



HAL
open science

Comment faire face à l'urbanisation ? Étude écophysiologique des bénéfices et contraintes d'un mode de vie urbain chez les passereaux

Erika Beaugeard

► To cite this version:

Erika Beaugeard. Comment faire face à l'urbanisation ? Étude écophysiologique des bénéfices et contraintes d'un mode de vie urbain chez les passereaux. Biologie animale. Université de La Rochelle, 2020. Français. NNT : 2020LAROS010 . tel-03343224

HAL Id: tel-03343224

<https://theses.hal.science/tel-03343224>

Submitted on 14 Sep 2021

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 UNIVERSITÉ



ÉCOLE DOCTORALE
Euclide

Centre d'Études Biologiques de Chizé UMR 7372

THÈSE

Présentée par :

Erika BEAUGEARD

Soutenue le 29 septembre 2020

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

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

Comment faire face à l'urbanisation ? Étude écophysiologique des bénéfices et contraintes d'un mode de vie urbain chez les passereaux



JURY :

Clémentine VIGNAL

Laurent GODET

Lisa JACQUIN

Yan ROPERT-COUDERT

Frédéric ANGELIER

François BRISCHOUX

Professeur, Sorbonne Université

Directeur de recherche CNRS, Université de Nantes

Maitre de conférences, Université de Toulouse 3

Directeur de recherche, La Rochelle Université

Chargé de recherche CNRS, CEBC-CNRS

Chargé de recherche CNRS, CEBC-CNRS

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

Directeur de thèse

REMERCIEMENTS

Tout le monde sait qu'une thèse, ça n'est pas de tout repos. Pour moi, elle a été un véritable bouleversement. Mon implication dans le travail associée à des événements personnels stressants ont mis mon corps à rude épreuve. Durant les deux tiers de ma thèse, j'ai souffert de douleurs chroniques. Rien de grave, mais de par leur chronicité et la difficulté à trouver des personnes aptes à les soigner, ces douleurs ont été une grande source de stress et de fatigue. Petit à petit je guéris, grâce aux soins apportés, mais aussi et surtout grâce au soutien de mes proches.

Les problèmes physiques mis de côté, la thèse a été pour moi une source d'enrichissement professionnel et personnel extrême. Durant cette thèse, j'ai été à la fois étudiante, chercheuse, statisticienne, rédactrice, expérimentatrice, comportementaliste, soigneuse, élèveuse, chef d'équipe, enseignante, animatrice, jardinière, bricoleuse... Clairement, je n'ai pas eu le temps de m'ennuyer. Et si j'ai pu faire tout ça, c'est d'abord grâce à mes encadrants, Fred et François.

D'abord, merci de m'avoir choisie pour cette thèse, de m'avoir si bien accueillie au sein de l'équipe, d'avoir pris le temps de tout m'expliquer, répondre à mes questions... Ensuite, merci pour votre disponibilité et votre réactivité tout au long de la thèse, car même si (vous l'avez compris je pense) j'aime l'autonomie, c'est quand même vachement plaisant de se sentir encadrée et « recadrée » quand c'est nécessaire. Aussi, parce que mes douleurs m'ont parfois ralenti dans mon travail, merci pour votre compréhension, votre patience, et votre gentillesse. Merci aussi pour votre bonne humeur et votre humour, je n'oublierai jamais les discussions caca ou les captures de moineaux en mode ninja. Bref, merci d'être humains.

Ensuite, parce que c'est probablement la personne avec qui j'ai passé le plus de temps durant cette thèse, je remercie Sophie, pour m'avoir formée aux rudiments de l'élevage de moineaux, et m'avoir présentée aux autres doctorants. Si le ramassage de graviers ou le montage d'étagères n'ont plus de secrets pour nous, c'est clairement notre talent pour la becucure qui l'emporte.

Je remercie ensuite chaque membre de l'équipe ECOPHY : Xavier pour avoir validé mon admission en thèse et pour tes cadeaux pour le moins originaux, Bruno pour ton accueil et ta gentillesse, Olivier C. pour les franches rigolades au CEPA, Olivier L. pour nous avoir aidés dans l'aménagement des volières, et enfin Pierre L., pour ton aide dans les soins aux moineaux et tes plaisanteries. Bertille, merci pour ton aide précieuse dans les soins aux moineaux, les captures, les prises de sang... et aussi pour l'aide sur R et QGIS. Sydney et Léa L., merci d'être venues en renfort quand on manquait de petites mains.

Bien sûr, je remercie les membres de mon jury de thèse, Clémentine Vignal, Laurent Godet, Lisa Jacquin et Yan Ropert-Coudert, pour avoir accepté de lire, écouter et commenter mon travail de thèse.

Parce que sans eux les soins aux moineaux et la conception des manip auraient été beaucoup plus compliqués, je remercie chaleureusement Christian et Elsa. D'abord Christian, merci pour ta bienveillance, tes bons conseils, et pour m'avoir sauvé la vie mille fois en matière de bricolage. J'aurais aimé qu'on finisse ensemble comme c'était prévu. Elsa, merci pour ta douceur, ton sérieux et ton écoute, et pour ton aide avec les moineaux, ils ont de la chance de t'avoir comme nouvelle maman.

Pour leur aide précieuse dans les manip et les soins aux moineaux, je remercie mes stagiaires : Léa E., Augustin, Justine, Margot, Sarah, Thibault, Orlane, Nicolas.

Après le terrain viennent souvent les analyses des échantillons, aussi je remercie chaleureusement Colette, Charline, Cécile, Marie P. et Emmanuelle S. sans qui nos prises de sang et nos récoltes de plumes ne serviraient pas à grand-chose. Cécile, merci d'avoir tenté de me former aux PCRs, tu auras compris que ce n'est pas ma grande passion ! Merci aussi à David Costantini pour m'avoir accueillie au MNHN, et m'avoir formée à l'analyse du stress ox.

Je remercie aussi toute l'équipe administrative et technique : Delphine pour ton accueil, ta sympathie, tes nombreux coups de fil et mails pour me prévenir que j'avais un colis. Marlène, pour ton aide salutaire dans la gestion des problèmes financiers et ton infinie gentillesse. Pascale, pour m'avoir appris à utiliser Geslab et pour ton aide avec les factures. Martine, pour m'avoir permis de conduire la Yaris, c'est pas un bolide mais ça a économisé un peu ma Corsa. Enfin Arnaud P., sans qui les ordinateurs nous mèneraient un peu plus la vie dure. Je remercie également Simon, Patrice et Jonathan, pour avoir contribué à l'entretien et au bon fonctionnement des volières et du matériel.

Parce que pour bien travailler il faut des oiseaux en bonne santé, merci à Pierre-Jean et Laurie, pour être intervenus quand nous ne savions pas quoi faire face à l'état de santé d'un moineau.

Parce que bien travailler rime avec bien manger, je remercie Christophe C. et Arnaud V., pour leur cuisine généreuse et réconfortante, et les nombreux moments de convivialité vécus au restaurant.

Parce que les coups de main ponctuels sont aussi appréciables, merci à Yan pour m'avoir aidé à porter les sacs de graines dans la bonne humeur, et merci à Karine D. pour m'avoir aidée avec la paperasse pour la formation ExpeFS. Merci à Pierre-Yves Henry pour m'avoir donné l'opportunité de faire cette formation, mais aussi pour tes conseils et tes corrections d'article. Merci à David P., pour les formations QGIS et R et les bons conseils en statistiques. Merci à Yves C., pour m'avoir laissé l'accès à ta salle de manip. Merci à Sylvie H., pour nous avoir prêté les nichoirs à chouettes. Merci à Léa L. et Baptiste P., pour votre implication dans l'installation et le bon fonctionnement du matériel de streaming pour les soutenances de thèses. Enfin, merci à Christophe G., pour ta gestion du labo et ton implication auprès des doctorants.

Finalement, je remercie tous les financeurs qui m'ont permis de réaliser cette thèse : le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), l'Agence Nationale de la Recherche (ANR, URBASTRESS), la fondation Fyssen, le Contrat de Plan État-Région (CPER) ECONAT, la Région Nouvelle Aquitaine (MULTISTRESS et AQUASTRESS), et la Mairie de Niort.

Une thèse, c'est aussi 3 ans de rencontres et de partage. Durant ma vie passée entre le CEBC, Chizé et Niort, j'ai rencontré des personnes géniales qui ont rendu mon quotidien plus agréable. Car au CEBC, on a beau être un peu perdus entre les champs et la forêt, on est loin d'être seuls.

La première personne que je voudrais remercier est Yoann. Merci d'avoir été mon ami, mon confident, mon conseiller, parfois même mon papa qui me dispute quand j'ai fait une bêtise. Merci d'avoir été là dans les bons comme dans les mauvais moments, et pour tout le soutien que tu m'as apporté. Merci de m'avoir emmenée au baguage des geais (qui pour ton plus grand malheur ne m'ont jamais fait aussi mal qu'à toi), aux captures chevreuils (même si on n'a pas capturé de chevreuil) et aux diverses festivités OFBiennes. Tu es et resteras mon meilleur ami.

Je tiens également à remercier Maxime L. Merci pour tous ces moments de délire et de détente passés avec toi, les pauses sur les marches avec la troupe, les pauses ailleurs que sur les marches, les baignades à la Boutonne, les soirées raclette/lapin... Merci pour ton amitié et ton réconfort. Je n'oublierai pas le partage religieux du thé aux fruits rouges et des brochettes bœuf-fromage. Aussi, si je perds mon pari, je te dis à bientôt sur Montréal !

Mes remerciements vont ensuite à Bertille. Ma chère Bertille que j'ai connue d'abord en tant que stagiaire, puis contractuelle, puis doctorante... Merci d'avoir toujours été là pour moi, dans le boulot comme le perso, même (et surtout) quand j'étais un peu en « colère » ☺ Merci pour ces moments passés à discuter et rigoler de tout, des moineaux comme des potins. J'aurais aimé que ton petit Piou soit encore parmi nous, mais ce fut quand même une chouette aventure !

Bien sûr, je n'oublie pas ma copine Léa L., merci d'avoir été là dès le premier jour, tes sourires et ta bonne humeur m'ont fait un bien fou. Aussi, merci d'avoir été une vraie amie, à la fois compréhensive et franche. Merci de m'avoir fait découvrir l'univers merveilleux de l'alyte accoucheur, je me suis éclatée à les chercher dans la nuit. On finira cette thèse comme on l'a commencée, dans la joie !

Dans le groupe de copines, je n'oublie pas non plus Sophie et Juliette. Sophie, même si on a été collègues « forcées » par le hasard, on peut dire que ça a bien matché et qu'en plus d'être des collègues on est devenu des amies. Aussi, merci pour ta joyeuse folie, pour tous ces moments passés avec les animaux ou simplement à en discuter, et pour avoir partagé avec moi le plaisir des émissions télés. Juliette, on se connaissait déjà avant la thèse, aussi j'en profite pour te remercier une fois de plus pour tous ces joyeux moments passés quand nous étions des stagiaires jeunes et insouciantes. Je rajouterai à ça les super soirées dansantes chizéennes et la fameuse olive ! Tu resteras ma Gollumette préférée ☺

Je ne peux pas ne pas remercier mes colocataires de bureau, Marion et Matthias, mes petits M&Ms. Merci d'être des gens ouverts, funs, avec qui on peut parler de tout, sans prise de tête. Marion, merci de partager la même folie que moi, garde-la ! Matthias, merci pour tes dessins très originaux dans leur genre. Je continuerai la lecture quotidienne de l'insulte antique, promis !

Dans les copains chizéens, il y a Christophe S. D'abord, forcément, merci d'avoir accueilli mes poulettes après l'attaque de Tchoupy la terreur. Merci de m'avoir laissée m'occuper de notre joyeuse basse-cour, les moments passés avec les poules et Ti Coq étaient pour moi une vraie détente. La mission nocturne « sauvetage de poules » avec les VAATs et la brouette restera un de mes meilleurs souvenirs. Aussi, merci à toi, à Emmanuelle B. et à Joris pour ces chouettes soirées passées à Chizé, dommage Emmanuelle que tu aies perdu la vidéo de l'aspirateur, c'était épique !

Je remercie aussi Agathe, Emilie et Antoine, membres éminents de la team « fruits rouges » : Agathe, merci pour ton naturel et ta joie de vivre. Emilie, merci pour ton sourire et ton soutien. Antoine, merci pour tous ces bons moments de déconnade, je te souhaite tout le meilleur.

Et parce que la liste est encore longue, je remercie tous les doctorants : Lucas (encore merci pour le moineau surprise), Candice (la Roumanie avec toi restera un super souvenir), Julie, Alexandre C., William, Eugénie, Adrien B., Julien, Nathan, Gaëtan, Tim, Meumeu, Martin T., Mathias D., Dimitri, Thomas Z., Léa D., Florian, Gabrielle, Amélie, Héloïse, Loriane.

Merci aussi aux post-doctorants : Pierre-Loup (merci à toi et à Marine pour les discussions poney ☺), Rui (merci pour la plante, elle survit !), Manrico, Sydney, Karine H., Jade, Ryan.

Merci aussi aux techniciens, aux contractuels et aux stagiaires : Baptiste P., Alexis S., Landry, Jean-Luc, Fabien, Matthieu, Marine B., Léa R., Marie F., Marine D., Adrien P., David R., Coline, Alexandre B., Loïc, Maeliss, Jazel, Théo.

Merci aux autres membres de la team OFB pour m'avoir acceptée dans le groupe et pour la bonne ambiance au quotidien : Maxime P., Emilienne, Maxime S., Amandine, Hervé B., Cyril, Alexandre V., Damien, Thomas G., Hervé L., Alexandra, Alexis C., Jean P., Tiphaine D.

Merci aux gens que j'ai pu rencontrer en dehors du labo : Cassandre, merci d'avoir été ma copine du cheval et pour boire des coups. Steph, merci d'être une super monitrice et femme de cheval, j'ai rarement vu des chevaux de club aussi bien dans leur tête. Je n'oublierai surtout pas les séances rebaptisées « CNRS » ! Mélodie et Sylvain, merci pour les soirées crêpes/lapins ☺ Véronique et Olivier, merci d'être des super colocs, le confinement sans vous et les filles aurait été plus difficile.

Merci aussi à ma super pote de toujours, Elodie, alias Dieu, pour m'avoir accueillie dans ta demeure parisienne quand il fallait que je retourne à la civilisation. Merci à mes amis rouennais, Gwladys, Anaïs et Yannis, pour être là encore et toujours. Je n'oublie pas non plus Noëlle, Quentin, Luc, Benoit et Esteban. Merci à mes amis rennais, Martin L., Baptiste A., Pedro, Mathilde, Aimie, Tony, Azénor, Romain, Lucile, François L., Clément, Alicia, Raph, Sophia, Vaiania. J'espère qu'il y aura encore plein de week-ends auvergnais ! Merci à mes très chers Dorian et Rached, pour ces folles soirées tourangelles.

Finalement, et parce que le meilleur vient toujours à la fin, je remercie de tout cœur mes parents et mon frère. Pierre, merci pour ce super voyage au Canada, qui s'est transformé finalement en voyage aux États-Unis et que j'aurais aimé finir avec vous au Mexique. Je ne réalise toujours pas tout ce qu'on a vécu en si peu de temps. J'espère qu'on pourra passer encore plein de moments comme celui-là. Maman et Papa, merci pour tout, pour votre amour, pour votre compréhension et votre soutien sans faille. Je ne vais pas m'étendre, simplement, merci d'être les meilleurs parents du monde.

PS

Parce qu'une vie sans animaux est impossible pour moi, je remercie mes poulettes, Rosette & Chikita, ainsi que Ti Coq et leurs copines, pour m'avoir fait rire tant de fois. Merci à mes lapins pour un temps, Winnie & Minni, à ma chatte Myu, aux chevaux, et bien sûr aux moineaux, sans lesquels cette thèse n'aurait pu avoir lieu. Remerciements spéciaux pour ma Jojo et Piou, des moineaux dont la survie au départ n'était pas gagnée, mais qui nous ont ravi par leur ténacité et leur volonté de vivre. Enfin, merci à tous les oiseaux qui ont enchanté mon quotidien.

PPS

Dédicace spéciale à ma fidèle Corsa, 20 ans de bons et loyaux services, paix à son âme.

SOMMAIRE

| | |
|--|-----------|
| INTRODUCTION..... | 1 |
| I/ L'urbanisation ou la dénaturalisation de la planète..... | 2 |
| 1) <i>Une histoire d'êtres humains.....</i> | 2 |
| 2) <i>Un milieu transformé et artificialisé.....</i> | 3 |
| 3) <i>Une biodiversité remodelée.....</i> | 5 |
| II/ Adaptation des espèces en ville : mythe ou réalité ?..... | 8 |
| 1) <i>Le milieu urbain favorable aux espèces « plastiques ».....</i> | 8 |
| 2) <i>Des effets contrastés de l'urbanisation sur les espèces.....</i> | 12 |
| III/ Des approches complémentaires pour étudier l'urbanisation..... | 16 |
| 1) <i>Les effets de l'urbanisation selon l'approche spatiale.....</i> | 16 |
| 2) <i>Les effets de l'urbanisation selon l'approche corrélative.....</i> | 17 |
| 3) <i>Les effets de l'urbanisation selon l'approche expérimentale.....</i> | 18 |
| IV/ Problématiques et objectifs de la thèse..... | 21 |
| 1) <i>Caractériser la biodiversité aviaire en fonction du paysage urbain.....</i> | 21 |
| 2) <i>Évaluer le niveau de stress des populations confrontées au milieu urbain.....</i> | 22 |
| 3) <i>Mesurer la réponse individuelle à un facteur urbain.....</i> | 23 |
| | |
| CHAPITRE 1 : LES BÉNÉFICES D'UNE VILLE « VERTE » POUR LA BIODIVERSITÉ..... | 25 |
| I/ Contexte..... | 26 |
| II/ Méthodes..... | 29 |
| 1) <i>Niort, une ville « verte ».....</i> | 29 |
| 2) <i>Inventaire des espèces.....</i> | 30 |
| 3) <i>Caractérisation du paysage urbain.....</i> | 30 |
| 4) <i>Indices de biodiversité.....</i> | 31 |
| III/ Les infrastructures vertes et corridors écologiques : quelle influence sur la biodiversité en ville ? | 32 |
| <i>ARTICLE 1.....</i> | 32 |
| IV/ Conclusion..... | 63 |
| | |
| CHAPITRE 2 : LES CONTRAINTES PHYSIOLOGIQUES DU MILIEU URBAIN..... | 65 |
| I/ Contexte..... | 66 |
| II/ Méthodes..... | 69 |
| 1) <i>Étude d'un urban exploiter : le moineau domestique.....</i> | 69 |
| 2) <i>Suivi in situ.....</i> | 71 |
| a. <i>Sites de capture.....</i> | 71 |
| b. <i>Mesures du stress.....</i> | 71 |
| c. <i>Mesures morphologiques.....</i> | 73 |
| 3) <i>Suivi expérimental : stress hydrique.....</i> | 74 |
| a. <i>Élevage.....</i> | 74 |
| b. <i>Protocole de déshydratation.....</i> | 74 |
| c. <i>Protocole de mesures.....</i> | 75 |
| III/ Les oiseaux en ville sont-ils stressés ? Étude des niveaux de CORT dans les plumes des moineaux domestiques..... | 76 |
| 1) <i>Résultats chez les adultes.....</i> | 76 |
| a. <i>Méthodes.....</i> | 76 |

| | |
|--|------------|
| <i>b. Résultats</i> | 77 |
| 2) <i>Résultats chez les juvéniles</i> | 79 |
| <i>ARTICLE 2</i> | 79 |
| IV/ La déshydratation à court terme influence le niveau de CORT basal chez les moineaux domestiques | 93 |
| <i>ARTICLE 3</i> | 93 |
| V/ Conclusion | 101 |

| | |
|---|------------|
| CHAPITRE 3 : IMPACTS DE LA POLLUTION LUMINEUSE, UNE APPROCHE EXPÉRIMENTALE | 102 |
| I/ Contexte | 103 |
| II/ Méthodes | 105 |
| 1) <i>Population d'étude</i> | 105 |
| 2) <i>Suivi de reproduction</i> | 106 |
| 3) <i>Dispositif expérimental</i> | 107 |
| 4) <i>Mesures morphologiques et physiologiques des poussins</i> | 108 |
| 5) <i>Mesures comportementales des parents</i> | 109 |
| 6) <i>Survie et devenir des oiseaux</i> | 111 |
| III/ La lumière artificielle modifie les rythmes journaliers d'activité des moineaux | 113 |
| <i>ARTICLE 4</i> | 113 |
| IV/ Impact de la lumière artificielle sur la reproduction des moineaux | 126 |
| 1) <i>Analyses statistiques</i> | 126 |
| 2) <i>Effets sur la phénologie et le comportement des adultes</i> | 128 |
| <i>a. Phénologie</i> | 128 |
| <i>b. Taille de ponte et morphologie des oeufs</i> | 128 |
| <i>c. Incubation</i> | 128 |
| <i>d. Succès d'éclosion</i> | 129 |
| <i>e. Nourrissage</i> | 129 |
| 3) <i>Effet sur la croissance et la condition des poussins</i> | 129 |
| <i>a. Sexe ratio</i> | 129 |
| <i>b. Croissance</i> | 130 |
| <i>c. Morphologie des plumes</i> | 130 |
| <i>d. Hématocrite</i> | 131 |
| <i>e. Variations de masse</i> | 131 |
| <i>f. Survie</i> | 133 |
| V/ Conclusion | 139 |

| | |
|----------------------------------|-----|
| CONCLUSION ET PERSPECTIVES | 141 |
|----------------------------------|-----|

| | |
|--------------------|-----|
| CONTRIBUTIONS..... | 150 |
|--------------------|-----|

| | |
|-----------------------------------|-----|
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 154 |
|-----------------------------------|-----|

INTRODUCTION



Moineau domestique mâle, Niort (Nouvelle-Aquitaine, France)

« Ce n'est pas l'espèce la plus forte qui survit, ni la plus intelligente.
C'est celle qui s'adapte le mieux au changement. »

Leon Megginson (1921-2010)

I/ L'urbanisation ou la dénaturalisation de la planète

1) Une histoire d'êtres humains

10 000 000 000. 10 milliards. C'est la population humaine mondiale attendue avant 2100 d'après le rapport des Nations Unies (2019). Actuellement, la population mondiale s'élève à 7,7 milliards, et 55% de cette population vit en ville (United Nations, 2018 ; **Figure 1**). Si la population mondiale s'accroît selon les prédictions des Nations Unies, le pourcentage de la population urbaine pourrait atteindre 70% d'ici 2050 (United Nations, 2018).

