement et de comprendre les mécanismes sous-jacents impliqués. Egalement, évaluer les coûts et avantages associés à chaque modification phénotypique semble crucial. Deuxièmement, pour pouvoir aller encore plus loin dans l'évaluation de l'hypothèse évolutive validée (*silver-spoon* ou *match-mismatch*), il conviendrait d'évaluer de façon plus robuste la fitness des individus. Pour cela, suivre la reproduction des descendants produits serait intéressant. Néanmoins, cela nécessite de réaliser des expérimentations sur du très long terme et qui n'est pas toujours réalisable aisément surtout en milieu naturel.

6. Conclusion

Ce doctorat visait à déterminer les effets à court et long terme de la qualité des conditions de développement sur le phénotype et les performances individuelles chez deux modèles d'étude d'intérêt, le Moineau domestique et les oiseaux marins longévifs (l'Albatros à sourcils noirs et le Pétrel des neiges). Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet fort à court terme des facteurs abiotiques des conditions de développement sur le phénotype des poussins produits. En revanche, la qualité des soins parentaux est primordiale pour la mise en place du phénotype de la progéniture. Grâce à des approches descriptives, corrélatives et expérimentales innovantes basées sur l'utilisation d'outils écologiques robustes et complémentaires, nous avons renforcé les connaissances scientifiques disponibles sur cette thématique de recherche. En considérant à court terme l'influence de la qualité des conditions de développement biotiques et abiotiques d'un point de vue du phénotype du poussin (morphologie, physiologie, comportement) et non pas uniquement via le succès reproducteur de l'individu reproducteur (phénologie et succès d'envol), nous avons apporté un véritable plus dans la détermination de la fitness individuelle. Par ailleurs, nous avons relevé que la modulation des taux circulants de CORT durant le développement induit à long terme une modification de la gestion des dépenses énergétiques des individus (prônant l'économie) ainsi que l'adoption de stratégie reproductrice différente. Au vu du faible nombre d'études scientifiques disponibles à l'heure actuelle sur ce sujet malgré le fort intérêt dans le cadre de problématique de conservation, nos études viennent confirmer l'importance de la qualité des conditions de développement sur les performances individuelles et donc potentiellement sur la dynamique de populations. Également, nos résultats ont démontré un effet majeur du sexe de l'individu sur les réponses phénotypiques mises en place au stade poussin en fonction de la qualité des conditions de développement, renforçant l'intérêt de prendre en considération le sexe des individus dans les analyses effectuées sur l'impact de la qualité des conditions de développement sur le phénotype des individus. Poursuivre les études dans le domaine de l'écologie du développement semble donc primordial à appréhender dans un contexte plus évolutif.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES



Il faut avoir beaucoup étudié pour savoir peu –
Montesquieu

Les références bibliographiques propres à chaque étude ne sont pas répertoriées ici mais sont consultables à la fin de l'article scientifique (publié ou non) associé à cette dernière.

- Ainley DG, Jacobs SS (1981) Sea-bird affinities for ocean and ice boundaries in the Antarctic. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 28:1173–1185. doi: 10.1016/0198-0149(81)90054-6
- Ainley DG, O'Connor EF, Boekelheide RJ (1984) The marine ecology of birds in the Ross sea, Antarctica. *Ornithological Monographs* iii–97. doi: 10.2307/40166773
- Alonso-Alvarez C, Bertrand S, Devevey G, Prost J, Faivre B, Chastel O, Sorci G (2006) An experimental manipulation of life-history trajectories and resistance to oxidative stress. *Evolution* 60:1913–1924. doi: 10.1111/j.0014-3820.2006.tb00534.x
- Anderson T (2006) *Biology of the ubiquitous House sparrow: from genes to populations*. Oxford University Press, Oxford
- Andersson M (1986) Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution* 40:804–816. doi: 10.1111/j.1558-5646.1986.tb00540.x
- Andrew SC, Hurley LL, Mariette MM, Griffith SC (2017) Higher temperatures during development reduce body size in the zebra finch in the laboratory and in the wild. *Journal of Evolutionary Biology* 30:2156–2164. doi: 10.1111/jeb.13181
- Angelier F, Chastel O (2009) Stress, prolactin and parental investment in birds: a review. *General and Comparative Endocrinology* 163:142–148. doi: 10.1016/j.ygcen.2009.03.028
- Angelier F, Moe B, Blanc S, Chastel O (2009) What factors drive prolactin and corticosterone responses to stress in a long-lived bird species (Snow petrel, *Pagodroma nivea*)? *Physiological and Biochemical Zoology* 82:590–602. doi: 10.1086/603634
- Angelier F, Moe B, Weimerskirch H, Chastel O (2007a) Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology* 76:1181–1191. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01295.x
- Angelier F, Parenteau C, Ruault S, Angelier N (2016) Endocrine consequences of an acute stress under different thermal conditions: a study of corticosterone, prolactin, and thyroid hormones in the Pigeon (*Columbia livia*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 196:38–45. doi: 10.1016/j.cbpa.2016.02.010
- Angelier F, Shaffer SA, Weimerskirch H, Trouvé C, Chastel O (2007c) Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiological and Biochemical Zoology* 80:283–292. doi: 10.1086/512585
- Angelier F, Tonra CM, Holberton RL, Marra PP (2010a) How to capture wild passerine species to study baseline corticosterone levels. *Journal of Ornithology* 151:415–422. doi: 10.1007/s10336-009-0471-6

- Angelier F, Weimerskirch H, Barbraud C, Chastel O (2019) Is telomere length a molecular marker of individual quality? Insights from a long-lived bird. *Functional Ecology* 33:1076–1087. doi: 10.1111/1365-2435.13307
- Angelier F, Weimerskirch H, Chastel O (2011) Capture and blood sampling do not affect foraging behaviour, breeding success and return rate of a large seabird: the Black-browed Albatross. *Polar Biology* 34:353–361. doi: 10.1007/s00300-010-0888-7
- Angelier F, Weimerskirch H, Dano S, Chastel O (2007b) Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:611–621. doi: 10.1007/s00265-006-0290-1
- Angelier F, Wingfield J, Weimerskirch H, Chastel O (2010b) Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: a test of the ‘corticosterone–fitness hypothesis’. *Biology Letters* 6:846–849. doi: 10.1098/rsbl.2010.0376
- Angelier F, Wingfield JC (2013) Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: theory, hypotheses and perspectives. *General and Comparative Endocrinology* 190:118–128. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.05.022
- Angelier F, Wingfield JC, Parenteau C, Pellé M, Chastel O (2015) Does short-term fasting lead to stressed-out parents? A study of incubation commitment and the hormonal stress responses and recoveries in snow petrels. *Hormones and Behavior* 67:28–37. doi: 10.1016/j.yhbeh.2014.11.009
- Arendt JD (1997) Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *The Quarterly Review of Biology* 72:149–177. doi: 10.1086/419764
- Arjona AA, Denbow DM, Weaver WD (1988) Effect of heat stress early in life on mortality of broilers exposed to high environmental temperatures just prior to marketing. *Poultry Science* 67:226–231. doi: 10.3382/ps.0670226
- Arnold KE, Blount JD, Metcalfe NB, Orr KJ, Adam A, Houston D, Monaghan P (2007) Sex-specific differences in compensation for poor neonatal nutrition in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology* 38:356–366. doi: 10.1111/j.0908-8857.2007.03818.x
- Asghar M, Bensch S, Tarka M, Hansson B, Hasselquist D (2014) Maternal and genetic factors determine early life telomere length. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20142263–20142263. doi: 10.1098/rspb.2014.2263
- Astheimer LB, Buttemer WA, Wingfield JC (1992) Interactions of corticosterone with feeding, activity and metabolism in passerine birds. *Ornis Scandinavica* 23:355. doi: 10.2307/3676661
- Atkinson SN, Ramsay MA (1995) The effects of prolonged fasting of the body composition and reproductive success of female polar bears (*Ursus maritimus*). *Functional Ecology* 9:559–567. doi: 10.2307/2390145
- Atwell L, Hobson KA, Welch HE (1998) Biomagnification and bioaccumulation of mercury in an arctic marine food web: insights from stable nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1114–1121. doi: 10.1139/f98-001

- Badyaev AV, Hill GE, Beck ML (2003) Interaction between maternal effects: onset of incubation and offspring sex in two populations of a passerine bird. *Oecologia* 135:386–390. doi: 10.1007/s00442-003-1203-x
- Balkiz Ö, Dano S, Barbraud C, Tekin S, Özesmi U, DüNDAR M, Béchet A (2007) Sexing Greater flamingo chicks from feather bulb DNA. *Waterbirds* 30:450–453. doi: 10.1675/1524-4695(2007)030[0450:SGFCFF]2.0.CO;2
- Barbraud C, Jouventin P (1998) What causes body size variation in the Snow petrel *Pagodroma nivea*? *Journal of Avian Biology* 29:161–171. doi: 10.2307/3677194
- Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* 86:682–692. doi: 10.1890/04-0075
- Barbraud C, Weimerskirch H, Robertson GG, Jouventin P (1999) Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *Journal of Animal Ecology* 68:1179–1192. doi: 10.1046/j.1365-2656.1999.00361.x
- Barja I, Silván G, Rosellini S, Piñeiro A, González-Gil A, Camacho L, Illera JC (2007) Stress physiological responses to tourist pressure in a wild population of European Pine marten. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 104:136–142. doi: 10.1016/j.jsbmb.2007.03.008
- Barrett ELB, Burke TA, Hammers M, Komdeur J, Richardson DS (2013) Telomere length and dynamics predict mortality in a wild longitudinal study. *Molecular Ecology* 22:249–259. doi: 10.1111/mec.12110
- Bauch C, Becker PH, Verhulst S (2012) Telomere length reflects phenotypic quality and costs of reproduction in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20122540–20122540. doi: 10.1098/rspb.2012.2540
- Bauch C, Becker PH, Verhulst S (2014) Within the genome, long telomeres are more informative than short telomeres with respect to fitness components in a long-lived seabird. *Molecular Ecology* 23:300–310. doi: 10.1111/mec.12602
- Bech C, Chappell MA, Astheimer LB, Londoño GA, Buttemer WA (2016) A ‘slow pace of life’ in Australian old-endemic passerine birds is not accompanied by low basal metabolic rates. *Journal of Comparative Physiology B* 186: 503-512. doi: 10.1007/s00360-016-0964-6
- Becker PJJ, Reichert S, Zahn S, Hegelbach J, Massemin S, Keller LF, Postma E, Criscuolo F (2015) Mother-offspring and nest-mate resemblance but no heritability in early-life telomere length in white-throated dippers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20142924–20142924. doi: 10.1098/rspb.2014.2924
- Beja-Pereira A, Oliveira R, Alves PC, Schwartz MK, Luikart G (2009) Advancing ecological understandings through technological transformations in noninvasive genetics. *Molecular Ecology Resources* 9:1279–1301. doi: 10.1111/j.1755-0998.2009.02699.x

- Bengtsson H, Rydén O (1983) Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the Great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12:243–251. doi: 10.1007/BF00290777
- Bergmann C (1847) Ueber die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Gottinge Stud* 3:595–708
- Bertellotti M, D'Amico V, Cejuela E (2013) Tourist activities focusing on Antarctic penguins. *Annals of Tourism Research* 42:428–431. doi: 10.1016/j.annals.2013.02.017
- Biard C, Surai PF, Møller AP (2005) Effects of carotenoid availability during laying on reproduction in the Blue tit. *Oecologia* 144:32–44. doi: 10.1007/s00442-005-0048-x
- Biard C, Surai PF, Møller AP (2006) Carotenoid availability in diet and phenotype of Blue and Great tit nestlings. *Journal of Experimental Biology* 209:1004–1015. doi: 10.1242/jeb.02089
- Bijlsma R, Loeschcke V (2005) Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *Journal of Evolutionary Biology* 18:744–749. doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.00962.x
- Bindoli A, Fukuto JM, Forman HJ (2008) Thiol chemistry in peroxidase catalysis and redox signaling. *Antioxidants & Redox Signaling* 10:1549–1564. doi: 10.1089/ars.2008.2063
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ (1999) Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the Zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266:385–390. doi: 10.1098/rspb.1999.0649
- Biro PA, Stamps JA (2010) Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology and Evolution* 25:653–659. doi: 10.1016/j.tree.2010.08.003
- Bishop CA, Ng P, Mineau P, Quinn JS, Struger J (2000) Effects of pesticide spraying on chick growth, behavior, and parental care in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) nesting in an apple orchard in Ontario, Canada. *Environmental Toxicology and Chemistry* 19:2286–2297. doi: 10.1002/etc.5620190919
- Bize P, Criscuolo F, Metcalfe NB, Nasir L, Monaghan P (2009) Telomere dynamics rather than age predict life expectancy in the wild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1679–1683. doi: 10.1098/rspb.2008.1817
- Bize P, Klopfenstein A, Jeanneret C, Roulin A (2007) Intra-individual variation in body temperature and pectoral muscle size in nestling Alpine swifts *Apus melba* in response to an episode of inclement weather. *Journal of Ornithology* 148:387–393. doi: 10.1007/s10336-007-0141-5
- Bize P, Roulin A, Bersier L-F, Pflüger D, Pichner H (2003) Parasitism and developmental plasticity in Alpine swift nestlings. *Journal of Animal Ecology* 72:633–639. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00734.x
- Bize P, Stocker A, Jenni-Eiermann S, Gasparini J, Roulin A (2010) Sudden weather deterioration but not brood size affects baseline corticosterone levels in nestling Alpine swifts. *Hormones and Behavior* 58:591–598. doi: 10.1016/j.yhbeh.2010.06.020

- Blackburn DG (1999) Viviparity and oviparity: evolution and reproductive strategies. In: Encyclopedia of reproduction. Academic Press, San Diego, California, pp 994–1003
- Blackburn DG (1982) Classification of the reproductive modes of vertebrates. 1041 New Hampshire, St Lawrence KS66044
- Blackburn DG, Evans HE (1986) Why are there no viviparous birds? *The American Naturalist* 128:165–190. doi: 10.1086/284552
- Blackburn DG, Vitt LJ, Beuchat CA (1984) Eutherian-like reproductive specializations in a viviparous reptile. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81:4860–4863. doi: 10.1073/pnas.81.15.4860
- Blackburn EH (1991) Structure and function of telomeres. *Nature* 350:569. doi: 10.1038/350569a0
- Blackmer AL, Ackerman JT, Nevitt GA (2004) Effects of investigator disturbance on hatching success and nest-site fidelity in a long-lived seabird, Leach's storm-petrel. *Biological Conservation* 116:141–148. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00185-X
- Blair RB (1996) Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6:506–519. doi: 10.2307/2269387
- Blank JL, Nolan V (1983) Offspring sex ratio in red-winged blackbirds is dependent on maternal age. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 80:6141–6145. doi: 10.1073/pnas.80.19.6141
- Blas J, Baos R, Bortolotti GR, Marchant TA, Hiraldo F (2005) A multi-tier approach to identifying environmental stress in altricial nestling birds. *Functional Ecology* 19:315–322. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.00976.x
- Blas J, Bortolotti GR, Tella JL, Baos R, Marchant TA (2007) Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:8880–8884. doi: 10.1073/pnas.0700232104
- Blas J, Sergio F, Hiraldo F (2009) Age-related improvement in reproductive performance in a long-lived raptor: a cross-sectional and longitudinal study. *Ecography* 32:647–657. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05700.x
- Blasco MA (2007) Telomere length, stem cells and aging. *Nature Chemical Biology* 3:640–649. doi: 10.1038/nchembio.2007.38
- Blount JD, Metcalfe NB, Arnold KE, Surai PF, Monaghan P (2006) Effects of neonatal nutrition on adult reproduction in a passerine bird. *Ibis* 148:509–514. doi: 10.1111/j.1474-919X.2006.00554.x
- Blums P, Clark RG, Mednis A (2002) Patterns of reproductive effort and success in birds: path analyses of long-term data from European ducks. *Journal of Animal Ecology* 71:280–295. doi: 10.1046/j.1365-2656.2002.00598.x

- Blums P, Nichols JD, Hines JE, Lindberg MS, Mednis A (2005) Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* 143:365–376. doi: 10.1007/s00442-004-1794-x
- Boag PT (1987) Effects of nestling diet on growth and adult size of zebra finches (*Poephila guttata*). *The Auk* 104:155–166. doi: 10.1093/auk/104.2.155
- Boatman ND, Brickle NW, Hart JD, Milsom TP, Morris AJ, Murray AWA, Murrau KA, Robertson PA (2004) Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. *Ibis* 146:131–143. doi: 10.1111/j.1474-919X.2004.00347.x
- Boersma PD (2008) Penguins as marine sentinels. *BioScience* 58:597–607. doi: 10.1641/B580707
- Bogdanova MI, Nager RG, Monaghan P (2006) Does parental age affect offspring performance through differences in egg quality? *Functional Ecology* 20:132–141. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01088.x
- Bogin B (2006) Modern human life history. In: *The evolution of human life history*. pp 197–230
- Bogin B (1999) *Patterns of human growth*. Cambridge University Press
- Bókony V, Lendvai ÁZ, Liker A (2006) Multiple cues in status signalling: the role of wingbars in aggressive interactions of male house sparrows. *Ethology* 112:947–954. doi: 10.1111/j.1439-0310.2006.01246.x
- Bókony V, Lendvai ÁZ, Liker A, Angelier F, Wingfield JC, Chastel O (2009) Stress response and the value of reproduction: are birds prudent parents? *The American Naturalist* 173:589–598. doi: 10.1086/597610
- Bolton M (1991) Determinants of chick survival in the lesser Black-backed gull: relative contributions of egg size and parental quality. *Journal of Animal Ecology* 60:949–960. doi: 10.2307/5424
- Bolund E, Schielzeth H, Forstmeier W (2010) No heightened condition dependence of Zebra finch ornaments – a quantitative genetic approach. *Journal of Evolutionary Biology* 23:586–597. doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01927.x
- Bonier F, Moore IT, Martin PR, Robertson RJ (2009) The relationship between fitness and baseline glucocorticoids in a passerine bird. *General and Comparative Endocrinology* 163:208–213. doi: 10.1016/j.ygcen.2008.12.013
- Bonner JT (2015) *Life cycles: reflections of an evolutionary biologist*. Princeton University Press
- Boonekamp JJ, Mulder GA, Salomons HM, Dijkstra C, Verhulst S (2014a) Nestling telomere shortening, but not telomere length, reflects developmental stress and predicts survival in wild birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20133287–20133287. doi: 10.1098/rspb.2013.3287

- Boonekamp JJ, Salomons M, Bouwhuis S, Dijkstra C, Verhulst S, Sorci G (2014b) Reproductive effort accelerates actuarial senescence in wild birds: an experimental study. *Ecology Letters* 17:599–605. doi: 10.1111/ele.12263
- Borgå K, Fisk AT, Hoekstra PF, Muir DCG (2004) Biological and chemical factors of importance in the bioaccumulation and trophic transfer of persistent organochlorine contaminants in arctic marine food webs. *Environmental Toxicology and Chemistry* 23:2367–2385. doi: 10.1897/03-518
- Bortolotti GR, Marchant T, Blas J, Cabezas S (2009) Tracking stress: localisation, deposition and stability of corticosterone in feathers. *Journal of Experimental Biology* 212:1477–1482. doi: 10.1242/jeb.022152
- Bortolotti GR, Marchant TA, Blas J, German T (2008) Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. *Functional Ecology* 22:494–500. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01387.x
- Bouchard S (2000) Le Moineau domestique. Boréal
- Boulinier T, Staszewski V (2008) Maternal transfer of antibodies: raising immuno-ecology issues. *Trends in Ecology & Evolution* 23:282–288. doi: 10.1016/j.tree.2007.12.006
- Bouwhuis S, Vedder O, Becker PH (2015) Sex-specific pathways of parental age effects on offspring lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Evolution* 69:1760–1771. doi: 10.1111/evo.12692
- Bradbury RB, Wilson JD, Moorcroft D, Morris AJ, Perkins AJ (2003) Habitat and weather are weak correlates of nestling condition and growth rates of four UK farmland passerines. *Ibis* 145:295–306. doi: 10.1046/j.1474-919X.2003.00142.x
- Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72:248–254. doi: 10.1016/0003-2697(76)90527-3
- Bray MM (1993) Effect of ACTH and glucocorticoids on lipid metabolism in the Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 105:689–696. doi: 10.1016/0300-9629(93)90269-A
- Breder CM, Rosen DE (1966) Modes of reproduction in fishes. Natural History Press, New York
- Breuner CW, Greenberg AL, Wingfield JC (1998) Noninvasive corticosterone treatment rapidly increases activity in Gambel's white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *General and Comparative Endocrinology* 111:386–394. doi: 10.1006/gcen.1998.7128
- Breuner CW, Patterson SH, Hahn TP (2008) In search of relationships between the acute adrenocortical response and fitness. *General and Comparative Endocrinology* 157:288–295. doi: 10.1016/j.ygcen.2008.05.017
- Breuner CW, Wingfield JC (2000) Rapid behavioral response to corticosterone varies with photoperiod and dose. *Hormones and Behavior* 37:23–30. doi: 10.1006/hbeh.1999.1554

- Brewer JH, O'Reilly KM, Buck CL (2008) Effects of investigator disturbance on corticosterone concentrations of Black-legged kittiwake chicks. *Journal of Field Ornithology* 79:391–398. doi: 10.1111/j.1557-9263.2008.00187.x
- Bried J, Pontier D, Jouventin P (2003) Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour* 65:235–246. doi: 10.1006/anbe.2002.2045
- Brischoux F, Meillère A, Dupoué A, Lourdais O, Angelier F (2017) Traffic noise decreases nestlings' metabolic rates in an urban exploiter. *Journal of Avian Biology* 48:905–909. doi: 10.1111/jav.01139
- Broggi J, Hohtola E, Koivula K, Orell M, Thomson RL, Nilsson J-Å (2007) Sources of variation in winter basal metabolic rate in the Great tit. *Functional Ecology* 21:528–533. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01255.x
- Brown CR, Brown MB, Raouf SA, Smith LC, Wingfield JC (2005) Effects of endogenous steroid hormone levels on annual survival in cliff swallows. *Ecology* 86:1034–1046. doi: 10.1890/04-0740
- Brown D (1966) Breeding biology of the Snow petrel, *Pagodroma nivea* (Forster). Antarctic Division, Department of External Affairs 1
- Bryant DM (1997) Energy expenditure in wild birds. *Proceedings of the Nutrition Society* 56:1025–1039. doi: 10.1079/PNS19970107
- Brzęk P, Kohl K, Caviedes-Vidal E, Karasov WH (2009) Developmental adjustments of house sparrow (*Passer domesticus*) nestlings to diet composition. *Journal of Experimental Biology* 212:1284–1293. doi: 10.1242/jeb.023911
- Buchanan KL, Evans MR, Goldsmith AR, Bryant DM, Rowe LR (2001) Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 268:1337–1344. doi: 10.1098/rspb.2001.1669
- Buchanan KL, Leitner S, Spencer KA, Goldsmith AR, Catchpole CK (2004) Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the Zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 271:2381–2386. doi: 10.1098/rspb.2004.2874
- Buchanan KL, Spencer KA, Goldsmith AR, Catchpole CK (2003) Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:1149–1156. doi: 10.1098/rspb.2003.2330
- Buntin JD (1996) Neural and hormonal control of parental behaviour in birds. In: *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press, New York, pp 161–213
- Burger J, Gochfeld M (1992) Trace element distribution in growing feathers: additional excretion in feather sheaths. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 23:105–108. doi: 10.1007/BF00226002