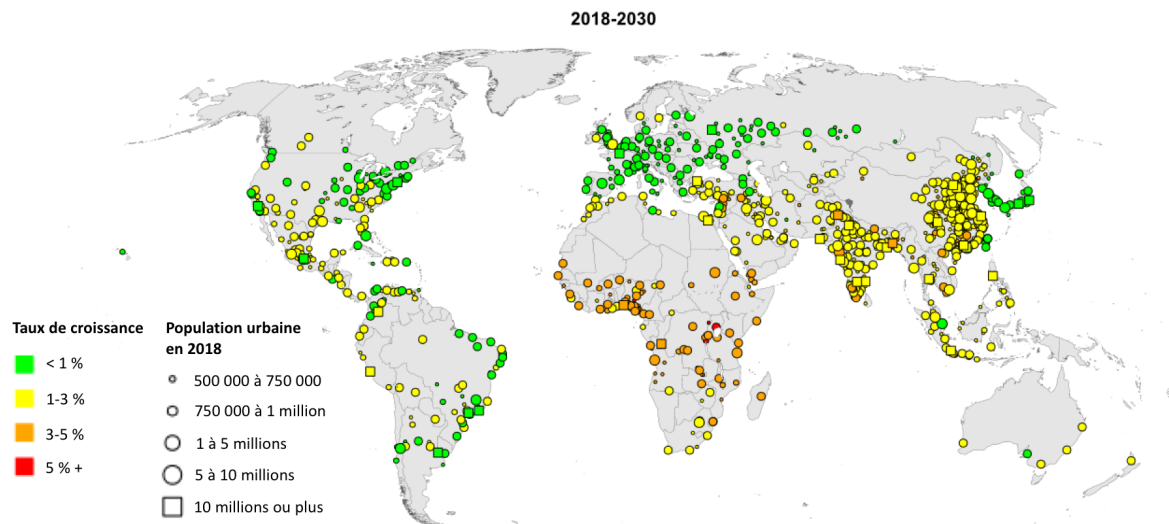


Figure 1. La population urbaine mondiale en 2018 et son taux de croissance prévu d'ici 2030. Adapté de United Nations, 2018

Cette expansion impressionnante de l'urbanisation a commencé à la fin du XIXe siècle avec le développement des secteurs secondaire et tertiaire (Berry, 1990). Si l'agriculture compte une part importante des emplois dans les villages, le secteur de l'emploi en ville est dominé par les services en centre-ville et l'industrie en périphérie. Le développement économique associé à l'étalement urbain sur les campagnes environnantes incite les travailleurs à venir s'installer en ville. En France à la fin du XXe siècle, un dixième des communes françaises concentre 85% des emplois et 75% de la population (Terrier, 1990). Ce phénomène de concentration des populations au sein des villes, attirées par leur puissance économique et social, constitue l'essence même de l'urbanisation (Tisdale, 1942). En Europe, la population devient majoritairement urbaine en 1950 (Véron, 2006). Dans le monde, la période de 1950 à nos jours voit le nombre de grandes villes passer de 400 à plus d'un million (Berry, 1990). Les réseaux urbains s'étendent grâce au développement des transports et axes routiers, permettant notamment aux citadins de vivre dans une ville et travailler dans une autre. L'urbanisation

semble croître sans cesse. De ville à métropole, de métropole à mégapole, de mégapole à mégalopole... L'Homme, en repoussant sans cesse les limites de la ville, transforme la surface de la planète de manière irréversible.

2) Un milieu transformé et artificialisé

L'urbanisation transforme les paysages : forêts, friches, prairies et cultures disparaissent au profit des routes, bâtiments et autres infrastructures (Marzluff & Ewing, 2001 ; Kenneth et al, 2005). Cette artificialisation du sol associée à la perte de végétation entraîne une cascade de changements biologiques et chimiques. Les principaux changements sont une baisse de l'absorption du dioxyde de carbone, une perturbation des échanges de nutriments, une diminution de la qualité de l'eau et de l'air, un dérèglement du climat ainsi qu'une érosion du sol plus rapide (Collins et al, 2000 ; Pickett et al, 2001). Le sol en ville est recouvert en grande partie de bitume et de béton (plus de 50% de la surface du sol en centre-ville ; McKinney, 2006), des matériaux dont les propriétés géothermiques diffèrent de celles d'un sol naturel (Pickett et al, 2001). Ces matériaux absorbent les radiations solaires et les renvoient sous forme de chaleur, ce qui entraîne une élévation des températures de surface (Taha, 1997). Au niveau hydrique, ces surfaces imperméables augmentent le ruissellement des eaux de pluies et donc le risque d'inondation (Leopold, 1968 ; **Figure 2**).

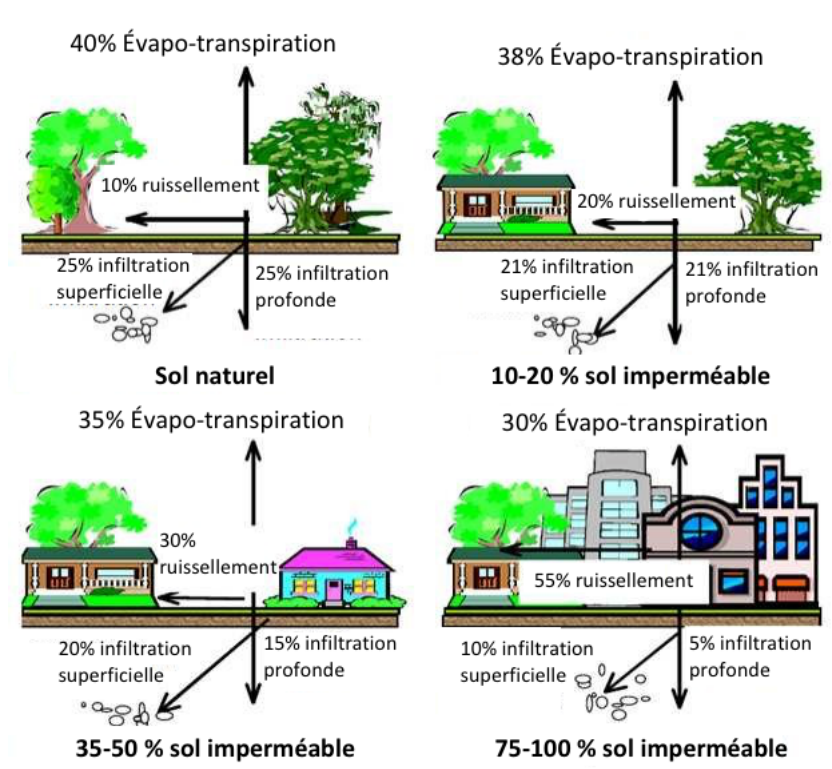


Figure 2. Les effets de l'urbanisation sur le cycle de l'eau. Adapté de Santato et al, 2013

Dans les zones urbaines, les usines, le trafic routier, les systèmes de climatisation et de chauffage des bâtiments entraînent une augmentation des émissions de dioxyde de carbone (CO₂), ainsi que d'autres gaz tels que le méthane, le monoxyde de carbone, le protoxyde d'azote... Le rejet additionnel de ces gaz dans l'air a débuté dès la Révolution industrielle au XIXe siècle (Marzluff et al, 2008), et a considérablement augmenté dans le monde ces dernières années (**Figure 3a**). A l'échelle locale, l'émission de ces gaz à effet de serre additionnée à l'imperméabilisation du sol engendre la création « d'îlots de chaleurs urbains », les températures relevées au cœur de la ville étant beaucoup plus élevées que celles mesurées à la périphérie (Berry, 1990 ; Oke, 1995 ; Collins et al, 2000). Également, les épisodes nuageux, de pluie et de brouillard sont plus fréquents, du fait d'une plus grande concentration des particules en suspension dans l'air (Pickett et al, 2001). A l'échelle mondiale, l'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre dans l'atmosphère terrestre participe fortement au réchauffement climatique (Marzluff et al, 2008 ; Adams et al, 2017).

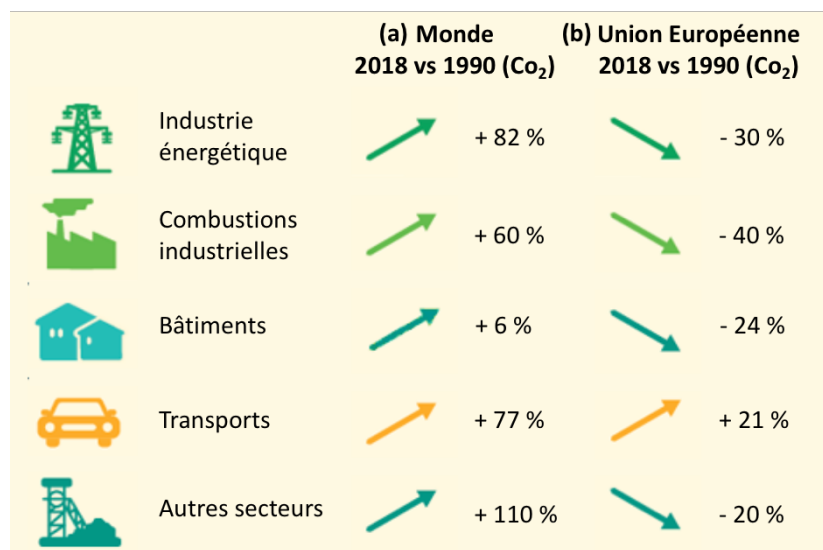


Figure 3. Émissions totales annuelles de dioxyde de carbone (CO₂) en Gt de CO₂/an par secteur (a) dans le monde, (b) dans l'Union Européenne. Adapté de Crippa et al 2019

L'activité urbaine produit également des métaux lourds, des éléments chimiques non décomposables et toxiques sur le long terme (Perugini et al, 2010). Ces métaux s'accumulent dans l'air, dans le sol et dans les organismes vivants. De plus, la pollution chimique n'est pas restreinte au périmètre urbain, mais elle s'étend aux habitats environnants. De fortes concentrations en métaux lourds tels que le plomb, le cuivre ou le nickel se retrouvent dans le sol des habitats limitrophes de la ville (Pouyat et al, 1995). Enfin, l'urbanisation crée de nouvelles sources de pollution : pollution sonore liée au trafic routier, pollution lumineuse causée par l'éclairage artificiel, pollution électromagnétique... Ces dernières années, ces

nouvelles sources de pollutions se sont considérablement développées, du fait d'une croissance économique mondiale sans précédent. En particulier, la tendance actuelle concerne le développement de la communication à distance via les réseaux internet et téléphonique. Ces réseaux couvrent des surfaces de plus en plus importantes et diffusent des ondes en continu. Or, les scientifiques alertent actuellement sur les risques sanitaires des ondes électromagnétiques pour les organismes et de l'amplification de leurs émissions, à l'instar de la 5G (Cucurachi et al, 2013 ; Kostoff et al, 2019).

Face à l'accroissement des sources de pollution en ville, l'Homme prend peu à peu conscience des perturbations de l'écosystème associées à l'urbanisation (changements de la qualité de l'air, du cycle de l'eau, du climat, etc. ; O'Neill et al, 2001). Ces perturbations, d'abord causées par la perte de sol naturel et de la végétation, peuvent être atténuées en réintégrant la nature au milieu urbain. Notamment, maintenir une végétation suffisamment dense en ville aide à réduire la pollution de l'air, diminuer le ruissellement de l'eau, réguler la température, ou encore atténuer la diffusion du bruit urbain (Bolund & Hunhammar, 1999). Ainsi, depuis quelques années, de nouvelles politiques d'urbanisation sont adoptées, dans le but de garder et de développer des espaces naturels au cœur des villes (Emlqvist et al, 2013 ; Botzat et al, 2016). En accord avec ces politiques environnementales, plusieurs pays, notamment en Union Européenne (28 pays en 2018), s'engagent à réduire leurs émissions de Co₂ et ainsi ralentir le réchauffement climatique (Crippa et al, 2019 ; **Figure3b**).

3) *Une biodiversité remodelée*

La disparition de la végétation native en ville et des habitats naturels préexistants s'accompagne d'une diminution de la biodiversité (McKinney, 2002 ; Fattorini, 2011 ; Carvajal-Castro et al, 2019). L'urbanisation, en réduisant la disponibilité en ressources naturelles pour se nourrir et se reproduire, entraîne le déclin voire l'extinction locale de certaines espèces animales (Kenneth et al, 2005 ; Fattorini, 2011 ; Seress & Liker, 2015). Dans le monde, les aires les plus urbanisées contiennent moins de la moitié des espèces de plantes, insectes, oiseaux et mammifères trouvées dans les habitats naturels (McKinney, 2002). Les reptiles et amphibiens, bien que moins étudiés, sont également impactés par l'urbanisation (Germaine & Wakeling, 2001 ; Riley et al, 2005). La diminution de la biodiversité est également associée à la fragmentation du paysage urbain. En ville, les nombreuses routes et constructions conditionnent le paysage urbain et réduisent la connectivité des patches d'habitat naturel restant (Saunders et al, 1991 ; Fahrig, 2003). Cette baisse de connectivité entraîne une hétérogénéité spatiale de la communauté végétale (Pickett

et al, 2001), ainsi qu'une diminution de la dispersion des espèces animales entre les patchs (Medley et al, 1995 ; Collins et al, 2000). En particulier, les petits vertébrés comme les rongeurs se déplacent plus difficilement entre les patchs isolés (Andrzejewski et al, 1978 ; Chen et al, 2019). Chez les insectes, l'abondance des lépidoptères est négativement impactée par la fragmentation de la végétation (Raupp et al, 2010). Les oiseaux quant à eux peuvent facilement disperser par les airs, mais leurs déplacements sont plus risqués du fait des risques de collisions causées par le trafic routier et les bâtiments (Arnold & Zink, 2011).

Parallèlement à cette diminution de la richesse des espèces natives en ville, la richesse des espèces non-natives augmente (Marzluff et al, 2001 ; Lepczyk et al, 2008 ; Van Rensburg et al, 2009 ; White et al, 2005). En Europe centrale notamment, le phénomène « d'îlot de chaleur urbain » favorise l'installation de plantes plus exotiques et/ou plus résistantes à des températures plus élevées (Hough, 1995 ; Celesti Grapow et al, 2001). Les communautés d'arthropodes changent avec les communautés végétales : en ville, les groupes d'arthropodes associés aux plantes exotiques diffèrent de ceux trouvés en milieu naturel (Rosenberg et al 1987 ; Burghardt et al, 2009 ; Helden et al, 2012 ; Jones & Leather, 2012). La composition fonctionnelle des communautés animales est également modifiée : le milieu urbain abrite par exemple moins de grands prédateurs vertébrés, mais plus de petits prédateurs tels que les araignées (Wetterer, 1997). Chez les mammifères, le milieu urbain favorise les gros rongeurs au détriment des plus petits (Adamczewska-Andrzejewska et al, 1988). Chez les oiseaux, l'habitat urbain est favorable aux espèces plus généralistes (Blair, 1996 ; McKinney, 2006 ; Møller, 2009), telles que les colombidés, les moineaux ou les étourneaux. Ces oiseaux devenus communs peuvent constituer 80% de la communauté d'oiseaux présents en ville en été, et 95% en hiver (Wetterer, 1997). L'urbanisation entraîne donc une homogénéisation taxonomique (moins d'espèces) et fonctionnelle (dominance des espèces généralistes ; Clergeau et al 2006 ; McKinney 2006 ; Nagy et al 2018 ; **Figure 4**).

L'hétérogénéité du paysage urbain offre de nouvelles niches écologiques dans lesquelles s'installent les espèces les plus aptes à y survivre. Alors que certaines espèces sont moins visibles en ville, d'autres au contraire profitent de ce nouvel habitat pour s'installer et proliférer. En particulier, ces espèces profitent des nombreux parcs et jardins créés par l'Homme, et des ressources qu'elles y trouvent (Blair 1996, 2004 ; Gaston et al 2007 ; Rega et al, 2015). C'est le cas notamment des oiseaux, dont la richesse spécifique est souvent plus importante dans les aires de niveau d'urbanisation intermédiaire (Blair 1996, 2004 ; Marzluff et al, 2001, 2005 ; McKinney, 2002, 2008 ; Chace & Walsh, 2006 ; Gaston et al, 2007 ; Tratalos et al, 2007 ; Lepczyk et al, 2008 ; Aida et al, 2016). Dans ces aires, les animaux profitent d'une richesse

spécifique végétale différente de celle des milieux naturels mais globalement plus importante, du fait de la multiplication des espèces plantées et entretenues, et donc d'une ressource en nourriture importante (Zipperer et al, 1997 ; McKinney, 2006 ; Faeth et al, 2011). Ces effets bénéfiques de la végétation urbaine sur la présence des animaux en ville sont pris en compte dans les nouveaux plans d'urbanisation. Les politiques environnementales adoptées depuis quelques années visent non seulement à réduire la pollution en ville, mais également à réduire l'homogénéisation des espèces (Emlqvist et al, 2013 ; Botzat et al, 2016). En particulier, l'Union Européenne développe la construction de réseaux écologiques afin de diminuer la fragmentation du paysage et de favoriser la dispersion et l'installation d'un maximum d'espèces au sein des paysages anthropisés (*PEEN : Pan European Ecological Network* ; Bouwma et al, 2002). Pour cela, le projet intègre la préservation et la restauration des aires présentant une biodiversité élevée, et la création de corridors écologiques permettant les flux de gènes et d'individus entre les différentes aires (Bouwma et al, 2002). Appliqué au milieu urbain, ce projet permettrait de rétablir un équilibre entre sols artificiels et sols naturels, et de recréer des habitats dans lesquels peuvent survivre les espèces les moins adaptées à ce milieu.

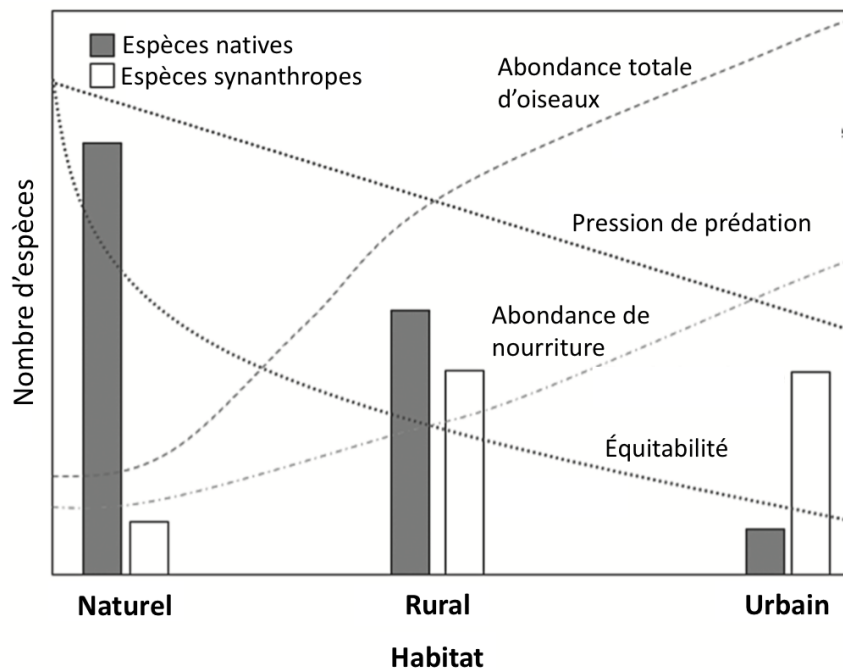


Figure 4. Exemple de l'homogénéisation taxonomique et fonctionnelle des communautés d'oiseaux le long d'un gradient d'habitat naturel à urbain. Le terme « synanthropes » réfère aux espèces qui subsistent dans un milieu occupé par l'Homme. Le terme « équitabilité » désigne la façon dont sont répartis les individus entre les espèces (espèces équilibrées ou quelques espèces dominantes). Adapté de Shochat et al, 2010.

II/ Adaptation des espèces en ville : mythe ou réalité ?

1) Le milieu urbain favorable aux espèces « plastiques »

La faculté d'adaptation des espèces animales (nous nous focaliserons ici sur les vertébrés) au milieu urbain est définie par le terme de « synurbisation ». Plus précisément, une espèce synurbique est une espèce dont les capacités adaptatives (plasticité phénotypique ou évolution génétique ; **Encadré 1**) lui permettent de supporter les changements associés à l'environnement urbain, d'utiliser les ressources apportées par l'Homme et de s'installer dans cet environnement de façon durable (McKinney, 2002 ; Luniak, 2004 ; Francis & Chadwick, 2012). Selon son niveau de synurbisation, une espèce peut être qualifiée d'*urban avoider*, *urban adapter* ou *urban exploiter* (termes définis ci-après à partir de la bibliographie suivante : McKinney, 2002 ; Kark et al, 2007 ; Seress & Liker, 2015).

Le groupe le moins tolérant à l'urbanisation est celui des *urban avoiders*. Peu abondants en ville, les *urban avoiders* sont très sensibles aux perturbations créées par l'Homme, généralement spécialistes d'un habitat particulier (utilisent par exemple une seule ressource de nourriture) et avec un taux de reproduction faible. Cette première catégorie regroupe essentiellement les grands mammifères, notamment les prédateurs, ainsi que les oiseaux migrateurs. Les *urban adapters* constituent le groupe intermédiaire. Étant capables de vivre dans les aires moyennement urbanisées, ils dépendent essentiellement des ressources naturelles mais sont capables d'utiliser les ressources apportées par l'Homme en complément. Espèces natives ou non-natives, les *urban adapters* sont représentés par des mammifères dépendants de la végétation haute et des oiseaux nichant dans les cavités ou dans les arbres, tels que les mésanges, pinsons ou corvidés (Croci et al, 2008). Enfin, les *urban exploiters* sont des espèces qui ont une préférence pour l'habitat urbain et y sont donc dominantes. Les vertébrés *exploiters* sont essentiellement des espèces compétitives, non-natives ou nouvellement natives (Van Rensburg et al, 2009 ; Gil & Brumm, 2014), et dépendent des ressources apportées par l'Homme (Shochat et al, 2006). Contrairement aux *urban avoiders* et *adapters*, l'abondance des *urban exploiters* ne dépend donc pas systématiquement de la végétation (McKinney, 2006). Il s'agit des mammifères omnivores ou granivores (Nilon & Pais, 1997 ; Haverland et al, 2017), surtout des rongeurs comme le rat surmulot *Rattus norvegicus* ou la souris grise *Mus musculus*, et des oiseaux généralistes sédentaires et grégaires comme le pigeon biset *Columba livia* ou le moineau domestique *Passer domesticus* (Chace & Walsh, 2006 ; Møller, 2009 ; Evans et al,

2011 ; Callaghan et al, 2019a). Ces espèces subsistent notamment en ville grâce à leur plus forte capacité à innover dans un nouvel environnement (Møller, 2009 ; **Figure 5**).

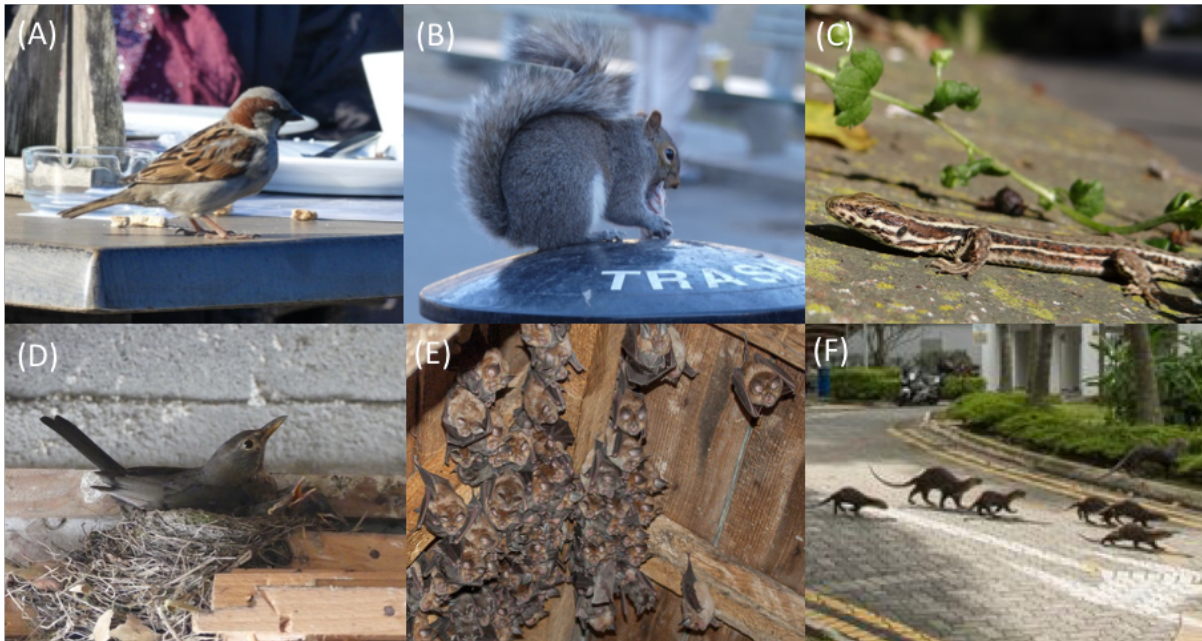


Figure 5. De nouveaux comportements initiés par la vie urbaine. (A) Moineau domestique se nourrissant des restes de biscuits sur une table de restaurant, Cap Ferret (France). (B) Écureuil gris cherchant sa nourriture dans les poubelles, Boston (États-Unis). (C) Lézard des murailles se chauffant au bord d'un trottoir, Vauléard (France) © Gilles Carcassès. (D) Merle noir couvant ses poussins dans un garage d'habitation, Ville-des-Eaux (France). (E) Colonie de chauve-souris se reposant dans un grenier, Notre-Dame-de-Londres (France) © Midi Libre. (F) Famille de loutres se déplaçant en ville, Singapour (Singapour) © Stefano Unterthiner.

En ville, les vertébrés tirent profit d'une disponibilité en ressources sur toute l'année, alors que dans les habitats naturels beaucoup de ressources ne sont disponibles qu'à certaines saisons (Shochat et al, 2006). Les animaux urbains trouvent principalement leur nourriture dans les parcs et jardins, mais ils se nourrissent aussi des restes de nourriture laissés par l'Homme, parfois même en quémendant directement auprès de celui-ci (Contesse et al, 2003 ; Peris, 2003 ; Luniak, 2004 ; Chamberlain et al, 2004, 2005 ; Lerman & Warren, 2011). Cette abondance de nourriture et l'augmentation des températures hivernales favorisent la survie des animaux urbains (Luniak, 2004 ; Chace & Walsh, 2006). Pour les rongeurs, les habitations offrent une ressource en nourriture illimitée ainsi qu'un abri pour passer l'hiver (Solarz et al, 2007 ; Herr et al, 2010). Pour les oiseaux, le nourrissage aux mangeoires peut influencer positivement leur abondance, leur succès reproducteur et leur survie (Fuller et al, 2008 ; Robb et al, 2008 ; Evans et al, 2009 ; Peach et al, 2018). En réponse à la disponibilité annuelle des ressources, certaines espèces deviennent résidentes, à l'instar du rouge-gorge *Erithacus rubecula* (Adriaensen & Dhondt, 1990). Les prédateurs urbains tels que les éperviers bénéficient quant à eux de la

présence de petites proies comme les passereaux, les rongeurs ou les insectes (Chace & Walsh, 2006). Enfin, certains oiseaux particulièrement ingénieux, notamment chez les corvidés, tirent profit du trafic routier pour y récupérer les carcasses d'animaux écrasés (Benítez-López et al, 2010).

Du fait de la disponibilité annuelle en ressources en milieu urbain, certains vertébrés comme le mulot rayé *Apodemus agrarius* ou le junco ardoisé *Junco hyemalis* allongent leur période de reproduction (Gliwicz, 1980 ; Yeh, 2004). Également, les températures plus élevées entraînent un décalage de la phénologie des plantes (Neil et Wu, 2006 ; Mimet et al, 2009 ; Shustack et al, 2009) et donc du pic de nourriture nécessaire à l'élevage des jeunes. Les adultes doivent alors avancer leur reproduction pour rester en phase avec ce pic (Visser et al, 2008). Un exemple marquant est l'avancement de la reproduction chez le merle noir *Turdus merula* dans les villes en Allemagne, qui commence deux semaines plus tôt que celle des merles en forêts (Partecke et al, 2005). Cet avancement dans la reproduction est également encouragé par l'éclairage urbain, qui allonge artificiellement la photopériode et modifie le cycle saisonnier des oiseaux urbains (Dominoni et al, 2013a). Le cycle journalier est également modifié, et les animaux urbains peuvent rallonger leur période d'activité du fait de l'éclairage nocturne (Miller, 2006 ; Perry & Fisher, 2006 ; Nordt & Klenke, 2013). Notamment, la pollution lumineuse et la pollution sonore modifient le comportement territorial des oiseaux, qui commencent leurs chants matinaux plus tôt en ville qu'à la campagne (Miller, 2006 ; Nordt & Klenke, 2013). Le chant chez les oiseaux est également un facteur important d'attraction des partenaires pour la reproduction (Slabbekoorn & den Boer-Visser, 2006). En ville, les chants des oiseaux se retrouvent masqués par le bruit urbain qui porte sur une fréquence similaire (Halfwerk & Slabbekoorn, 2009). Afin d'assurer la communication pour la reproduction malgré le bruit ambiant, les mâles urbains chantent sur une fréquence plus haute que les mâles ruraux (Slabbekoorn & Ripmeester, 2008 ; Mendes et al, 2011). Leurs chants sont également plus rapides et plus courts (Slabbekoorn & den Boer-Visser, 2006). Enfin, la pollution sonore en altérant la perception des bruits peut augmenter le risque de prédation (Barber et al, 2010). En réponse à cela, les animaux urbains augmentent leur vigilance, notamment en période de reproduction où le risque de prédation est plus élevé du fait de la présence des jeunes plus vulnérables (Lohr et al, 2003 ; Borkowski et al, 2006 ; Meillère et al, 2015a).

Si les modifications comportementales et physiologiques des espèces synurbiques semblent être d'abord expliquées par une plasticité phénotypique individuelle plus importante chez celles-ci (Francis & Chadwick, 2012 ; **Encadré 1**), ces modifications à long terme peuvent induire des processus adaptatifs fixés génétiquement (Partecke & Gwinner, 2007 ; Hoffmann

& Sgro, 2011). En effet, la réduction des territoires et des mouvements de dispersion en ville entraîne une diminution du renouvellement génétique des populations (Evans et al, 2009). La sélection naturelle s'effectue donc au sein d'un pool génétique plus restreint, et de ce fait, les modifications génétiques se font plus rapidement. La vie urbaine peut amener à la sélection d'un morphe particulier. Par exemple, chez le roselin familial *Carpodacus mexicanus*, la forme et la force du bec des individus urbains diffèrent de celles du bec des individus ruraux (Badyaev et al, 2008). Plusieurs études montrent que les mésanges et moineaux urbains sont plus petits et plus légers que leurs cousins ruraux (Liker et al, 2008 ; Seress et al, 2012 ; Meillère et al, 2015b, 2017 ; Biard et al, 2017). Ces différences sont également démontrées chez des oiseaux plus gros comme les corbeaux (Horak & Lebreton, 1998 ; Yeh, 2004 ; Heiss et al, 2009), chez les insectes (Weller & Ganzhorn, 2004) et chez les mammifères (Wandeler et al, 2003). Néanmoins, il est difficile de conclure sur une adaptation réelle de ces espèces, ou si les différences morphologiques rencontrées résultent uniquement d'une réponse rapide et flexible (plasticité phénotypique) aux changements de conditions environnementales (Ouyang et al, 2018). Une solution pour attester ou non d'une signature génétique d'un trait urbain est de placer des individus nés en milieu urbain et d'autres nés en milieu naturel dans les mêmes conditions environnementales (expérimentation en *common garden* ; Reznick & Ghalambor, 2001). Lorsque les contraintes urbaines ne sont plus exercées, certaines différenciations des individus urbains persistent alors que d'autres non, témoignant alors de l'association des deux mécanismes, plasticité et adaptation (Partecke & Gwinner, 2005 ; Partecke et al, 2006a ; Hudin et al, 2018). De manière générale, toutes les modifications phénotypiques associées au milieu urbain ne sont pas fixées génétiquement, mais certaines témoignent bel et bien d'une différenciation génétique entre populations urbaines et non-urbaines (Takami et al, 2004 ; Alberti, 2015). Notamment, une étude récente démontre qu'il existe des changements génétiques similaires entre les mésanges charbonnières *Parus major* de différentes villes d'Europe (Salmon et al, 2020). Ce résultat démontre une certaine homogénéité des conditions du milieu urbain, qui induit une réponse évolutive identique des populations urbaines face à ces conditions.

Encadré 1 : Les notions de plasticité phénotypique et d'adaptation évolutive

Les réponses d'une espèce à un nouvel environnement dépendent de son niveau de plasticité phénotypique. La **plasticité phénotypique** est la capacité d'un génotype (gènes) à exprimer différents phénotypes (traits) en réponse aux changements des conditions environnementales (De Witt & Scheiner, 2004). Cette capacité à pouvoir modifier de façon rapide le phénotype permet aux espèces les plus plastiques d'être moins vulnérables aux changements de l'environnement, d'occuper plus d'habitats et de ce fait d'avoir une distribution plus large (Forsman, 2015). La façon dont le phénotype est modifié ou non en réponse à l'environnement est définie par la **norme de réaction** (**Figure A**). La modification du phénotype individuel peut être réversible si elle a lieu au cours de la vie d'un individu (**flexibilité**), ou non réversible si elle a lieu au cours du développement de l'individu (**plasticité développementale** ; Forsman, 2015).

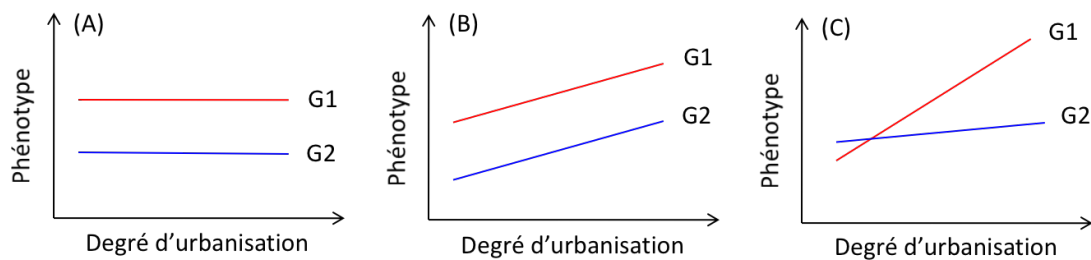


Figure A. Les différentes normes de réaction du phénotype en réponse à l'urbanisation. Adapté de Pigliucci, 2001. Dans le cas de deux génotypes : (A) les deux phénotypes ne sont pas modifiés (plasticité nulle) par le degré d'urbanisation ; (B) les deux phénotypes sont modifiés de façon identique (plasticité égale) en réponse à l'urbanisation ; (C) l'un des phénotypes (plus plastique) est modifié plus fortement que l'autre (moins plastique).

Dès lors que les modifications du phénotype impliquent des modifications du génotype, il n'est plus question de plasticité mais d'adaptation. L'**adaptation évolutive** est la sélection par l'environnement d'un génotype particulier (Williams, 1966). Notamment, l'environnement urbain peut sélectionner des gènes qui expriment les traits les plus performants dans cet environnement (Kawecki & Ebert, 2004). Ce mécanisme d'**adaptation locale** favorise la **fitness** des individus urbains, c'est-à-dire leur survie et leur reproduction. Ainsi, les gènes d'une même espèce peuvent diverger entre population rurale et population urbaine. Cette évolution distincte des populations urbaines peut à long terme amener à une **spéciation**, c'est-à-dire à la différenciation en de nouvelles espèces (Slabbekoorn & Smith, 2002).

2) Des effets contrastés de l'urbanisation sur les espèces

Les conditions particulières du milieu urbain sélectionnent les espèces les plus aptes à y survivre. La diminution des ressources naturelles, en particulier des plantes natives, menace la stabilité des espèces spécialistes qui dépendent essentiellement de ces ressources (Daniels & Kirkpatrick, 2006). L'impact de l'urbanisation a été particulièrement étudié ces dernières années chez les oiseaux européens. Ces derniers connaissent actuellement un fort déclin (-20% en 30 ans), en particulier chez les espèces communes (Inger et al, 2014). Ce déclin touche

également les oiseaux urbains (**Figure 6**). Certaines espèces, pourtant considérées comme adaptées au milieu urbain, voient leurs populations diminuer dans de nombreuses villes d'Europe. C'est le cas du moineau domestique (De Laet & Summers-Smith, 2007 ; de Coster et al, 2015), de l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* (Baillie et al, 2001) et du choucas des tours *Coloeus monedula* (Inger et al, 2014). Ces espèces ont perdu entre 80 et 95% de leurs populations en 30 ans (Gross, 2015). Ce déclin est d'autant plus surprenant qu'il ne touche qu'une partie des espèces d'oiseaux trouvées en ville. En effet, les effectifs de la plupart d'entre elles sont stables voire en hausse, notamment grâce à l'attractivité exercée par les mangeoires (Plummer et al, 2019).

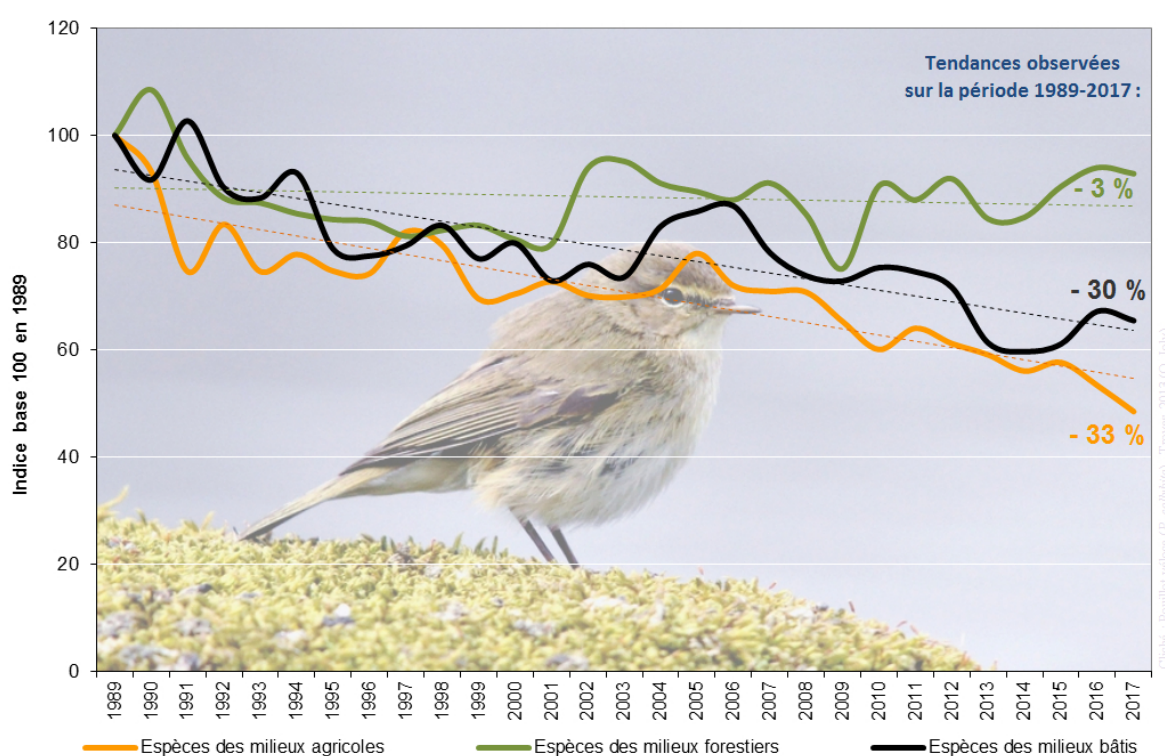


Figure 6. Évolution des populations d'oiseaux par milieu en France métropolitaine. Graphique fait à partir des données issues du programme STOC de Vigie Nature, traitées par le CESCO-MNHN et mises en forme par l'Observatoire Naturel de la Biodiversité (ONB).