- Burton T, Killen S, Armstrong J, Metcalfe N (2011) What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:3465–3473. doi: 10.1098/rspb.2011.1778
- Busch DS, Hayward LS (2009) Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation* 142:2844–2853. doi: 10.1016/j.biocon.2009.08.013
- Butler MW, Leppert LL, Dufty Jr. AM (2010) Effects of small increases in corticosterone levels on morphology, immune function, and feather development. *Physiological and Biochemical Zoology* 83:78–86. doi: 10.1086/648483
- Cade T (1979) The origin of birds and the function of feathers. In: *Vertebrate life*. MacMillan, New-York, pp 535–588
- Calandreau L, Bertin A, Boissy A, Arnould C, Constantin P, Desmidt A, Guémené D, Nowak R, Leterrier C (2011) Effect of one week of stress on emotional reactivity and learning and memory performances in Japanese quail. *Behavioural Brain Research* 217:104–110. doi: 10.1016/j.bbr.2010.10.004
- Cam E, Aubry L (2011) Early development, recruitment and life history trajectory in long-lived birds. *Journal of Ornithology* 152:187–201. doi: 10.1007/s10336-011-0707-0
- Cam E, Monnat J-Y, Hines JE (2003) Long-term fitness consequences of early conditions in the Kittiwake. *Journal of Animal Ecology* 72:411–424. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00708.x
- Campisi J, Kim S, Lim C-S, Rubio M (2001) Cellular senescence, cancer and aging: the telomere connection. *Experimental Gerontology* 36:1619–1637. doi: 10.1016/S0531-5565(01)00160-7
- Carboneras C, Jutglar F, Kirman G (2019a) Snow Petrel (*Pagodroma nivea*). In: *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona
- Carboneras C, Jutglar F, Kirwan G (2019b) Black-browed Albatross (*Thalassarche melanophris*). In: *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona
- Careau V, Thomas D, Humphries MM, Réale D (2008) Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117:641–653. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16513.x
- Carey MJ (2009) The effects of investigator disturbance on procellariiform seabirds: a review. *New Zealand Journal of Zoology* 36:367–377. doi: <https://doi.org/10.1080/03014220909510161>
- Carrete M, Sánchez-Zapata JA, Tella JL, Gil-Sánchez JM, Moleon M (2006) Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos* 112:680–690. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14528.x
- Cartwright SJ, Nicoll MAC, Jones CG, Tatayah V, Norris K (2014) Anthropogenic natal environmental effects on life histories in a wild bird population. *Current Biology* 24:536–540. doi: 10.1016/j.cub.2014.01.040

- Case TJ (1978) On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *The Quarterly Review of Biology* 53:243–282. doi: 10.1086/410622
- Cash KJ, Evans RM (1986) Brood reduction in the American white pelican (*Pelecanus erythrorhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:413–418. doi: 10.1007/BF00300515
- Catry P, Phillips RA, Phalan B, Croxall JP (2006) Senescence effects in an extremely long-lived bird: the Grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1625–1630
- Caughley G (1977) Analysis of vertebrate populations. *Analysis of vertebrate populations*
- Cawthon RM (2002) Telomere measurement by quantitative PCR. *Nucleic Acids Research* 30:e47–e47. doi: 10.1093/nar/30.10.e47
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:e1400253. doi: 10.1126/sciadv.1400253
- Chappell MA, Garland T, Robertson GF, Saltzman W (2007) Relationships among running performance, aerobic physiology and organ mass in male mongolian gerbils. *Journal of Experimental Biology* 210:4179–4197. doi: 10.1242/jeb.006163
- Charnov E (1993) *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press
- Charnov E (2001) *Evolution of mammal life histories*. Biology Faculty & Staff Publications 521–535
- Chastel O, Lacroix A, Weimerskirch H, Gabrielsen GW (2005) Modulation of prolactin but not corticosterone responses to stress in relation to parental effort in a long-lived bird. *Hormones and Behavior* 47:459–466. doi: 10.1016/j.yhbeh.2004.10.009
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the Snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94:278–285. doi: 10.1007/BF00341328
- Chausson A, Henry I, Almasi B, Roulin A (2014) Barn owl (*Tyto alba*) breeding biology in relation to breeding season climate. *Journal of Ornithology* 155:273–281. doi: 10.1007/s10336-013-1012-x
- Cheng Y-R, Martin TE (2012) Nest predation risk and growth strategies of passerine species: grow fast or develop traits to escape risk? *The American Naturalist* 180:285–295. doi: 10.1086/667214
- Cherel Y, Robin JP, Walch O, Karmann H, Netchitailo P, Le Maho Y (1988) Fasting in King penguin. I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 254:R170–R177. doi: 10.1152/ajpregu.1988.254.2.R170

- Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C, Bost C (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager Black-browed Albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Marine Ecology Progress Series* 207:183–199. doi: 10.3354/meps207183
- Chrousos GP, Gold PW (1992) The concepts of stress and stress system disorders: overview of physical and behavioral homeostasis. *JAMA* 267:1244–1252. doi: 10.1001/jama.1992.03480090092034
- Clinchy M, Zanette Z, Boonstra B, Wingfield JC, Smith JNM (2004) Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 271:2473–2479. doi: 10.1098/rspb.2004.2913
- Clotfelter ED (1996) Mechanisms of facultative sex-ratio variation in zebra finches (*Taeniopygia Guttata*). *The Auk* 113:441–449. doi: 10.2307/4088910
- Clutton-Brock TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press
- Clutton-Brock TH (1988) *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press
- Clutton-Brock TH (1984) Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist* 123:212–229. doi: 10.1086/284198
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1985) Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313:131. doi: 10.1038/313131a0
- Cohen AA, McGraw KJ (2009) No simple measures for antioxidant status in birds: complexity in inter- and intraspecific correlations among circulating antioxidant types. *Functional Ecology* 23:310–320. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01540.x
- Cole LC (1954) The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29:103–137. doi: 10.1086/400074
- Cooke SJ, Sack L, Franklin CE, Farrell AP, Beardall J, Wikelski M, Chown SL (2013) What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conservation Physiology* 1:1 doi: 10.1093/conphys/cot001
- Corsini E, Viviani B, Birindelli S, Gilardi F, Torri A, Codecà I, Lucchi L, Bartesaghi S, Galli CL, Marinovich M, Colosio C (2006) Molecular mechanisms underlying mancozeb-induced inhibition of TNF-alpha production. *Toxicology and Applied Pharmacology* 212:89–98. doi: 10.1016/j.taap.2005.07.002
- Costantini D, Bonadonna F (2010) Patterns of variation of serum oxidative stress markers in two seabird species. *Polar Research* 29:30–35. doi: 10.1111/j.1751-8369.2009.00143.x
- Costantini D, Carello L, Fanfani A (2010) Relationships among oxidative status, breeding conditions and life-history traits in free-living Great Tits *Parus major* and Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 152:793–802. doi: 10.1111/j.1474-919X.2010.01052.x
- Costantini D, Marasco V, Møller AP (2011) A meta-analysis of glucocorticoids as modulators of oxidative stress in vertebrates. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical,*

Systems, and Environmental Physiology 181:447-456 doi: 10.1007/s00360-011-0566-2

- Costantini D, Monaghan P, Metcalfe NB (2012) Early life experience primes resistance to oxidative stress. *Journal of Experimental Biology* 215:2820–2826. doi: 10.1242/jeb.072231
- Costantini D, Monaghan P, Metcalfe NB (2013) Loss of integration is associated with reduced resistance to oxidative stress. *Journal of Experimental Biology* 216:2213–2220. doi: 10.1242/jeb.083154
- Costantini D, Verhulst S (2009) Does high antioxidant capacity indicate low oxidative stress? *Functional Ecology* 23:506–509
- Costantini V, Guaricci AC, Laricchiuta P, Rausa F, Lacalandra GM (2008) DNA sexing in Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) from feather samples. *Animal Reproduction Science* 106:162–167. doi: 10.1016/j.anireprosci.2007.12.013
- Cotton S, Small J, Pomiankowski A (2006) Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology* 16:R755–R765. doi: 10.1016/j.cub.2006.08.022
- Cracraft J (1974) Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis* 116:494–521. doi: 10.1111/j.1474-919X.1974.tb07648.x
- Crino OL, Breuner CW (2015) Developmental stress: evidence for positive phenotypic and fitness effects in birds. *Journal of Ornithology* 156:389–398. doi: 10.1007/s10336-015-1236-z
- Crino OL, Driscoll SC, Ton R, Breuner CW (2014a) Corticosterone exposure during development improves performance on a novel foraging task in zebra finches. *Animal Behaviour* 91:27–32. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.02.017
- Crino OL, Johnson EE, Blickley JL, Patricelli GL, Breuner CW (2013) Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling White-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *Journal of Experimental Biology* 216:2055–2062. doi: 10.1242/jeb.081109
- Crino OL, Prather CT, Driscoll SC, Good JM, Breuner CW (2014b) Developmental stress increases reproductive success in male zebra finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20141266–20141266. doi: 10.1098/rspb.2014.1266
- Crino OL, Van Oorschot BK, Johnson EE, Malisch JL, Breuner CW (2011) Proximity to a high traffic road: glucocorticoid and life history consequences for nestling white-crowned sparrows. *General and Comparative Endocrinology* 173:323–332. doi: 10.1016/j.ygcen.2011.06.001
- Criscuolo F, Bize P, Nasir L, Metcalfe NB, Foote CG, Griffiths K, Gault EA, Monaghan P (2009) Real-time quantitative PCR assay for measurement of avian telomeres. *Journal of Avian Biology* 40:342–347. doi: 10.1111/j.1600-048X.2008.04623.x
- Criscuolo F, Monaghan P, Nasir L, Metcalfe NB (2008) Early nutrition and phenotypic development: ‘catch-up’ growth leads to elevated metabolic rate in adulthood.

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 275:1565–1570. doi: 10.1098/rspb.2008.0148
- Criscuolo F, Monaghan P, Proust A, Škorpilová J, Laurie J, Metcalfe NB (2011) Costs of compensation: effect of early life conditions and reproduction on flight performance in zebra finches. *Oecologia* 167:315. doi: 10.1007/s00442-011-1986-0
- Criscuolo F, Zahn S, Bize P (2017) Offspring telomere length in the long lived Alpine swift is negatively related to the age of their biological father and foster mother. *Biology Letters* 13:20170188. doi: 10.1098/rsbl.2017.0188
- Crofton KM (1996) A structure-activity relationship for the neurotoxicity of triazole fungicides. *Toxicology Letters* 84:155–159. doi: 10.1016/0378-4274(95)03618-0
- Croxall JP (1982) Sexual dimorphism in snow petrels *Pagodroma nivea*. *Notornis* 29:171–180
- Croxall JP, Prince PA, Reid K (1997) Dietary segregation of krill-eating South Georgia seabirds. *Journal of Zoology* 242:531–556. doi: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb03854.x
- Croxall JP, Steele WK, McInnes SJ, Prince PA (1995) Breeding distribution of the Snow petrel *Pagodroma nivea*. *Marine Ornithology* 23:69–100
- Crutzen PJ (2002) Geology of Mankind. *Nature* 415 doi: 10.1007/978-3-319-27460-7_10
- Crutzen PJ, Stoermer E (2000) The “Anthropocene.” *Global Change Newsletter* 41:17–18
- Cruz JB, Cruz F (1990) Effect of El Niño-Southern Oscillation conditions on nestling growth rate in the Dark-rumped petrel. *The Condor* 92:160–165. doi: 10.2307/1368394
- Curio E (1983) Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125:400–404. doi: 10.1111/j.1474-919X.1983.tb03130.x
- Danchin E, Giraldeau L-A, Cézilly F (2005) *Ecologie comportementale : cours et questions de réflexion*. Dunod, Paris
- Daunt F, Afanasyev V, Adam A, Croxall JP, Wanless S (2007) From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biology Letters* 3:371–374. doi: 10.1098/rsbl.2007.0157
- Davis SE, Nager RG, Furness RW (2005) Food availability affects adult survival as well as breeding success of Parasitic jaegers. *Ecology* 86:1047–1056. doi: 10.1890/04-0989
- Dawson RD, Bidwell MT (2005) Dietary calcium limits size and growth of nestling tree swallows *Tachycineta bicolor* in a non-acidified landscape. *Journal of Avian Biology* 36:127–134. doi: 10.1111/j.0908-8857.2005.03406.x
- De Kogel CH (1997) Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of offspring. *Journal of Animal Ecology* 66:167–178. doi: 10.2307/6019

- De Snoo GR, Scheidegger NMI, De Jong FMW (1999) Vertebrate wildlife incidents with pesticides: a european survey. *Pesticide Science* 55:47–54. doi: 10.1002/(SICI)1096-9063(199901)55:1<47::AID-PS859>3.0.CO;2-#
- Deerenberg C, de Kogel CH, Overkamp GFJ (1996) Costs of reproduction in the Zebra finch *Taeniopygia guttata*: manipulation of brood size in the laboratory. *Journal of Avian Biology* 27:321–326. doi: 10.2307/3677263
- Delany AM, Dong Y, Canalis E (1994) Mechanisms of glucocorticoid action in bone cells. *Journal of Cellular Biochemistry* 56:295–302. doi: 10.1002/jcb.240560304
- Demongin L, Poisbleau M, Strange IJ, Quillfeldt P (2010) Effects of severe rains on the mortality of Southern Rockhopper penguin (*Eudyptes chrysocome*) chicks and its impact on breeding success. *Ornitologia neotropical* 21:439–443
- Descamps S, Tarroux A, Varpe Ø, Yoccoz NG, Tverra T, Lorentsen S-H (2015) Demographic effects of extreme weather events: snow storms, breeding success, and population growth rate in a long-lived Antarctic seabird. *Ecology and Evolution* 5:314–325. doi: 10.1002/ece3.1357
- Desrochers A (1992) Age and foraging success in European blackbirds: variation between and with individuals. *Animal Behavior* 43:885–894. doi: 10.1016/S0003-3472(06)80002-3
- Dhondt AA (1970) The sex ratio of nestling great tits. *Bird Study* 17:282–286. doi: 10.1080/00063657009476285
- Dickens MJ, Romero LM (2013) A consensus endocrine profile for chronically stressed wild animals does not exist. *General and Comparative Endocrinology* 191:177–189. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.06.014
- Dickinson DA, Forman HJ (2002) Cellular glutathione and thiols metabolism. *Biochemical Pharmacology* 64:1019–1026. doi: 10.1016/S0006-2952(02)01172-3
- Dijkstra C, Daan S, Tinbergen JM (1990) Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114:83–116. doi: 10.1163/156853990X00068
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406. doi: 10.1126/science.1251817
- Dobzhansky T (1970) *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press
- Donald PF, Muirhead LB, Buckingham DL, Evans AD, Kirby WB, Gruar DJ (2001) Body condition, growth rates and diet of Skylark *Alauda arvensis* nestlings on lowland farmland. *Ibis* 143:658–669. doi: 10.1111/j.1474-919X.2001.tb04894.x
- Dotan Y, Lichtenberg D, Pinchuk I (2004) Lipid peroxidation cannot be used as a universal criterion of oxidative stress. *Progress in Lipid Research* 43:200–227. doi: 10.1016/j.plipres.2003.10.001

- Drummond H, Ancona S (2015) Observational field studies reveal wild birds responding to early-life stresses with resilience, plasticity, and intergenerational effects. *The Auk* 132:563–576. doi: 10.1642/AUK-14-244.1
- Drummond H, Vázquez E, Sánchez-Colón S, Martínez-Gómez M, Hudson R (2000) Competition for milk in the domestic rabbit: survivors benefit from littermate deaths. *Ethology* 106:511–526. doi: 10.1046/j.1439-0310.2000.00554.x
- Du Plessis KL, Martin RO, Hockey PAR, Cunningham SJ, Ridley AM (2012) The costs of keeping cool in a warming world: implications of high temperatures for foraging, thermoregulation and body condition of an arid-zone bird. *Global Change Biology* 18:3063–3070. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02778.x
- Dufty AM, Clobert J, Møller AP (2002) Hormones, developmental plasticity and adaptation. *Trends in Ecology & Evolution* 17:190–196. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02498-9
- Dumbacher JP, Pruett-Jones S (1996) Avian chemical defense. In: *Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA, pp 137–174
- Duval C, Zimmer C, Mikšík I, Cassey P, Spencer KA (2014) Early life stress shapes female reproductive strategy through eggshell pigmentation in Japanese quail. *General and Comparative Endocrinology* 208:146–153. doi: 10.1016/j.ygcen.2014.08.013
- Eeva T, Ryömä M, Riihimäki J (2005) Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia* 145:629–639. doi: 10.1007/s00442-005-0145-x
- EFSA (2009) Scientific opinion on risk assessment for a selected group of pesticides from the triazole group to test possible methodologies to assess cumulative effects from exposure through food from these pesticides on human health. *EFSA Journal* 7:1167
- Eldegard K, Sonerud G (2009) Female offspring desertion and male-only care increase with natural and experimental increase in food abundance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1713–1721. doi: 10.1098/rspb.2008.1775
- Ellenberg U (2017) Effects of penguin tourism. In: *Ecotourism's promise and peril. A biological evaluation*. Springer International Publishing, pp 117–132
- Ellenberg U, Mattern T, Seddon PJ (2013) Heart rate responses provide an objective evaluation of human disturbance stimuli in breeding birds. *Conservation Physiology* 1:1 doi: 10.1093/conphys/cot013
- Ellenberg U, Mattern T, Seddon PJ, Jorquera GL (2006) Physiological and reproductive consequences of human disturbance in Humboldt penguins: the need for species-specific visitor management. *Biological Conservation* 133:95–106. doi: 10.1016/j.biocon.2006.05.019
- Ellenberg U, Setiawan AN, Cree A, Houston DM, Seddon PJ (2007) Elevated hormonal stress response and reduced reproductive output in yellow-eyed penguins exposed to unregulated tourism. *General and Comparative Endocrinology* 152:54–63. doi: 10.1016/j.ygcen.2007.02.022

- Eng ML, Stutchbury BJM, Morrissey CA (2017) Imidacloprid and chlorpyrifos insecticides impair migratory ability in a seed-eating songbird. *Scientific Reports* 7:15176. doi: 10.1038/s41598-017-15446-x
- Eraud C, Jacquet A, Faivre B (2009) Survival cost of an early immune soliciting in nature. *Evolution* 63:1036–1043. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00540.x
- Eraud C, Trouvé C, Dano S, Chastel O, Faivre B (2008) Competition for resources modulates cell-mediated immunity and stress hormone level in nestling collared doves (*Streptopelia decaocto*). *General and Comparative Endocrinology* 155:542–551. doi: 10.1016/j.ygcen.2007.09.008
- Eroschenko VP, Amstislavsky SY, Schwabel H, Ingermann RL (2002) Altered behaviors in male mice, male quail, and salamander larvae following early exposures to the estrogenic pesticide methoxychlor. *Neurotoxicology and Teratology* 24:29–36. doi: 10.1016/S0892-0362(01)00194-5
- Evans HE, Sack WO (1973) Prenatal development of domestic and laboratory mammals: growth curves, external features and selected references. *Journal of Veterinary Medicine Series C* 2:11–45. doi: 10.1111/j.1439-0264.1973.tb00253.x
- Evans PR (1969) Winter fat deposition and overnight survival of yellow buntings (*Emberiza citrinella*). *Journal of Animal Ecology* 38:415–423. doi: 10.2307/2781
- Fair JM, Ricklefs RE (2002) Physiological, growth, and immune responses of Japanese quail chicks to the multiple stressors of immunological challenge and lead shot. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 42:77–87. doi: 10.1007/s002440010294
- Fairhurst GD, Treen GD, Clark RG, Bortolotti GR (2012) Nestling corticosterone response to microclimate in an altricial bird. *Canadian Journal of Zoology* 90:1422–1430. doi: 10.1139/cjz-2012-0096
- Fairlie J, Holland R, Pilkington JG, Pemberton JM, Harrington L, Nussey DH (2016) Lifelong leukocyte telomere dynamics and survival in a free-living mammal. *Aging Cell* 15:140–148. doi: 10.1111/acel.12417
- Fay R, Barbraud C, Delord D, Weimerskirch H (2016) Paternal but not maternal age influences early-life performance of offspring in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20152318. doi: 10.1098/rspb.2015.2318
- Fisher I (1930) *The theory of interest: as determined by impatience to spend income and opportunity to invest it*. The MacMillan Company, New York
- Fisk AT, Hobson KA, Norstrom RJ (2001a) Influence of chemical and biological factors on trophic transfer of persistent organic pollutants in the Northwater polynya marine food web. *Environmental Science and Technology* 35:732–738. doi: 10.1021/es001459w
- Fisk AT, Moisey J, Hobson KA, Karnovsky NJ, Norstrom RJ (2001b) Chlordane components and metabolites in seven species of Arctic seabirds from the Northwater polynya: relationships with stable isotopes of nitrogen and enantiomeric fractions of chiral components. *Environmental Pollution* 113:225–238. doi: 10.1016/S0269-7491(00)00153-6

- Fiske JA, Gannon D, Newman AEM (2013) Effects of repeated investigator handling of Leach's storm-petrel chicks on growth rates and the acute stress response. *Journal of Field Ornithology* 84:425–432. doi: 10.1111/jfo.12041
- Forbes S, Mock DW (2000) A tale of two strategies: life-history aspects of family strife. *The Condor* 102:23–34. doi: 10.1650/0010-5422(2000)102[0023:ATOTSL]2.0.CO;2
- Forslund P, Pärt T (1995) Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 10:374–378. doi: 10.1016/S0169-5347(00)89141-7
- Forster IP, Phillips RA (2009) Influence of nest location, density and topography on breeding success in the Black-browed albatross *Thalassarche melanophris*. *Marine Ornithology* 37:213–217
- Frantz A, Pottier M-A, Karimi B, Corbel H, Aubry E, Haussy C, Gasparini J, Castrec-Rouelle M (2012) Contrasting levels of heavy metals in the feathers of urban pigeons from close habitats suggest limited movements at a restricted scale. *Environmental Pollution* 168:23–28. doi: 10.1016/j.envpol.2012.04.003
- Fridolfsson A-K, Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* 30:116–121. doi: 10.2307/3677252
- Fridovich I (1983) Superoxide radical: an endogenous toxicant. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology* 23:239–257. doi: 10.1146/annurev.pa.23.040183.001323
- Froy H, Bird EJ, Wilbourn RV, Fairlie J, Underwood SL, Salvo-Chirnside E, Pilkington JG, Béréros C, Pemberton JM, Nussey DH (2017) No evidence for parental age effects on offspring leukocyte telomere length in free-living Soay sheep. *Scientific Reports* 7:9991. doi: 10.1038/s41598-017-09861-3
- Fujioka M (1985) Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the Cattle egret. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:67–74. doi: 10.1007/BF00299431
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toïgo C (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367–393. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367
- Galván I, Alonso-Alvarez C (2008) An intracellular antioxidant determines the expression of a melanin-based signal in a bird. *PLOS ONE* 3:e3335. doi: 10.1371/journal.pone.0003335
- Gangloff B, Wilson K-J (2004) Feeding frequency, meal size and chick growth in Pycroft's petrel (*Pterodroma pycrofti*): preparing for chick translocations in *Pterodroma* species. *The Ornithological Society of New Zealand* 51:26–32
- Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R (2011) Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution* 26:285–291. doi: 10.1016/j.tree.2011.03.005

- Geiger F, Bengtsson J, Berendse F, Weisser WW, Emmerson M, Morales MB, Ceryngier P, Liira J, Tschardt T, Winqvist C, Eggers S, Bommarco R, Pärt T, Bretagnolle V, Plantegenest M, Clement LW, Dennis C, Palmer C, Oñate JJ, Guerrero I, Hawro V, Aavik T, Thies C, Flohre A, Hänke S, Fischer C, Goedhart PW, Inchausti P (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11:97–105. doi: 10.1016/j.baae.2009.12.001
- Geiger S, Le Vaillant M, Lebard T, Reichert S, Stier A, Maho A, Le Maho Y, Criscuolo F (2012) Catching-up but telomere loss: half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild King penguin chicks. *Molecular Ecology* 21:1500–1510. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05331.x
- Giese M (1996) Effects of human activity on adelic penguin *Pygoscelis adeliae* breeding success. *Biological Conservation* 75:157–164. doi: 10.1016/0006-3207(95)00060-7
- Gil D, Naguib M, Riebel K, Rutstein A, Gahr M (2006) Early condition, song learning, and the volume of song brain nuclei in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neurobiology* 66:1602–1612. doi: 10.1002/neu.20312
- Giussani DA, Salinas CE, Villena M, Blanco CE (2007) The role of oxygen in prenatal growth: studies in the chick embryo. *The Journal of Physiology* 585:911–917. doi: 10.1113/jphysiol.2007.141572
- Goerlich VC, Nätt D, Elfving M, Macdonald B, Jensen P (2012) Transgenerational effects of early experience on behavioral, hormonal and gene expression responses to acute stress in the precocial chicken. *Hormones and Behavior* 61:711–718. doi: 10.1016/j.yhbeh.2012.03.006
- Gonzalez G, Sorci G, Smith LC, Lope F (2001) Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:557–562. doi: 10.1007/s002650100399
- Gorman H, Nager R (2004) Prenatal developmental conditions have long-term effects on offspring fecundity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 271:1923–1928. doi: 10.1098/rspb.2004.2799
- Götmark F (1992) The effects of investigator disturbance on nesting birds. In: *Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA, pp 63–104
- Gottlieb G (1971) Development of species identification in birds
- Goulson D (2014) Ecology: Pesticides linked to bird declines. *Nature* 511:295–296. doi: 10.1038/nature13642
- Goutte A, Angelier F, Welcker J, Moe B, Clément-Chastel C, Gabrielsen GW, Bech C, Chastel O (2010) Long-term survival effect of corticosterone manipulation in black-legged kittiwakes. *General and Comparative Endocrinology* 167:246–251. doi: 10.1016/j.ygcen.2010.03.018