De manière évidente, le principal facteur pouvant expliquer la persistance ou non d'une espèce en ville est la qualité de la nourriture disponible, en particulier au moment de la reproduction. En ville, la plus faible disponibilité en ressources issues de l'habitat naturel incite les oiseaux à nourrir leurs petits avec une nourriture de moins bonne qualité nutritionnelle (Thompson et al, 2003 ; Chace & Walsh, 2006 ; Sauter et al, 2006 ; Davies et al, 2009 ; Seress & Liker, 2015 ; Moudrá et al, 2018). Chez le moineau domestique, il a été démontré que le succès reproducteur dépendait positivement de l'apport en larves d'insectes pour l'élevage des

poussins en ville (Peach et al, 2014). Ainsi, la baisse de la qualité de nourriture pourrait directement impacter leur croissance (Meillère et al, 2015b) et leur succès d'envol (Plummer et al, 2013). La pollution par les métaux lourds et autres polluants chimiques peut également impacter la croissance et la survie des poussins, soit directement par contamination, soit indirectement en changeant le comportement des parents via des perturbations endocriniennes (Zala & Penn, 2004 ; Gorissen et al, 2005 ; Nam & Lee, 2006 ; Eeva et al, 2014 ; Montiglio & Royauté, 2014). Notamment, les parents exposés à des polluants chimiques peuvent négliger voire abandonner leurs poussins plus facilement que des oiseaux non exposés (Zala & Penn, 2004). La pollution sonore est également connue pour avoir un impact sur la reproduction des oiseaux à court terme, par exemple en réduisant la taille de ponte, le métabolisme ou la survie des poussins (Halfwerk et al, 2011a ; Brischoux et al, 2017 ; Injaian et al, 2018). Cette réduction du succès reproducteur en présence de bruit urbain peut d'abord être liée à l'altération de la perception du chant par la femelle. En présence de bruit urbain, les mâles doivent chanter sur des fréquences plus hautes pour se faire entendre (Slabbekoorn & Ripmeester, 2008 ; Mendes et al, 2011). Or, les meilleurs mâles reproducteurs sont généralement ceux avec des chants de basse fréquence (Holveck & Riebel, 2010 ; Halfwerk et al, 2011b). Ainsi, la femelle en sélectionnant un mâle qui chante sur des fréquences hautes peut sélectionner un mâle de moins bonne qualité, ce qui pourra impacter le succès reproducteur. Au moment de l'élevage des poussins, le bruit urbain peut impacter le comportement des parents. A cause du bruit urbain, les oiseaux détectent moins bien les menaces et augmentent leur vigilance (Lohr et al, 2003 ; Borkowski et al, 2006 ; Meillère et al, 2015a), or le temps passé à surveiller peut réduire l'énergie disponible pour l'élevage des poussins (Halfwerk et al, 2011a). Également, le bruit urbain peut altérer la communication entre poussins et parents, ces derniers détectant moins bien les appels des poussins pour quémander la nourriture (Leonard & Horn, 2008 ; Halfwerk et al, 2011a). Cette diminution de la détection des appels associée à l'augmentation de la vigilance peut entraîner une baisse de la fréquence de nourrissage par les parents, et donc impacter la croissance et la survie des poussins (Injaian et al, 2018). Enfin, la pollution lumineuse impacte également la reproduction des oiseaux. À l'inverse du bruit urbain, la lumière artificielle peut entraîner une augmentation de l'activité des parents, qui nourrissent plus fréquemment les poussins en réponse à des appels plus fréquents (Titulaer et al, 2012). Cependant, l'augmentation de la fréquence de nourrissage n'entraîne pas forcément une amélioration de la croissance et de la survie des poussins, la nourriture apportée pouvant être de faible qualité nutritive (Titulaer et al, 2012). La pollution lumineuse pourrait même avoir un

effet inhibiteur de la reproduction à long terme, en modifiant le cycle hormonal impliqué dans le déclenchement de la reproduction (Dominoni et al, 2013b).

Dans le cas du moineau domestique, son déclin pourrait en partie être expliqué par la difficulté croissante à trouver un site pour se reproduire. Avec la modernisation des bâtiments, les moineaux trouvent de moins en moins d'ouvertures propices à la construction de leurs nids (Chamberlain et al, 2007 ; Tratalos et al, 2007 ; Moudrá et al, 2018). Dans les quartiers modernisés, l'abondance de moineaux diminue lorsque les surfaces enherbées sont remplacées par des chaussées, pavées, trottoirs... (Bernat-Ponce et al, 2020). La survie de cette espèce dépendrait alors du maintien de bâtiments anciens pour la reproduction, associé à la présence suffisante d'espaces végétalisés pour l'alimentation. Également, l'hypothèse des maladies en ville a été récemment mis en avant par une étude en Angleterre. A Londres, la disparition du moineau domestique serait liée à une prévalence plus forte de la malaria aviaire mesurée dans les quartiers péri-urbains (Dadam et al, 2019). L'augmentation du parasitisme en ville pourrait notamment s'expliquer par l'augmentation locale des températures (Loiseau et al, 2013). Cependant, il reste à démontrer que cette élévation du parasitisme se retrouve dans d'autres villes d'Europe pour valider sa causalité dans le déclin de certains oiseaux urbains. Enfin, d'autres facteurs tels que la compétition et la prédation pourraient impacter les populations déjà fragilisées. Notamment, la compétition avec les espèces exotiques augmente avec l'arrivée de nouvelles espèces, telles que la perruche à collier (*Psittacula krameri*), une espèce afro-asiatique introduite par relâchés accidentels ou volontaires dans les villes d'Europe (Le Louarn et al, 2018). Les populations de petits oiseaux peuvent aussi être impactées par les prédateurs urbains tels que les éperviers, l'abondance de ces derniers étant en augmentation dans les villes (Crick et al, 2002 ; Chamberlain et al, 2009). Le chat est quant à lui un prédateur amené par l'Homme et donc présent depuis les débuts de l'urbanisation, mais son rôle dans le déclin des oiseaux urbains en Europe semble significatif (Crick et al, 2002 ; Vincent, 2005 ; Baker et al, 2008).

Finalement, l'équilibre des populations urbaines est fragile car il dépend de nombreux facteurs qui évoluent sans cesse. L'urbanisation a des effets contrastés à l'échelle de la communauté, de la population ou de l'individu. De plus, les effets varient selon le degré d'urbanisation, la gestion du paysage urbain, le niveau de prise en compte de la biodiversité dans les plans d'urbanisation... Aussi, il est important d'intégrer ces paramètres et d'adopter différentes approches pour comprendre l'impact de l'urbanisation dans son ensemble.

III/ Des approches complémentaires pour étudier l'urbanisation

1) Les effets de l'urbanisation selon l'approche spatiale

L'impact négatif de l'urbanisation sur la biodiversité semble aujourd'hui clairement démontré (McKinney, 2002 ; Fattorini, 2011 ; Carvajal-Castro et al, 2019). Néanmoins, cet impact n'est pas toujours évident lorsque l'on considère différents niveaux d'urbanisation. En effet, si l'on se place au niveau des zones moyennement urbanisées, celles-ci contiennent une diversité d'espèces animales plus importante que les zones rurales (Racey & Euler, 1982 ; Blair, 1996, 2004 ; Blair & Launer, 1997 ; Germaine & Wakeling, 2001 ; McKinney, 2002, 2008 ; Pal et al, 2019). L'urbanisation peut donc avoir un impact positif sur la biodiversité si son développement reste modéré. Les oiseaux notamment sont particulièrement sensibles au degré d'urbanisation du paysage (Blair 1996, 2004 ; Marzluff et al, 2001 ; Gaston et al, 2007 ; Chace & Walsh, 2006 ; Lepczyk et al, 2008 ; Aida et al, 2016 ; Müller et al, 2018 ; Le Louarn et al, 2018). Le degré d'urbanisation est souvent considéré comme étant décroissant du centre à la périphérie, et de nombreuses études ont mesuré la diversité des espèces d'oiseaux le long de ce gradient d'urbanisation linéaire (*par ex.* Blair, 1996, 2004 ; Clergeau et al, 2006 ; Le Louarn et al, 2018 ; Kontsiotis et al, 2019 ; Pal et al, 2019). Or, les secteurs les plus riches en espèces d'oiseaux sont des secteurs assez hétérogènes, dans lesquels on trouve à la fois du bâti et des espaces végétalisés tels que les parcs et jardins, les arbres en bord de route ou le long d'un cours d'eau (Tratalos et al, 2007 ; Barth et al, 2015 ; Moudrá et al, 2018 ; Callaghan et al, 2019b ; Ibanez-Alamo et al, 2019). Ces secteurs ne sont pas toujours répartis de façon linéaire le long de l'axe centre-périphérie, car l'organisation spatiale d'une ville dépend grandement de sa taille (Savard et al, 2000 ; **Figure 7**). En effet, le plan d'urbanisation n'est pas le même pour une mégapole que pour une petite ville située dans une région peu touristique. Alors que l'organisation de la première sera concentrée sur sa croissance économique à l'échelle mondiale, celle de la deuxième sera plus axée sur la valorisation de son patrimoine et de sa qualité de vie à l'échelle régionale. Également, le niveau de biodiversité présente dans une ville est fortement dépendant de la localisation géographique de celle-ci et donc du type d'habitat qui a été remplacé (Savard et al, 2000 ; Kabisch & Haase, 2013). L'habitat présent en bordure de ville peut aussi jouer sur la capacité de dispersion et d'implantation des espèces dans la ville (Savard et al, 2000). Ainsi, la distinction urbain/péri-urbain/rural n'est pas toujours évidente dans la mesure où toutes les villes n'ont pas été construites selon le même plan d'organisation et de modélisation du paysage. Les différences spatiales entre villes révèlent la nécessité de considérer une ville dans

son ensemble, afin de prendre en compte son degré d'urbanisation « réel ». Notamment, cette caractérisation de la ville dans sa globalité permettrait de mieux comprendre comment est répartie la biodiversité au sein de celle-ci.



Figure 7. Différence d'organisation spatiale et architecturale entre deux villes de taille différente. A gauche le centre-ville de New York (États-Unis) est un paysage de bâtiments tous plus hauts les uns que les autres, à droite le centre-ville de Niort (France) est composé de bâtiments anciens de taille modeste et qui laissent apparaître des patches de végétation.

2) Les effets de l'urbanisation selon l'approche corrélative

A l'échelle de l'espèce, l'urbanisation a des effets encore plus contrastés. Alors que certaines espèces ne subsistent pas en milieu urbain (*urban avoiders*), d'autres semblent y prospérer (*urban exploiters* ; McKinney, 2002 ; Kark et al, 2007 ; Seress & Liker, 2015). Néanmoins, la désignation de certaines espèces en tant qu'*urban exploiters* pose désormais question. Chez les oiseaux notamment, le déclin brutal et récent des populations urbaines de moineaux domestiques, d'étourneaux sansonnet et de choucas des tours remet en cause la vision du milieu urbain comme d'un environnement favorable pour ces espèces (Baillie et al, 2001 ; De Laet & Summers-Smith, 2007 ; Inger et al, 2014 ; de Coster et al, 2015). En effet, le milieu urbain est associé à de nombreuses contraintes abiotiques (paysage fragmenté, pollution de l'air, nuisances sonores, lumière artificielle...) et biotiques (changement des ressources, compétition avec de nouvelles espèces, dérangement par l'Homme...). Les effets de ces contraintes ont été beaucoup étudiés chez les oiseaux (Seress et Liker, 2015 ; Sepp et al, 2017). En particulier, les études de terrain ont montré que les oiseaux en milieu urbain avaient un succès reproducteur plus faible que les oiseaux en milieu rural : taille de ponte réduite, succès d'éclosion plus faible, croissance des poussins ralentie et succès d'envol plus faible (Halfwerk et al, 2011a ; Peach et

al, 2008 ; Heiss et al, 2009 ; Meillère et al, 2015b ; Bailly et al, 2016 ; Demeyrier et al, 2017). La baisse du succès reproducteur en ville témoigne d'une moins bonne qualité de l'environnement urbain par rapport au milieu rural pour la reproduction. Cet environnement impose des contraintes aux populations urbaines, qui impactent directement la fitness des individus. Notamment, les contraintes du milieu urbain peuvent représenter un stress face auquel le fonctionnement des organismes est modifié afin de maximiser la survie (réponse au stress ; Wingfield, 1994 ; **Encadré 2**). La baisse du succès reproducteur en ville pourrait directement découler de cette réponse au stress, qui déclenche des mécanismes de survie à court terme, au détriment des fonctions moins vitales comme la reproduction (Wingfield, 1994 ; Sapolsky et al, 2000). À ce jour, plusieurs études ont pu mettre en avant une réponse au stress significativement différente entre oiseaux urbains et ruraux, mais les résultats sont parfois contradictoires, montrant une réponse au stress tantôt plus élevée, tantôt plus faible en milieu urbain (Partecke et al, 2006b ; Bonier et al, 2007 ; Fokidis et al, 2009 ; Crino et al, 2011 ; Strasser & Heiss, 2011 ; Zhang et al, 2011 ; Foltz et al, 2015 ; voir *Bonier, 2012 pour d'autres exemples*). Ces études corrélatives ont comparé les réponses au stress des oiseaux en désignant arbitrairement les sites choisis comme « urbains » ou ruraux », or le degré d'urbanisation peut varier même entre deux sites considérés comme « urbains ». Ceci peut expliquer en partie les différences de réponses trouvées entre les sites urbains d'études différentes. La multiplication des sites échantillonnés et l'évaluation précise du degré d'urbanisation des sites permettrait de mieux comprendre les variations de réponses entre les populations. De plus, les contraintes auxquelles sont soumises les populations dans l'environnement urbain sont présentes de façon durable, et peuvent engendrer un stress chronique (Cyr & Romero, 2007 ; Bonier, 2012). Cependant, très peu d'études se sont intéressées à l'évaluation du stress chronique chez les populations d'oiseaux urbains (Hudin et al, 2018 ; Ibanez-Alamo et al, 2020). Mesurer le niveau de stress des populations selon le degré d'urbanisation d'un site permettrait de mieux comprendre le niveau de contrainte exercé par l'environnement urbain sur les populations d'oiseaux et les modifications phénotypiques exprimées en réponse aux contraintes.

3) Les effets de l'urbanisation selon l'approche expérimentale

La multiplicité des contraintes associées au milieu urbain complique l'interprétation lorsqu'il s'agit de chercher la cause de telle ou telle modification phénotypique dans une population urbaine. Si les études de terrain sont nécessaires pour mettre en avant les différences de traits exprimées au milieu urbain, les études expérimentales aident à comprendre quelle contrainte

peut modifier ou non un trait phénotypique particulier. En effet, les études en conditions expérimentales permettent de tester les effets d'un facteur urbain tout en s'affranchissant des autres facteurs dont les effets viendraient masquer ceux attendus. Dans le cas du stress, ces études aident à déceler quels sont les facteurs qui modifient la réponse au stress des oiseaux en ville. L'augmentation de la réponse au stress chez les passereaux a été validée expérimentalement en réponse à plusieurs facteurs tels que le bruit urbain, la lumière artificielle ou encore l'absorption de métaux lourds (Crino et al, 2013 ; Eeva et al, 2014 ; Ouyang et al, 2015 ; Raap et al, 2016b ; Kleist et al, 2018). Ces études permettent également de vérifier les différences phénotypiques observées entre populations urbaines et rurales. La reproduction du bruit urbain en conditions expérimentales a par exemple permis d'observer des différences phénotypiques entre individus exposés ou non exposés au bruit (*par ex.* communication (-) : Halfwerk et al, 2011b ; vigilance (+/-) : Meillère et al, 2015a ; Zhou et al, 2019 ; taille de ponte (-) et survie des poussins (-) : Halfwerk et al, 2011a ; métabolisme des poussins (-) : Brischoux et al, 2017 ; croissance des poussins (-) : Injaian et al, 2018). Des effets de la pollution lumineuse ont aussi été observés en conditions expérimentales, en particulier sur l'activité et les dépenses énergétiques accrues chez les oiseaux soumis à un éclairage nocturne, au détriment du sommeil (Dominoni et al, 2013c ; De Jong et al, 2016 ; Ouyang et al, 2017 ; Raap et al, 2015 ; Welbers et al, 2017 ; Caorsi et al, 2019 ; Saini et al, 2019). Cependant, peu d'études concernant la pollution lumineuse se sont intéressées à ses effets durant la période de développement des oiseaux (Raap et al, 2016a, b ; Grunst et al, 2019, 2020). Or, comme en témoignent les études sur la pollution sonore, les poussins sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales, de bonnes conditions de développement étant nécessaires pour la survie future de l'individu. Tester l'impact des facteurs urbains au cours de cette période permettrait d'évaluer comment la sensibilité des jeunes oiseaux peut influencer leur survie à l'âge adulte.

Encadré 2 : La mécanique du stress chez les oiseaux

La réponse au stress des vertébrés implique la libération de glucocorticoïdes, des hormones produites par l'axe hypothalamo-hypophysaire-surrénalien (HPA = hypothalamo-pituitary-adrenal). Cette réaction entraîne une réallocation de l'énergie vers les mécanismes physiologiques et comportementaux qui permettent de maintenir un état d'homéostasie, c'est-à-dire une stabilité de l'organisme (**allostasie**). Lors d'un stress ponctuel (par exemple le passage d'un prédateur), ces réponses sont de courte durée et ont un effet positif puisqu'elles limitent les impacts du stress sur l'organisme. Cependant, si le stress dure (par exemple des attaques permanentes de prédateurs), celui-ci peut entraîner une élévation chronique des glucocorticoïdes, et perturber de façon durable l'état d'homéostasie et les fonctions vitales de l'organisme (**Figure A**).

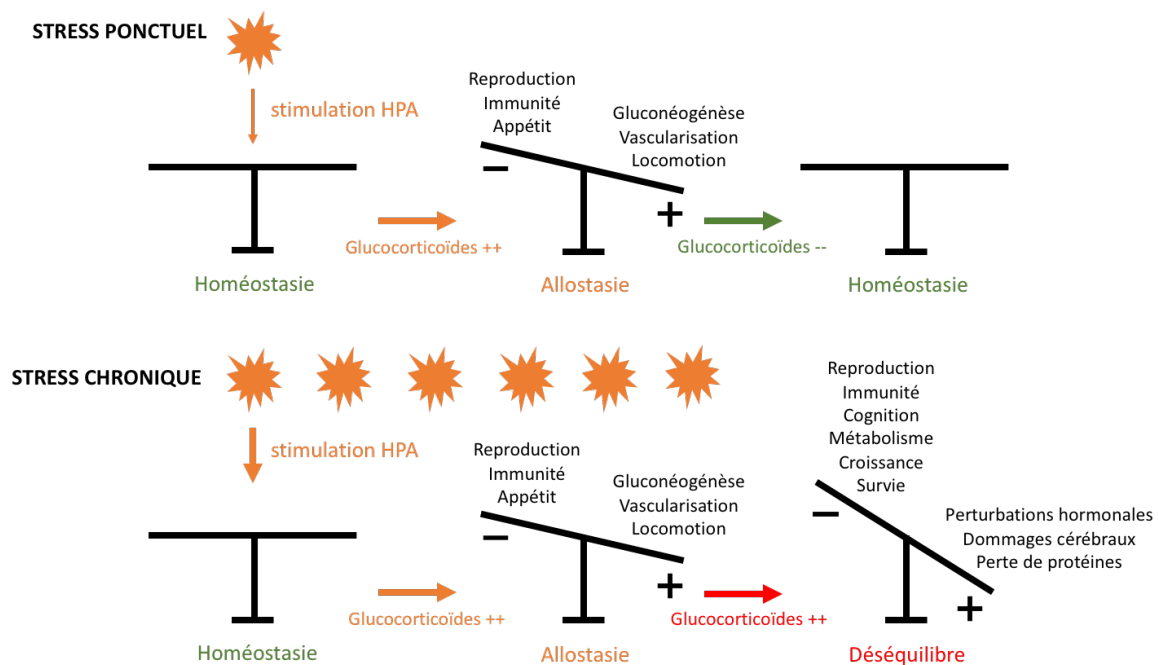


Figure A. Les réponses physiologiques et comportementales induites par un stress.

Chez les oiseaux, l'hormone principale libérée par l'HPA en réponse au stress est la corticostérone (CORT). La CORT peut être accumulée dans le plasma, dans les fèces ou dans les plumes. Dans le plasma, le taux de CORT peut varier brutalement en réponse à un stress ponctuel, passant d'une valeur basale à une valeur maximale en quelques minutes (**Figure B**).

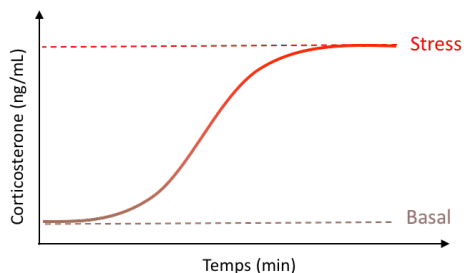


Figure B. Evolution du taux de corticostérone suite à un stress

Dans les fèces, le taux de CORT varie en fonction de la réponse au stress exprimée au temps T. Dans les plumes, la CORT est accumulée au cours de la croissance de la plume lors de la différenciation des cellules (*blood quill*). Le taux de CORT dans les plumes ne varie donc pas de façon ponctuelle, celui-ci est fixé dans la plume et correspond à la CORT totale accumulée en réponse aux conditions environnementales durant la période de croissance de la plume (enregistrement du stress chronique).

Sources : Wingfield et al, 1998 ; Sapolsky et al, 2000 ; Wingfield & Romero, 2001 ; Romero & Reed, 2005 ; McEwen & Wingfield, 2003 ; Angelier et al, 2010 ; Love et al, 2012 ; Jenni-Eiermann et al, 2015.

IV/ Problématiques et objectifs de la thèse

1) *Caractériser la biodiversité aviaire en fonction du paysage urbain*

À l'heure où les villes ne cessent de se développer, il apparaît crucial de conserver une biodiversité suffisante en ville pour assurer la continuité des fonctions écosystémiques (Botzat et al, 2016). En effet, maintenir une biodiversité élevée permet de préserver l'équilibre des processus biogéochimiques effectués par les organismes : respiration, production et échanges de nutriments, décomposition et recyclage de la matière... (Naeem et al, 1994). Également, en augmentant la biodiversité urbaine, l'Homme améliore sa qualité de vie, la présence de la nature en ville étant une source importante d'enrichissement culturel, spirituel et social (Aerts et al, 2018 ; Prévot et al, 2018). Les oiseaux notamment, parce qu'ils sont relativement faciles à observer en ville, bénéficient d'une attention particulière en matière de conservation (Schwartz et al, 2014). La diversité des oiseaux en ville dépend principalement du degré d'urbanisation de celle-ci (dépendant de sa superficie et de sa localisation géographique) et des types d'habitats qui y sont présents, ceux comprenant de la végétation attirant une biodiversité plus importante (Tratalos et al, 2007 ; Ortega-Álvarez et al, 2009 ; Aronson et al, 2014 ; Morelli et al, 2017a, 2018 ; Ibanez-Alamo et al, 2019 ; Magre et al, 2019). Le degré d'urbanisation d'une ville est souvent calculé d'après son niveau d'urbanisation global, mais celui-ci n'est pas neutre et peut varier fortement selon le site où l'on se place dans la ville et sa fonction : vieux quartier, zone commerciale, jardin public, gare, bordure de fleuve, aire de marché, quartier dédié à un secteur professionnel particulier... En fonction de leur activité, la surface de ces différents sites n'est pas équilibrée de la même façon entre éléments du paysage naturel (végétation, eau) et éléments du paysage urbain (bâtiments, routes). Cependant, à ce jour, peu d'études sur la biodiversité ont cherché à quantifier des degrés d'urbanisation multiples par ville en fonction des éléments du paysage présents sur les différents sites (Blair 2004 ; Dallimer et al, 2012 ; Leveau et al, 2017 ; Müller et al, 2018 ; Almenar et al, 2019). Cette description peut pourtant nous apprendre beaucoup sur la façon dont le plan d'urbanisation d'une ville peut influencer la biodiversité aviaire, en particulier dans les villes où des plans de gestion sont mis en place pour favoriser l'augmentation de la biodiversité. C'est pourquoi, dans le premier chapitre de ce manuscrit, j'étudierai la répartition de la biodiversité aviaire sur l'ensemble d'une ville en fonction de son organisation spatiale (**Figure 8**). Dans un premier temps, je cartographierai les différents éléments du paysage sur un ensemble de sites répartis sur toute la ville, et j'établirai un gradient d'urbanisation en fonction de la surface occupée par ces différents éléments. Dans un deuxième

temps, j'évaluerai comment le degré d'urbanisation associé aux éléments du paysage peut influencer la répartition spatiale et la diversité des espèces d'oiseaux. Cette approche spatiale me permettra de répondre aux questions suivantes :

Comment la biodiversité aviaire est-elle influencée par l'organisation du paysage urbain ?

Quels sont les éléments du paysage urbain qui favorisent la biodiversité aviaire ?

2) *Évaluer le niveau de stress des populations confrontées au milieu urbain*

Les espèces présentes en ville sont soumises à des contraintes importantes, et le développement constant du milieu urbain modifie les pressions que ces contraintes exercent sur les organismes. En particulier, les grandes villes d'Europe connaissent actuellement un déclin de certaines espèces d'oiseaux, considérées jusqu'alors comme bien adaptées au milieu urbain (Baillie et al, 2001 ; De Laet & Summers-Smith, 2007 ; de Coster et al, 2015 ; Gross, 2015). Ce déclin dans les villes les plus développées suggère que les oiseaux urbains deviennent sensibles à un certain niveau de contrainte. Le stress est un bon paramètre physiologique pour mesurer la sensibilité des organismes à leur environnement (Wingfield, 2013). En particulier, les organismes sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales au cours de leur développement. La qualité de la nourriture apportée par les parents, la température extérieure ou encore le bruit ambiant sont autant de facteurs qui modulent la réponse au stress des oiseaux au nid (Kitaysky et al, 2001 ; Pravosudov & Kitaysky, 2006 ; DuRant et al, 2010 ; Schoech et al, 2011 ; Crino et al, 2013 ; Patterson et al, 2015 ; Griebel et al, 2018 ; Kleist et al, 2018). En milieu urbain, les conditions peuvent être particulièrement stressantes pour les poussins du fait d'une nourriture de moins bonne qualité nutritionnelle trouvée par les parents ou des différentes perturbations de l'environnement urbain comme la pollution de l'air, le bruit ou la lumière nocturne (Marzluff et al, 2001 ; Chamberlain et al, 2009 ; Seress & Liker, 2015). La répétition de ces contraintes peut conduire à un stress chronique chez les poussins comme chez les adultes (Cyr & Romero, 2007). Cependant, à ce jour aucune étude n'a pu clairement démontrer un stress chronique plus important chez les oiseaux en milieu urbain (Aharon-Rotman et al, 2017 ; Hudin et al, 2018 ; Ibanez-Alamo et al, 2020). Pourtant, l'expression d'un stress chronique en ville, en particulier chez les populations d'oiseaux en déclin, pourrait valider l'hypothèse d'un milieu devenu trop contraignant pour celles-ci. Aussi, ce déclin étant visible principalement dans des grandes villes, il est possible que le niveau de stress exprimé par les oiseaux urbains varie en fonction du degré d'urbanisation. Ainsi, dans le deuxième chapitre, j'évaluerai le niveau de stress des populations urbaines d'une espèce en déclin, le moineau domestique, le long d'un gradient

d'urbanisation (**Figure 8**). A l'aide d'une étude de terrain, je mesurerai le stress enregistré chez les oiseaux au cours de leur développement puis à l'âge adulte, afin de mieux comprendre la sensibilité de chaque stade aux contraintes du milieu urbain. Grâce à cette approche corrélative, je répondrai aux questions suivantes :

Comment les contraintes du milieu urbain impactent-elles la physiologie du stress chez les moineaux au cours du développement, puis à l'âge adulte ?

La réponse au stress des moineaux varie-t-elle en fonction du degré d'urbanisation ?

3) *Mesurer la réponse individuelle à un facteur urbain*

Dans le contexte actuel de modernisation des villes, il est nécessaire de tester indépendamment les effets des nouveaux facteurs de pollution. La pollution lumineuse est de plus en plus présente en ville, et les effets des nouveaux systèmes d'éclairage restent encore peu testés en conditions contrôlées, notamment sur le succès reproducteur des oiseaux et le développement des poussins (Raap et al, 2016a, b ; Yang et al, 2018 ; Saini et al, 2019). Aussi, les connaissances sur ces effets sont encore moins évidentes lorsque l'on considère les espèces d'oiseaux grégaires. Pourtant, il est probable que ces espèces ne réagissent pas de la même façon que les espèces solitaires à un facteur urbain, du fait que leur comportement dépend aussi de celui de leurs congénères. En particulier, comprendre les effets des facteurs urbains sur le comportement et la physiologie des moineaux domestiques pourrait nous en apprendre plus sur les causes de leur déclin (Crick et al, 2002 ; Vincent, 2005). Outre les facteurs abiotiques, la modification de la disponibilité en ressources pourrait impacter le comportement et la physiologie des moineaux (Crick et al, 2002 ; Summers-Smith, 2003 ; Vincent, 2005). Si plusieurs études se sont intéressées aux impacts d'un changement de la quantité et/ou de la qualité de la nourriture sur les performances des oiseaux urbains (Ishigame et al, 2006 ; Schoech et al, 2007 ; Heiss et al, 2009 ; Plummer et al, 2013 ; Peach et al, 2014, 2015 ; Demeyrier et al, 2017 ; Teyssier et al, 2020), aucune étude n'a jusqu'alors étudié la réponse de ces oiseaux face à une modification de la ressource en eau. Or en ville, la ressource en eau est modifiée par l'organisation du paysage urbain. Si l'urbanisation peut apporter une ressource hydrique plus importante lorsqu'elle se développe dans une zone aride, le remplacement des zones humides par des villes peut au contraire diminuer la ressource en eau (*voir Bonier, 2012*). De plus, l'accessibilité à l'eau peut être plus difficile en ville du fait d'une densité en oiseaux plus importante, et donc d'une compétition accrue pour les ressources (Newton, 1992 ; Sorace, 2002). Étudier les réactions physiologiques des oiseaux urbains face à un stress hydrique pourrait donc nous en

apprendre plus sur la façon dont ils réagissent face à la restriction des ressources en ville. Ainsi, dans le deuxième chapitre, je testerai en conditions expérimentales les réponses physiologiques des moineaux domestiques (réponse au stress, hématokrite, osmolalité, masse, fèces) face à une restriction en eau, afin de pouvoir mieux appréhender leurs réponses aux contraintes biotiques du milieu urbain (**Figure 8**). Cette première approche expérimentale me permettra de répondre à la question suivante :

Quel est l'effet d'une contrainte isolée du milieu urbain sur la physiologie des individus ?

Enfin, dans le troisième chapitre de ce manuscrit, je présenterai une étude expérimentale des effets de la pollution lumineuse sur les paramètres morphologiques et comportementaux des moineaux domestiques (**Figure 8**). Cette étude sera réalisée lors de la période de reproduction, et permettra de mesurer l'impact de la pollution lumineuse à la fois chez les adultes et les poussins en développement. A l'aide d'un suivi individuel temporel et d'un suivi intergénérationnel, je répondrai aux questions suivantes :

Quelles sont les réponses comportementales des moineaux adultes à une exposition à la pollution lumineuse lors de la reproduction ?

Quelle sont les conséquences d'une exposition à la pollution lumineuse sur la croissance et la survie des poussins ?

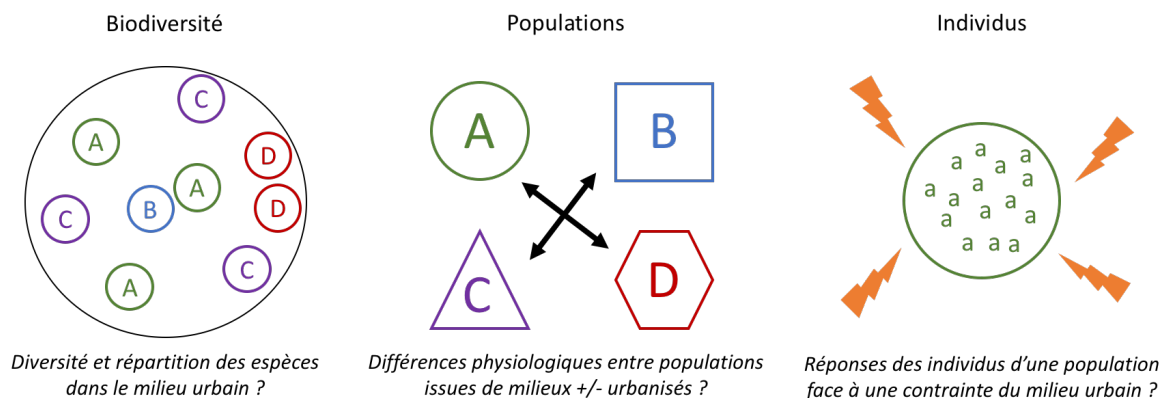


Figure 8. Étude des effets de l'urbanisation selon trois niveaux d'approches. L'étude des effets de l'urbanisation sur la biodiversité sera une étude spatiale (chapitre 1), l'étude des effets de l'urbanisation sur les populations sera une étude corrélative (chapitre 2), et les études des effets de l'urbanisation sur les individus seront des études expérimentales (chapitres 2 et 3).

CHAPITRE 1 : LES BÉNÉFICES D'UNE VILLE « VERTE » POUR LA BIODIVERSITÉ



Interactions entre écureuils gris et citoyens, jardin public de Boston (Massachusetts, États-Unis)

« Les hommes doivent se rendre compte qu'ils n'ont pas un droit de vie ou de mort sur les animaux, mais au contraire le devoir de protéger, de gérer le capital aussi bien animal que végétal de leur planète. »

Jean-Pierre Hutin (1931-1996)

I/ Contexte

La biodiversité aviaire joue un rôle important dans l'environnement urbain. D'abord, par leurs régimes alimentaires variés et leur facilité à se déplacer, les oiseaux remplissent des fonctions écosystémiques importantes : pollinisation, dissémination des graines, régulation des populations d'insectes et de rongeurs « nuisibles » à l'Homme, nettoyage des cadavres... (Sekercioglu, 2006). De plus, les oiseaux ont une valeur sociétale et culturelle importante : connexion avec la nature, amélioration du bien-être et de la santé des citoyens, éducation, enrichissement personnel... (Cox & Gaston, 2015 ; Hedblom et al, 2017). Ces apports matériels et immatériels sont d'autant plus importants que la diversité en espèces d'oiseaux est importante (Shwartz et al, 2014 ; Cox & Gaston, 2015 ; Aerts et al, 2018). Or, l'urbanisation entraîne une homogénéisation des communautés d'oiseaux, avec des communautés dominées par quelques espèces très abondantes (Clergeau et al, 2006 ; Devictor et al, 2007 ; Møller, 2009 ; Shochat et al, 2010). La diminution voire la disparition en ville de certaines espèces aux fonctions écosystémiques spécifiques, au profit d'espèces aux caractéristiques écologiques similaires, peut impacter la fonctionnalité de l'écosystème (Savard et al, 2000 ; Olden et al, 2004 ; Chace & Walsh, 2006 ; Francis & Chadwick, 2012 ; Guetté et al, 2017).

En réponse à une prise de conscience des services rendus par la biodiversité et de la diminution de celle-ci (UNECE, 2003), les décideurs politiques orientent les stratégies d'aménagement urbain vers la préservation et la revalorisation de la nature en ville (Emlqvist et al, 2013 ; Botzat et al, 2016). Les nouvelles politiques environnementales visent notamment à préserver et développer les espaces favorables à la biodiversité. Ces espaces sont principalement des espaces végétalisés, ou « espaces verts », ou encore « infrastructures vertes » (European Commission, 2012 ; Kabisch & Haase, 2013). Les espaces verts permettent de maintenir une diversité de plantes suffisante en ville, et d'offrir un habitat convenable pour les animaux sauvages (Villaseñor et al, 2020). Néanmoins, il est rare que la végétation en ville corresponde à la végétation d'origine, et la plupart des espaces verts constituent de nouveaux écosystèmes (Pickett et al, 2001 ; Lepczyk et al, 2017). Les espaces verts peuvent être des jardins privés ou publics, des parcs, des friches industrielles, des bassins de rétention, des squares, des aires de repos, des cimetières, des golfs... (Kabisch & Haase, 2013 ; Lepczyk et al, 2017 ; Morelli et al, 2018 ; Filazzola et al, 2019). Cependant, la persistance et la diversité des espèces au sein de ces espaces dépend de leur taille et de leur niveau de connectivité (Marzluff & Ewing, 2001 ; Pirzio Biroli et al, 2020). En effet, les espaces verts en ville constituent souvent des patchs d'habitat naturel isolés au sein d'une matrice de paysage

artificiel peu perméable. Les routes et les bâtiments qui constituent cette matrice représentent un risque mortel de collisions pour les oiseaux qui tentent de traverser celle-ci (Marzluff & Ewing, 2001 ; Arnold & Zink, 2011). De plus, l'isolement des populations au sein d'un espace aux ressources limitées augmente la compétition entre celles-ci. Afin d'augmenter les possibilités de dispersion et de réduire la pression exercée sur les ressources au sein d'un patch d'habitat végétalisé, il convient d'accroître la perméabilité de la matrice urbaine et donc la connectivité entre les patches. Celle-ci peut être augmentée en multipliant les espaces verts ou en augmentant la taille de ces derniers de façon à réduire la distance entre ceux-ci (connectivité par *stepping stones* ; Fahrig, 2003 ; Lepczyk et al, 2017 ; Deslauriers et al, 2018). Une solution plus efficace est la création de corridors écologiques, des habitats linéaires végétalisés qui connectent directement les patches entre eux (Savard et al, 2000 ; Beninde et al, 2015). Les corridors permettent d'augmenter la connectivité des espaces verts au sein d'une ville, mais également avec les aires naturelles adjacentes (Savard et al, 2000). En plus de faciliter les mouvements des individus entre l'intérieur et l'extérieur de la ville, les corridors peuvent aussi constituer un habitat à part entière (Noss, 1993). Les corridors composés essentiellement d'arbres et d'arbustes offrent un abri, des ressources et des possibilités de reproduction pour de nombreuses espèces d'oiseaux (Aida et al, 2016 ; Morelli et al, 2017a, 2018 ; Han et al, 2019). En particulier, les espèces qui nichent dans les arbres et/ou recherchent leur nourriture dans les feuillages seront plus à même de survivre au sein d'un corridor arboré (Fischer & Lindenmayer, 2002 ; Han et al, 2019).

Intégrer des corridors en ville n'implique pas nécessairement de grands processus de réaménagement (Haaland & Konijndendijk, 2005). La connectivité entre espaces verts peut être augmentée grâce à la végétalisation des cours d'eau, des voies ferrées, des routes, des trottoirs, des zones commerciales... En particulier, la multiplication des arbres en ville peut constituer un corridor aérien pour les oiseaux (Savard et al, 2000). Les bâtiments eux-mêmes peuvent faire partie du corridor aérien, par le développement de toits et de murs végétalisés, qui sont également bénéfiques pour la santé et le bien-être des citoyens (Filazzola et al, 2019 ; Lepczyk et al, 2017 ; Oberndorfer et al, 2007). En Europe, le concept des corridors écologiques a été intégré dans la stratégie de promotion des infrastructures vertes (European Union Green Infrastructures Strategy) adoptée en 2013 (European Union, 2013). Cette stratégie vise essentiellement à restaurer les espaces naturels et permettre la survie des espèces au sein des villes, et ainsi maintenir le bon fonctionnement des écosystèmes et les services rendus à l'Homme. En particulier, l'Union Européenne (EU) tend à développer un réseau d'infrastructures vertes connectées dans toute l'Europe (*TEN-G : Trans-European Network for*

Green Infrastructure ; European Commission, 2013). Ce réseau d'infrastructures vertes est particulièrement bien développé en France, où il est connu sous le nom de Trame Verte et Bleue (TVB). Celle-ci a été adoptée en 2007 lors du Grenelle de l'Environnement, dans le but d'améliorer la connectivité des réservoirs de biodiversité, favoriser les déplacements des espèces et les flux de gènes entre populations (Alphandéry et al, 2012). Au sein des villes, la TVB intègre le développement des infrastructures vertes et des corridors écologiques, notamment par l'aménagement de continuités d'arbres et de haies, et d'une strate herbacée plus « naturelle » (hautes herbes, parterres de fleurs sauvages, adventices, etc. ; Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, 2010). Le maintien d'une continuité des milieux humides est également intégré dans les Plans Locaux d'Urbanisme (PLU). C'est le cas notamment dans la ville de Niort (Nouvelle-Aquitaine), dont la localisation au sein du Marais Poitevin, deuxième zone humide de France, en fait un site favorable à l'élaboration d'une TVB niortaise. L'engagement de la ville pour la restauration et la préservation des cours d'eau et des zones humides en ville lui a notamment valu l'attribution du titre de « Capitale française de la biodiversité » en 2013.

Dans le cadre de sa politique de préservation de la biodiversité, la ville de Niort a mobilisé les associations naturalistes locales, Deux-Sèvres Nature Environnement (DSNE) et le Groupe Ornithologique des Deux-Sèvres (GODS) afin de réaliser des inventaires réguliers de la biodiversité communale. Bien que ces inventaires permettent d'estimer des indices de biodiversité urbaine et d'assurer un suivi des populations, l'absence de mise en relation de ces inventaires avec le paysage urbain ne permet pas réellement de rendre compte de l'efficacité ou non des plans de gestion de la ville en matière de continuité écologique. En particulier, même si les effets bénéfiques des corridors semblent clairement démontrés chez les groupes d'espèces peu mobiles, ceux-ci restent encore peu étudiés chez les oiseaux (Gilbert-Norton et al, 2010 ; Kang et al, 2015). Or, de par leur importance écosystémique et sociétale, les oiseaux devraient pouvoir bénéficier des politiques de développement des continuités écologiques.

Dans ce contexte, j'ai voulu comprendre comment la biodiversité aviaire en ville peut bénéficier d'une politique « verte ». Grâce à un partenariat avec la ville de Niort, des inventaires des populations d'oiseaux niortaises ont été réalisés. A l'aide d'une description cartographique de l'habitat effectuée sur l'ensemble des sites, j'ai pu mettre en relation ces inventaires avec l'aménagement du paysage urbain à Niort. Ainsi, l'Article 1 permettra de comprendre 1) Comment l'aménagement du territoire urbain et péri-urbain influence la biodiversité aviaire ; 2) Comment les infrastructures vertes et les corridors écologiques peuvent augmenter la

biodiversité aviaire. En particulier, cette étude vise à caractériser la présence/absence et la diversité des espèces en fonction du type d'habitat et de la localisation par rapport à la TVB.