- Grace JK, Froud L, Meillère A, Angelier F (2017a) House sparrows mitigate growth effects of post-natal glucocorticoid exposure at the expense of longevity. *General and Comparative Endocrinology* 253:1–12. doi: 10.1016/j.ygcen.2017.08.011
- Grace JK, Martin-Gousset L, Angelier F (2017b) Delayed effect of early-life corticosterone treatment on adult anti-predator behavior in a common passerine. *Physiology and Behavior* 177:82–90. doi: 10.1016/j.physbeh.2017.04.018
- Grafen A (1988) *On the uses of data on lifetime reproductive success*. University of Chicago Press, IL, USA
- Groothuis TGG, Schwabel H (2008) Hormone-mediated maternal effects in birds: mechanisms matter but what do we know of them? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:1647–1661. doi: 10.1098/rstb.2007.0007
- Grue CE, Powell GVN, McChesney MJ (1982) Care of nestlings by wild female starlings exposed to an organophosphate pesticide. *Journal of Applied Ecology* 19:327–335. doi: 10.2307/2403470
- Grundel R (1987) Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain chickadee. *The Condor* 89:319–328. doi: 10.2307/1368484
- Guillette LJ (1993) The evolution of viviparity in lizards. *BioScience* 43:742–751. doi: 10.2307/1312318
- Guillotin M, Jouventin P (1980) Le pétrel des neiges à Pointe Géologie. *Le Gerfaut* 70:51–72
- Gustafsson L, Qvarnström A, Sheldon BC (1995) Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375:311. doi: 10.1038/375311a0
- Gustafsson L, Sutherland WJ (1988) The costs of reproduction in the Collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335:813. doi: 10.1038/335813a0
- Hall ME, Nasir L, Daunt F, Gault EA, Croxall JP, Wanless S, Monaghan P (2004) Telomere loss in relation to age and early environment in long-lived birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:1571–1576. doi: 10.1098/rspb.2004.2768
- Hallmann CA, Foppen RPB, van Turnhout CAM, de Kroon H, Jongejans E (2014) Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511:341–343. doi: 10.1038/nature13531
- Hamilton TH (1961) The adaptive significances of intraspecific trends of variation in wing length and body size among bird species. *Evolution* 15:180–195. doi: 10.2307/2406079
- Hamilton WD (1966) The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology* 12:12–45. doi: 10.1016/0022-5193(66)90184-6
- Harding AMA, Kitaysky AS, Hamer KC, Welcker J, Talbot SL, Karnovsky NJ, Gabrielson GW, Grémillet D (2009) Impacts of experimentally increased foraging effort on the family: offspring sex matters. *Animal Behaviour* 78:321–328. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.05.009

- Hargitai R, Arnold KE, Herényi M, Prechl J, Török J (2009) Egg composition in relation to social environment and maternal physiological condition in the Collared flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:869–882. doi: 10.1007/s00265-009-0727-4
- Harley CB, Futcher AB, Greider CW (1990) Telomeres shorten during ageing of human fibroblasts. *Nature* 345:458. doi: 10.1038/345458a0
- Haroune L, Cassoulet R, Lafontaine M-P, Bélisle M, Garant D, Pelletier F, Cabana H, Bellenger J-P (2015) Liquid chromatography-tandem mass spectrometry determination for multiclass pesticides from insect samples by microwave-assisted solvent extraction followed by a salt-out effect and micro-dispersion purification. *Analytica Chimica Acta* 891:160–170. doi: 10.1016/j.aca.2015.07.031
- Harris MP, Buckland ST, Russell SM, Wanless S (1994) Post fledging survival to breeding age of shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to year, date of fledging and brood size. *Journal of Avian Biology* 25:268–274. doi: 10.2307/3677273
- Harvey MG, Bonter DN, Stenzler LM, Lovette IJ (2006) A comparison of plucked feathers versus blood samples as DNA sources for molecular sexing. *Journal of Field Ornithology* 77:136–140. doi: 10.1111/j.1557-9263.2006.00033.x
- Harvey P, Martin R, Clutton-Brock T (1987) Life histories in comparative perspective. In: *Primate Societies*. University of Chicago Press, pp 181–196
- Hausmann MF, Longenecker AS, Marchetto NM, Juliano SA, Bowden RM (2012) Embryonic exposure to corticosterone modifies the juvenile stress response, oxidative stress and telomere length. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:1447–1456. doi: 10.1098/rspb.2011.1913
- Hausmann MF, Marchetto NM (2010) Telomeres: linking stress and survival, ecology and evolution. *Current Zoology* 56:671–727
- Hausmann MF, Mauck RA (2008) Technical advances: new strategies for telomere-based age estimation. *Molecular Ecology Resources* 8:264–274. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01973.x
- Haywood S, Perrins CM (1992) Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 249:195–197. doi: 10.1098/rspb.1992.0103
- Hegner RE, Wingfield JC (1987) Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male house sparrows. *The Auk* 104:462–469. doi: 10.2307/4087545
- Hegyí G, Török J (2007) Developmental plasticity in a passerine bird: an experiment with collared flycatchers *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology* 38:327–334. doi: 10.1111/J.2007.0908-8857.03872.x
- Heidinger BJ, Blount JD, Boner W, Griffiths K, Metcalfe NB, Monaghan P (2012) Telomere length in early life predicts lifespan. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:1743–1748. doi: 10.1073/pnas.1113306109

- Heidinger BJ, Herborn KA, Granroth-Wilding HMV, Boner W, Burthe S, Newell M, Wanless S, Daunt F, Monaghan P, Blanckenhorn W (2016) Parental age influences offspring telomere loss. *Functional Ecology* 30:1531–1538. doi: 10.1111/1365-2435.12630
- Heidinger BJ, Nisbet NI, Ketterson ED (2006) Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2227–2231. doi: 10.1098/rspb.2006.3557
- Henkel AJ, Garner SR, Neff BD (2011) Effects of paternal reproductive tactic on juvenile behaviour and kin recognition in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Ethology* 117:451–458. doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01894.x
- Henry CJK, Ulijaszek SJ (1996) Long-term consequences of early environment: growth, development and the lifespan developmental perspective. Cambridge University Press
- Herborn KA, Heidinger BJ, Boner W, Noguera JC, Adam A, Daunt F, Monaghan P (2014) Stress exposure in early post-natal life reduces telomere length: an experimental demonstration in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20133151–20133151. doi: 10.1098/rspb.2013.3151
- Heusinkveld HJ, Molendijk J, van den Berg M, Westerink RHS (2013) Azole fungicides disturb intracellular Ca²⁺ in an additive manner in dopaminergic PC12 cells. *Toxicological Sciences* 134:374–381. doi: 10.1093/toxsci/kft119
- Hibbard K, Crutzen P, Lambin E, Liverman DM, Mantua NJ, McNeill JR, Messerli B, Steffen B (2006) Decadal-scale interactions of humans and the environment. In: *Sustainability or Collapse? An Integrated History and Future of People on Earth*. MIT Press
- Hill GE (2000) Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31:559–566. doi: 10.1034/j.1600-048X.2000.310415.x
- Hipkiss T, Hörnfeldt B, Eklund U, Berlin S (2002) Year-dependent sex-biased mortality in supplementary-fed Tengmalm's owl nestlings. *Journal of Animal Ecology* 71:693–699. doi: 10.1046/j.1365-2656.2002.t01-1-00635.x
- Hoffman D, Rattner B, Burton G, Cairns J (2003) *Handbook of ecotoxicology*, 2nd edition. CRC Press
- Holveck M-J, Grégoire A, Staszewski V, Guerreiro R, Perret P, Boulinier T, Doutrelant C (2012) Eggshell spottiness reflects maternally transferred antibodies in blue tits. *PLOS ONE* 7:e50389. doi: 10.1371/journal.pone.0050389
- Honarmand M, Goymann W, Naguib M (2010) Stressful dieting: nutritional conditions but not compensatory growth elevate corticosterone levels in Zebra finch nestlings and fledglings. *PLOS ONE* 5:e12930. doi: 10.1371/journal.pone.0012930
- Honarmand M, Krause ET, Naguib M (2017) Implications of nutritional stress as nestling or fledgling on subsequent attractiveness and fecundity in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *PeerJ* 5:e3628. doi: 10.7717/peerj.3628

- Hörak P, Surai PF, Møller AP (2002) Fat-soluble antioxidants in the eggs of great tits *Parus major* in relation to breeding habitat and laying sequence. *Avian Science* 8:123–130
- Horn T, Robertson BC, Gemmell NJ (2010) The use of telomere length in ecology and evolutionary biology. *Heredity* 105:497–506. doi: 10.1038/hdy.2010.113
- Howe HF (1977) Sex-ratio adjustment in the Common grackle. *Science* 198:744–746. doi: 10.1126/science.198.4318.744
- Hoyt DF (1979) Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 96:73–77. doi: 10.1093/auk/96.1.73
- Hubbard JK, Jenkins BR, Safran RJ (2015) Quantitative genetics of plumage color: lifetime effects of early nest environment on a colorful sexual signal. *Ecology and Evolution* 5:3436–3449. doi: 10.1002/ece3.1602
- Hudson JW, Kimzey SL (1966) Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the House sparrow, *Passer domesticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 17:203–217. doi: 10.1016/0010-406X(66)90021-1
- Hudson R, Trillmich F (2008) Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:299–307. doi: 10.1007/s00265-007-0417-z
- Hull KL, Cockrem JF, Bridges JP, Candy EJ, Davidson CM (2007) Effects of corticosterone treatment on growth, development, and the corticosterone response to handling in young Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 148:531–543. doi: 10.1016/j.cbpa.2007.06.423
- Hunt J, Bussière LF, Jennions MD, Brooks R (2004) What is genetic quality? *Trends in Ecology & Evolution* 19:329–333. doi: 10.1016/j.tree.2004.03.035
- Hunt Jr GL, Decker MB, Kitaysky AS (1996a) Fluctuations in the Bering Sea ecosystem as reflected in the reproductive ecology and diets of kittiwakes on the Pribilof Islands, 1975 to 1991. In: *Aquatic predators and their prey*. University Press, Cambridge, pp 142–153
- Hunt Jr GL, Kitaysky AS, Decker MB, Dragoo DE, Springer AM (1996b) Changes in the distribution and size of juvenile Walleye pollock, *Urophycis chalcogrammu*, as indicated by seabird diets at the Pribilof islands and by bottom trawl surveys in the eastern Bering sea, 1975 to 1993. In: *US. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 126*. pp 125–139
- Huxley J (1944) *Evolution: the modern synthesis*. George Allen and Unwin, London
- Ilmonen P, Hasselquist D, Langefors Å, Wiehn J (2003) Stress, immunocompetence and leukocyte profiles of pied flycatchers in relation to brood size manipulation. *Oecologia* 136:148–154. doi: 10.1007/s00442-003-1243-2
- Imber MJ (1976) The origin of petrel stomach oils: a review. *The Condor* 78:366. doi: 10.2307/1367697

- 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. doi: 10.1111/j.2007.0908-8857.04030.x
- Isaksson C, Johansson A, Andersson S (2008) Egg yolk carotenoids in relation to habitat and reproductive investment in the Great Tit *Parus major*. *Physiological and Biochemical Zoology* 81:112–118. doi: 10.1086/522650
- Isenmann P (1970) Contribution à la biologie de reproduction du Pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) : le problème de la petite et de la grande forme. *Oiseau* 40:99–134
- Jagannath A, Shore RF, Walker LA, Ferns PN, Gosler AG (2008) Eggshell pigmentation indicates pesticide contamination. *Journal of Applied Ecology* 45:133–140. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01386.x
- Jakob EM, Marshall SD, Uetz GW (1996) Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77:61. doi: 10.2307/3545585
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabirds species. *Ecology* 86:2889–2903. doi: 10.1890/05-0514
- Jenouvrier S, Péron C, Weimerskirch H (2015) Extreme climate events and individual heterogeneity shape life-history traits and population dynamics. *Ecological Monographs* 85:605–624. doi: 10.1890/14-1834.1
- Johnson AL (2002) Reproduction in the female. In: Sturkie's avian physiology, 5th edition. Academic Press, San Diego, California, pp 569–591
- Johnston RD (1993) Effects of diet quality on the nestling growth of a wild insectivorous passerine, the House martin *Delichon urbica*. *Functional Ecology* 7:255–266. doi: 10.2307/2390203
- Jones KS, Nakagawa S, Sheldon BC (2009) Environmental sensitivity in relation to size and sex in birds: meta-regression analysis. *The American Naturalist* 174:122–133. doi: 10.1086/599299
- Jonsson B, Jonsson N (2014) Early environment influences later performance in fishes. *Journal of Fish Biology* 85:151–188. doi: 10.1111/jfb.12432
- Jouventin P, Bried J (2001) Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. In: *Biology in marine birds*, CRC Press. pp 276–319
- 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. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01638.x
- Kelly BC, Ikonomou MG, Blair JD, SurrIDGE B, Hoover D, Grace R, Gobas FAPC (2009) Perfluoroalkyl contaminants in an arctic marine food web: trophic magnification and wildlife exposure. *Environmental Science and Technology* 43:4037–4043. doi: 10.1021/es9003894

- Kilner R (1998) Primary and secondary sex ratio manipulation by zebra finches. *Animal Behaviour* 56:155–164. doi: 10.1006/anbe.1998.0775
- Kimura-Kuroda J, Komuta Y, Kuroda Y, Hayashi M, Kawano H (2012) Nicotine-like effects of the neonicotinoid insecticides acetamiprid and imidacloprid on cerebellar neurons from neonatal rats. *PLOS ONE* 7:e32432. doi: 10.1371/journal.pone.0032432
- Kirkwood TBL (1977) Evolution of ageing. *Nature* 270:301–304
- Kitaysky AS (1997) Behavioral, physiological and reproductive responses of alcids (*Alcidae*) to variation in food availability (PhD).
- Kitaysky AS, Kitaiskaia EV, Piatt JF, Wingfield JC (2003) Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Hormones and Behavior* 43:140–149. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00030-2
- Kitaysky AS, Piatt JF, Hatch SA, Kitaiskaia EV, Benowitz-Fredericks ZM, Shultz MT, Wingfield JC (2010) Food availability and population processes: severity of nutritional stress during reproduction predicts survival of long-lived seabirds: *Nutritional stress and population processes*. *Functional Ecology* 24:625–637. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01679.x
- Kitaysky AS, Piatt JF, Wingfield JC (2007) Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 352:245–258. doi: 10.3354/meps07074
- Kitaysky AS, Piatt JF, Wingfield JC, Romano M (1999) The adrenocortical stress-response of Black-legged kittiwake chicks in relation to dietary restrictions. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systems, and Environmental Physiology* 169:303–310. doi: 10.1007/s003600050225
- Kitaysky AS, Romano MD, Piatt JF, Wingfield JC, Kikuchi M (2005) The adrenocortical response of tufted puffin chicks to nutritional deficits. *Hormones and Behavior* 47:606–619. doi: 10.1016/j.yhbeh.2005.01.005
- Kitaysky AS, Wingfield JC, Piatt JF (2001) Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the Black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology* 12:619–625. doi: 10.1093/beheco/12.5.619
- Kjærstad MB, Taxvig C, Nellemann C, Vinggaard AM, Andersen HR (2010) Endocrine disrupting effects *in vitro* of conazole antifungals used as pesticides and pharmaceuticals. *Reproductive Toxicology* 30:573–582. doi: 10.1016/j.reprotox.2010.07.009
- Klanjscek T, Nisbet RM, Caswell H, Neubert MG (2007) A model for energetics and bioaccumulation in marine mammals with applications to the Right whale. *Ecological Applications* 17:2233–2250. doi: 10.1890/06-0426.1
- Koivula MJ, 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. doi: 10.1016/j.envres.2011.01.005

- Konarzewski M, Książek A (2013) Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systems, and Environmental Physiology* 183:27–41. doi: 10.1007/s00360-012-0698-z
- Konarzewski M, Taylor JRE (1989) The influence of weather conditions on growth of Little auk *Alle alle* chicks. *Ornis Scandinavica* 20:112–116. doi: 10.2307/3676877
- Korte SM, Beuving G, Ruesink W, Blokhuis HJ (1997) Plasma catecholamine and corticosterone levels during manual restraint in chicks from a high and low feather pecking line of laying hens. *Physiology & Behavior* 62:437–441. doi: 10.1016/S0031-9384(97)00149-2
- Korte SM, Koolhaas JM, Wingfield JC, McEwen BS (2005) The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and the trade-offs in health and disease. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29:3–38. doi: 10.1016/j.neubiorev.2004.08.009
- Krause ET, Honarmand M, Wetzel J, Naguib M (2009) Early fasting is long lasting: differences in early nutritional conditions reappear under stressful conditions in adult female zebra finches. *PLOS ONE* 4:e5015. doi: 10.1371/journal.pone.0005015
- Krebs JR, Davies NB (2009) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. John Wiley & Sons
- Kriengwatana B, Wada H, Schmidt KL, Taves MD, Soma KK, MacDougall-Shackleton SA (2014) Effects of nutritional stress during different developmental periods on song and the hypothalamic–pituitary–adrenal axis in zebra finches. *Hormones and Behavior* 65:285–293. doi: 10.1016/j.yhbeh.2013.12.013
- Krist M (2011) Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biological Reviews* 86:692–716. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00166.x
- Kudielka BM, Kirschbaum C (2005) Sex differences in HPA axis responses to stress: a review. *Biological Psychology* 69:113–132. doi: 10.1016/j.biopsycho.2004.11.009
- Laaksonen T, Korpimäki E, Hakkarainen H (2002) Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm’s owls. *Journal of Animal Ecology* 71:23–31. doi: 10.1046/j.0021-8790.2001.00570.x
- Labocha MK, Hayes JP (2012) Morphometric indices of body condition in birds: a review. *Journal of Ornithology* 153:1–22. doi: 10.1007/s10336-011-0706-1
- Lack D (1954) *The natural regulation of animal numbers*. The Clarendon Press, Oxford
- Lambrechts MM, Rieux A, Galan M-J, Cartan-Son M, Perret P, Blondel J (2008) Double-brooded great tits (*Parus major*) in Mediterranean oak habitats: do first broods always perform better than second broods? *Russian Journal of Ecology* 39:516. doi: 10.1134/S1067413608070084
- Landys MM, Ramenofsky M, Wingfield JC (2006) Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes.

- Larivée ML, Boutin S, Speakman JR, McAdam AG, Humphries MM (2010) Associations between over-winter survival and resting metabolic rate in juvenile North American red squirrels. *Functional Ecology* 24:597–607. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01680.x
- Laucht S, Dale J (2012) Correlations of condition, testosterone, and age with multiple ornaments in male house sparrows: patterns and implications. *The Condor* 114:865–873. doi: 10.1525/cond.2012.110194
- Laucht S, Dale J, Mutzel A, Kempenaers B (2011) Individual variation in plasma testosterone levels and its relation to badge size in house sparrows *Passer domesticus*: it's a night-and-day difference. *General and Comparative Endocrinology* 170:501–508. doi: 10.1016/j.ygcen.2010.11.007
- Laucht S, Kempenaers B, Dale J (2010) Bill color, not badge size, indicates testosterone-related information in house sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:1461–1471. doi: 10.1007/s00265-010-0961-9
- Laugero KD, Moberg GP (2000a) Energetic response to repeated restraint stress in rapidly growing mice. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism* 279:E33–E43. doi: 10.1152/ajpendo.2000.279.1.E33
- Laugero KD, Moberg GP (2000b) Summation of behavioral and immunological stress: metabolic consequences to the growing mouse. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism* 279:E44–E49. doi: 10.1152/ajpendo.2000.279.1.E44
- Lecarme O, Delvare K (2011) Gimp : Manuel de référence pour l'édition d'images en logiciel libre. Pearson
- Leigh SR (1996) Evolution of human growth spurts. *American Journal of Physical Anthropology* 101:455–474. doi: 10.1002/(SICI)1096-8644(199612)101:4<455::AID-AJPA2>3.0.CO;2-V
- Leksrisonpong N, Romero-Sanchez H, Plumstead PW, Brannan KE, Brake J (2007) Broiler incubation. 1. Effect of elevated temperature during late incubation on body weight and organs of chicks. *Poultry Science* 86:2685–2691. doi: 10.3382/ps.2007-00170
- Leksrisonpong N, Romero-Sanchez H, Plumstead PW, Brannan KE, Yahav S, Brake J (2009) Broiler incubation. 2. Interaction of incubation and brooding temperatures on broiler chick feed consumption and growth. *Poultry Science* 88:1321–1329. doi: 10.3382/ps.2008-00412
- Lendvai ÁZ, Chastel O (2008) Experimental mate-removal increases the stress response of female house sparrows: the effects of offspring value? *Hormones and Behavior* 53:395–401. doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.11.011
- Lendvai ÁZ, Giraudeau M, Chastel O (2007) Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the House sparrow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:391–397. doi: 10.1098/rspb.2006.3735

- Lequette B, Weimerskirch H (1990) Influence of parental experience on the growth of Wandering albatross chicks. *The Condor* 92:726–731. doi: 10.2307/1368691
- Leugger-Eggimann U (1997) Parental expenditure of red-backed shrikes *Lanius collurio* in habitats of varying farming intensity (PhD)
- Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816. doi: 10.1038/35090566
- Lewontin R (2001) *The triple helix: gene, organism, and environment*. Harvard University Press, London
- Liberti L, Notarnicola M, Primerano R, Zannetti P (2006) Air pollution from a large steel factory: polycyclic aromatic hydrocarbon emissions from coke-oven batteries. *Journal of the Air & Waste Management Association* 56:255–260. doi: 10.1080/10473289.2006.10464461
- Lighton JR (2008) *Measuring metabolic rates: a manual for scientists*. Oxford University Press
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 14:343–348. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01639-0
- Liu HH, Payne HR, Wang B, Brady ST (2006) Gender differences in response of hippocampus to chronic glucocorticoid stress: role of glutamate receptors. *Journal of Neuroscience Research* 83:775–786. doi: 10.1002/jnr.20782
- Liu L, Caldji C, Sharma S, Plotsky PM, Meaney MJ (2000) Influence of neonatal rearing conditions on stress-induced adrenocorticotropin responses and norepinephrine release in the hypothalamic paraventricular nucleus. *Journal of Neuroendocrinology* 12:5–12. doi: 10.1046/j.1365-2826.2000.00422.x
- Liu S, Chang J, Zhao Y, Zhu G (2011) Changes of thyroid hormone levels and related gene expression in Zebra fish on early life stage exposure to triadimefon. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 32:472–477. doi: 10.1016/j.etap.2011.09.002
- Lloyd JD, Martin TE (2004) Nest-site preference and maternal effects on offspring growth. *Behavioral Ecology* 15:816–823. doi: 10.1093/beheco/arh085
- Lochmiller RL, Vestey MR, Boren JC (1993) Relationship between protein nutritional status and immunocompetence in northern Bobwhite chicks. *The Auk* 110:503–510. doi: 10.2307/4088414
- Löhmus M, Sundström LF, Moore FR (2006) Non-invasive corticosterone treatment changes foraging intensity in red-eyed vireos *Vireo olivaceus*. *Journal of Avian Biology* 37:523–526. doi: 10.1111/j.0908-8857.2006.03733.x
- Loiseau C, Fellous S, Haussy C, Chastel O, Sorci G (2008a) Condition-dependent effects of corticosterone on a carotenoid-based begging signal in house sparrows. *Hormones and Behavior* 53:266–273. doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.10.006
- Loiseau C, Sorci G, Dano S, Chastel O (2008b) Effects of experimental increase of corticosterone levels on begging behavior, immunity and parental provisioning rate in