II/ Méthodes

1) Niort, une ville « verte »

Niort est une ville d'environ 60 000 habitants située en région Nouvelle Aquitaine, dans le département des Deux-Sèvres (France). Cette ville de taille moyenne (68,20 km²) se caractérise par ses nombreuses maisons en pierre et par quelques bâtiments plus modernes. Niort est traversée par un fleuve et une rivière, la Sèvre niortaise et le Chambon. Les paysages qui bordent la ville sont principalement des terres agricoles, ainsi que des terres humides qui constituent le Marais Poitevin (**Figure 9**). Depuis plusieurs années, les politiques de gestion à Niort s'orientent vers une prise en compte de la biodiversité et une conservation de l'habitat naturel. Pour cela, la ville développe ses parcs, végétalise ses routes, et entretient un vaste corridor écologique qui traverse l'ensemble de la ville d'est en ouest (http://www.tvb-nouvelle-aquitaine.fr/IMG/pdf/fiche_niort.pdf). Ce corridor comprend la Sèvre niortaise, le Chambon et leurs berges végétalisées (**Figure 10**). Il assure la connectivité entre les différents patches d'habitat « vert » et avec les zones rurales qui bordent la ville.



Figure 9. La ville de Niort (Deux-Sèvres, France) et ses alentours © Google Earth.

2) Inventaires des espèces

Afin d'évaluer la biodiversité aviaire à Niort, des inventaires ont été réalisés au printemps 2017. Ces inventaires ont été adaptés du protocole STOC – EPS (Suivi Temporel des Oiseaux Communs – Échantillonnages Ponctuels Simples ; Morelli et al, 2017b). Les inventaires ont couvert 102 sites espacés de 400 m et répartis sur l'ensemble de la ville (**Figure 10**). Pour chaque site, trois sessions d'inventaires ont été effectuées : (1) du 15 au 31 mars, (2) du 10 au 25 avril et (3) du 9 au 22 mai. En moyenne, 9 sites étaient visités par jour, et les 102 sites ont été visités dans un ordre différent à chaque session, mais toujours entre 6 h et 10 h. L'inventaire des oiseaux consistait à noter le nombre d'individus observés par espèce dans un rayon de 25m, d'abord pendant 5 min sans bouger, puis de nouveau pendant 5 min mais avec l'observateur en mouvement dans le cercle de 25 m de rayon. Le nombre d'oiseaux observés durant les deux périodes de 5 min était ensuite additionné pour obtenir le nombre total d'oiseaux observés par espèce et par site. Les inventaires n'étaient pas réalisés lorsque les conditions météo ne permettaient pas une bonne observation (pluie ou vent).

3) Caractérisation du paysage urbain

Dans un premier temps, le bruit urbain a été utilisé comme proxy du dérangement causé par l'Homme, car celui-ci peut impacter les populations d'oiseaux (Francis et al, 2009). L'intensité du bruit urbain (dB) a été mesurée sur chaque site entre 7 h et 10 h durant 1 min avec un sonomètre numérique Voltcraft SL 200. Afin d'éviter les interférences durant l'enregistrement, le sonomètre était placé à 2 m au-dessus du sol. Deux sessions de mesures ont été réalisées : (1) du 1^{er} au 5 mai et (2) du 22 au 25 mai. Les deux sessions étant fortement répétables ($R=0.733$), la moyenne d'intensité du bruit urbain des deux sessions a été calculée et utilisée dans les analyses.

L'habitat des 102 sites de l'étude a ensuite été caractérisé à l'aide de l'outil Système d'Information Géographique QGIS (QGIS Development Team, 2017). Concrètement, l'habitat a été cartographié sur un rayon de 100 m afin de décrire une surface suffisante sans chevauchement entre les sites (**Figure 10**). Six catégories d'habitat ont été définies : sol artificialisé (Route), bâtiment à toit plat (Bat1, correspond à un bâtiment moderne), bâtiment à toit pentu (Bat2, correspond à un bâtiment ancien), espace vert (Herbe, zone avec une majorité de végétation basse), espace boisé (Arbres, zone avec une majorité de végétation haute), eau (Eau). Le pourcentage de surface représenté par chaque catégorie a été calculé pour chaque site.

Dans un deuxième temps, une Analyse en Composante Principale (ACP) a été réalisée sur les six variables d'habitat et les valeurs de bruit urbain. Le premier axe (PC1) comptait pour 33,54% de la variance totale, et était négativement corrélé avec Route ($r=0.852$), Bat1 ($r=0.707$) et Bruit ($r=0.651$), et positivement corrélé avec Herbe ($r=0.604$).

Également, afin de prendre en compte la présence d'un corridor écologique et les habitats bordant la ville, nous avons calculé pour chaque site la distance au corridor (soit la distance à la Sèvre ou au Chambon, **Figure 10**) et la distance à la bordure de la ville.

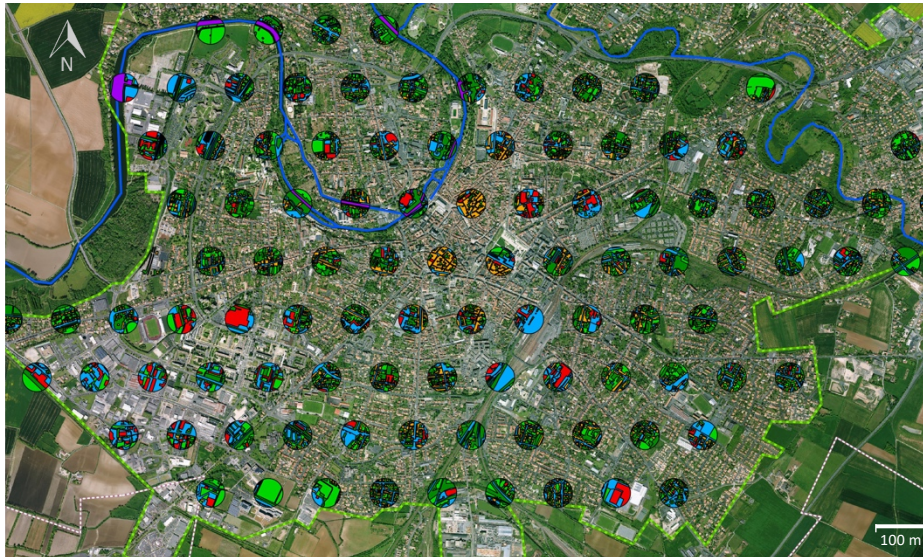


Figure 10. Caractérisation de l'habitat sur les 102 sites d'inventaire à Niort à l'aide du logiciel QGIS. Chaque couleur correspond à une catégorie d'habitat (Route = bleu, Bat1 = rouge, Bat2 = orange, Herbe = vert clair, Bois = vert foncé, Eau = violet). Le trait bleu représente le corridor écologique (Sèvre et Chambon), le trait vert en pointillés représente la bordure de la ville.

4) Indices de biodiversité

Pour chaque site et à chaque session d'inventaire, nous avons calculé trois indices pour définir le niveau de biodiversité aviaire sur les 102 sites de l'étude : (1) richesse spécifique, (2) indice de Shannon et (3) indice de Simpson (Morris et al, 2014). La richesse spécifique (S) correspond au nombre total d'espèces d'oiseaux observées durant une session. L'indice de Shannon (H') indique le niveau de diversité de la communauté (plus l'indice est élevé, plus la diversité est élevée). L'indice de Simpson (E) indique le niveau d'équitabilité des espèces (plus l'indice tend vers 1, plus le nombre d'individus est équitablement réparti entre les espèces). *Pour plus de détails sur les calculs des trois indices, voir l'Article 1.*

III/ Les infrastructures vertes et corridors écologiques : quelle influence sur la biodiversité en ville ?

ARTICLE 1 :

**Green infrastructures and ecological corridors shape
avian biodiversity in a small French city**

Publié dans Urban Ecosystems

Green infrastructures and ecological corridors shape avian biodiversity in a small French city

Erika Beaugeard^{1*}, François Brischoux¹, Frédéric Angelier¹

¹ *Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France*

Acknowledgments

We thank the “Mairie de Niort” for its financial support. We especially thank J. Baloge, M. Pailley, M. Vouhé-Barribaud and the “Mission Biodiversité et Education à l'Environnement de la Ville de Niort”. We also thank the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), the Région Nouvelle Aquitaine (MULTISTRESS), the Agence Nationale de la Recherche (Urbastress, ANR-16-CE02-0004-01) and the Contrat de Plan État-Région ECONAT (CPER ECONAT) for funding. We thank S. Hope for correcting the English and E. Senac for her help with the surveys.

*Author for correspondence (erika.beaugeard@gmail.com) [ORCID](#)

Abstract

In the context of increasing urbanization, preserving urban biodiversity has become a priority in many countries because biodiversity appears to be a key element when evaluating the well-being of urban residents. Recently, urban management has relied on a ‘renaturing of cities’ strategy to improve biodiversity, but the benefits of these policies remain debated. In this study, we specifically evaluated the effects of urban land use (*e.g.* green areas) and green corridors on (1) urban avian biodiversity, and (2) the presence of the most common (top 70%) and least common (bottom 30%) bird species in cities. We surveyed bird species richness at 102 sites during the Spring in a small French city, and tested the effects of several types of land use, distance to the edge of the city, and distance to the corridor on species richness. We found a positive effect of green infrastructures on bird species richness, and this effect was reinforced by the proximity to the green corridor. Thus, bird species richness and the presence of common species were positively impacted by the presence of green areas, the proximity to the city edge, and the proximity to the green corridor. The presence of the green corridor contributed significantly to the presence of rare species, which emphasizes its role in promoting avian biodiversity in cities. These results confirm the ecological importance of maintaining connectivity between urban green areas. Our study suggests that green corridors are a key element of the urban landscape because they allow less common species to colonize cities, and thus enhance urban biodiversity.

Keywords

Biodiversity; Bird species richness; Green infrastructures; Connectivity; Corridor; Urban planning

Introduction

Humans are modifying Earth's ecosystems at an unprecedented rate. Although urbanized areas represent only 3% of the world's surface area (United Nations 2012), more than 50% of humans currently live in cities. Importantly, this percentage is expected to increase and it is predicted that 60% of the world's population will live in urbanized areas in 2030 (United Nations 2016). In Europe, the urban population has already reached 70% of the total population (United Nations 2018) and improving the quality of life of urban populations is recognized as a priority of urban management policies. Contact with nature and biodiversity is essential to the wellbeing of urban residents (Aerts et al. 2018; Alberti 2015; Cox et al. 2017; Fischer et al. 2018; Puppim de Oliveira et al. 2011), and urban biodiversity is often used to determine the attractiveness of cities worldwide (Mondal and Das 2018; Romão et al. 2018).

Urbanization induces severe environmental changes, such as landscape fragmentation and alteration, which lead to a drastic reduction of natural habitats (*i.e.* forests, grasslands, wetlands) and a simultaneous increase of artificial and impervious surfaces (Forman 2014; Grimm et al. 2008; Seress and Liker 2015). Habitat fragmentation and alteration also constrain plant dispersion and reproduction and, consequently, directly affect resource availability and quality for wildlife (Alberti 2015; Aronson et al. 2014). Further, fragmentation and alteration limit the ability of animal communities to disperse, breed, and colonize the urban environment (Marzluff et al. 2008; Rebele 1994). Concomitantly with new sources of urban anthropogenic pollution (light, chemical, noise, etc.), these changes of habitat structure are associated with reduction and homogenization of biodiversity (Benítez-López et al. 2010; McKinney 2002; McKinney 2006; Newbold et al. 2015). This phenomenon is especially striking in birds, and previous studies have notably reported that urbanization is associated with the disappearance of certain species in urban habitats, while other species increase (*e.g.* rock doves, starlings,

house sparrows; Chace and Walsh 2006; Clergeau et al. 2006; Leveau 2019; Marzluff et al. 2001; Moller 2009; Seress and Liker 2015).

Avian biodiversity is often measured in urban landscapes because it is relatively easy to monitor (Ralph et al. 1995) and because it represents a good indicator of the suitability of the urban habitat for wildlife (Blair 1999). Therefore, assessment of avian biodiversity can shed light on the impact of land use management and urban planning on biodiversity. Previous studies have demonstrated that urban parks and green spaces can improve avian biodiversity (Aida et al. 2016; Aronson et al. 2014; Barth et al. 2015; Beninde et al. 2015; Chang et al. 2017; Filazzola et al. 2019; Ortega-Álvarez and MacGregor-Fors 2009). Similarly, higher building densities and larger areas of impervious surfaces are associated with lower avian diversity. Accordingly, avian species richness tends to be higher in moderately urbanized areas (*i.e.* suburbs) and to decrease toward the urban core (Blair 2001; Blair 2004; Chace and Walsh 2006; Seress and Liker 2015).

Recently, urban management has relied on a ‘renaturing of cities’ strategy to improve biodiversity, but the relative benefits of alternative policies remain debated (Connop et al. 2016; Garmendia et al. 2016; Snäll et al. 2016). Specifically, it has been suggested that all green spaces do not have similar value in terms of habitat suitability, and that highly fragmented, small, and isolated green spaces may be of limited ecological value relative to larger and more connected green spaces (Beninde et al. 2015; Bernat-Ponce et al. 2020; Lepczyk et al. 2017; Villaseñor et al. 2020). In the last decade, the development of connected green infrastructures and ecological corridors has been proposed as a way to improve the colonization of wildlife and, therefore, urban biodiversity (Filazzola et al. 2019; Vergnes et al. 2013). Many studies have demonstrated that such green corridors can enhance biodiversity (*e.g.* Beninde et al. 2015; Davies and Pullin 2007; Gilbert-Norton et al. 2010; Tewksbury et al. 2002; Vergnes et al. 2013). Particularly, previous studies have shown a positive effect of corridors on bird dispersion, abundance, and/or species richness (Gillies and Clair 2008; Kang et al. 2015; Shanahan et al.

2011; Stagoll et al. 2010). However, most other studies have focused on animals with a low dispersion ability, while neglecting birds, especially those living in urban landscape (Gilbert-Norton et al. 2010; Lepczyk et al. 2017; Resasco 2019). In addition, it is also important to test if the richness of species that are less common in cities (*i.e.* urban avoiders) could benefit from these green corridors to colonize urban territories. These riparian corridors are often composed of waterbodies (*e.g.* pond, rivers), which could bring important food and water resources for species which are especially constrained by the urban environment (Puppim de Oliveira et al. 2011), and may significantly improve urban biodiversity (Kang et al. 2015; Olden et al. 2004). Finally, considering the distribution of more and less common species from the edge to the core of the city could provide more information about the effectiveness of the corridor in enhancing bird diversity inside the city (LaPoint et al. 2015).

In this study, we evaluated the effects of urban land use and green corridors on avian biodiversity. In addition, we distinguished the least common species in cities (rare species) from the most common species, to see if they benefit differently from green infrastructures and corridors. To do so, we relied on a detailed survey of avian biodiversity (102 locations) during the Spring in a small city in Western France (Niort, ~60 000 inhabitants), which is surrounded by agricultural lands. Interestingly, this city has developed environmentally friendly management policies over the last decade, which are characterized by the creation of several green infrastructures (parks, vegetated roadsides) in the city and the protection of a large green corridor, which crosses the whole city (http://www.tvb-nouvelle-aquitaine.fr/IMG/pdf/fiche_niort.pdf). This corridor consists of a riparian corridor, with large vegetated river banks and surrounding parks, which insures the connectivity between several parts of the city and the surrounding rural areas (Fig. 1). This situation represents a unique opportunity to evaluate the effects of a large green corridor on avian biodiversity. In addition to the avian biodiversity assessment, we measured the detailed habitat structure of each census location (*e.g.* percentage of green space), its distance to the edge of the city, and its distance to

the ecological corridor described above. Moreover, we measured the level of urban noise as a proxy of human disturbance, especially because urban noise can alter bird population densities (Francis et al. 2009). According to previous studies, we hypothesized that urban avian biodiversity, and particularly rare species, would benefit from (1) the presence of green infrastructures; (2) the proximity to the edge of the city, and associated agricultural areas and wetlands; and (3) the proximity to the green corridor, which connects the city to these non-urban habitats. Conversely, we hypothesized that urban avian biodiversity would be negatively impacted by artificial infrastructures and urban noise.

Materials and Methods

1. Study area

Our study sites were located in Niort, a small city in France (human population: 59 005, location in Western Europe: N 46°18'46.8 W 0°28'44.399). The city is 68.20 km², with elevations varying from 2 - 77 m and a temperate oceanic climate. Niort is characterized by the presence of residential areas with numerous old (stone) houses and some modern buildings. It includes several green parks and a green corridor that crosses the city (the Sèvre Niortaise river and its vegetated banks, Fig. 1). The river banks are composed of many tall deciduous trees, conifers, and understory vegetation, whereas the green parks and gardens are essentially composed of herbaceous vegetation, hedges, and small trees. Niort is surrounded by agricultural lands and wetlands (Poitevin marshlands, Fig. 1).

2. Bird survey

Bird surveys were conducted in 2017 and adapted from the STOC – EPS protocol (Suivi Temporel des Oiseaux Communs - Echantillonnages Ponctuels Simples; Morelli et al. 2017b).

In total, 102 sites were surveyed. All sites were located by using a grid (400 meters between each site, Fig. 1). Three survey sessions were made: (1) from the 15th to the 31st of March, (2) from the 10th to the 25th of April, and (3) from the 9th to the 22nd of May. A mean of 9 sites were visited per day. Bird surveys were performed between 6 a.m. and 10 a.m. In each session, sites were surveyed in a different order and at a different hour within this time-slot. First, the observer counted the number of individuals seen per species within a 25-m radius for 5 min without moving. During the following 5 min, the observer moved within the 25-m circle and also counted the number of individuals seen per species. Then, the numbers of birds per species obtained in the two 5 min surveys were summed to obtain one final count per species and per site. Double counting may have occurred and is an unavoidable fact during most bird censuses. Thus, we used the same standardized technique at each site to limit a potential bias between sites and the effect of double counting on our results (Sutherland et al. 2004). Surveys were not performed when the weather could have affected the detectability of birds (rain or wind).

3. Habitat characterization

First, urban noise was recorded between 7 a.m. and 10 a.m. for 1 min using a numeric sonometer Voltcraft SL 200. The sonometer was located 2 m above the ground during the measurement session to avoid interferences. Two measurement sessions were conducted (1) from the 1st to the 5th of May, (2) from the 22nd to the 25th of May. The two sessions were highly repeatable ($R=0.733$), so the mean noise intensity (dB) between the two sessions was calculated and used in the analyses.

Habitat characterization of all census sites was conducted using the open source geographic information system (QGIS Development Team 2017). For each of the 102 sites, habitat was characterized within a 100-m radius (Fig. 1), in order to characterize a sufficient surface area without overlap among neighboring sites. Six categories of habitat were defined: concrete surface (Road); flat roof building (Bat1, considered as a modern building); steep roof

made of tiles (Bat2, considered as an old building); grassy area (Grass, area with a majority of understory vegetation); wooded area (Wood, area with a majority of tall vegetation); water (Water). Then, the percentage of surface for each habitat category was calculated for the 102 sites. We performed a principal component analysis (PCA) on these six variables, along with the noise values, to determine which habitat variables best describe the level of urbanization of each site, as in Blair (2004). The first principal component (PC1) accounted for 33.54% of the total variance, and was negatively correlated with Road ($r=-0.852$), Bat1 ($r=-0.707$) and Noise ($r=-0.651$), and positively correlated with Grass ($r=0.604$). Thus, sites with negative PC1 values (majority of Road, Bat1 and Noise) had higher levels of urbanization than sites with positive PC1 values (majority of Grass).

To include a more precise measure of the ecological corridors in the habitat characterization, we defined two linear components: the green corridor (corresponding to the two rivers Sèvres and Lambon) and the edge of the city (Fig. 1). These components were chosen as source habitats for bird species, because they represent natural areas without urban constraints, and those from which species can colonize urban habitat. So, to understand the effect of source habitats on the presence of species in the city, we calculated the distance to the green corridor (D_{corridor}) and the distance to the edge (D_{edge}) for each site.

4. Diversity indices

For each site, we determined avian diversity using three indices: (1) species richness, (2) Shannon's diversity and (3) Simpson's evenness (Morris et al. 2014). Species richness (S) corresponded to the total number of bird species observed per site. Shannon diversity (H') indicates the degree of diversity of the community, and Simpson's evenness (E) indicates if the abundance of individuals is relatively equal among species (Morris et al. 2014). These two indices were calculated according to the formulas from Shannon (1948) and Simpson (1949):

$$(1) H' = - \sum P_i \ln(P_i)$$

$$(2) E = \frac{1/\sum P_i^2}{S}$$

with P_i being the proportion of individuals that belong to species i . We obtained H' values between 0 and 3, with higher H' values indicating more bird diversity. We obtained E values between 0 and 1, with higher E values indicating a higher evenness in the community, while lower E values indicated that a few species dominate (Morris et al. 2014). The three diversity indices were calculated independently for each session of the survey (March, April and May). They were strongly correlated ($S-H'$: $r=0.906$; $p<0.001$; $S-E$: $r=0.901$; $p<0.001$; $H'-E$: $r=0.996$; $p<0.001$), so we mainly discuss the results for Richness, as it remains the more commonly used index of diversity (Morris et al. 2014).

5. Statistical analyses

All statistical analyses and graphs were performed in R 3.4.3 (R Core Team 2016). First, spatial autocorrelation was checked using Mantel tests (Mantel 1967), based on a matrix of geographic distances (latitude, longitude) and a second matrix of differences in bird species richness among sampling sites, applying Monte Carlo permutations with 9999 randomizations (Oksanen et al. 2016). The 102 sites were treated as statistically independent observations because spatial autocorrelation was not detected ($r_m=0.014$, $p=0.244$).

We fitted generalized linear mixed models (GLMMs, Poisson distribution, log link function) to test the relationship between species richness and (1) habitat structure, (2) distance to the edge, and (3) distance to the green corridor. We used PC1, D_{corridor} , and D_{edge} as explanatory variables. Session (March, April, or May) was used as random factor to account for the non-independence of birds surveyed on the same site. We also fitted linear mixed models (LMMs, normal distribution, identity link function) to test the effects of habitat variables on Shannon diversity or Simpson's evenness. Model selections were performed using a backward

stepwise approach starting from the most complex model and progressively eliminating interactions with $p > 0.100$. In the final model, all variance inflation factor (VIF) values were < 2 , indicating that collinearity did not bias the model results (Graham 2003; Zuur et al. 2007). To see whether using PC1 values might mask effects of each habitat variable tested separately, we performed GLMMs with Road, Bat1, Bat2, Grass, Wood, Water or Noise as explanatory variable and Session as random factor (see Online Resource 1 for detailed results).

We also fitted GLMMs to separately test the effects of habitat variables on the less common and more common species. To do this, we first calculated the occurrence of species on the 102 sites during the 3 sessions combined (306 observations in total). We determined a rarity threshold using the Gaston's method (Leroy et al. 2012). Rarity threshold was fixed at 3, meaning that the rare species were observed only 3 times or less during the 306 observations. Among the 47 observed species, 14 were defined as "rare" (30% of the total number of species observed). The 33 other species were defined as "common" species (Online Resource 2). We fitted GLMMs on the richness of rare species, with PC1, D_{corridor} , and D_{edge} as explanatory variables, and Session as a random factor. In the same way, we fitted GLMMs on the richness of common species, with Session, PC1, D_{corridor} , and D_{edge} as explanatory variables. We chose the model selected by the backward stepwise approach for both rare and common species. To see if using PC1 values may mask the effects of each habitat variable tested separately, we performed GLMMs with Road, Bat1, Bat2, Grass, Wood, Water or Noise as explanatory variable and Session as random factor (Online Resource 1).

Results

1. Urban avian biodiversity

In total, 47 species were observed during the survey periods. Species richness was significantly correlated with PC1 and its interaction with D_{corridor} (Table 1a). Specifically, bird species

richness increased in sites with a higher PC1 value (*i.e.* higher Grass cover, lower Road and Bat1 cover, and lower Noise intensity), and this effect was stronger closer to the green corridor (Fig. 2). Shannon diversity and Simpson's evenness were significantly and positively correlated with PC1 but not with D_{corridor} or its interaction with PC1, although the p-value was almost significant (Table 1a). Species richness, Shannon diversity, and Simpson's evenness were significantly and negatively correlated with D_{edge} , with fewer species, lower diversity, and less evenness observed towards the center of the city (Table 1a).

2. *Rare versus common species*

Richness of rare species was significantly correlated with D_{corridor} (Table 1b), with more species observed closer to the corridor (Fig. 3a). However, Session, PC1, and D_{edge} were not significantly related to the richness of rare species (Table 1b; Fig. 3b, c). Results for the richness of common species were similar to those for global biodiversity (Table 1c).

Discussion

Our study highlights the importance of vegetation and green corridors for bird species in cities, because we found a positive effect of green infrastructures on bird species richness, which was reinforced by the proximity of a green corridor. Particularly, habitat connectivity appeared to be essential for rare species, because their richness was positively related to the proximity of the green corridor, but not by habitat variables (PC1) or the distance to the city edge. In contrast, the richness of common species was related to the three habitat variables. In total, 47 bird species were identified in Niort during our study. Niort is a small city compared to other French cities, and is characterized by "green" policies and urban planning. When we consider the entire city, from the urban core to suburban areas, Niort has a relatively high bird species richness compared to those reported in suburban areas of other European cities (Clergeau et al. 2006).

Therefore, this supports the idea that Niort's urban management may have a beneficial effect on bird biodiversity.

Benefits of vegetation for avian biodiversity

The positive correlation of bird species richness, Shannon diversity, and Simpson's evenness with understory vegetation cover in Niort confirmed the value of maintaining vegetation in cities (Chace and Walsh 2006; Faeth et al. 2011; Pirzio Biroli et al. 2020). Accordingly, previous studies have reported that bird species richness is higher in parks and gardens, compared to more urbanized areas, in a large number of cities (*e.g.* Aida et al. 2016; Barth et al. 2015; Blair 1996; Callaghan et al. 2019a). In our study, understory vegetation areas appeared to be particularly beneficial to common species (see Online Resource 2). Previous studies in Europe have shown that common species, such as house sparrows (*Passer domesticus*) and common starlings (*Sturnus vulgaris*), preferentially settle in urban sites with parks and gardens (Chamberlain et al. 2007; Morelli et al. 2018; Murgui 2009). Urban birds can find most of their food resources, which consist mostly of seeds and insects, in understory vegetation areas (Carvajal-Castro et al. 2019; Huang et al. 2015; Müller et al. 2018). Moreover, understory vegetation areas can provide material for nest building, such as grass, straw, and twigs (Anderson 2006; Mainwaring and Healy 2019). Even if tall vegetation was not integrated in the PC1, its effect was partially significant when tested on different bird species richness categories (see Online Resource 1). This supports the idea that the presence of tall vegetation in cities, notably trees and shrubs, is necessary for the reproduction of many bird species, especially for building their nests and for finding nesting material (Barth et al. 2015; Han et al. 2019; Moller 2009). High vegetation is also an important complementary food resource for insectivore and frugivore species, and offers shelters for many species (Aida et al. 2016; Barth et al. 2015; Stagoll et al. 2010).

Artificial urban areas can be detrimental to birds, since global and common species richness were negatively related to roads and modern flat roof buildings. These habitats are extremely poor in natural food resources (*i.e.* not produced by humans) and offer few sites to reproduce (Beninde et al. 2015; Gil and Brumm 2014), in contrast to vegetated areas that contain primary sources of food and reproduction sites for multiple bird species. Areas with impervious surface and buildings are colonized by only a few species (*i.e.* urban exploiters) that are able to take advantage of this artificial environment (Blair 1996; Kark et al. 2007). Nevertheless, the presence of such species depends on the degree of urbanization of the city. For example, modern flat roof buildings offer fewer nesting sites for urban exploiters than older buildings and houses (Moudrá et al. 2018; Tratalos et al. 2007). Artificial habitats are also risky for all birds, because birds can die due to collision with buildings, cars, and other motorized vehicles (Chace and Walsh 2006). Further, roads and modern buildings are often sources of pollution, including chemical, light, and noise pollution. In support of this, we found that the surface area of roads and modern buildings in Niort was positively correlated with noise pollution intensity. Consequently, urban noise was associated with a lower bird species richness. It is known that noise can disrupt avian communication used for mating and parental care (Halfwerk et al. 2011a; Halfwerk et al. 2011b; Leonard and Horn 2012). Noise disturbance can also negatively affect reproductive success, nestling development, and survival (Halfwerk et al. 2011b; Injaian et al. 2018; Kleist et al. 2018; Meillère et al. 2015). Therefore, noisy environments are not suitable for many species, which explains the lower avian biodiversity of the highly urbanized sites in our study. The lack of resources, the life-threatening risk of roads, and the reduced reproductive success in noisy environments are possible reasons for why birds tend to avoid artificial areas and, instead, stay in more beneficial green areas.

Importance of green corridors for avian biodiversity

Our results support the idea that green corridors play a crucial role for avian biodiversity in cities. First, we found that bird species richness was highest in the green sites that were located in the vicinity of the green corridor. This is not particularly surprising because the green corridor in Niort is mainly composed of a river with vegetated banks and, thus, can be a good avian habitat. Banks are mostly composed of trees and bushes that allow birds to hide, feed, and reproduce (Barth et al. 2015; Han et al. 2019; Ibáñez-Álamo et al. 2020; Tryjanowski et al. 2017). The presence of the riparian corridor can thus increase the amount of vegetation available for birds and, therefore, increase avian richness and abundance (Dallimer et al. 2012; Kang et al. 2015). Other studies have also shown higher levels of bird species richness close to rivers (Han et al. 2019; Morelli et al. 2017a; Stagoll et al. 2010). Altogether with our results, this suggests that the presence of a river inside the corridor can increase bird species richness close to the corridor, by offering a source of water and vegetation. Interestingly, we did not find a significant effect of the corridor on Shannon diversity or Simpson's evenness. One explanation is that the riparian corridor increases the number of species, but their abundance remains low. Consequently, diversity and evenness increase more slowly than species richness. Further, the correlation of species richness with diversity and evenness ($p = 0.06$) suggests that green corridors are also beneficial for bird diversity.

Importantly, the combined effect of green sites and the corridor on bird species richness confirms that these are both key elements of the urban landscape for avian biodiversity because they allow birds to move into the city without crossing unfavorable habitats, *i.e.* highly urbanized areas (Shanahan et al. 2011; Vergnes et al. 2012). In previous studies, the presence of a riparian corridor has been shown to be more efficient in enhancing connectivity for birds than other corridors, such as fencerows or grass strips (Dallimer et al. 2012; Gillies and Clair 2008; Stagoll et al. 2010). The majority of species may be able to move into green spaces because they are located close to the green corridor, which offers a source habitat with rich

understory and tall native vegetation (Pennington et al. 2010). In contrast, these species may not be able to move into isolated green spaces, which are located far from the green corridor, because they are surrounded by artificial areas.

Contribution of rare species to urban bird species richness

Avian biodiversity in Niort was determined by 47 species. Among these, 14 species were defined as rare species (according to the Gaston's method; Leroy et al. 2012). These 14 species are rarely found in cities or urbanized environments, and they are classically associated with other types of habitats, such as farmlands and wetlands (Crocchi et al. 2008; Hume 2009). Therefore, we can consider that these 14 species are urban avoiders due to their very low occurrence in Niort. These urban avoiders may make a large contribution to the avian biodiversity of cities (*i.e.* 30% in our study). Importantly, we found that the presence of rare species was significantly influenced by the green corridor, but not necessarily by the habitat structure of the census site (buildings, vegetation, road, noise; see Online Resource 2). Rare species seem less adapted to urban conditions, probably because they are not typically generalists and are more detrimentally affected by anthropogenic urban activities. As a consequence, they may not be able to colonize the highly urbanized areas (Callaghan et al. 2019b; Moller 2009; Vergnes et al. 2012). For example, the ciril bunting (*Emberiza cirilus*) and yellowhammer (*Emberiza citrinella*) were already classified as urban avoiders (Crocchi et al. 2008), and we found them mostly in sites that were within the riparian corridor of Niort. Species presence inside the corridor is probably due to the abundant vegetation, which is principally composed of connected old trees and dense shrubs. It has already been shown that bird species richness increases with the age of trees and the cover of shrubs in cities (Kang et al. 2015; Matsuba et al. 2016; Tryjanowski et al. 2017). Also, the presence of both deciduous trees and conifers inside the corridor can enhance bird biodiversity (Huang et al. 2015; Morelli et al. 2017a; Mörtberg and Wallentinus 2000). Because rare species are less present, they may be less

competitive for food and water resources than the common species (MacGregor-Fors et al. 2010; Shochat et al. 2010). The presence of a large river can facilitate access to water, and its vegetated banks offer many food resources. Interestingly, some rare species were not observed exclusively in the corridor, but also in other sites located in the vicinity of the corridor. The green corridor may enhance the connectivity between vegetated habitats surrounding the city and green infrastructures inside the city, allowing rare species to disperse into the city, especially in the sites close to the green corridor. In addition, the green corridor and its surroundings are often characterized by significant vegetation cover, which may also explain why a large number of bird species can be found around the green corridor. However, it is difficult to disentangle the relative impact of connectivity and increased vegetation cover because these two variables are closely related (Beninde et al. 2015; Mörtberg and Wallentinus 2000; Shanahan et al. 2011).

Interestingly, we found that total and common bird species richness, Shannon diversity, and Simpson's evenness were higher next to the city edge compared to the center of the city. This result suggests that it is more difficult for birds to colonize the core of the urban matrix, compared to its periphery (MacGregor-Fors and Ortega-Álvarez 2011). Moreover, this edge effect supports the idea that the proximity to less urbanized habitats may promote the colonization of the city center by bird species. Previous studies have shown that the effectiveness of corridors was positively influenced by the composition of the surrounding matrix (Baum et al. 2004; Vergara 2011). Niort is surrounded by farmlands and wild areas that may increase the presence of several bird species. These species may colonize the city edges, but they cannot easily reach the city center because they must cross several ecological barriers, such as roads and highly built areas (Puppim de Oliveira et al. 2011; Ries et al. 2004). Although avian biodiversity is higher close to the city edge, rare species do not seem to benefit from this edge effect (Fig. 3c). In contrast, green corridors seem to allow these rare species to colonize

the urban environment, highlighting even more their ecological importance for urban biodiversity (Zúñiga-Vega et al. 2019).

In conclusion, our study confirms that the presence of a large riparian corridor can improve bird biodiversity in cities. Urban bird communities are often dominated by a few common species (Marzluff et al. 2001), and less common species need an appropriate corridor to colonize cities. By using the green corridor, rare species can enter the city, disperse inside the heterogeneous urban environment and settle into the green corridor and/or in green spaces in the vicinity of the corridor. Surrounding habitats also play a role in bird dispersal in cities because species richness increased toward the edge of the city. Corridors may therefore be crucial if they contribute to the ability of individuals from these surrounding habitats to disperse into and colonize the city center. Future studies should now examine the movements of birds between surrounding habitats and the city to better evaluate the importance of green corridors for the accessibility of cities for urban avoiders.

Declarations

Funding

This project was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), the Mairie de Niort, the Région Nouvelle Aquitaine (MULTISTRESS), the Agence Nationale de la Recherche (Urbastress, ANR-16-CE02-0004-01) and the Contrat de Plan État-Région ECONAT (CPER ECONAT).

Conflicts of interest

The authors have no conflict of interest to declare.

Ethics Approval

Not applicable.

Consent to participate

Not applicable.

Consent for publication

Not applicable.

Availability of data and material

Not applicable.

Code availability

Not applicable.

Authors contributions

EB, FB and FA designed the study, conducted the statistical analyses, and drafted the manuscript.

References

- Aerts R, Honnay O, Van Nieuwenhuysse A (2018) Biodiversity and human health: mechanisms and evidence of the positive health effects of diversity in nature and green spaces. *Br Med Bull* 127:5-22 doi:<https://doi.org/10.1093/bmb/ldy021>
- Aida N, Sasidhran S, Kamarudin N, Aziz N, Puan CL, Azhar B (2016) Woody trees, green space and park size improve avian biodiversity in urban landscapes of Peninsular Malaysia. *Ecological indicators* 69:176-183 doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.04.025>
- Alberti M (2015) Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends in Ecology & Evolution* 30:114-126 doi:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.007>
- Anderson TR (2006) *Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations*. Oxford University Press, Oxford
- Aronson MF et al. (2014) A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20133330 doi:<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>
- Barth BJ, FitzGibbon SI, Wilson RS (2015) New urban developments that retain more remnant trees have greater bird diversity. *Landscape and Urban Planning* 136:122-129 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.11.003>
- Baum KA, Haynes KJ, Dilleuth FP, Cronin JT (2004) The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones *Ecology* 85:2671-2676
- Beninde J, Veith M, Hochkirch A (2015) Biodiversity in cities needs space: a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecology letters* 18:581-592 doi:<https://doi.org/10.1111/ele.12427>

- Benítez-López A, Alkemade R, Verweij PA (2010) The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: a meta-analysis. *Biological conservation* 143:1307-1316 doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.009>
- Bernat-Ponce E, Gil-Delgado JA, López-Iborra GM (2020) Replacement of semi-natural cover with artificial substrates in urban parks causes a decline of house sparrows *Passer domesticus* in Mediterranean towns. *Urban Ecosystems*:1-11 doi:<https://doi.org/10.1007/s11252-020-00940-4>
- Blair RB (1996) Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological applications* 6:506-519 doi:<https://doi.org/10.2307/2269387>
- Blair RB (1999) Birds and butterflies along an urban gradient: surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological applications* 9:164-170 doi:[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0164:BABAAU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0164:BABAAU]2.0.CO;2)
- Blair RB (2001) Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United States: is urbanization creating a homogeneous fauna? In: *Biotic homogenization*. Springer, pp 33-56. doi:https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1261-5_3
- Blair RB (2004) The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society* 9 doi:<http://dx.doi.org/10.5751/ES-00688-090502>
- Callaghan CT, Bino G, Major RE, Martin JM, Lyons MB, Kingsford RT (2019a) Heterogeneous urban green areas are bird diversity hotspots: insights using continental-scale citizen science data. *Landscape Ecology* 34:1231-1246 doi:<https://doi.org/10.1007/s10980-019-00851-6>
- Callaghan CT, Major RE, Wilshire JH, Martin JM, Kingsford RT, Cornwell WK (2019b) Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. *Oikos* 128:845-858 doi: <https://doi.org/10.1111/oik.06158>
- Carvajal-Castro JD et al. (2019) Birds vs bricks: Patterns of species diversity in response to urbanization in a Neotropical Andean city. *PloS one* 14 doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218775>
- Chace JF, Walsh JJ (2006) Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and urban planning* 74:46-69 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007>
- Chamberlain DE, Toms MP, Cleary-McHarg R, Banks AN (2007) House sparrow (*Passer domesticus*) habitat use in urbanized landscapes. *Journal of Ornithology* 148:453-462 doi:<https://doi.org/10.1007/s10336-007-0165-x>
- Chang C-R, Chien H-F, Shiu H-J, Ko C-J, Lee P-F (2017) Multiscale heterogeneity within and beyond Taipei city greenspaces and their relationship with avian biodiversity. *Landscape and Urban Planning* 157:138-150 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.05.028>
- Clergeau P, Croci S, Jokimäki J, Kaisanlahti-Jokimäki M-L, Dinetti M (2006) Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological conservation* 127:336-344 doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.035>
- Connop S, Vandergert P, Eisenberg B, Collier MJ, Nash C, Clough J, Newport D (2016) Renaturing cities using a regionally-focused biodiversity-led multifunctional benefits approach to urban green infrastructure. *Environmental Science & Policy* 62:99-111 doi:<https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.01.013>
- Cox DT et al. (2017) Doses of neighborhood nature: the benefits for mental health of living with nature. *BioScience* 67:147-155 doi:<https://doi.org/10.1093/biosci/biw173>
- Croci S, Butet A, Clergeau P (2008) Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor* 110:223-240 doi:<https://doi.org/10.1525/cond.2008.8409>

- Dallimer M, Rouquette JR, Skinner AM, Armsworth PR, Maltby LM, Warren PH, Gaston KJ (2012) Contrasting patterns in species richness of birds, butterflies and plants along riparian corridors in an urban landscape *Diversity and Distributions* 18:742-753
- Davies ZG, Pullin AS (2007) Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach *Landscape ecology* 22:333-351
- Faeth SH, Bang C, Saari S (2011) Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:69-81 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05925.x>
- Filazzola A, Shrestha N, MacIvor JS (2019) The contribution of constructed green infrastructure to urban biodiversity: A synthesis and meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 56:2131-2143 doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13475>
- Fischer LK et al. (2018) Beyond green: Broad support for biodiversity in multicultural European cities. *Global environmental change* 49:35-45 doi:<https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.02.001>
- Forman RT (2014) *Urban ecology: science of cities*. Cambridge University Press, Cambridge
- Francis CD, Ortega CP, Cruz A (2009) Noise pollution changes avian communities and species interactions *Current biology* 19:1415-1419
- Garmendia E, Apostolopoulou E, Adams WM, Bormpoudakis D (2016) Biodiversity and green infrastructure in Europe: Boundary object or ecological trap? *Land Use Policy* 56:315-319 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.04.003>
- Gil D, Brumm H (2014) *Avian urban ecology*. Oxford University Press, Oxford
- Gilbert-Norton L, Wilson R, Stevens JR, Beard KH (2010) A meta-analytic review of corridor effectiveness *Conservation biology* 24:660-668
- Gillies CS, Clair CCS (2008) Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19774-19779
- Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809-2815 doi:<https://doi.org/10.1890/02-3114>
- Grimm NB et al. (2008) The changing landscape: ecosystem responses to urbanization and pollution across climatic and societal gradients. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:264-272 doi:<https://doi.org/10.1890/070147>
- Halfwerk W, Bot S, Buikx J, van der Velde M, Komdeur J, ten Cate C, Slabbekoorn H (2011a) Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:14549-14554 doi:<https://doi.org/10.1073/pnas.1109091108>
- Halfwerk W, Holleman LJ, Lessells CM, Slabbekoorn H (2011b) Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of applied Ecology* 48:210-219 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01914.x>
- Han Y et al. (2019) Nest site selection for five common birds and their coexistence in an urban habitat. *Science of The Total Environment* 690:748-759 doi:<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.508>
- Huang Y, Zhao Y, Li S, von Gadow K (2015) The effects of habitat area, vegetation structure and insect richness on breeding bird populations in Beijing urban parks. *Urban Forestry & Urban Greening* 14:1027-1039 doi:<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.09.010>
- Hume R (2009) *RSPB complete birds of Britain and Europe*. Dorling Kindersley Ltd,
- Ibáñez-Álamo JD et al. (2020) Biodiversity within the city: Effects of land sharing and land sparing urban development on avian diversity. *Science of The Total Environment* 707:135477 doi:<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135477>