- house sparrows. *General and Comparative Endocrinology* 155:101–108. doi: 10.1016/j.ygcen.2007.03.004
- Lopez-Antia A, Feliu J, Camarero PR, Ortiz-Santaliestra ME, Mateo R (2016) Risk assessment of pesticide seed treatment for farmland birds using refined field data. *Journal of Applied Ecology* 53:1373–1381. doi: 10.1111/1365-2664.12668
- Lopez-Antia A, Ortiz-Santaliestra ME, Mougeot F, Camarero PR, Mateo R (2018) Brood size is reduced by half in birds feeding on flutriafol-treated seeds below the recommended application rate. *Environmental Pollution* 243:418–426. doi: 10.1016/j.envpol.2018.08.078
- Lopez-Antia A, Ortiz-Santaliestra ME, Mougeot F, Mateo R (2015) Imidacloprid-treated seed ingestion has lethal effect on adult partridges and reduces both breeding investment and offspring immunity. *Environmental Research* 136:97–107. doi: 10.1016/j.envres.2014.10.023
- Lormée H, Jouventin P, Trouve C, Chastel O (2003) Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding red-footed boobies *Sula sula*. *Ibis* 145:212–219. doi: 10.1046/j.1474-919X.2003.00106.x
- Love OP, Bird DM, Shutt LJ (2003) Plasma corticosterone in American kestrel siblings: effects of age, hatching order, and hatching asynchrony. *Hormones and Behavior* 43:480–488. doi: 10.1016/S0018-506X(03)00033-3
- Love OP, Breuner CW, Vézina F, Williams TD (2004) Mediation of a corticosterone-induced reproductive conflict. *Hormones and Behavior* 46:59–65. doi: 10.1016/j.yhbeh.2004.02.001
- Love OP, Williams TD (2008) Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre- and post-natal developmental stress. *Hormones and Behavior* 54:496–505. doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.01.006
- Love OP, Wynne-Edwards KE, Bond L, Williams TD (2008) Determinants of within- and among-clutch variation in yolk corticosterone in the European starling. *Hormones and Behavior* 53:104–111. doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.09.007
- Lynch A, Baker AJ (1993) A population memetics approach to cultural evolution in Chaffinch song: meme diversity within populations. *The American Naturalist* 141:597–620. doi: 10.1086/285493
- Lynch M, Walsh B (1999) *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Lynn SE, Breuner CW, Wingfield JC (2003) Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Hormones and Behavior* 43:150–157. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00023-5
- Lynn SE, Stamlis TB, Barrington WT, Weida N, Hudak CA (2010) Food, stress, and reproduction: short-term fasting alters endocrine physiology and reproductive behavior in the Zebra finch. *Hormones and Behavior* 58:214–222. doi: 10.1016/j.yhbeh.2010.03.015

- Madliger CL, Cooke SJ, Crespi EJ, Funk JL, Hultine KR, Hunt KE, Rohr JR, Sinclair BJ, Suski CD, Willis CKR, Love OP (2016) Success stories and emerging themes in conservation physiology. *Conservation Physiology* 4:cov057. doi: 10.1093/conphys/cov057
- Maestriperi D, Mateo JM (2009) *Maternal effects in mammals*. University of Chicago Press
- Mägi M, Mänd R (2004) Habitat differences in allocation of eggs between successive breeding attempts in great tits (*Parus major*). *Écoscience* 11:361–369. doi: 10.1080/11956860.2004.11682843
- Maqbool F, Mostafalou S, Bahadar H, Abdollahi M (2016) Review of endocrine disorders associated with environmental toxicants and possible involved mechanisms. *Life Sciences* 145:265–273. doi: 10.1016/j.lfs.2015.10.022
- Marasco V, Herzyk P, Robinson J, Spencer KA (2016) Pre- and post-natal stress programming: developmental exposure to glucocorticoids causes long-term brain-region specific changes to transcriptome in the precocial Japanese quail. *Journal of Neuroendocrinology* 28:5 doi: 10.1111/jne.12387
- Marks JS, Leasure SM (1992) Breeding Biology of Tristram's Storm-Petrel on Laysan Island. *The Wilson Bulletin* 104:719–731
- Martin JGA, Festa-Bianchet M (2012) Determinants and consequences of age of primiparity in bighorn ewes. *Oikos* 121:752–760. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19962.x
- Martin K (1995) Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *Integrative and Comparative Biology* 35:340–348. doi: 10.1093/icb/35.4.340
- Martin TE, Lloyd P, Bosque C, Barton DC, Biancucci AL, Cheng Y-R, Ton R (2011) Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: an antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution* 65:1607–1622. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01227.x
- Martins TLF (2004) Sex-specific growth rates in Zebra finch nestlings: a possible mechanism for sex ratio adjustment. *Behavioral Ecology* 15:174–180. doi: 10.1093/beheco/arg094
- Mathot KJ, Godde S, Careau V, Thomas DW, Giraldeau L-A (2009) Testing dynamic variance-sensitive foraging using individual differences in basal metabolic rates of zebra finches. *Oikos* 118:545–552. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17357.x
- Mauck RA, Grubb J TC (1995) Petrel parents shunt all experimentally increased reproductive costs to their offspring. *Animal Behaviour* 49:999–1008. doi: 10.1006/anbe.1995.0129
- Mauget R, Jouventin P, Lacroix A, Ishii S (1994) Plasma LH and steroid hormones in King penguin (*Aptenodytes patagonicus*) during the onset of the breeding cycle. *General and Comparative Endocrinology* 93:36–43. doi: 10.1006/gcen.1994.1005
- May R, Southwood T (1990) Introduction. In: *Living in a patchy environment*. Oxford University Press, Oxford, pp 1–22
- Maynard-Smith J (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press

- Mazuc J, Bonneaud C, Chastel O, Sorci G (2003a) Social environment affects female and egg testosterone levels in the House sparrow (*Passer domesticus*): effect of social environment on female and egg testosterone levels. *Ecology Letters* 6:1084–1090. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00535.x
- Mazuc J, Chastel O, Sorci G (2003b) No evidence for differential maternal allocation to offspring in the House sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* 14:340–346. doi: 10.1093/beheco/14.3.340
- McAdam AG, Boutin S (2003) Effects of food abundance on genetic and maternal variation in the growth rate of juvenile red squirrels. *Journal of Evolutionary Biology* 16:1249–1256. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00630.x
- McCauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR (2015) Marine defaunation: animal loss in the global ocean. *Science* 347:1255641. doi: 10.1126/science.1255641
- McClung MR, Seddon PJ, Massaro M, Setiawan AN (2004) Nature-based tourism impacts on yellow-eyed penguins *Megadyptes antipodes*: does unregulated visitor access affect fledging weight and juvenile survival? *Biological Conservation* 119:279–285. doi: 10.1016/j.biocon.2003.11.012
- McEwen BS, Wingfield JC (2003) The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior* 43:2–15. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00024-7
- McKinlay R, Plant JA, Bell JNB, Voulvoulis N (2008) Endocrine disrupting pesticides: Implications for risk assessment. *Environment International* 34:168–183. doi: 10.1016/j.envint.2007.07.013
- McLaren A, Michie D (1960) Control of prenatal growth in mammals. *Nature* 187:363–365
- McNab BK (2002) *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Cornell University Press
- McNab BK (1997) On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiological Zoology* 70:718–720. doi: 10.1086/515881
- McNabb FMA, Wilson CM (1997) Thyroid hormone deposition in avian eggs and effects on embryonic development. *The American Zoologist* 37:553–560
- McNeill JR (2001) *Something new under the sun: an environmental history of the twentieth-century world (the global century series)*. W. W. Norton & Company
- Medawar PB (1952) *An unsolved problem of biology*. Lewis, London
- Mehlum F, Gjessing Y, Haftorn S, Bech C (1988) Census of breeding antarctic petrels *Thalassoica antarctica* and physical features of the breeding colony at Svarthamaren, Dronning Maud Land, with notes on breeding snow petrels *Pagodroma nivea* and south polar skuas *Catharacta maccormicki*. *Polar Research* 6:1–9. doi: 10.1111/j.1751-8369.1988.tb00576.x

- Meillère A, Brischoux F, Bustamante P, Michaud B, Parenteau C, Marciau C, Angelier F (2016) Corticosterone levels in relation to trace element contamination along an urbanization gradient in the Common blackbird (*Turdus merula*). *Science of The Total Environment* 566–567:93–101. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.05.014
- Meillère A, Brischoux F, Ribout C, Angelier F (2015) Traffic noise exposure affects telomere length in nestling house sparrows. *Biology Letters* 11:20150559. doi: 10.1098/rsbl.2015.0559
- Merino S, Potti J (1996) Weather dependent effects of nest ectoparasites on their bird hosts. *Ecography* 19:107–113. doi: 10.1111/j.1600-0587.1996.tb00161.x
- Metcalfe N, Ure S (1995) Diurnal variation in flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 261:395–400. doi: 10.1098/rspb.1995.0165
- Metcalfe NB, Alonso-Alvarez C (2010) Oxidative stress as a life-history constraint: the role of reactive oxygen species in shaping phenotypes from conception to death. *Functional Ecology* 24:984–996. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01750.x
- Metcalfe NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16:254–260. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02124-3
- Meylan S, Miles MD, Clobert J (2012) Hormonally mediated maternal effects, individual strategy and global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:1647–1664. doi: 10.1098/rstb.2012.0020
- Millon A, Petty SJ, Little B, Lambin X (2011) Natal conditions alter age-specific reproduction but not survival or senescence in a long-lived bird of prey. *Journal of Animal Ecology* 80:968–975. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01842.x
- Mineau P, Whiteside M (2013) Pesticide acute toxicity is a better correlate of U.S. grassland bird declines than agricultural intensification. *PLOS ONE* 8:e57457. doi: 10.1371/journal.pone.0057457
- Mock D (2004) *More than kin and less than kind: the evolution of family conflict*. Harvard University Press
- Mock D, Parker G (1997) *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press
- Moe B, Brunvoll S, Mork D, Brobakk TE, Bech C (2005) Does food shortage delay development of homeothermy in European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*)? *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systems, and Environmental Physiology* 175:21–30. doi: 10.1007/s00360-004-0458-9
- Møller AP (2008) Climate change and micro-geographic variation in laying date. *Oecologia* 155:845–857. doi: 10.1007/s00442-007-0944-3
- Møller AP (1987a) Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour* 35:1637–1644. doi: 10.1016/S0003-3472(87)80056-8

- Møller AP (1987b) Social control of deception among status signalling house sparrows *Passer domesticus*. Behavioral Ecology and Sociobiology 20:307–311. doi: 10.1007/BF00300675
- Møller AP (2002) North Atlantic Oscillation (NAO) effects of climate on the relative importance of first and second clutches in a migratory passerine bird. Journal of Animal Ecology 71:201–210. doi: 10.1046/j.1365-2656.2002.00589.x
- Møller AP (1990) Sexual behavior is related to badge size in the House sparrow *Passer domesticus*. Behavioral Ecology and Sociobiology 27:23–29. doi: 10.1007/BF00183309
- Møller AP, Allander K, Dufva R (1990) Fitness effects of parasites on passerine birds: a review. In: Blondel J, Gosler A, Lebreton J-D, McCleery R (eds) Population Biology of Passerine Birds. Springer Berlin Heidelberg, pp 269–280
- Møller AP, Christe Ph, Erritzøe J, Mavarez J (1998) Condition, disease and immune defence. Oikos 83:301–306. doi: 10.2307/3546841
- Monaghan P (2014) Organismal stress, telomeres and life histories. Journal of Experimental Biology 217:57–66. doi: 10.1242/jeb.090043
- Monaghan P (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 363:1635–1645. doi: 10.1098/rstb.2007.0011
- Monaghan P, Haussmann MF (2015) The positive and negative consequences of stressors during early life. Early Human Development 91:643–647. doi: 10.1016/j.earlhumdev.2015.08.008
- Monaghan P, Haussmann MF (2006) Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? Trends in Ecology & Evolution 21:47–53. doi: 10.1016/j.tree.2005.11.007
- Monaghan P, Heidinger BJ, D’Alba L, Evans NP, Spencer KA (2012) For better or worse: reduced adult lifespan following early-life stress is transmitted to breeding partners. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 279:709–714. doi: 10.1098/rspb.2011.1291
- Monaghan P, Spencer KA (2014) Stress and life history. Current Biology 24:R408–R412. doi: 10.1016/j.cub.2014.04.017
- Mondal S, Ghosh RC, Mate MS, Karmakar DB (2009) Effects of acetamiprid on immune system in female wistar rats. Proceedings of the Zoological Society 62:109–117. doi: 10.1007/s12595-009-0012-6
- Moorhouse TP, Dahlsjö CAL, Baker SE, D’Cruze NC, Macdonald DW (2015) The customer isn’t always right—conservation and animal welfare implications of the increasing demand for wildlife tourism. PLOS ONE 10:e0138939. doi: 10.1371/journal.pone.0138939

- Moreno-Rueda G, Hoi H (2012) Female house sparrows prefer big males with a large white wing bar and fewer feather holes caused by chewing lice. *Behavioral Ecology* 23:271–277. doi: 10.1093/beheco/arr182
- Moser VC, Barone S, Smialowicz RJ, Harris MW, Davis BJ, Overstreet D, Mauney M, Chapin RE (2001) The effects of perinatal Tebuconazole exposure on adult neurological, immunological, and reproductive function in rats. *Toxicological Sciences* 62:339–352. doi: 10.1093/toxsci/62.2.339
- Mousseau TA, Fox CW (1998) The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution* 13:403–407. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01472-4
- Moya-Laraño J, Macías-Ordóñez R, Blanckenhorn WU, Fernández-Montraveta C (2008) Analysing body condition: mass, volume or density? *Journal of Animal Ecology* 77:1099–1108. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01433.x
- Mueller BR, Bale TL (2007) Early prenatal stress impact on coping strategies and learning performance is sex dependent. *Physiology & Behavior* 91:55–65. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.01.017
- Müller C, Jenni-Eiermann S, Jenni L (2009) Effects of a short period of elevated circulating corticosterone on postnatal growth in free-living Eurasian kestrels *Falco tinnunculus*. *Journal of Experimental Biology* 212:1405–1412. doi: 10.1242/jeb.024455
- Naef-Daenzer B, Keller LF (1999) The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68:708–718. doi: 10.1046/j.1365-2656.1999.00318.x
- Nager RG, Monaghan P, Griffiths R, Houston DC, Dawson R (1999) Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:570–573. doi: 10.1073/pnas.96.2.570
- Nager RG, Monaghan P, Houston DC, Genovart M (2000) Parental condition, brood sex ratio and differential young survival: an experimental study in gulls (*Larus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:452–457. doi: 10.1007/s002650000262
- Naguib M, Heim C, Gil D (2008) Early developmental conditions and male attractiveness in zebra finches. *Ethology* 114:255–261. doi: 10.1111/j.1439-0310.2007.01466.x
- Naguib M, Nemitz A (2007) Living with the past: nutritional stress in juvenile males has immediate effects on their plumage ornaments and on adult attractiveness in zebra finches. *PLOS ONE* 2:e901. doi: 10.1371/journal.pone.0000901
- Naguib M, Riebel K, Marzal A, Gil D (2004) Nestling immunocompetence and testosterone covary with brood size in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 271:833–838. doi: 10.1098/rspb.2003.2673
- Nakagawa S, Gemmell NJ, Burke T (2004) Measuring vertebrate telomeres: applications and limitations. *Molecular Ecology* 13:2523–2533. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02291.x

- Nakagawa S, Ockendon N, Gillespie DOS, Hatchwell BJ, Burke T (2007) Assessing the function of house sparrows' bib size using a flexible meta-analysis method. *Behavioral Ecology* 18:831–840. doi: 10.1093/beheco/arm050
- National Toxicology Program (1992) Toxicology and carcinogenesis studies of ethylene thiourea in rats and mice. In: Technical Report Series 388. US department of health and human services, National Institute of Health, research triangle park, NC, pp 1–261
- Navarro J, González-Solís J (2007) Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia* 151:150–160. doi: 10.1007/s00442-006-0559-0
- Nettle D, Monaghan P, Boner W, Gillespie R, Bateson M, Bolhuis JJ (2013) Bottom of the heap: having heavier competitors accelerates early-life telomere loss in the European Starling, *Sturnus vulgaris*. *PLOS ONE* 8:e83617. doi: 10.1371/journal.pone.0083617
- Nettle D, Monaghan P, Gillespie R, Brilot B, Bedford T, Bateson M (2014) An experimental demonstration that early-life competitive disadvantage accelerates telomere loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20141610–20141610. doi: 10.1098/rspb.2014.1610
- Newton I (1989) Lifetime reproduction in birds. Academic Press
- Newton I (2004) The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146:579–600. doi: 10.1111/j.1474-919X.2004.00375.x
- Nice N (1962) Development of a behavior in precocial birds. Linnean Society, New York
- Nilsson J (2002) Metabolic consequences of hard work. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:1735–1739. doi: 10.1098/rspb.2002.2071
- Nilsson JF, Nilsson J-Å (2016) Fluctuating selection on basal metabolic rate. *Ecology and Evolution* 6:1197–1202. doi: 10.1002/ece3.1954
- Nisbet ICT (2000) Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies. *Waterbirds* 23:312–332
- Noguera JC, Metcalfe NB, Monaghan P (2017) Post-natal nutrition influences male attractiveness and promotes plasticity in male mating preferences. *The Science of Nature* 104:102. doi: 10.1007/s00114-017-1524-y
- Nowicki S, Peters S, Podos J (1998) Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *The American Zoologist* 38:179–190. doi: 10.1093/icb/38.1.179
- Nowicki S, Searcy WA, Peters S (2002) Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the “nutritional stress hypothesis.” *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 188:1003–1014. doi: 10.1007/s00359-002-0361-3

- Nussey DH, Froy H, Lemaitre J-F, Gaillard J-M, Austad SN (2013) Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing Research Reviews* 12:214–225. doi: 10.1016/j.arr.2012.07.004
- O'Brien EL, Dawson RD (2008) Parasite-mediated growth patterns and nutritional constraints in a cavity-nesting bird. *Journal of Animal Ecology* 77:127–134. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01315.x
- O'Connor MP, Sieg AE, Dunham AE (2006) Linking physiological effects on activity and resource use to population level phenomena. *Integrative and Comparative Biology* 46:1093–1109. doi: 10.1093/icb/icl031
- O'Connor R (1984) *The growth and development of birds*. Wiley and Sons, New York
- O'Connor RJ (1978) Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Animal Behaviour* 26:79–96. doi: 10.1016/0003-3472(78)90008-8
- Odderskær P, Sell H (1993) Survival of great tit (*Parus major*) nestlings in hedgerows exposed to a fungicide and an insecticide: a field experiment. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 45:181–193. doi: 10.1016/0167-8809(93)90069-2
- Oddie KR (2000) Size matters: competition between male and female Great tit offspring. *Journal of Animal Ecology* 69:903–912. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00438.x
- Oken L (1837) *Allgemeine naturgeschichte für alle stände*
- Olovnikov AM (1996) Telomeres, telomerase, and aging: origin of the theory. *Experimental Gerontology* 31:443–448. doi: 10.1016/0531-5565(96)00005-8
- Overgaard A, Holst K, Mandrup KR, Boberg J, Christiansen S, Jacobsen PR, Hass U, Mikkelsen JD (2013) The effect of perinatal exposure to ethinyl oestradiol or a mixture of endocrine disrupting pesticides on kisspeptin neurons in the rat hypothalamus. *Neurotoxicology* 37:154–162. doi: 10.1016/j.neuro.2013.04.012
- Owen M, Cook WA (1977) Variations in body weight, wing length and condition of Mallard *Anas platyrhynchos platyrhynchos* and their relationship to environmental changes. *Journal of Zoology* 183:377–395. doi: 10.1111/j.1469-7998.1977.tb04194.x
- Pachauri R, Reisinger A (2008) *Bilan 2007 des changements climatiques : Rapport de synthèse du climat Genève, Suisse, GIEC*
- Palacios MG, D'Amico VL, Bertellotti M (2018) Ecotourism effects on health and immunity of Magellanic penguins at two reproductive colonies with disparate touristic regimes and population trends. *Conservation Physiology* 6:1 doi: 10.1093/conphys/coy060
- Pandey SP, Mohanty B (2015) The neonicotinoid pesticide imidacloprid and the dithiocarbamate fungicide mancozeb disrupt the pituitary–thyroid axis of a wildlife bird. *Chemosphere* 122:227–234. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.11.061
- Papp S, Vincze E, Preiszner B, Liker A, Bókony V (2015) A comparison of problem-solving success between urban and rural house sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69:471–480. doi: 10.1007/s00265-014-1859-8

- Pardo D, Jenouvrier S, Weimerskirch H, Barbraud C (2017) Effect of extreme sea surface temperature events on the demography of an age-structured albatross population. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372:20160143. doi: 10.1098/rstb.2016.0143
- Parker KJ, Maestripieri D (2011) Identifying key features of early stressful experiences that produce stress vulnerability and resilience in primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 35:1466–1483. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.09.003
- Parker P (1977) An ecological comparison of marsupial and placental patterns of reproduction. In: Stonehouse B, Gilmore D (eds) *The Biology of Marsupials*. Macmillan Education UK, London, pp 273–286
- Pärt T (2001) The effects of territory quality on age-dependent reproductive performance in the northern wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Animal Behaviour* 62:379–388. doi: 10.1006/anbe.2001.1754
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x
- Peig J, Green AJ (2010) The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24:1323–1332. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01751.x
- Pereira ME, Fairbanks LA (2002) *Juvenile primates: life history, development and behavior, with a new foreword*. University of Chicago Press
- Perera FP, Wang S, Rauh V, Zhou H, Stigter L, Carmann D, Jedrychowski W, Mroz E, Majewska R (2013) Prenatal exposure to air pollution, maternal psychological distress, and child behavior. *Pediatrics* 132:e1284–e1294. doi: 10.1542/peds.2012-3844
- Perkins AJ, Anderson G, Wilson JD (2007) Seed food preferences of granivorous farmland passerines. *Bird Study* 54:46–53. doi: 10.1080/00063650709461455
- Perrins CM, McCleery RH (2001) The effect of fledging mass on the lives of great tits *Parus major*. *Ardea* 89:135–142
- Pescador M, Peris S (2005) Mid-term effects of exposure to fungicide-treated seeds in feral rock pigeons (*Columba livia*). *Spanish Journal of Agricultural Research* 3:304–309. doi: 10.5424/sjar/2005033-153
- Petry MV, da Silva Fonseca VS, Scherer AL (2007) Analysis of stomach contents from the black-browed albatross, *Thalassarche melanophris*, on the coast of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. *Polar Biology* 30:321–325. doi: 10.1007/s00300-006-0186-6
- Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk* 120:1082–1090. doi: 10.1642/0004-8038(2003)120[1082:EOSTOA]2.0.CO;2

- Pimentel D, Acquay H, Biltonen M, Rice P, Silva M, Nelson J, Lipner V, Giordano S, Horowitz A, D'Amore M (1992) Environmental and economic costs of pesticide use. *BioScience* 42:750–760. doi: 10.2307/1311994
- Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecology Progress Series* 298:295–304. doi: 10.3354/meps298295
- Pinaud D, Weimerskirch H (2002) Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos* 99:141–150. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.990114.x
- Plusquellec P, Muckle G, Dewailly E, Ayotte P, Bégin G, Desrosiers C, Després C, Saint-Amour D, Poitras K (2010) The relation of environmental contaminants exposure to behavioral indicators in Inuit preschoolers in Arctic Quebec. *NeuroToxicology* 31:17–25. doi: 10.1016/j.neuro.2009.10.008
- Pm N, Chezian DRM (2013) Various colour spaces and colour space conversion algorithms. *Journal of Global Research in Computer Science* 4:44–48
- Poston JP, Hasselquist D, Stewart IRK, Westneat DF (2005) Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Animal Behaviour* 70:1171–1181. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.02.015
- Powers DR, McKee T (1994) The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. *The Condor* 96:1064–1075. doi: 10.2307/1369115
- Powolny T, Bretagnolle V, Dupoué A, Lourdais O, Eraud C (2016) Cold tolerance and sex-dependent hypothermia may explain winter sexual segregation in a farmland bird. *Physiological and Biochemical Zoology* 89:151–160. doi: 10.1086/685452
- Pravosudov VV, Kitaysky AS (2006) Effects of nutritional restrictions during post-hatching development on adrenocortical function in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *General and Comparative Endocrinology* 145:25–31. doi: 10.1016/j.ygcen.2005.06.011
- Pravosudov VV, Lavenex P, Omanska A (2005) Nutritional deficits during early development affect hippocampal structure and spatial memory later in life. *Behavioral Neuroscience* 119:1368
- Prévost J (1969) A propos des Pétreils des neiges de la Terre Adélie. *Oiseau* 39:91–112
- Price T (1998) Maternal and paternal effects in birds: effects on offspring fitness. In: *Maternal effects as adaptations*. Oxford University Press, Oxford, pp 202–226
- Prince PA, Rothery P, Croxall JP, Wood AG (1994) Population dynamics of Black-browed and Grey-headed Albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis* 136:50–71. doi: 10.1111/j.1474-919X.1994.tb08131.x
- Prosser P, Hart ADM (2005) Assessing potential exposure of birds to pesticide-treated seeds. *Ecotoxicology* 14:679–691. doi: 10.1007/s10646-005-0018-4

- Pyron RA, Burbrink FT (2014) Early origin of viviparity and multiple reversions to oviparity in squamate reptiles. *Ecology Letters* 17:13–21. doi: 10.1111/ele.12168
- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Råberg L, Stjernman M, Nilsson J-Å (2005) Sex and environmental sensitivity in Blue tit nestlings. *Oecologia* 145:496–503. doi: 10.1007/s00442-005-0133-1
- Radford AN, McCleery RH, Woodburn RJW, Morecroft MD (2001) Activity patterns of parent great tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study* 48:214–220. doi: 10.1080/00063650109461220
- Ramsey E (1982) The placenta: human and animal. Praeger
- Ratcliffe N, Furness RW (1999) The effect of parental age and experimentally manipulated brood size on the foraging effort and breeding performance of great skuas (*Catharacta skua*). *Journal of Zoology* 249:195–201
- Ratcliffe N, Furness RW, Hamer KC (1998) The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of great skuas. *Journal of Animal Ecology* 67:853–862. doi: 10.1046/j.1365-2656.1998.6760853.x
- Reed TE, Daunt F, Kiploks AJ, Burthe SJ, Granroth-Wilding HMV, Takahashi EA, Newell M, Wanless S, Cunningham EJ, Turrans JF (2012) Impacts of parasites in early life: contrasting effects on juvenile growth for different family members. *PLOS ONE* 7:e32236. doi: 10.1371/journal.pone.0032236
- Reichert BE, Cattau CE, Fletcher RJ, Kendall WL, Kitchens WM (2012) Extreme weather and experience influence reproduction in an endangered bird. *Ecology* 93:2580–2589. doi: 10.1890/12-0233.1
- Reichert S, Rojas ER, Zahn S, Robin J-P, Criscuolo F, Massemin S (2015) Maternal telomere length inheritance in the King penguin. *Heredity* 114:10–16. doi: 10.1038/hdy.2014.60
- Reid JM, Bignal EM, Bignal S, McCracken DI, Monaghan P (2003) Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrhcorax pyrrhcorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology* 72:765–776. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00750.x
- Reid JM, Bignal EM, Bignal S, McCracken DI, Bogdanova MI, Monaghan P (2010) Parent age, lifespan and offspring survival: structured variation in life history in a wild population. *Journal of Animal Ecology* 79:851–862
- Reid JM, Monaghan P, Ruxton GD (2000) The consequences of clutch size for incubation conditions and hatching success in starlings. *Functional Ecology* 14:560–565. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00446.x
- Reinertsen RE, Haftorn S (1986) Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systems, and Environmental Physiology* 156:655–663. doi: 10.1007/BF00692743

- Remeš V, Martin TE (2002) Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution* 56:2505–2518. doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00175.x
- Richner H, Schreiber P, Stirnimann H (1989) Life-history consequences of growth rate depression: an experimental study on Carrion crows (*Corvus corone corone* L.). *Functional Ecology* 3:617–624. doi: 10.2307/2389577
- Richner H, Tripet F (1999) Ectoparasitism and the trade-off between current and future reproduction. *Oikos* 86:535–538. doi: 10.2307/3546657
- Ricklefs RE (1973) Patterns of growth in birds II. *Ibis* 115:117–201
- Ricklefs RE (1983) Avian postnatal development. In: *Avian Biology*. Academic Press, New York, pp 1–83
- Ricklefs RE (1984) The optimization of growth rate in altricial birds. *Ecology* 65:1602–1616. doi: 10.2307/1939139
- Ricklefs RE, Miller G (2000) *Ecology*. Freeman & Company, New York, NY
- Ricklefs RE, Peters S (1981) Parental components of variance in growth rate and body size of nestling European starlings (*Sturnus vulgaris*) in Eastern Pennsylvania. *The Auk* 98:39–48. doi: 10.1093/auk/98.1.39
- Ricklefs RE, White SC, Cullen J (1980) Energetics of postnatal growth in Leach's storm-petrel. *The Auk* 97:566–575. doi: 10.1093/auk/97.3.566
- Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* 17:462–468. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02578-8
- Ridoux V, Offredo C (1989) The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biology* 9:137–145. doi: 10.1007/BF00297168
- Riou S, Hamer KC (2010) Lipid metabolism, begging behaviour and nestling obesity in a pelagic seabird: Nestling obesity in a pelagic seabird. *Functional Ecology* 24:340–346. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01651.x
- Ritz MS, Hahn S, Peter H-U (2005) Factors affecting chick growth in the South Polar skua (*Catharacta maccormicki*): food supply, weather and hatching date. *Polar Biology* 29:53. doi: 10.1007/s00300-005-0027-z
- Robertson GJ, Cooke F, Goudie RI, Boyd WS (1998) Molt speed predicts pairing success in male harlequin ducks. *Animal Behaviour* 55:1677–1684. doi: 10.1006/anbe.1997.0724
- Roff DA, Mousseau T (2005) The evolution of the phenotypic covariance matrix: evidence for selection and drift in *Melanoplus*. *Journal of Evolutionary Biology* 18:1104–1114. doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.00862.x
- Romero LM (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution* 19:249–255. doi: 10.1016/j.tree.2004.03.008

- Romero LM, Dickens MJ, Cyr NE (2009) The reactive scope model — A new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Hormones and Behavior* 55:375–389. doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.12.009
- Romero LM, Reed JM (2005) Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology* 140:73–79. doi: 10.1016/j.cbpb.2004.11.004
- Romero LM, Wikelski M (2002) Severe effects of low-level oil contamination on wildlife predicted by the corticosterone-stress response: preliminary data and a research agenda. *Spill Science & Technology Bulletin* 7:309–313. doi: 10.1016/S1353-2561(02)00067-1
- Romero LM, Wikelski M (2001) Corticosterone levels predict survival probabilities of Galápagos marine iguanas during El Niño events. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:7366–7370. doi: 10.1073/pnas.131091498
- Rønning B, Broggi J, Bech C, Moe B, Ringsby TH, Pärn H, Hagen IJ, Saether B-E, Jensen H (2016) Is basal metabolic rate associated with recruit production and survival in free-living house sparrows? *Functional Ecology* 30:1140–1148. doi: 10.1111/1365-2435.12597
- Rossiter M (1998) The role of environmental variation in parental effects expression. In: *Maternal effects as adaptations*. Oxford University Press, pp 112–134
- Roulin A, Almasi B, Rossi-Pedruzzi A, Ducrest A-L, Wakamatsu K, Miksik I, Blount JD, Jenni-Eiermann S, Jenni L (2008) Corticosterone mediates the condition-dependent component of melanin-based coloration. *Animal Behaviour* 75:1351–1358. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.09.007
- Royle NJ, Lindström J, Metcalfe NB (2005) A poor start in life negatively affects dominance status in adulthood independent of body size in green swordtails *Xiphophorus helleri*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:1917–1922. doi: 10.1098/rspb.2005.3190
- Royle NJ, Hartley IR, Owens IPF, Parker GA (1999) Sibling competition and the evolution of growth rates in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266:923–932
- Rutstein AN, Brazill-Boast J, Griffith SC (2007) Evaluating mate choice in the Zebra finch. *Animal Behaviour* 74:1277–1284. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.02.022
- Saetre G-P, Riyahi S, Aliabadian M, Hermansen JS, Hogner S, Olsson U, Gonzalez Rojas MF, Saether SA, Trier CN, Elgvin TO (2012) Single origin of human commensalism in the House sparrow. *Journal of Evolutionary Biology* 25:788–796. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02470.x
- Saffer VM, Bradley JS, Wooller RD, Meathrel CE (2000) The effect of human activity on the growth rates of Short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris* chicks. *Emu* 100:49–53. doi: 10.1071/mu9712

- Saino N, Calza S, Møller AP (1997) Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort. *Journal of Animal Ecology* 66:827–836. doi: 10.2307/5998
- Saino N, Ferrari R, Martinelli R, Romano M, Rubolini D, Møller AP (2002) Early maternal effects mediated by immunity depend on sexual ornamentation of the male partner. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 269:1005–1009. doi: 10.1098/rspb.2002.1992
- Saino N, Romano M, Ambrosini R, Rubolini D, Boncoraglio G, Caprioli M, Romano A (2012) Longevity and lifetime reproductive success of Barn swallow offspring are predicted by their hatching date and phenotypic quality. *Journal of Animal Ecology* 81:1004–1012. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01989.x
- Saino N, Suffritti C, Martinelli R, Rubolini D, Møller AP (2003) Immune response covaries with corticosterone plasma levels under experimentally stressful conditions in nestling barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology* 14:318–325. doi: 10.1093/beheco/14.3.318
- Saldanha CJ, Schlinger BA, Clayton NS (2000) Rapid effects of corticosterone on cache recovery in Mountain chickadees (*Parus gambeli*). *Hormones and Behavior* 37:109–115. doi: 10.1006/hbeh.2000.1571
- Salomons HM, Mulder GA, van de Zande L, Hausmann MF, Linskens MHK, Verhulst S (2009) Telomere shortening and survival in free-living corvids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:3157–3165. doi: 10.1098/rspb.2009.0517
- Sancho E, Villarroel MJ, Andreu E, Ferrando MD (2009) Disturbances in energy metabolism of *Daphnia magna* after exposure to tebuconazole. *Chemosphere* 74:1171–1178. doi: 10.1016/j.chemosphere.2008.11.076
- Sancho E, Villarroel MJ, Ferrando MD (2016) Assessment of chronic effects of tebuconazole on survival, reproduction and growth of *Daphnia magna* after different exposure times. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 124:10–17. doi: 10.1016/j.ecoenv.2015.09.034
- Sapolsky RM (1992) Neuroendocrinology of the stress-response. *Behavioral endocrinology* 287–324
- Sapolsky RM (2000) Stress hormones: good and bad. *Neurobiology of Disease* 7:540–542. doi: 10.1006/nbdi.2000.0350
- Sapolsky RM, Krey LC, McEwen BS (1986) The neuroendocrinology of stress and aging: the glucocorticoid cascade hypothesis. *Endocrine Reviews* 7:284–301. doi: 10.1210/edrv-7-3-284
- Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews* 21:55–89. doi: 10.1210/edrv.21.1.0389
- Sappington JN (1977) Breeding biology of house sparrows in North Mississippi. *The Wilson Bulletin* 300–309

- Sauveur B (1988) Reproduction des volailles et production d'oeufs. Quae
- Schaper SV, Rueda C, Sharp PJ, Dawson A, Visser ME (2011) Spring phenology does not affect timing of reproduction in the Great tit (*Parus major*). *Journal of Experimental Biology* 214:3664–3671. doi: 10.1242/jeb.059543
- Schmaltz L, Cézilly F, Béchet A (2011) Using multistate recapture modelling to assess age-specific bottlenecks in breeding success: a case study in the Greater flamingo *Phoenicopterus roseus*. *Journal of Avian Biology* 42:178–186. doi: 10.1111/j.1600-048X.2010.05112.x
- Schmidt KL, MacDougall-Shackleton EA, MacDougall-Shackleton SA (2012) Developmental stress has sex-specific effects on nestling growth and adult metabolic rates but no effect on adult body size or body composition in song sparrows. *Journal of Experimental Biology* 215:3207–3217. doi: 10.1242/jeb.068965
- Schoech SJ, Rensel MA, Heiss RS (2011) Short- and long-term effects of developmental corticosterone exposure on avian physiology, behavioral phenotype, cognition, and fitness: a review. *Current Zoology* 57:514–530. doi: 10.1093/czoolo/57.4.514
- Scholander PF, Hock R, Walters V, Johnson F, Irving L (1950) Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *The Biological Bulletin* 99:237–258. doi: 10.2307/1538741
- Schwabl H (1997) The contents of maternal testosterone in House Sparrow *Passer domesticus* eggs vary with breeding conditions. *Naturwissenschaften* 84:406–408. doi: 10.1007/s001140050418
- Schwagmeyer PL, Mock DW, Parker GA (2002) Biparental care in house sparrows: negotiation or sealed bid? *Behavioral Ecology* 13:713–721. doi: 10.1093/beheco/13.5.713
- Searcy WA, Peters S, Nowicki S (2004) Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *Journal of Avian Biology* 35:269–279. doi: 10.1111/j.0908-8857.2004.03247.x
- Seckl JR (2004) Prenatal glucocorticoids and long-term programming. *European Journal of Endocrinology* 151:U49–U62. doi: 10.1530/eje.0.151u049
- Seel DC (1968) Clutch-size, incubation and hatching success in the House sparrow and Tree sparrow *Passer Spp.* at Oxford. *Ibis* 110:270–282. doi: 10.1111/j.1474-919X.1968.tb00038.x
- Serventy DL, Curry PJ (1984) Observations on colony size, breeding success, recruitment and inter-colony dispersal in a tasmanian colony of short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris* over a 30-year period. *Emu* 84:71–79. doi: 10.1071/mu9840071
- Sewall KB, Soha JA, Peters S, Nowicki S (2013) Potential trade-off between vocal ornamentation and spatial ability in a songbird. *Biology Letters* 9:20130344. doi: 10.1098/rsbl.2013.0344
- Sharman G (1976) Evolution of viviparity in mammals. In: *The evolution of reproduction*. Cambridge University Press, pp 32–70

- Shields WM, Crook JR (1987) Barn swallow coloniality: a net cost for group breeding in the adirondacks? *Ecology* 68:1373–1386. doi: 10.2307/1939221
- Shinder D, Rusal M, Giloh M, Yahav S (2009) Effect of repetitive acute cold exposures during the last phase of broiler embryogenesis on cold resistance through the life span. *Poultry Science* 88:636–646. doi: 10.3382/ps.2008-00213
- Shine R (1983) Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39:1–8
- Sih A (2011) Effects of early stress on behavioral syndromes: an integrated adaptive perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 35:1452–1465. doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.03.015
- Sillanpää S, Salminen J-P, Lehtikoinen E, Toivonen E, Eeva T (2008) Carotenoids in a food chain along a pollution gradient. *Science of The Total Environment* 406:247–255. doi: 10.1016/j.scitotenv.2008.07.065
- Simon A, Thomas D, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM (2004) Physiological ecology of mediterranean blue tits (*Parus caeruleus* L.): effects of ectoparasites (*Protocalliphora* spp.) and food abundance on metabolic capacity of nestlings. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:492–501. doi: 10.1086/383512
- Sims CG, Holberton RL (2000) Development of the corticosterone stress response in young northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *General and Comparative Endocrinology* 119:193–201. doi: 10.1006/gcen.2000.7506
- Slagsvold T (1997) Is there a sexual conflict over hatching asynchrony in american robins? *The Auk* 114:593–600. doi: 10.2307/4089278
- Slagsvold T, Røskoft E, Engen S (1986) Sex ratio, differential cost of rearing young, and differential mortality between the sexes during the period of parental care: Fisher's theory applied to birds. *Ornis Scandinavica* 17:117–125. doi: 10.2307/3676860
- Smith HG, Kallander H, Nilsson J-A (1989) The trade-off between offspring number and quality in the Great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 58:383–401. doi: 10.2307/4837
- Smith K (2002) Natural selection and cultural selection in the evolution of communication. *Adaptive Behavior* 10:25–45. doi: 10.1177/1059-712302-010001-02
- Smith TB, Marra PP, Webster MS, Lovette I, Gibbs LH, Holmes RT, Hobson KA, Rohwer S (2003) A call for feather sampling. *The Auk* 120:218–221. doi: 10.1642/0004-8038(2003)120[0218:ACFFS]2.0.CO;2
- Sossinka R (1982) Domestication in birds. In: *Avian biology*. pp 373–403
- Speakman JR, Król E, Johnson MS (2004) The functional significance of individual variation in basal metabolic rate. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:900–915. doi: 10.1086/427059

- Spencer KA, Buchanan KL, Goldsmith AR, Catchpole CK (2003) Song as an honest signal of developmental stress in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior* 44:132–139. doi: 10.1016/S0018-506X(03)00124-7
- Spencer KA, Evans NP, Monaghan P (2009) Postnatal stress in birds: a novel model of glucocorticoid programming of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis. *Endocrinology* 150:1931–1934. doi: 10.1210/en.2008-1471
- Spencer KA, Heidinger BJ, D’Alba LB, Evans NP, Monaghan P (2010) Then versus now: effect of developmental and current environmental conditions on incubation effort in birds. *Behavioral Ecology* 21:999–1004. doi: 10.1093/beheco/arq090
- Spencer KA, MacDougall-Shackleton SA (2011) Singing to impress: the importance of developmental stress. *Behavioral Ecology* 22:14–15. doi: 10.1093/beheco/arq116
- Spencer KA, Verhulst S (2007) Delayed behavioral effects of postnatal exposure to corticosterone in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior* 51:273–280. doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.11.001
- Spencer KA, Verhulst S (2008) Post-natal exposure to corticosterone affects standard metabolic rate in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *General and Comparative Endocrinology* 159:250–256. doi: 10.1016/j.ygcen.2008.09.007
- Spencer KA, Wimpenny JH, Buchanan KL, Lovell PG, Goldsmith AR, Catchpole CK (2005) Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:423–428. doi: 10.1007/s00265-005-0927-5
- Stanton RL, Morrissey CA, Clark RG (2018) Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: a review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 254:244–254. doi: 10.1016/j.agee.2017.11.028
- Starck J (1993) Evolution of avian ontogenies. *Current Zoology* 10:275–366
- Starck J, Ricklefs RE (1998) Patterns of development: the altricial-precocial spectrum. In: *Avian growth and development - Evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press, Oxford
- Stearns S (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press
- Stearns SC, Koella JC (1986) The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40:893–913. doi: 10.1111/j.1558-5646.1986.tb00560.x
- Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, Gaffney O, Ludwig C (2015) The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review* 2:81–98. doi: 10.1177/2053019614564785
- Steffen W, Grinevald J, Crutzen PJ, McNeill J (2011) The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369:842–867. doi: 10.1098/rsta.2010.0327

- Steffen W, Sanderson RA, Tyson PD, Jäger J, Matson PA, Moore III B, Oldfield F, Richardson K, Schellnhuber H-J, Turner BL, Wasson RJ (2006) Global change and the earth system: a planet under pressure. Springer Science & Business Media
- Stevenson J (1933) Experiments on the digestion of food by birds. *The Wilson Bulletin*, 45: 155-167. www.jstor.org/stable/4156233
- Stevenson RD, Woods WA (2006) Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology* 46:1169–1190. doi: 10.1093/icb/icl052
- Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (2014) Climate Change 2013: The physical science basis. contribution of working group I to the fifth assessment report of IPCC the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge
- Summers-Smith D, Christie D, Garcia E (2019) House sparrow (*Passer domesticus*). In: Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona
- Summers-Smith J (1963) The house sparrows. Collins, London
- Suorsa P, Huhta E, Nikula A, Nikinmaa M, Jäntti A, Helle H, Hakkarainen H (2003) Forest management is associated with physiological stress in an old-growth forest passerine. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270:963–969. doi: 10.1098/rspb.2002.2326
- Swaileh KM, Sansur R (2006) Monitoring urban heavy metal pollution using the House sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Environmental Monitoring* 8:209–213. doi: 10.1039/B510635D
- Sydeman WJ, Penniman JF, Penniman TM, Pyle P, Ainley DG (1991) Breeding performance in the Western gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *Journal of Animal Ecology* 60:135–149. doi: 10.2307/5450
- Szép T, Møller AP (1999) Cost of parasitism and host immune defence in the sand martin *Riparia riparia*: a role for parent-offspring conflict? *Oecologia* 119:9–15. doi: 10.1007/s004420050755
- Tanvez A, Parisot M, Chastel O, Leboucher G (2008) Does maternal social hierarchy affect yolk testosterone deposition in domesticated canaries? *Animal Behaviour* 75:929–934. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.08.006
- Tarlow EM, Wikelski M, Anderson DJ (2001) Hormonal correlates of siblicide in Galápagos Nazca boobies. *Hormones and Behavior* 40:14–20. doi: 10.1006/hbeh.2001.1661
- Taxvig C, Hass U, Axelstad M, Dalgaard M, Boberg J, Andeasen HR, Vinggaard AM (2007) Endocrine-disrupting activities *in vivo* of the fungicides Tebuconazole and Epoxiconazole. *Toxicological Sciences* 100:464–473. doi: 10.1093/toxsci/kfm227
- Taylor JRE, Konarzewski M (1989) On the importance of fat reserves for the little auk (*Alle alle*) chicks. *Oecologia* 81:551–558. doi: 10.1007/BF00378968

- Teather KL, Weatherhead PJ (1989) Sex-specific mortality in nestling great-tailed grackles. *Ecology* 70:1485–1493. doi: 10.2307/1938207
- Thomson RL, Griesser M, Laaksonen T, Korpimäki E (2014) Brood size manipulations in a spatially and temporally varying environment: male Tengmalm's owls pass increased reproductive costs to offspring. *Oecologia* 176:423–430. doi: 10.1007/s00442-014-3020-9
- Tickell WLN, Pinder R (1975) Breeding biology of the Black-browed Albatross *Diomedea melanophris* and Grey-headed Albatross *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis* 117:433–451. doi: 10.1111/j.1474-919X.1975.tb04237.x
- Tinbergen JM, Boerlijst MC (1990) Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 59:1113–1127. doi: 10.2307/5035
- Tinkle D, Gibbons J (1977) The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous publications*
- Tissier ML, Williams TD, Criscuolo F (2014) Maternal effects underlie ageing costs of growth in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *PLOS ONE* 9:e97705. doi: 10.1371/journal.pone.0097705
- Tomy GT, Budakowski W, Halldorson T, Helm PA, Stern GA, Friesen K, Pepper K, Tittlemier SA, Fisk AT (2004) Fluorinated organic compounds in an eastern Arctic marine food web. *Environmental Science and Technology* 38:6475–6481. doi: 10.1021/es049620g
- Torres R, Drummond H (1997) Female-biased mortality in nestlings of a bird with size dimorphism. *Journal of Animal Ecology* 66:859–865. doi: 10.2307/6001
- Tremblay I, Thomas DW, Lambrechts MM, Blondel J, Perret P (2003) Variation in Blue tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84:3033–3043. doi: 10.1890/02-0663
- Trivers R (1972) Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection & the descent of man*. Aldine de Gruyter, New York, pp 136–179
- Trivers R (1985) *Social evolution*. Benjamin Cummings, Menlo Park, California
- Trombulak SC, Frissell CA (2000) Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14:18–30. doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x
- Tschirren B, Rutstein AN, Postma E, Mariette M, Griffith SC (2009) Short- and long-term consequences of early developmental conditions: a case study on wild and domesticated zebra finches. *Journal of Evolutionary Biology* 22:387–395. doi: 10.1111/j.1420-9101.2008.01656.x
- Tsipoura N, Burger J, Feltes R, Yacabucci J, Mizrahi D, Jeitner C, Gochfeld M (2008) Metal concentrations in three species of passerine birds breeding in the hackensack meadowlands of New Jersey. *Environmental Research* 107:218–228. doi: 10.1016/j.envres.2007.11.003

- Van der Jeugd HP (2001) Large barnacle goose males can overcome the social costs of natal dispersal. *Behavioral Ecology* 12:275–282. doi: 10.1093/beheco/12.3.275
- Van de Pol M, Bakker T, Saaltink D-J, Verhulst S (2006a) Rearing conditions determine offspring survival independent of egg quality: a cross-foster experiment with oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 148:203–210. doi: 10.1111/j.1474-919X.2006.00479.x
- Van de Pol M, Bruinzeel LW, Heg D, van der Jeugd HP, Verhulst S (2006b) A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 75:616–626. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01079.x
- Van den Steen E, Jaspers VLB, Covaci A, Dauwe T, Pinxten R, Neels H, Eens M (2008) Variation, levels and profiles of organochlorines and brominated flame retardants in Great tit (*Parus major*) eggs from different types of sampling locations in Flanders (Belgium). *Environment International* 34:155–161. doi: 10.1016/j.envint.2007.07.014
- Van den Steen E, Pinxten R, Covaci A, Carere C, Eeva T, Heeb P, Kempenaers B, Lifjeld JT, Massa B, Norte AC, Orell M, Sanz JJ, Senar JC, Sorace A, Eens M (2010) The use of Blue tit eggs as a biomonitoring tool for organohalogenated pollutants in the European environment. *Science of The Total Environment* 408:1451–1457. doi: 10.1016/j.scitotenv.2009.12.028
- Van den Steen E, Pinxten R, Jaspers VLB, Covaci A, Barba E, Carere C, Cichon M, Dubiec A, Eeva T, Heeb P, Kempenaers B, Lifjeld JT, Lubjuhn T, Mänd R, Massa B, Nilsson J-Å, Norte AC, Orell M, Podzemmy P, Sanz JJ, Senar JC, Soler JJ, Sorace A, Török J, Visser ME, Winkel W, Eens M (2009) Brominated flame retardants and organochlorines in the European environment using Great tit eggs as a biomonitoring tool. *Environment International* 35:310–317. doi: 10.1016/j.envint.2008.08.002
- Van Noordwijk AJ, McCleery RH, Perrins CM (1995) Selection for the timing of Great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology* 64:451–458. doi: 10.2307/5648
- Veiga JP (1993) Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the House sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution* 47:1161–1170. doi: 10.1111/j.1558-5646.1993.tb02143.x
- Veit RR, Hunt GL (1991) Broad-scale density and aggregation of pelagic birds from a circumnavigational survey of the Antarctic ocean. *The Auk* 108:790–800. doi: 10.1093/auk/108.4.790
- Verhulst S, Holveck M-J, Riebel K (2006) Long-term effects of manipulated natal brood size on metabolic rate in zebra finches. *Biology Letters* 2:478–480. doi: 10.1098/rsbl.2006.0496
- Verreault J, Verboven N, Gabrielsen GW, et al (2008) Changes in prolactin in a highly organohalogen contaminated Arctic top predator seabird, the Glaucous gull. *General and Comparative Endocrinology* 156:569–576. doi: 10.1016/j.ygcen.2008.02.013

- Verspoor JJ, Love OP, Rowland E, Chin EH, Williams TD (2007) Sex-specific development of avian flight performance under experimentally altered rearing conditions. *Behavioral Ecology* 18:967–973. doi: 10.1093/beheco/arm089
- Vézina F, Jalvingh KM, Dekinga A, Piersma T (2006) Acclimation to different thermal conditions in a northerly wintering shorebird is driven by body mass-related changes in organ size. *The Journal of Experimental Biology* 209:3141–3154
- Villanueva C, Walker BG, Bertellotti M (2012) A matter of history: effects of tourism on physiology, behaviour and breeding parameters in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at two colonies in Argentina. *Journal of Ornithology* 153:219–228. doi: 10.1007/s10336-011-0730-1
- Visser M, Van Noordwijk AJ, Tinbergen J, Lessells C (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265:1867–1870. doi: 10.1098/rspb.1998.0514
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147:164–172. doi: 10.1007/s00442-005-0299-6
- Visser ME, te Marvelde L, Lof ME (2012) Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology* 153:75–84. doi: 10.1007/s10336-011-0770-6
- Voltura KM, Schwagmeyer PL, Mock DW (2002) Parental feeding rates in the House sparrow, *Passer domesticus*: are larger-badged males better fathers? *Ethology* 108:1011–1022. doi: 10.1046/j.1439-0310.2002.00831.x
- Wada H, Breuner CW (2008) Transient elevation of corticosterone alters begging behavior and growth of White-crowned sparrow nestlings. *Journal of Experimental Biology* 211:1696–1703. doi: 10.1242/jeb.009191
- Wada H, Hahn TP, Breuner CW (2007) Development of stress reactivity in White-crowned sparrow nestlings: total corticosterone response increases with age, while free corticosterone response remains low. *General and Comparative Endocrinology* 150:405–413. doi: 10.1016/j.ygcen.2006.10.002
- Walker BG, Boersma PD, Wingfield JC (2005) Physiological and behavioral differences in Magellanic penguin chicks in undisturbed and tourist-visited locations of a colony. *Conservation Biology* 19:1571–1577
- Walker BG, Boersma PD, Wingfield JC (2006) Habituation of adult Magellanic penguins to human visitation as expressed through behavior and corticosterone secretion. *Conservation Biology* 20:146–154. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00271.x
- Wang Q, Buntin JD (1999) The roles of stimuli from young, previous breeding experience, and prolactin in regulating parental behavior in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Hormones and Behavior* 35:241–253. doi: 10.1006/hbeh.1999.1517
- Warham J (1990) *The petrels: their ecology and breeding systems*. A&C Black

- Watson H, Bolton M, Monaghan P (2015) Variation in early-life telomere dynamics in a long-lived bird: links to environmental conditions and survival. *Journal of Experimental Biology* 218:668–674. doi: 10.1242/jeb.104265
- Weimerskirch H (1990) The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic fulmar, *Fulmarus glacialisoides*. *Journal of Animal Ecology* 59:867–875. doi: 10.2307/5019
- Weimerskirch H, Barbraud C, Lys P (2000) Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology* 81:309–318. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[0309:SDIPIA]2.0.CO;2
- Weimerskirch H, Jouventin P (1997) Changes in population sizes and demographic parameters of six albatross species breeding on the French sub-Antarctic islands. *Albatross biology and conservation* 84–91
- Weimerskirch H, Lallemand J, Martin J (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the Wandering albatross. *Journal of Animal Ecology* 74:285–291. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00922.x
- West-Eberhard MJ (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press
- Western D, Ssemakula J (1982) Life history patterns in birds and mammals and their evolutionary interpretation. *Oecologia* 54:281–290. doi: 10.1007/BF00379994
- Wheeler M, de Villiers M, Altwegg R (2013) Effect of human disturbance on the behavioural responses and offspring survival of grey-headed albatrosses *Thalassarche chrysostoma* at Subantarctic Marion Island. *African Journal of Marine Science* 35:533–543. doi: 10.2989/1814232X.2013.860048
- Williams GC (1957) Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11:398–411. doi: 10.2307/2406060
- Williams TD (1994) Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 69:35–59. doi: 10.1111/j.1469-185X.1994.tb01485.x
- Wilson AJ, Nussey DH (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25:207–214. doi: 10.1016/j.tree.2009.10.002
- Wingfield JC (1994) Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. In: *Perspectives in comparative endocrinology*. National Research Council of Canada, Ottawa, pp 520–528
- Wingfield JC, Hunt KE, Breuner CW, Dunlap K, Fowler GS, Freed L, Lepson J (1997) Environmental stress, field endocrinology, and conservation biology. In: *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 95–131
- Wingfield JC, Williams T, Visser M (2008) Introduction. Integration of ecology and endocrinology in avian reproduction: a new synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:1581–1588. doi: 10.1098/rstb.2007.0012

- Wingfield JC (2005) The concept of allostasis: coping with a capricious environment. *Journal of Mammalogy* 86:248–254. doi: 10.1644/BHE-004.1
- Wingfield JC, Deviche P, Sharbaugh S, Astheimer LB, Holberton R, Suydam R, Hunt K (1994) Seasonal changes of the adrenocortical responses to stress in redpolls, *Acanthis flammea*, in Alaska. *Journal of Experimental Zoology* 270:372–380. doi: 10.1002/jez.1402700406
- Wingfield JC, Kelley JP, Angelier F (2011) What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Current Zoology* 57:363–374. doi: 10.1093/czoolo/57.3.363
- Wingfield JC, Kitaysky AS (2002) Endocrine responses to unpredictable environmental events: stress or anti-stress hormones? *Integrative and Comparative Biology* 42:600–609. doi: 10.1093/icb/42.3.600
- Wingfield JC, Maney DL, Breuner CW, Jacobs JD, Lynn S, Ramenofsky M, Richardson RD (1998) Ecological bases of hormone-behavior interactions: the “emergency life history stage.” *The American Zoologist* 38:191–206. doi: 10.1093/icb/38.1.191
- Wingfield JC, Patrick Kelley J, Angelier F, Chastel O, Lei F, Lynn SE, Miner B, David JE, Li D, Wang G (2011b) Organism–environment interactions in a changing world: a mechanistic approach. *Journal of Ornithology* 152:279–288. doi: 10.1007/s10336-011-0668-3
- Wingfield JC, Ramenofsky M (1999) Hormones and the behavioral ecology of stress. In: *Stress physiology in Animals*. PHM Balm, pp 1–51
- Wingfield JC, Sapolsky RM (2003) Reproduction and resistance to stress: when and how? *Journal of Neuroendocrinology* 15:711–724. doi: 10.1046/j.1365-2826.2003.01033.x
- Withers PC (1977) Measurement of VO₂, VCO₂, and evaporative water loss with a flow-through mask. *Journal of Applied Physiology* 42:120–123. doi: 10.1152/jappl.1977.42.1.120
- Wolf J, Wade M (2009) What are maternal effects (and what are they not)? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1107–1115. doi: 10.1098/rstb.2008.0238
- Wunderle J (1991) Age-specific foraging proficiency in birds. *Current ornithology* 8:273–324
- Yellayi S, Naaz A, Szewczykowski MA, Sato T, Woods JA, Chang J, Segre M, Allred CD, Helferich WG, Cooke PS (2002) The phytoestrogen genistein induces thymic and immune changes: a human health concern? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:7616–7621. doi: 10.1073/pnas.102650199
- Yokota S, Moriya N, Iwata M, Umezawa M, Oshio S, Takeda K (2013) Exposure to diesel exhaust during fetal period affects behavior and neurotransmitters in male offspring mice. *The Journal of Toxicological Sciences* 38:13–23. doi: 10.2131/jts.38.13

- Young R, Barger C, Dorresteijn I, Hausmann MF, Kitaysky AS (2016) Telomere length and environmental conditions predict stress levels but not parental investment in a long-lived seabird. *Marine Ecology Progress Series* 556:251–259. doi: 10.3354/meps11864
- Young RC, Welcker J, Barger CP, Hatch SA, Merklung T, Kitaiskaia EV, Hausmann MF, Kitaysky AS (2017) Effects of developmental conditions on growth, stress and telomeres in black-legged kittiwake chicks. *Molecular Ecology* 26:3572–3584. doi: 10.1111/mec.14121
- Yu L, Chen M, Liu Y, Gui W, Zhu G (2013) Thyroid endocrine disruption in Zebra fish larvae following exposure to hexaconazole and tebuconazole. *Aquatic Toxicology* 138–139:35–42. doi: 10.1016/j.aquatox.2013.04.001
- Zanette L, MacDougall-Shakleton E, Clinchy M, Smith JNM (2005) Brown-headed cowbirds skew host offspring sex ratios. *Ecology* 86:815–820. doi: 10.1890/04-0809
- Zann RA (1996) *The zebra finch: a synthesis of field and laboratory studies*. Oxford University Press, Oxford ; New York
- Zera AJ, Harshman LG (2001) The physiology of life history trade-offs in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:95–126. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114006

ANNEXES



Pour que la vie soit un conte de fée, il suffit peut-être simplement d'y croire... –

Walt Disney

Mesures supplémentaires réalisées sur le Moineau domestique

Mesures comportementales

- La néophobie,

Ce test a été réalisé dans des cages individuelles placées dans une pièce prévue à cet effet (température et hygrométrie stables et contrôlées). Les cages ont été visuellement séparées les unes des autres pour ne pas que les individus s'influencent les uns les autres lors de la réalisation des tests. Initialement, les cages contenaient de l'eau et de la nourriture *ad libitum*. Les oiseaux y étaient laissés ainsi en phase d'habituation – à la captivité et à la cage – jusqu'au lendemain. Les oiseaux étaient alors pesés et la nourriture leur était immédiatement retirée. Au bout d'un certain temps (1 heure 30 à 3 heures), les individus ont à nouveau été pesés. A la suite de cette pesée, chaque oiseau était maintenu en sac en toile durant quelques minutes hors de sa cage afin qu'une gamelle de nourriture placée à proximité d'un objet nouveau pour l'animal (une boîte de conserve) y soient installés. Après relâcher de l'oiseau dans sa cage, le temps nécessaire pour qu'il retourne s'alimenter a alors été relevé durant une heure grâce à un enregistrement vidéo à l'aide d'une GoPro Hero Session.

- La néophilie,

Ce test a été réalisé dans des cages individuelles, visuellement séparées les unes des autres, placées dans une pièce prévue à cet effet (température et hygrométrie stables et contrôlées). Les oiseaux étaient placés dans des cages contenant de l'eau et de la nourriture *ad libitum*. Ils étaient laissés ainsi en phase d'habituation – à la captivité et à la cage – jusqu'au lendemain. Pendant que chaque oiseau était maintenu en sac en toile durant quelques minutes ; un objet nouveau pour l'animal (une gomme) a été installé sur l'un des perchoirs présents dans la cage. A la différence du test de néophobie, ce nouvel objet se trouvait donc à distance de la gamelle de nourriture. Après relâcher de l'oiseau dans sa cage, le temps nécessaire pour qu'il s'approche à moins d'un oiseau de ce nouvel objet a été relevé durant une heure grâce à un enregistrement vidéo à l'aide d'une GoPro Hero Session.

- La réponse face à un prédateur,

Ce test a été réalisé dans des cages individuelles, visuellement séparées les unes des autres, placées dans une pièce prévue à cet effet (température et hygrométrie stables et contrôlées). Les oiseaux étaient capturés et immédiatement placés dans une cage contenant de l'eau et de la nourriture *ad libitum*. Ils étaient laissés ainsi en phase d'habituation – à la captivité et à la cage – jusqu'au lendemain. Le temps mis par l'observateur pour capturer l'oiseau dans sa cage a alors mesuré. Il est un bon estimateur de la réponse de fuite face à un prédateur.

- L'Open-field,

Le dispositif utilisé pour réaliser cette variante du test en Open-field était une pièce de 1 m x 3 m x 2 m comprenant 3 arbres artificiels. L'oiseau a été introduit sur le côté du dispositif et y a été laissé pendant 20 minutes. Deux caméras filmaient les déplacements de l'oiseau. Lors du visionnage de ces vidéos, le nombre de visites réalisées par l'oiseau sur chaque branche de chaque arbre a été relevé. De plus, le temps passé en vol, c'est-à-dire à explorer le dispositif a été noté. L'heure de passage dans le dispositif d'Open-field a également été notée pour chaque individu.

- L'immobilité tonique,

La mesure d'immobilité tonique consistait à placer l'oiseau sur le dos, à appliquer une légère pression sur sa cage thoracique durant 10 secondes, à relâcher son étreinte très doucement, et à chronométrer le temps nécessaire à l'oiseau pour se retourner et se remettre sur ses pattes (Figure 32). Si au bout d'1 minute, l'oiseau ne s'était toujours pas retourné, l'oiseau était rattrapé et l'essai a été considéré comme raté. Le test s'arrêtait au bout de 5 essais ratés consécutifs ou 2 essais réussis.



Figure 32 : Réalisation d'une immobilité tonique sur un poussin de Moineau domestique. Après application d'une légère pression sur la cage thoracique, l'étreinte est doucement relâchée et le temps nécessaire pour se retourner est relevé à l'aide d'un chronomètre.

Mesures cognitives

Chez le Moineau domestique, deux tests développés spécifiquement pour cette espèce par Papp et al. (2015) ont été réalisés sur des juvéniles. Le principe général de ces deux tests était que l'oiseau parvienne à accéder à une source de nourriture en utilisant son bec comme outil. Le premier test nécessitait que l'oiseau se serve de son bec pour pousser un bouchon qui obstruait l'accès à la nourriture (Figure 33A) tandis que le second nécessitait que l'oiseau se serve de son bec pour soulever des cure-dents qui retenaient une carte plastifiée empêchant l'accès à la nourriture (Figure 33B). Afin de ne pas perturber les oiseaux lors de la réalisation de ces tests, des enregistrements vidéos ont été réalisés à l'aide de GoPro Hero Session.



Figure 33 : Dispositifs utilisés pour évaluer les capacités cognitives des Moineaux domestiques exposés à du Tébuconazole durant leur croissance. Ces tests ont été réalisés lorsque les oiseaux avaient 73 et 74 jours. (A) l'oiseau doit se servir de son bec pour pousser le bouchon (B) l'oiseau doit se servir de son bec pour retirer les cure-dents et soulever la carte qui obstrue l'accès à la nourriture. D'après Papp et al., 2015.

Finalisation de l'Article sur le Hamster d'Europe rédigé dans le cadre de mon stage universitaire de Master 2

Impact of artificial light at night on the foraging behaviour of the European Hamster: consequences for the introduction of this species in suburban areas.

Sophie DUPONT¹, Lauréline GUINNEFOLLAU², Christiane WEBER³ and Odile PETIT⁴

¹ *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, ULR, UMR 7372, Villiers en Bois, France*

² *Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France*^[1]_[SEP]

³ *TETIS CNRS, Université de Montpellier, Montpellier, France*

⁴ *Cognitive and Social Ethology group, PRC, CNRS, IFCE, INRA, Université de Tours,*

37380 – Nouzilly, France.

*Corresponding author. E-mail: sophie.dupont@cebc.cnrs.fr

Abstract

Among the urbanization pressures, the artificial light at night (ALAN) inherent to urban areas can be problematic, particularly for nocturnal species. Populations of European hamsters (*Cricetus cricetus*) have dramatically decreased in France since 1972 because of habitat loss due to urbanisation and changes in agricultural methods. The conservation project Life Alister aims to increase the abundance of this species in suburban areas via hamster release. However, the success of this population-restoration project may be compromised due to the possible effects of ALAN on the daily and seasonal cycles and behaviour of this nocturnal species. To understand how hamsters may respond to relocation, we experimentally studied the impact of ALAN on hamster foraging, a decisive behaviour for survival in natural habitats. This study assessed the behavioural responses of 18 animals when choosing between two food sources of different palatability in two different lighting conditions: artificial light (4 or 40 lux) or darkness. Our results show that hamsters avoided lighting that mimics suburban streetlights, particularly when grooming. Moreover, this study reveals that hamsters do not avoid street-lit areas when highly palatable food is present. Our results suggest that the adverse effects of ALAN on the behaviour of hamsters released on the outskirts of developed suburban areas could be limited by restricting the number of street lights, moderating the intensity of street lighting, or switching lights off during the hours hamsters are active. We further recommend that wildlife managers avoid planting plants that are highly palatable to hamsters close to lighting in suburban areas to limit the risk of predation for this species.

Key-words: *Conservation, Cricetus cricetus, Anthropization, street light*

Introduction

Given the increase of the human population living in urban areas (Seto et al. 2010) that has been observed in the last 50 years, urbanisation has dramatically expanded, invading rural areas and exposing wildlife to new environmental pressures. The decrease observed in the Alsatian population of European hamster (*Cricetus cricetus*) since 1972 is reported to be caused by habitat loss resulting from urbanisation and changes in agricultural practices, notably intensive cereal monoculture (O'Brien, 2015; Tissier et al., 2016a and 2017). This species is listed on the 4th annex of the European Union Directive for habitat conservation as a highly threatened mammal species and the steady decline of the population in France has alerted authorities of the importance of protecting the almost extinct population, which is located in the Alsace region (Villemey et al., 2013). In addition to national conservation programs, the Life Alister project aims to develop the presence of this species in suburban areas (LIFE Biodiversity ALISTER (LIFE12 BIO/FR/000979)). Indeed, populations of hamsters have successfully habituated to anthropization in other regions of Europe, such as Austria (Franceschini and Millesi, 2003), Russia and Ukraine (Feoktistova et al., 2013) and Slovakia (Canady, 2013) where cities have expanded into hamster habitats, a process called synurbanisation (Surov et al., 2016). However, artificial light at night (ALAN), inherent to urban areas, can be problematic for hamster survival after release. While ensuring the comfort and safety of humans through the night in urban areas, ALAN has negative effects on organisms living in anthropic environments (Gaston et al., 2014, 2015a, 2015b; Navara and Nelson, 2007). For instance, ALAN disrupts circannual cycles such as reproduction seasonality (Goldman, 2001; Dominoni et al., 2013; Robert et al., 2015; Le Tallec et al., 2016; Gaston et al., 2017) which can lead to decreased reproductive success (Ikeno et al., 2014; Cissé et al., 2017 but see Stracey et al. 2014 for increased reproductive success of birds).

ALAN can also generate the appearance of a “night light niche” (Garber, 1978; Russ et al., 2015; Silva et al., 2017), corresponding to the colonisation of the nocturnal niche by diurnal species and thus increasing interspecies competition and predation. Animals can also modify their foraging patterns in response to increased nocturnal visibility to reduce their risk of predation (reported in fishes: Clark and Levy, 1988; Becker et al., 2013 and in rodents: Clarke, 1983; Kotler et al., 1991; Bird et al., 2004; Farnworth et al., 2016). More precisely, in rodents, interested vertebrate family in this study, Farnworth et al. (2016) demonstrated, for instance, the association between illuminated area and predation risk in both captive and wild mice. In addition, Bowers (Bowers, 1988) reported that desert rodents show significantly more avoidance behaviour when an area of their habitat is illuminated during the period of full moon than during the new moon. As the successful hunting of prey appears to be facilitated by nocturnal illumination (Kaufman and Kaufman, 1982; Lockard and Owings, 1974; Price et al., 1984; Rosenzweig, 1974, Miller et al., 2017), prey species have had to adapt their behaviour to avoid illuminated areas of their environment (Clarke, 1983; Wolfe and Summerlin, 1989; Lima, 1998; Jacob et al., 2017; review: Beier, 2006), which they associate with a higher predation risk (Orrock et al., 2004; Navarro-Castilla et al., 2018; for a review, see Lima and Dill, 1990). Moreover, the avoidance of illuminated zones by rodents tends to reduce their foraging area and thus probably limits their available food resources (Bowers, 1988; Kotler, 1984a, 1984b; Price et al., 1984, Vijayan et al., 2018). Indeed, O’Dowd and Hay (1980) indicated that diet composition of rodents seems to be negatively correlated with predation risk.

In this study, we aim to evaluate the possible use of urbanised areas as habitats for the protection of the hamster in France. We focused on areas bordering developed zones (i.e. suburban areas), as these areas have lower levels of perturbation by humans and may thus provide favourable conditions for hamster conservation.

However, anthropic disturbance may impact the introduction of hamsters in suburban areas, in particular due to the effects of ALAN. European hamsters are nocturnal and territorial, so ALAN could modify their daily and seasonal cycles and change their behaviour, ultimately impacting individual fitness. For these reasons, we question whether the release of hamsters in suburban areas will actually facilitate restoration of this threatened population. In this paper, to understand how hamsters may respond to relocation, we experimentally studied the impact of artificial lighting on the foraging behaviour of the hamster. With this experiment, we aimed to determine how hamsters bred in captive conditions react when faced with two sources of food under different light intensities typically found in Alsatian cities (in terms of wavelength and light intensities). According to available literature, previously detailed, we hypothesised that the foraging pattern of hamsters will be modified when individuals are confronted with light in the environment and that hamsters will generally show an aversive response to ALAN.

Material and methods

Ethics statements

The experimental protocols followed EU Directive 2010/63/EU guidelines for animal experiments and the care and use of laboratory animals, and were approved by the Ethical Committee (CREMEAS) under agreement number *APAFIS#3809-2016012713151858*.

Animals

The 18 hamsters tested in this experiment were adults (2 years old) born and bred in the laboratory breeding centre of the Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien in Strasbourg, France. A balanced sex ratio of nine males and nine females was studied. To align with the solitary behaviour of this species, all individuals were housed individually in cages (dimensions 38.5 x 121.5 x 18 cm), which were enriched with nesting materials (cellulose and hay). Animals were maintained at a constant ambient temperature of 18 °C and a relative humidity of 55%.

Animals of this centre are bred to be released in the wild for repopulation purposes and are reared under normal photoperiod conditions. Therefore, during the daytime photoperiod, fluorescent lamps emitting 944 lux at mid-height, were synchronised with the sunrise and sunset outdoor natural rhythm and with their progressive light intensities variations. Kibbles (pellets 105; Safe, Augy, France, composed of 19.3% protein, 54.9% carbohydrates, 5.1% lipids, 4.2% cellulose, 5.0% minerals and 11.5% water) and water were available *ad libitum*. Hamsters were studied for 8 weeks after emerging from hibernation at the beginning of April 2016. Animals were manipulated using a box to move them from their cages to the experimental test arena in order to reduce stress and limit their contact with humans.

Foraging experiments

This experiment investigated whether ALAN modifies the foraging patterns of hamsters. To ensure that analogous suburban lighting conditions were successfully reproduced, a lux meter was used prior to testing to measure the light intensity a hamster would experience if 1) directly below the streetlight and 2) in the peripheral zone (at a distance of 15 m) of a streetlight in a suburban area. The distance between two street lamps in a Strasbourg periphery is an average of 35 m. The resulting intensities of 40 lux and 4 lux, respectively, were then reproduced in experimental conditions using light bulbs (Luxeon, type Rebel PC Amber-LXM2-PL010000, dominant wavelength 591.0 nm) that imitate the high-pressure sodium bulbs used in the current lighting system of Strasbourg, Alsace, France.

We built a test arena (dimensions 150 x 80 x 50 cm) composed of two compartments connected via a 10 cm x 10 cm opening, and placed it in a dark room (Figure 1A). An identical source of artificial light (an amber LED emitting at 0, 4 or 40 lux) was placed 80 cm above the floor of each compartment. One of the compartments was randomly chosen as the ALAN environment, or “illuminated compartment” (IC). The other compartment, the “dark compartment” (DC), remained unlit (i.e. 0 lux).

At the opening between the compartments, on a perimeter of 5 cm², we measured 0.2 lux; this region was considered a secure area of the arena (Wolfe and Summerlin, 1989, Kotler et al., 1991, Clarke, 1983). Indeed, in the dark, hamsters are less visible to predators. At the beginning of each trial, the animal was removed from its cage and placed in the arena's entrance opening located midway between the LEDs (i.e. between the two compartments).

The hamsters were tested in two different conditions (Figure 1B). A light intensity of 4 or 40 lux was applied in the IC in both conditions, but the food source differed. In the high-quality food (HQF) condition, two live mealworms (1.2 cm, Truffaut) were placed below the functioning LED in the IC. This food is considered to be highly palatable for this species (Yves Handrich, personal communication). A low palatability food (two kibbles that they were accustomed to consume) was placed in the DC. In the low-quality food (LQF) condition, two kibbles were placed in each of the compartments. Then, this corresponded to our control treatment. Eight trials of 15 min each at 4 or 40 lux (Figure 1B) were conducted for each individual in HQF and LQF conditions in randomly assigned order to limit any experimental design bias related to the location of the illuminated compartment (left or right) and trial schedule (morning or afternoon). This trial duration was chosen to let individuals exploring all the arena and eating food without possibility of habituation. In addition, because we aimed to study the natural behaviour of hamsters encountering light in their environment, no acclimation period was considered.

Each 15-min trial was filmed using an infrared camera placed above the arena. Data were recorded by video monitoring. During the viewing, observers were blinded to the light intensity applied but not to the food quality condition because mealworms and kibbles are easy to distinguish. The time spent by individuals in IC and DC was calculated for each test. The proportion of time of foraging and grooming behaviour was recorded as well as the compartment in which the behaviour was performed was recorded.

“Foraging” refers to any behaviour related to the active seeking or manipulation of food. Both mealworms and kibbles require several bites by hamsters in order to be entirely consumed. The term “grooming” refers to cleaning or scratching. Grooming behaviours were recorded because they could reflect individual stress level (Smolinsky et al., 2009). At the beginning of the testing period, none of the hamsters had previous experience of our experimental procedure.

Experiments were conducted between 9:00 am and 5:00 pm. For safety reasons, no testing was permitted by our administration during nights at the lab, so tests were conducted during the day. As this corresponds to the period when the hamsters would usually be asleep, we first ensured that individuals were sufficiently active. For 4 weeks, we filmed hamsters of a breeding room during the whole day and recorded their frequency of activities: mean hourly frequency of exploration was 2.45 ± 0.275 ; mean hourly frequency of foraging was 1.18 ± 0.202 ; mean hourly frequency of maintenance was 0.65 ± 0.085 ; with some individuals being quite active with 15 occurrences of exploration per hour, 12 occurrences of foraging per hour. Moreover, their frenzy observed in the presence of mealworms should indicated that they are perfectly awake during our trials, validated the testing schedules. In addition, wild hamsters have been reported to display surface activity during the day in urban environments despite that they are nocturnal animals (Schmelzer and Millesi, 2008).

Statistical analysis

All statistical analyses were performed using R.3.1.2 (R core Team, 2015). To analyse the behavioural responses of hamsters exposed to ALAN, we ran generalised linear mixed-effect models (GLMM) using the R package ‘lme4’. Individual identity was included as a random effect to consider pseudo-replication (i. e. replicates are not statistically independent because referring to the same individuals, Hurlbert, 1984) in each model. Best-fitting models were selected via an information-theoretic approach using the R package ‘multcomp’ and its ‘dredge’ function.

This package uses the corrected Akaike Information Criterion (AICc), the delta AIC (ΔAIC) and the Akaike weight (Burnham and Anderson, 2002). When $\Delta AIC > 2$, the decision-making rule applied was to select the model with the lowest AIC value. When $\Delta AIC < 2$, we chose the model with the lowest number of parameters by applying the principle of parsimony (supplementary material, Tables S2 and S3).

The first analysis concerned the time spent in each light condition. We ran two sets of models to explain our variable of interest by separating the two light intensity conditions (4 or 40 lux) in either HQF or LQF conditions. The response variable was expressed as the time spent by individuals in each compartment of the arena divided by the total proportion of time of a trial. We investigated the ability of hamsters to discriminate between our two compartments according to the light intensity thanks to paired Student's t-tests. We compared the time spent by each individual to chance level (50%: 450 out of 900 recorded seconds) using a binomial test.

The second analysis was the proportion of time spent engaged in behaviours (grooming or foraging). We ran two sets of models to explain our variables of interest in HQF and LQF conditions. The response variables were expressed as: (1) the time spent grooming in the illuminated compartment divided by the total time spent grooming, (2) the time spent foraging in the illuminated compartment of the arena divided by the total time spent foraging. The resulting proportions were considered a binomial distribution. 'Light intensity' (4 vs 40 lux) and 'sex' (male vs female) were fixed factors. Wald tests were performed to evaluate the effect of each fixed factor on these response variables.

The final analysis sought to determine the effect of food palatability on the time spent foraging in the illuminated compartment of the arena. We again considered the time spent foraging in the illuminated compartment divided by the total time spent foraging. The resulting proportion was considered a binomial distribution.

'Light intensity' (4 vs 40 lux), 'food quality' (HQF vs LQF) and 'sex' (male vs female) were fixed factors. Wald tests were again performed to compare the proportion of time of foraging in each condition and the effect of the light intensity on this variable.

To exclude a possible learning effect, only the first trial of each light intensity per food-quality condition for each hamster was considered in the analysis (N = 18 hamsters for each experimental condition). Analyses thus used data from four trials (LQF and HQF at 4 lux; LQF and HQF at 40 lux). We used Student's t-test to ensure that the time of day (Morning or Afternoon) and laterality (illuminated compartment on the left or the right of the arena) had no effect on the proportion of time of foraging and grooming and excluded these variables from our analysis (Grooming proportion of time: Student's t-Test, $P_{\text{Time of day}} = 0.765$; $P_{\text{Laterality}} = 0.158$; Foraging proportion of time: Student's t-test, $P_{\text{Time of day}} = 0.114$; $P_{\text{Laterality}} = 0.275$). We did not observe an effect of the 'trial order', considered as a fixed variable, in any model, so we decided to exclude this variable from our analyses.

Results

Time spent in each light condition

In both HQF and LQF conditions, we found that individuals spent significantly more time in the DC than the IC when the IC was illuminated at 40 lux (Table 1). More precisely, we highlighted that individuals spent significantly less time in the IC compared to the chance level (Student's t-test, $t = -2.62$, $P\text{-value} = 0.018$; $t = -2.14$, $P\text{-value} = 0.044$ respectively for HQF and LQF). We found no significant difference in the proportion of time spent in the DC and the IC when the IC was illuminated at 4 lux (Table 1). More precisely, we observed that individuals spent equal time in the IC compared to 50% (Student's t-test, $t = -0.350$, $P\text{-value} = 0.731$; $t = -1.50$, $P\text{-value} = 0.149$ respectively for HQF and LQF).

Distribution of grooming and foraging behaviours

The best-fitting model for the proportion of time hamsters spent grooming in the HQF and LQF conditions included only the light intensity (see Table S1 and S3, respectively). More precisely, individuals groomed 4.34 and 4.08% longer in the IC when it was illuminated at 4 lux rather than 40 lux respectively for the HQF and LQF (Figure 2 and Table 2).

The best-fitting model for the proportion of time spent foraging in the HQF condition only included the light intensity (see Table S1). Individuals foraged significantly 8.26% longer in the IC at 4 lux rather than at 40 lux (Figure 3 and Table 2). For the LQF condition, the best-fitting model also only included light intensity (Table S2), but unlike in the HQF condition, individuals foraged only marginally 2.07% longer in the IC at 4 lux than at 40 lux (Table 2).

Effect of food palatability on the proportion of time of foraging in the IC

Considering the proportion of time of foraging in the IC, the best-fitting model solely included the food quality. Individuals foraged 12.5% longer in the IC when we placed a mealworm (HQF condition) rather than a kibble (LQF condition) below the light, whatever the light intensity (Wald's test, $z = 6.78$, $P\text{-value} < 0.001$; Figure 4 and Table 1). Then, hamsters increased their visibility to predators (i. e. frenzied and risky behaviours) in presence of highly attractive food.

Discussion

In this study, we experimentally tried to simulate the impact of public lighting, one of the main pressures encountered by wildlife in suburban habitats, which can entail serious consequences for the food-seeking behaviour of hamsters. Our strategy differs from other contexts in Europe (Franceschini and Millesi, 2003; Feoktistova et al., 2013; Canady, 2013; Surov et al., 2016) since the hamsters that will be released are born in captivity and must adapt immediately to suburban conditions to survive.

Our experiment may predict how hamsters could react in such an urban environment. First, we demonstrated that individuals generally avoided the illuminated area, especially in the case of high light intensity. In addition, our study also reveals that hamsters show frenzied and risky behaviours when confronted with highly attractive food. Therefore, our results suggest that introducing hamsters in suburban areas could be a feasible project but attention should be drawn to the light intensity applied and to the distance between high-quality food patches and streetlights location.

In this study, we demonstrated that individuals generally avoided the illuminated compartment, particularly for grooming behaviours. We also found that the level of avoidance of hamsters depended on the light intensity of the illuminated area. Indeed, a low intensity of 4 lux (which reproduces the lighting in the peripheral zone of a streetlight) disturbed less their foraging than a lighting intensity of 40 lux (the equivalent of the lighting directly below a streetlight).

We can suggest that any hamster living in a suburban environment would probably avoid areas with street lighting, whatever its origin. Our results confirm our predictions and corroborate the findings of previous literature. Indeed, this interpretation is supported by previous studies that demonstrated that rodents avoid illuminated areas of their habitats (Farnworth et al. (2016) , Bowers, 1988) and that this behaviour can be adaptive since it allows prey species to avoid being detected by predators (Lockard and Owings, 1974; Rosenzweig, 1974; Kaufman and Kaufman, 1982; Clarke, 1983; Price et al., 1984; Wolfe and Summerlin, 1989; Lima, 1998; Jacob et al., 2017; Miller et al., 2017; review: Beier, 2006), by associating light to predation risk (Orrock et al., 2004; Navarro-Castilla et al., 2018; for a review, see Lima and Dill, 1990). Moreover, the avoidance of illuminated zones by rodents tends to reduce their foraging area and thus probably limits their food opportunities (Kotler, 1984a, 1984b; Price et al., 1984; Bowers, 1988; Vijayan et al., 2018). Indeed, O'Dowd and Hay (1980) indicated that diet composition of rodents seems to be negatively correlated with predation risk.

The hamster is a territorial and solitary species, so the probable restriction of resources due to ALAN in suburban areas might lead this animal to increase 1) the time budget allocated to foraging in its home range, and/or 2) the distances it travels – i.e. beyond the borders of its own territory - in order to complete potential food stock, both possibly entailing more frequent intraspecific conflicts. This would increase predation risk and reduce foraging efficiency (i.e. energy intake/energy used for foraging). Consequently, the highly developed lighting system in large suburban areas of Alsace is expected to have a negative impact on hamsters. Limiting the number of lamp posts, applying moderate levels of lighting or switching off streetlights during the hamsters' period of activity might be a solution to limit the adverse effects of ALAN on the behaviour, body condition and survival of hamsters released on the outskirts of suburban areas. The application of these measures would create favourable conditions for the release of hamsters raised in captivity. More generally, such conditions may be favourable to any wildlife species.

Our study also reveals that although hamsters are able to discriminate between both compartments, they show frenzied and risky behaviours when confronted with highly attractive food. If we extrapolate this lab situation to real suburban conditions, this attitude renders them vulnerable to predation. Indeed, instead of hoarding food from the illuminated compartment to the dark compartment as they do classically by going back to their burrow in order to consume the food (Ziomek et al., 2009), they chose here to consume the mealworm immediately, were focused on food and stopped to be vigilant. Their natural aversion to light appears to be modified by the palatability of food as it has been demonstrated in other species (Nonacs and Dill, 1990a, b; Underwood et al., 2017). In a real-life context, such behaviour would render them easily detectable by a predator. As a consequence, the success of releasing hamsters in suburban areas must anticipate the provision of palatable food (i.e. planting flowered meadows) at a sufficient distance from lighting equipment to decrease their vulnerability to predators.

It should be noted that this study is part of a larger research programme that will help providing advice for territorial planning in order to successfully reintroduce this species in suburban areas, and will thus contribute to the restoration of viable populations in France. Indeed, we believe that testing how captive-bred animals might cope with challenging environment in controlled conditions is a necessary step before releasing animals in the wild for conservation purposes. Another essential step will be to habituate captive hamsters to wild conditions (in outdoor enclosures during day and night) before releasing them in fields to increase their survival. This is at the agenda of the current French National Plan of Actions of the French government.

Conflicts of interest

The funders played no role in the study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.”

Acknowledgments

This work was supported by the LIFE + Biodiversity grant No. LIFE12 BIO/FR/000979 and the Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie. We are indebted to Pierre Ulrich, Mark Torzynski and all the members of the Cognitive and Social Ethology group for their assistance in the fieldwork.

Language has been edited by Joanna Lignot, a professional English copy editor.

References

- Becker A, Whitfield AK, Cowley PD, Järnegren J, Næsje TF (2013) Potential effects of artificial light associated with anthropogenic infrastructure on the abundance and foraging behaviour of estuary-associated fishes. *Journal of Applied Ecology* 50:43-50. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12024>
- Beier P (2006) Effects of artificial night lighting on terrestrial mammals. In: Rich C, Longcore T (Eds), *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*. Washington D.C., Island Press, 19-42.
- Bird BL, Branch LC, Miller DL (2004) Effects of coastal lighting on foraging behaviour of beach mice. *Conservation Biology* 18: 1435–1439. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00349.x>
- Bowers MA (1988) Seed removal experiments on Desert rodents: the microhabitat by moonlight effect. *Journal of Mammalogy* 69: 201-204. <https://doi.org/10.2307/1381778>
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer, New York.
- Čanády A (2013) New site of the European hamster (*Cricetus cricetus*) in the urban environment of Košice city (Slovakia). *Zoology and Ecology* 23: 61-65. <https://doi.org/10.1080/21658005.2013.769701>
- Cissé YM, Russart KL, Nelson RJ (2017) Depressive-like behaviour is elevated among offspring of parents exposed to dim light at night prior to mating. *Psychoneuroendocrinology* 83: 182-186. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2017.06.004>
- Clark CW, Levy DA (1988) Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *The American Naturalist* 131: 271–290. <https://doi.org/10.1086/284789>

- Clarke JA (1983) Moonlight's influence on predator-prey interactions between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 13: 205–209. <https://doi.org/10.1007/BF00299924>
- Dominoni D, Quetting M, Partecke J (2013) Artificial light at night advances avian reproductive physiology. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 280: 1-8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3017>
- Farnworth B, Innes J, Waas JR (2016) Converting predation cues into conservation tools: The effect of light on mouse foraging behaviour. PloS one 11: e0145432. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145432>
- Feoktistova NY, Meschersky IG, Tovpinetz NN, Kropotkina MV, Surov AV (2013) A history of common hamster (*Cricetus cricetus*) settling in Moscow (Russia) and Simferopol (Ukraine), Stubbe M. Gesellschaft für Wildtier-und Jagdforschung 38: 225–233.
- Franceschini C, Millesi E (2003) Influences on population development in urban living European Hamsters (*Cricetus cricetus*). In: Proceedings of the 11th, 14th, and 15th meeting of the International Hamster Workgroup. Budapest, Hungary (2003), Münsterschwarzach, Germany (2006) and Kerkrade, the Netherlands (2007), 14-17.
- Garber S (1978) Opportunistic feeding behavior of *Anolis cristatellus* (Iguaridae - Reptilia) in Puerto Rico. Transaction of the Kansas Academy of Science 81: 79-80.
- Gaston KJ, Duffy JP, Gaston S, Bennie J, Davies TW (2014) Human alteration of natural light cycles: causes and ecological consequences. Oecology 176: 917–931. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3088-2>
- Gaston KJ, Gaston S, Bennie J, Hopkins J (2015a) Benefits and costs of artificial nighttime lighting of the environment. Environmental Reviews 23: 1–10. <https://doi.org/10.1139/er-2014-0041>

- Gaston KJ, Visser ME, Hölker F (2015b) The biological impacts of artificial light at night: the research challenge. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370: 20140133. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2014.0133>
- Gaston KJ, Davies TW, Nedelec SL, Holt LA (2017) Impacts of artificial light at night on biological timings. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48: 49-68. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022745>
- Goldman BD (2001) Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. *Journal of Biological Rhythms* 16: 283-301. <https://doi.org/10.1177/074873001129001980>
- Hurlbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological monographs*, 54: 187-211.
- Ikeno T, Weil ZM, Nelson RJ (2014) Dim light at night disrupts the short-day response in Siberian hamsters. *General and Comparative Endocrinology* 197: 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.12.005>
- Jacob SA, Matter SF, Cameron GN (2017) Interactive effects of vegetation and illumination on foraging behavior of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Journal of Mammalogy* 98: 804–814. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx012>
- Kaufman DW, Kaufman GA (1982) Effect of moonlight on activity and microhabitat use by Ord's kangaroo rat (*Dipodomys ordii*). *Journal of Mammalogy* 63: 309-312. <https://doi.org/10.2307/1380644>
- Kotler BP (1984a) Harvesting rates and predatory risk in desert rodents; a comparison of two communities on different continents. *Journal of Mammalogy* 65: 91-96. <https://doi.org/10.2307/1381204>
- Kotler BP (1984b) Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65: 689–701. <https://doi.org/10.2307/1938041>

- Kotler BP, Brown JS, Hasson O (1991) Factors affecting gerbil foraging behaviour and rates of owl predation. *Ecology* 72: 2249–2260. <https://doi.org/10.2307/1941575>
- Le Tallec T, Théry M, Perret M (2016) Melatonin concentrations and timing of seasonal reproduction in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*) exposed to light pollution. *Journal of Mammalogy* 97: 753–760. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw003>
- Lima SL (1998) Non-lethal effects in the ecology of predator-prey interactions: What are the ecological effects of anti-predator decision making? *BioScience* 48: 25–34. <https://doi.org/10.2307/1313225>
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lockard RB, Owings DH (1974) Seasonal variation in moonlight avoidance by Bannertail kangaroo rats. *Journal of Mammalogy* 55: 189–193. <https://doi.org/10.2307/1379266>
- Miller CR, Barton BT, Zhu L, Radeloff VC, Oliver KM, Harmon JP, Ives AR (2017) Combined effects of night warming and light pollution on predator–prey interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1195>
- Navara KJ, Nelson RJ (2007) The dark side of light at night: Physiological, epidemiological, and ecological consequences. *Journal of Pineal Research* 43: 215–224. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2007.00473.x>
- Navarro-Castilla Á, Barja I, Díaz M (2018) Foraging, feeding, and physiological stress responses of wild wood mice to increased illumination and common genet cues, *Current Zoology* 64: 409–417. <https://doi.org/10.1093/cz/zox048>
- Nonacs P, Dill LM (1990a) Mortality risk versus food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology* 71: 1886–1892. <https://doi.org/10.2307/1937596>
- Nonacs P, Dill LM (1990b) Mortality risk versus food quality trade-offs in ants: patch use over time. *Ecological Entomology* 16: 73–80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1991.tb00194.x>

O'Brien J (2015) Saving the common hamster (*Cricetus cricetus*) from extinction in Alsace (France): potential flagship conservation or an exercise in futility? *Hystrix* 26: 89–94. <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.2-11230>

O'Dowd DJ, Hay ME (1980) Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61: 531-540. <https://doi.org/10.2307/1937419>

Orrock JL, Danielson BJ, Brinkerhoff RJ (2004) Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk, *Behavioral Ecology* 15: 433–437. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh031>

Price MV, Waser NM, Bass TA (1984) Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. *Journal of Mammalogy* 65: 353-356. <https://doi.org/10.2307/1381183>

R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org/>

Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291–318, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>

Robert KA, Lesku JA, Partecke J, Chambers B (2015) Artificial light at night desynchronizes strictly seasonal reproduction in a wild mammal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20151745. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1745>

Rosenzweig ML (1974) On the optimal above ground activity of bannertail kangaroo rats. *Journal of Mammalogy* 55: 193-199. <https://doi.org/10.2307/1379267>

Russ A, Rüger A, Klenke R (2015) Seize the night: European Blackbirds (*Turdus merula*) extend their foraging activity under artificial illumination. *Journal of Ornithology* 156: 123-131. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1105-1>

Schmelzer E, Millesi E (2008) Surface activity patterns in a population of European hamsters (*Cricetus cricetus*) in an urban environment. In: G. NECHAY [Eds] The Common Hamster in Europe. Ecology, management, genetics, conservation, reintroduction.

Seto KC, Sanchez-Rodriguez R, Fragkias M (2010) The new geography of contemporary urbanization and the environment. *Annual Review of Environment and Resources* 35: 167–194.

Silva AD, Diez-Méndez D, Kempnaers B (2017) Effects of experimental night lighting on the daily timing of winter foraging in common European songbirds. *Journal of Avian Biology* 48: 862-871. <https://doi.org/10.1111/jav.01232>

Smolinsky AN, Bergner CL, LaPorte JL, Kalueff AV (2009) Analysis of Grooming Behavior and Its Utility in Studying Animal Stress, Anxiety, and Depression. In: Gould T. (Eds) Mood and Anxiety Related Phenotypes in Mice. *Neuromethods*, vol 42. Humana Press, Totowa, NJ. https://doi.org/10.1007/978-1-60761-303-9_2

Stracey CM, Wynn B, Robinson SK (2014) Light pollution allows the Northern Mockingbird (*Mimus polyglottos*) to feed nestlings after dark. *The Wilson Journal of Ornithology* 126: 366-369. <https://doi.org/10.1676/13-107.1>

Surov AV, Poplavskaya NS, Bogomolov PL, Kropotkina MV, Tovpinetz NN, Katzman EA, Feoktistova NY (2016) Synurbanization of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758). *Russian Journal of Biological Invasions* 7: 69–76.

Tissier ML, Handrich Y, Robin J-P, Weitten M, Pevet P, Kourkgy C, Hibold C (2016a) How maize monoculture and increasing winter rainfall have brought the hibernating European hamster to the verge of extinction. *Scientific Reports* 6: 25531. <https://doi.org/10.1038/srep25531>

Tissier ML, Jumeau J, Croguennec C, Petit O, Hibold C, Handrich Y (2016b) An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (I) Lab HQFs of basic design features. *Ecological Engineering* 95: 738-742.

- Tissier ML, Handrich Y, Dallongeville O, Robin J-P, Habel C (2017) Diets derived from maize monoculture cause maternal infanticides in the endangered European hamster due to a vitamin B3 deficiency. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20162168. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2168>
- Underwood CN, Davies TW, Queirós AM (2017) Artificial light at night alters trophic interactions of intertidal invertebrates. *Journal of Animal Ecology* 86: 781-789. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12670>
- Vijayan S, Kotler BP, Tamar Tov-Elem L, Abramsky Z (2018) Effect of predation risk on microhabitat use by goldfish. *Ethology, Ecology and Evolution* 31: 1-11. <https://doi.org/10.1080/03949370.2018.1477837>
- Villemey A, Besnard A, Grandadam J, Eidenschenck J (2013) HQFing restocking methods for an endangered species: Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction. *Biological Conservation* 158: 147-154. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.007>
- Wolfe JL, Summerlin CT (1989) The influence of lunar light on nocturnal activity of the old-field mouse. *Animal Behavior* 37: 410-414.
- Ziomek J, Zgrabczyńska E, Poradzisz A (2009) The behaviour of the common hamster (*Cricetus cricetus*) under zoo conditions. *Der Zoologische Garten* 78: 221-231. <https://doi.org/10.1016/j.zoolgart.2009.08.006>

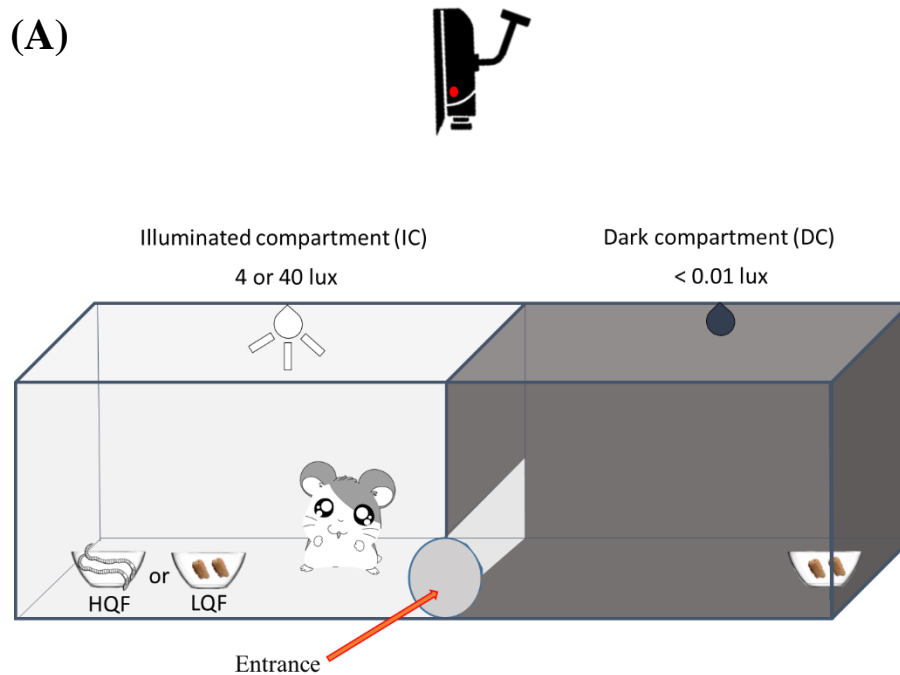
Table 1: Mean proportion (% , \pm S.D.) of time spent in each compartment (Dark Compartment (DC) or Illuminated Compartment (IC)) of the arena according to the food quality condition (HQF or LQF) and to the light intensity in the IC (4 lux or 40 lux). Proportion of time spent in the DC was significantly different between our two Food quality conditions only when the IC was illuminated at 40 lux.

Compartment	Proportion of time spent in each compartment (%)			
	Dark compartment		Illuminated compartment	
	4 lux	40 lux	4 lux	40 lux
HQF condition	50.6 \pm 7.5	55.9 \pm 9.6	49.4 \pm 7.5	44.1 \pm 9.6
LQF condition	55.4 \pm 13.0	59.2 \pm 16.2	44.6 \pm 13.0	40.8 \pm 16.2

Table 2: Mean proportion of time (% , \pm S.D.) spent grooming and foraging in both compartments of the arena (DC and IC) according to the Food quality condition (HQF or LQF) and to the light intensity in the Illuminated Compartment (IC, 4 lux or 40 lux). Proportion of grooming and foraging proportion of time in the IC was significantly different between our two experimental light intensities in both Food quality conditions.

Behaviour – Testing condition	Proportion of time spent in each compartment (%)			
	Dark compartment		Illuminated compartment	
	4 lux	40 lux	4 lux	40 lux
Grooming - HQF condition	60.1 \pm 29.7	62.6 \pm 37.1	39.9 \pm 29.7	37.3 \pm 37.1
Grooming - LQF condition	59.5 \pm 29.7	66.4 \pm 29.8	40.5 \pm 29.7	33.6 \pm 29.7
Foraging – HQF condition	43.4 \pm 15.6	48.3 \pm 19.6	56.7 \pm 15.6	51.8 \pm 19.6
Foraging – LQF condition	52.9 \pm 19.2	45.5 \pm 22.6	47.1 \pm 19.2	54.5 \pm 22.6

Figure 1: (A) Schematic representation of the test arena used for this experiment. Here, the left compartment is the Illuminated Compartment (IC). The source of light emitted was 4 or 40 lux. The right compartment is the Dark Compartment (DC) and contained an unlit amber LED. The two compartments are connected by an opening in the wall. Hamsters entered the arena through an opening (manually handled) located midway between the compartments. **(B)** Schematic representation of our experimental design. We performed 16 trials per individual hamster in a full-factorial design that included laterality (illuminated compartment on Left or Right of the test arena), time of the day (Morning or Afternoon), light intensity (4 lux or 40 lux) and food quality condition (HQF or LQF). We considered only the first trial for each light intensity and for each food quality condition. The four tests we are mentioning at the end of the paragraph were the ones used for the analysis, the others being conducted for checking the potential laterality and time of the day biases (but these trials were not used in the subsequent analyses).



(B)

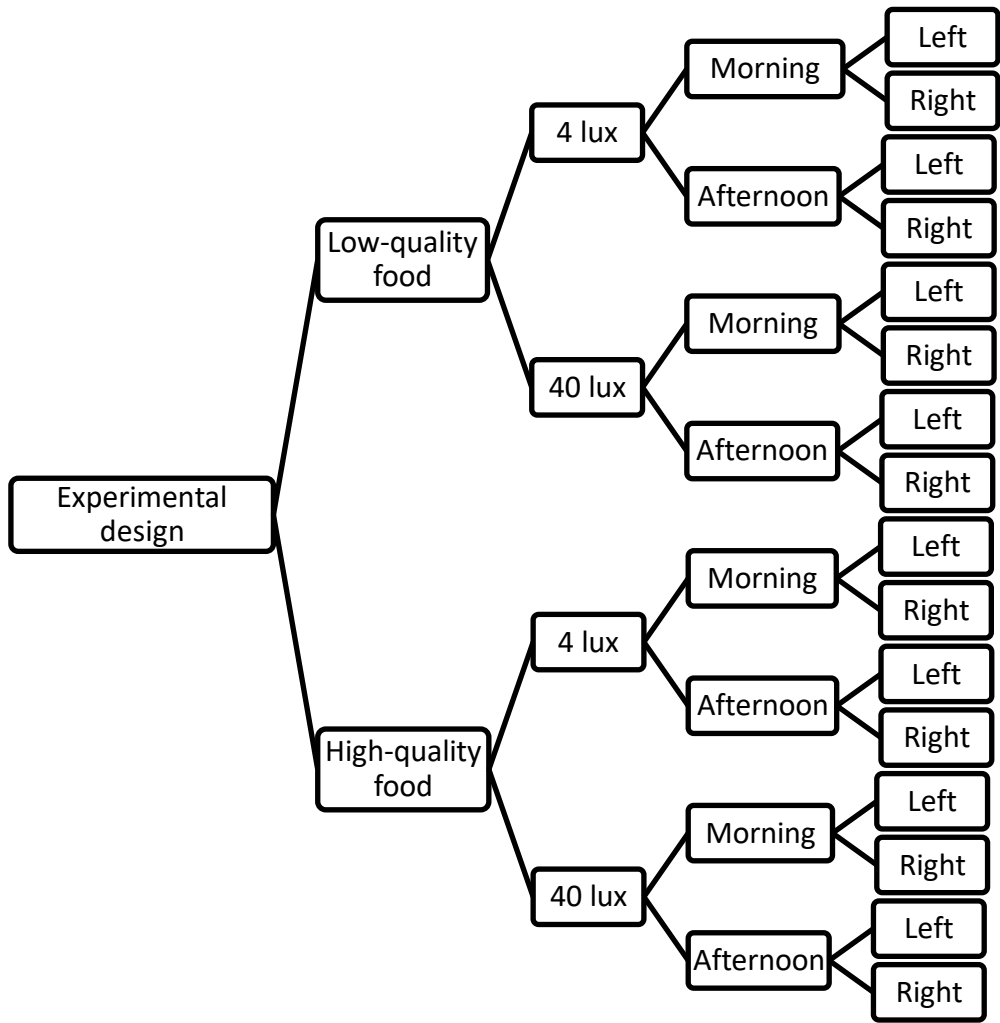


Figure 2: (A) In High-quality food condition, proportion of time spent grooming in the Illuminated Compartment (IC) according to the light intensity (4 lux or 40 lux) of this compartment. (B) In Low-quality food condition, proportion of time spent grooming in the Illuminated Compartment (IC) according to the light intensity (4 lux or 40 lux) of this compartment. The *** indicates the statistical difference at P -value < 0.001

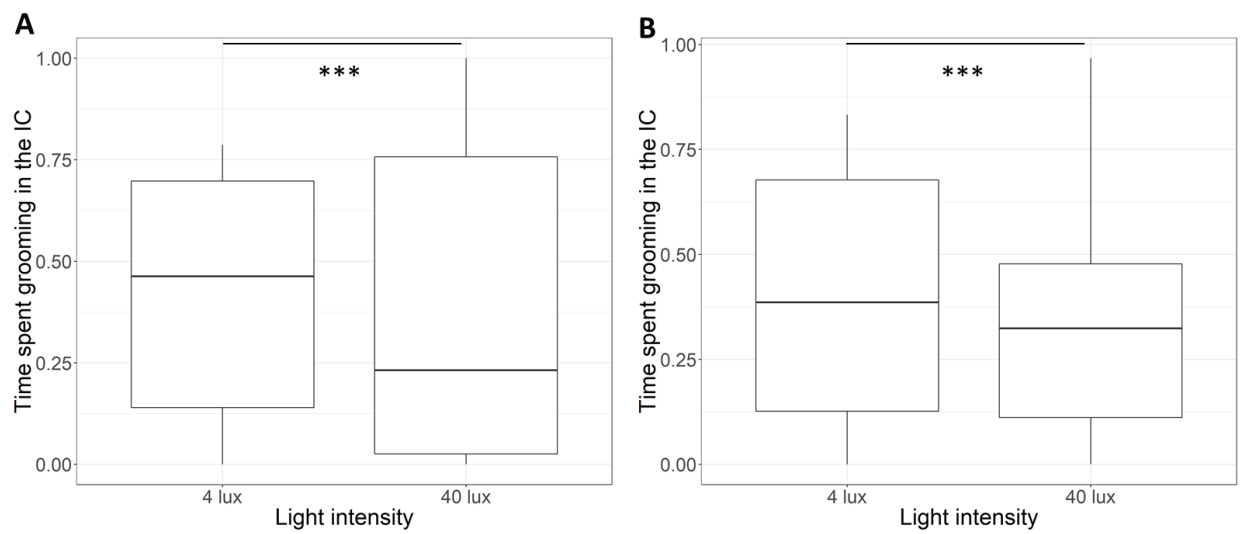


Figure 3: In the high-quality food (HQF) condition, the proportion of time hamsters spent foraging in the Illuminated Compartment (IC) according to the light intensity (4 lux or 40 lux) of this compartment. The *** indicates the statistical difference at P -value < 0.001

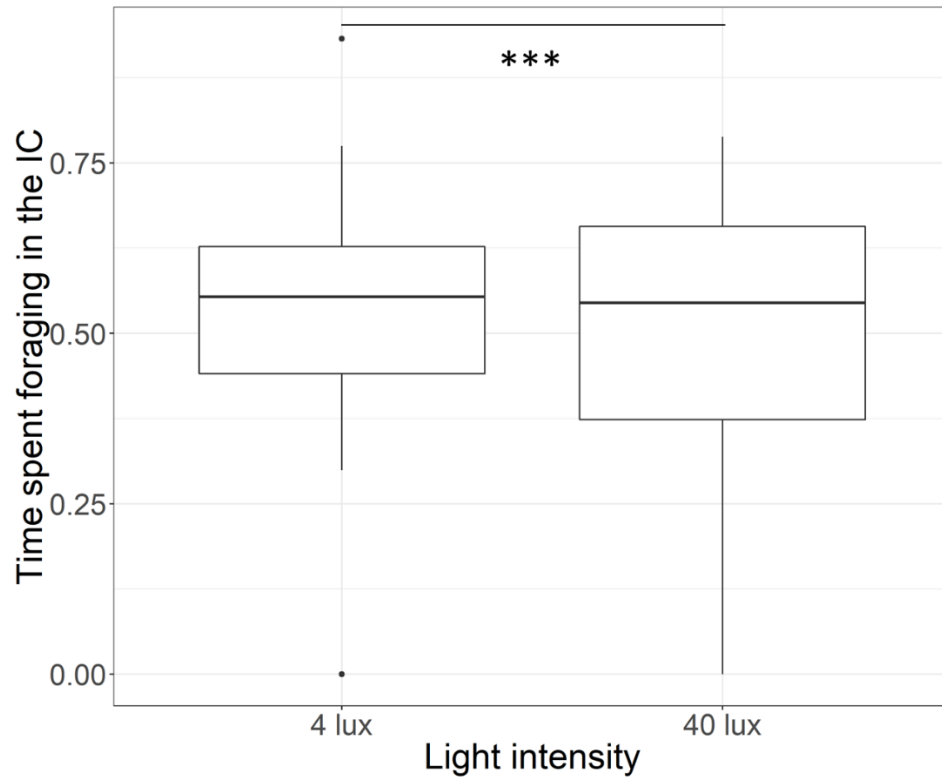
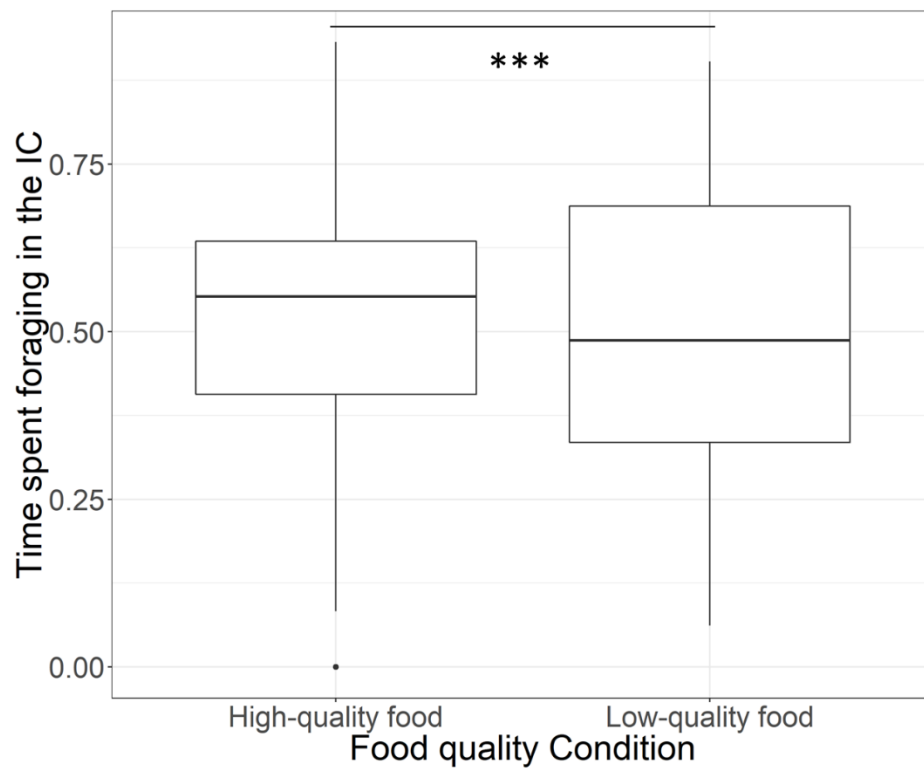


Figure 4: The effect of food quality on the proportion of time hamsters spent foraging in the Illuminated Compartment (IC) in the high-quality food (HQF) treatment (mealworms) and low-quality food (LQF) treatment (kibble) at 40 lux. The *** indicates the statistical difference at P -value < 0.001



Supplementary Information

Table S1:

Influence of light pollution on the grooming and foraging durations in High-quality food condition.

GLMM models selection table based on the Akaike Information Criterion (AICc). Presence (+) or absence (-) for qualitative effects, AICc computations and relative variable importance (Weight) are indicated for each model. Best models are shown in bold. Best models' parameter estimates are presented below the selection table.

<i>Grooming duration</i>					
Models	Light intensity	Sex	AICc	Δ AICc	Weight
Model 1	+		1053.2	0.000	0.780
Model 2	+	+	1055.7	2.54	0.219
Model 3			1069.5	16.4	0.000
Model 4		+	1071.9	18.7	0.000
Parameter estimates		χ^2	Df	<i>P</i> -value	
Intercept		0.912	1, 33	0.340	
Light intensity		18.6	1, 33	< 0.001	
Sex		0.002	1, 33	0.963	

<i>Foraging duration</i>					
Models	Light intensity	Sex	AICc	Δ AICc	Weight
Model 1	+		1041.6	0.000	0.781
Model 2	+	+	1044.1	2.54	0.219
Model 3			1065.3	23.7	0.000
Model 4		+	1067.6	26.0	0.000
Parameter estimates		χ^2	Df	<i>P</i> -value	
Intercept		3.38	1, 33	0.066	
Light intensity		25.6	1, 33	< 0.001	
Sex		0.001	1, 33	0.980	

Table S2:

Influence of light pollution on the grooming and foraging durations in low-quality food (LQF) condition.

GLMM models selection table based on the Akaike Information Criterion (AICc) to determine the best models. Presence (+) or absence (-) for qualitative effects, AICc computations and relative variable importance (Weight) are indicated for each model. Best models are shown in bold. Best models' parameter estimates are presented below the selection table.

<i>Grooming duration</i>					
Models	Light intensity	Sex	AICc	Δ AICc	Weight
Model 1	+		1659.8	0.000	0.550
Model 2	+	+	1660.2	0.400	0.450
Model 3			1712.6	52.9	0.000
Model 4		+	1712.8	53.0	0.000
Parameter estimates		χ^2	Df	P-value	
Intercept		0.248	1, 33	0.618	
Light intensity		55.2	1, 33	< 0.001	
Sex		2.27	1, 33	0.132	

<i>Foraging duration</i>					
Models	Light intensity	Sex	AICc	Δ AICc	Weight
Model 1	+		601.6	0.000	0.367
Model 2	+	+	602.5	0.840	0.240
Model 3			602.5	0.880	0.236
Model 4		+	603.3	1.70	0.157
Parameter estimates		χ^2	Df	P-value	
Intercept		1.69	1, 33	0.194	
Light intensity		3.40	1, 33	0.065	
Sex		1.78	1, 33	0.182	

Résumé

Le développement post-natal est une étape cruciale pour le reste de la vie d'un individu car c'est à ce moment que sont finalisées et mûries les fonctions physiologiques et comportementales individuelles et que la morphologie finale est acquise. Toute contrainte ou tout stress perçu par la progéniture pendant cette période peut avoir des conséquences morphologiques, physiologiques et/ou comportementales non-négligeables à court mais aussi à long terme. In fine, c'est alors sa fitness qui peut être affectée par la qualité des conditions de développement subies. Ce doctorat vise à améliorer notre compréhension de l'importance des conditions environnementales abiotiques (climat, dérangement anthropique et exposition à un pesticide) et des soins parentaux rencontrés durant la croissance sur la qualité des poussins produits. Grâce à l'étude des marqueurs du stress et de l'allostase (réponse au stress et longueur des télomères) chez des poussins d'Albatros à sourcils noirs et de Pétrel des neiges, nous avons pu démontrer, dans un premier temps, qu'à court terme, la qualité des soins parentaux – approximée par l'âge des individus reproducteurs – était un facteur très important pour la mise en place du phénotype du poussin. Dans un second temps, la manipulation des taux de corticostérone durant le développement chez des poussins de Moineau domestique (mimant une contrainte développementale) semble impacter à long terme les performances individuelles. En effet, à l'âge adulte, une réduction du métabolisme et des dépenses énergétiques, une réduction de l'attractivité sexuelle et une augmentation de l'investissement parental ont été mis en évidence. Au vu des résultats obtenus dans le cadre de ce doctorat, nous discutons de l'influence des conditions de développement sur la fitness des individus en s'appuyant sur les hypothèses évolutives détaillées dans la littérature scientifique.

Mots-clés : Développement post-natal, facteurs abiotiques, soins parentaux, physiologie du stress et de l'allostase, corticostérone, télomères, condition corporelle, comportement, Albatros à sourcils noirs, Pétrel des neiges, Moineau domestique

Abstract

Post-natal development is a crucial step for the rest of life. Indeed, individual physiological and behavioral functions are set-up and matured during that life-stage and final morphology is acquired at that time. Any stress or constraint perceived by the offspring during this period can have significant morphological, physiological and/or behavioral consequences in the short but also in the long term. In fine, an individual's fitness can be affected by the quality of its developmental conditions. This PhD aims to improve our understanding of the impact of abiotic developmental conditions (climate, human disturbance and exposure to a pesticide) and parental care on the quality of the produced chicks. Firstly, through the study of markers of stress and allostasis (stress response and telomere length) in Black-browed albatross and Snow petrel's chicks, we demonstrated that in the short term, the quality of parental care - approximated by the age of the breeding individuals - was a major factor determining a chick's phenotype. Secondly, the manipulation of corticosterone levels during development in House sparrow chicks (mimicking a developmental constraint) seems to have long-term impacts on individual performance. More precisely, in adulthood, I found that this experimental manipulation of developmental conditions was associated with a reduced metabolism, , a reduced sexual attractiveness, and an increased parental investment during adulthood. Using the results obtained during this PhD, I discuss the influence of developmental conditions on individual fitness in an evolutionary context.

Key-words: Post-natal development, abiotic factors, parental care, stress physiology, corticosterone, telomeres, body condition, maternal behaviour, Black-browed albatross, Snow petrel, House sparrow