- Injaian AS, Taff CC, Patricelli GL (2018) Experimental anthropogenic noise impacts avian parental behaviour, nestling growth and nestling oxidative stress. *Animal behaviour* 136:31-39 doi:<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.12.003>
- Kang W, Minor ES, Park C-R, Lee D (2015) Effects of habitat structure, human disturbance, and habitat connectivity on urban forest bird communities *Urban ecosystems* 18:857-870
- 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:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01638.x>
- Kleist NJ, Guralnick RP, Cruz A, Lowry CA, Francis CD (2018) Chronic anthropogenic noise disrupts glucocorticoid signaling and has multiple effects on fitness in an avian community. *Proceedings of the national academy of sciences* 115:E648-E657 doi:<https://doi.org/10.1073/pnas.1709200115>
- LaPoint S, Balkenhol N, Hale J, Sadler J, van der Ree R (2015) Ecological connectivity research in urban areas *Functional Ecology* 29:868-878
- Leonard ML, Horn AG (2012) Ambient noise increases missed detections in nestling birds. *Biology letters* 8:530-532 doi:<https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0032>
- Lepczyk CA, Aronson MF, Evans KL, Goddard MA, Lerman SB, MacIvor JS (2017) Biodiversity in the city: fundamental questions for understanding the ecology of urban green spaces for biodiversity conservation. *BioScience* 67:799-807 doi:<https://doi.org/10.1093/biosci/bix079>
- Leroy B, Petillon J, Gallon R, Canard A, Ysnel F (2012) Improving occurrence-based rarity metrics in conservation studies by including multiple rarity cut-off points. *Insect Conservation and Diversity* 5:159-168 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00148.x>
- Leveau LM (2019) Urbanization induces bird color homogenization. *Landscape and Urban Planning* 192:103645 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103645>
- MacGregor-Fors I, Morales-Pérez L, Quesada J, Schondube JE (2010) Relationship between the presence of House Sparrows (*Passer domesticus*) and Neotropical bird community structure and diversity *Biological invasions* 12:87
- MacGregor-Fors I, Ortega-Álvarez R (2011) Fading from the forest: bird community shifts related to urban park site-specific and landscape traits *Urban Forestry & Urban Greening* 10:239-246
- Mainwaring MC, Healy SD (2019) Nest Building in Birds. *Encyclopedia of Animal Behavior*, 2nd edition 4:523-532 doi:<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.90714-3>
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research* 27:209-220
- Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R (2001) *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Springer Science & Business Media, New York
- Marzluff JM et al. (2008) *Urban Ecology: An international perspective on the interaction between humans and nature*. Springer Science & Business Media, New York
- Matsuba M, Nishijima S, Katoh K (2016) Effectiveness of corridor vegetation depends on urbanization tolerance of forest birds in central Tokyo, Japan *Urban Forestry & Urban Greening* 18:173-181
- McKinney ML (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation: The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. *Bioscience* 52:883-890 doi:[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation* 127:247-260 doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>

- Meillère A, Brischoux F, Ribout C, Angelier F (2015) Traffic noise exposure affects telomere length in nestling house sparrows. *Biology letters* 11:20150559
doi:<https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0559>
- Moller AP (2009) Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159:849-858
doi:<http://dx.doi.org/10.1007/s00442-008-1259-8>
- Mondal B, Das DN (2018) How residential compactness and attractiveness can be shaped by environmental amenities in an industrial city? *Sustainable cities and society* 41:363-377
- Morelli F, Benedetti Y, Su T, Zhou B, Moravec D, Šimová P, Liang W (2017a) Taxonomic diversity, functional diversity and evolutionary uniqueness in bird communities of Beijing's urban parks: Effects of land use and vegetation structure *Urban Forestry & Urban Greening* 23:84-92
- Morelli F, Jiguet F, Sabatier R, Dross C, Princé K, Tryjanowski P, Tichit M (2017b) Spatial covariance between ecosystem services and biodiversity pattern at a national scale (France). *Ecological Indicators* 82:574-586
doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.036>
- Morelli F, Mikula P, Benedetti Y, Bussièrè R, Tryjanowski P (2018) Cemeteries support avian diversity likewise urban parks in European cities: Assessing taxonomic, evolutionary and functional diversity. *Urban forestry & urban greening* 36:90-99
doi:<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.10.011>
- Morris EK et al. (2014) Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecol Evol* 4:3514-3524
doi:<https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Mörtberg U, Wallentinus H-G (2000) Red-listed forest bird species in an urban environment—assessment of green space corridors *Landscape and Urban planning* 50:215-226
- Moudrá L, Zasadil P, Moudrý V, Šálek M (2018) What makes new housing development unsuitable for house sparrows (*Passer domesticus*)? *Landscape and Urban Planning* 169:124-130 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.08.017>
- Müller A, Bøcher PK, Fischer C, Svenning J-C (2018) ‘Wild’ in the city context: Do relative wild areas offer opportunities for urban biodiversity? *Landscape and urban planning* 170:256-265 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.09.027>
- Murgui E (2009) Seasonal patterns of habitat selection of the House Sparrow *Passer domesticus* in the urban landscape of Valencia (Spain). *Journal of Ornithology* 150:85
doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-008-0320-z>
- Newbold T et al. (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45-50 doi:<https://dx.doi.org/10.1038/nature14324>
- Oksanen J et al. (2016) *Vegan: community ecology package*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization *Trends in ecology & evolution* 19:18-24
- Ortega-Álvarez R, MacGregor-Fors I (2009) Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and urban planning* 90:189-195 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.11.003>
- Pennington DN, Hansel JR, Gorchoff DL (2010) Urbanization and riparian forest woody communities: diversity, composition, and structure within a metropolitan landscape *Biological Conservation* 143:182-194

- Pirzio Biroli A, Van Doren BM, Grabowska-Zhang A (2020) Drivers of avian species richness and community structure in urban courtyard gardens. *Journal of Urban Ecology* 6:juz026 doi:<https://doi.org/10.1093/jue/juz026>
- Puppim de Oliveira J, Balaban O, Doll CN, Moreno-Peñaranda R, Gasparatos A, Iossifova D, Suwa A (2011) Cities and biodiversity: Perspectives and governance challenges for implementing the convention on biological diversity (CBD) at the city level. *Biological Conservation* 144:1302-1313 doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.007>
- QGIS Development Team (2017) QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput Vienna, Austria Retrieved from <http://www.R-project.org>
- Ralph CJ, Sauer JR, Droege S (1995) Monitoring bird populations by point counts. Gen Tech Rep PSW-GTR-149 Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station 149
- Rebele F (1994) Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global ecology and biogeography letters* 4:173-187
- Resasco J (2019) Meta-analysis on a decade of testing corridor efficacy: What new have we learned? *Current Landscape Ecology Reports* 4:61-69
- Ries L, Fletcher Jr RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:491-522 doi:<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148>
- Romão J, Kourtit K, Neuts B, Nijkamp P (2018) The smart city as a common place for tourists and residents: A structural analysis of the determinants of urban attractiveness *Cities* 78:67-75
- Seress G, Liker A (2015) Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 61:373-408 doi:<https://doi.org/10.17109/AZH.61.4.373.2015>
- Shanahan DF, Miller C, Possingham HP, Fuller RA (2011) The influence of patch area and connectivity on avian communities in urban revegetation. *Biological Conservation* 144:722-729 doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.014>
- Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. *Bell system technical journal* 27:379-423
- Shochat E, Lerman S, Fernández-Juricic E (2010) Birds in urban ecosystems: population dynamics, community structure, biodiversity, and conservation *Urban ecosystem ecology* 55:75-86
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *nature* 163:688-688
- Snäll T, Lehtomäki J, Arponen A, Elith J, Moilanen A (2016) Green infrastructure design based on spatial conservation prioritization and modeling of biodiversity features and ecosystem services. *Environmental management* 57:251-256 doi:<https://doi.org/10.1007/s00267-015-0613-y>
- Stagoll K, Manning AD, Knight E, Fischer J, Lindenmayer DB (2010) Using bird-habitat relationships to inform urban planning. *Landscape and Urban Planning* 98:13-25 doi:<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.07.006>
- Sutherland WJ, Newton I, Green R (2004) *Bird ecology and conservation: a handbook of techniques vol 1*. OUP Oxford,
- Tewksbury JJ et al. (2002) Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes *Proceedings of the national academy of sciences* 99:12923-12926

- Tratalos J, Fuller RA, Evans KL, Davies RG, Newson SE, Greenwood JJ, Gaston KJ (2007) Bird densities are associated with household densities. *Global Change Biology* 13:1685-1695 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01390.x>
- Tryjanowski P et al. (2017) Bird diversity in urban green space: A large-scale analysis of differences between parks and cemeteries in Central Europe. *Urban Forestry & Urban Greening* 27:264-271 doi:<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2017.08.014>
- United Nations DoEaSA (2016) The world's cities in 2016. United Nations, New York
- United Nations DoEaSA, Population Division (2018) World urbanization prospects: The 2018 revision. . United Nations, New York
- United Nations UNEP (2012) Global environment outlook5: Environment for the future we want. United Nations. Retrieved from <http://www.unep.org/geo/sites/unep.org/geo/files/documents/geo5.frontmatter.pdf>.
- Vergara PM (2011) Matrix-dependent corridor effectiveness and the abundance of forest birds in fragmented landscapes *Landscape Ecology* 26:1085
- Vergnes A, Kerbiriou C, Clergeau P (2013) Ecological corridors also operate in an urban matrix: a test case with garden shrews. *Urban Ecosystems* 16:511-525 doi:<https://doi.org/10.1007/s11252-013-0289-0>
- Vergnes A, Le Viol I, Clergeau P (2012) Green corridors in urban landscapes affect the arthropod communities of domestic gardens. *Biological conservation* 145:171-178 doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.002>
- Villaseñor NR, Chiang LA, Hernández HJ, Escobar MA (2020) Vacant lands as refuges for native birds: An opportunity for biodiversity conservation in cities. *Urban Forestry & Urban Greening* 49:126632 doi:<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2020.126632>
- Zúñiga-Vega JJ, Solano-Zavaleta I, Sáenz-Escobar MF, Ramírez-Cruz GA (2019) Habitat traits that increase the probability of occupancy of migratory birds in an urban ecological reserve. *Acta Oecologica* 101:103480 doi:<https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103480>
- Zuur A, Ieno EN, Smith GM (2007) Analyzing ecological data. Springer Science & Business Media, New York

Table 1 Minimum adequate models to test the influence of the session and relevant habitat variables on (a) total bird species richness, Shannon diversity and Simpson's evenness (b) rare bird species richness, (c) common bird species richness.

| Test | Variable of interest | Explanatory variables ¹ | Estimate ± SE | Z-value ² | P-value |
|------|----------------------|------------------------------------|----------------|----------------------|---------|
| a | Richness | Intercept | 1.848 ± 0.095 | 19.430 | < 0.001 |
| | | PC1 | 0.111 ± 0.031 | 3.587 | < 0.001 |
| | | Distance to the corridor | -0.081 ± 0.043 | -1.856 | 0.063 |
| | | Distance to the edge | -0.216 ± 0.051 | -4.219 | < 0.001 |
| | | PC1*Distance to the corridor | -0.060 ± 0.026 | -2.337 | 0.019 |
| | Shannon diversity | Intercept | 2.165 ± 0.179 | 12.100 | < 0.001 |
| | | PC1 | 0.170 ± 0.049 | 3.443 | < 0.001 |
| | | Distance to the corridor | -0.105 ± 0.071 | -1.486 | 0.1383 |
| | | Distance to the edge | -0.293 ± 0.081 | -3.597 | < 0.001 |
| | | PC1*Distance to the corridor | -0.079 ± 0.042 | -1.890 | 0.060 |
| | Simpson's evenness | Intercept | 0.399 ± 0.030 | 13.302 | < 0.001 |
| | | PC1 | 0.032 ± 0.009 | 3.465 | < 0.001 |
| | | Distance to the corridor | -0.019 ± 0.013 | -1.450 | 0.148 |
| | | Distance to the edge | -0.054 ± 0.015 | -3.602 | < 0.001 |
| | | PC1*Distance to the corridor | -0.014 ± 0.008 | -1.872 | 0.062 |
| b | Richness | Intercept | -1.450 ± 0.485 | -2.987 | 0.003 |
| | | PC1 | 0.231 ± 0.172 | 1.340 | 0.180 |
| | | Distance to the corridor | -1.260 ± 0.458 | -2.748 | 0.006 |
| | | Distance to the edge | -0.568 ± 0.384 | -1.481 | 0.139 |
| c | Richness | Intercept | 1.818 ± 0.095 | 19.221 | < 0.001 |
| | | PC1 | 0.107 ± 0.031 | 3.433 | < 0.001 |
| | | Distance to the corridor | -0.067 ± 0.044 | -1.536 | 0.124 |
| | | Distance to the edge | -0.209 ± 0.052 | -4.047 | < 0.001 |
| | | PC1*Distance to the corridor | -0.058 ± 0.026 | -2.260 | 0.024 |

¹Models were selected by using a stepwise approach starting from the full models and removing independent variables with P > 0.10.

²t-value for Shannon diversity and Simpson's evenness

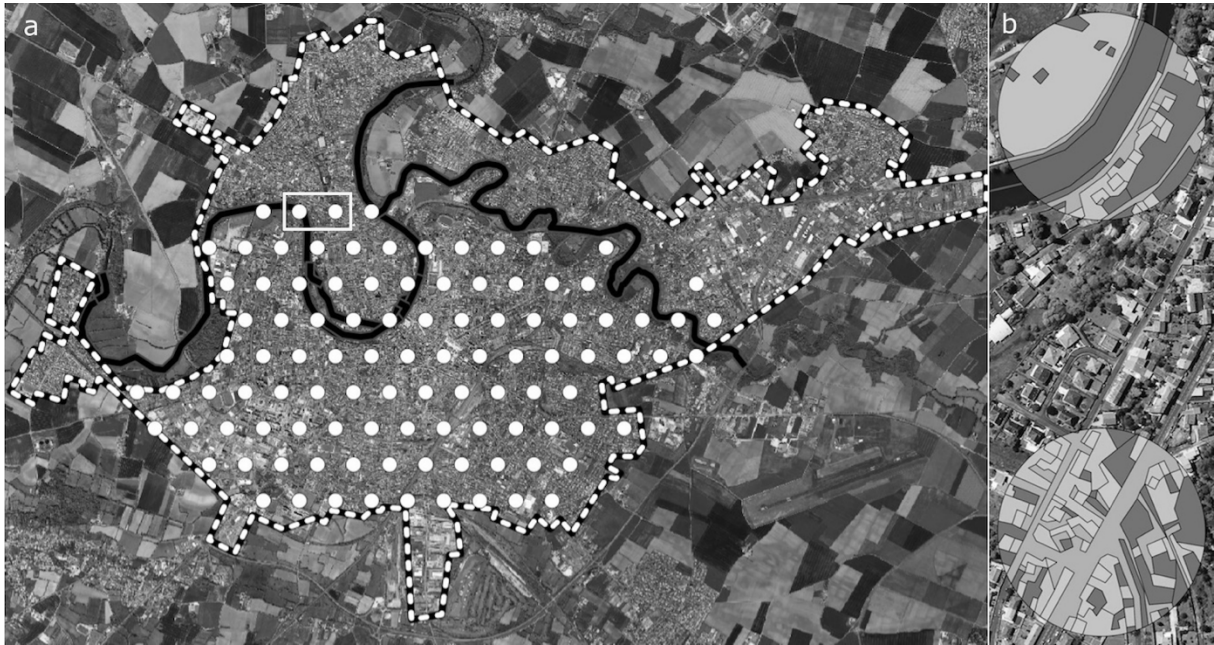


Fig. 1 (a) Location of the 102 sites in the city of Niort, France. Black line represents the green corridor, black and white dotted line represents the edge of the city. (b) Example of the characterization of habitat in two neighboring sites, one site (top circle) with relatively important green (light grey) and water (dark grey) surfaces, and another site (bottom circle) with more impervious surfaces.

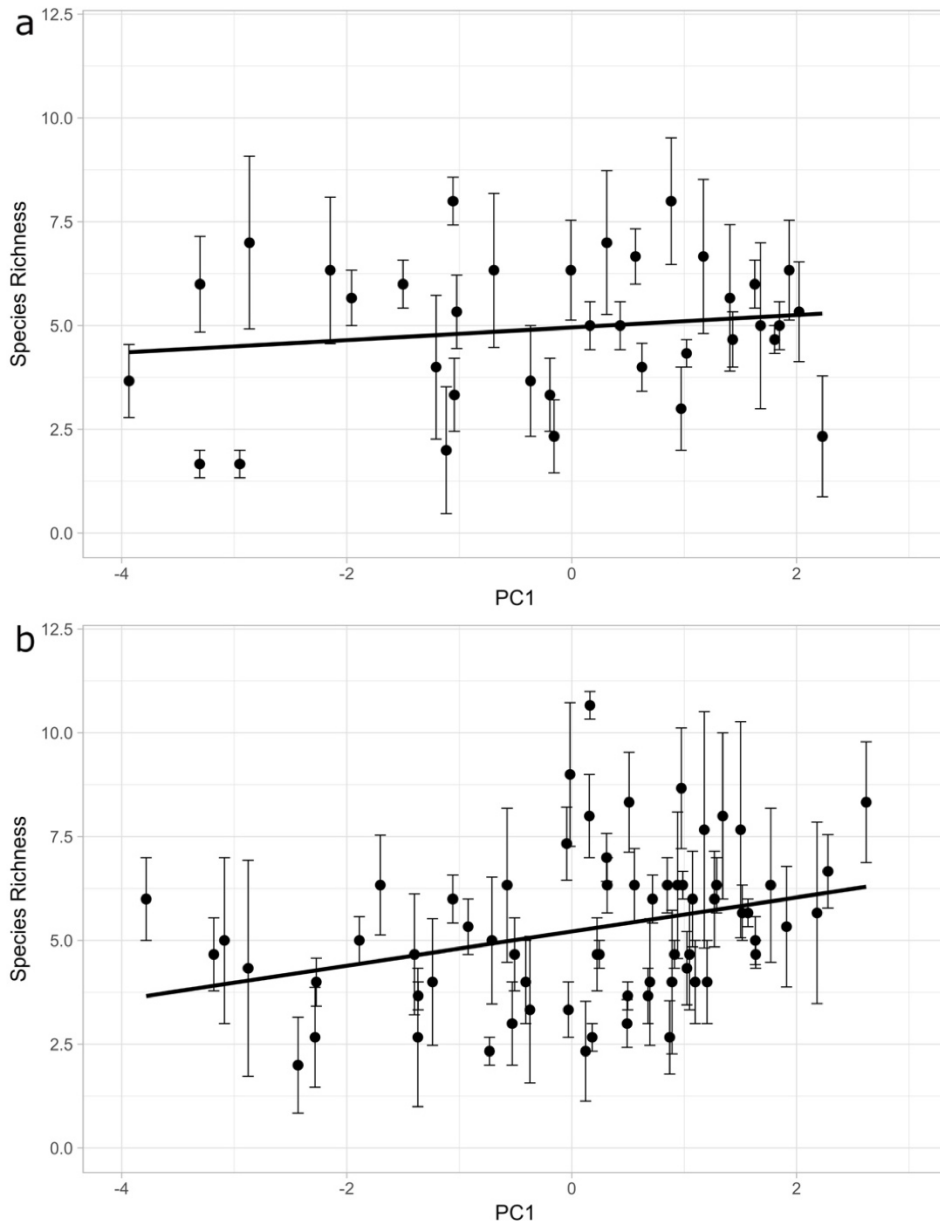


Fig. 2 Relationship between PC1 and species richness of bird species (mean \pm SE) in Niort with (a) distance to the green corridor greater than 1 km (GLMM: $F_{1,107}=0.234$; $p=0.621$), (b) distance to the green corridor less than 1 km (GLMM: $F_{1,197}=5.869$; $p=0.014$). We present two graphs to better visualize the interactive effect of PC1 and distance to the corridor on bird species richness. The limit distance of 1 km was arbitrary selected to better visualize the stronger effect of PC1 on species richness on sites closer to the corridor. PC1 is negatively correlated with Road, Bat1 and Noise, and positively correlated with Grass.

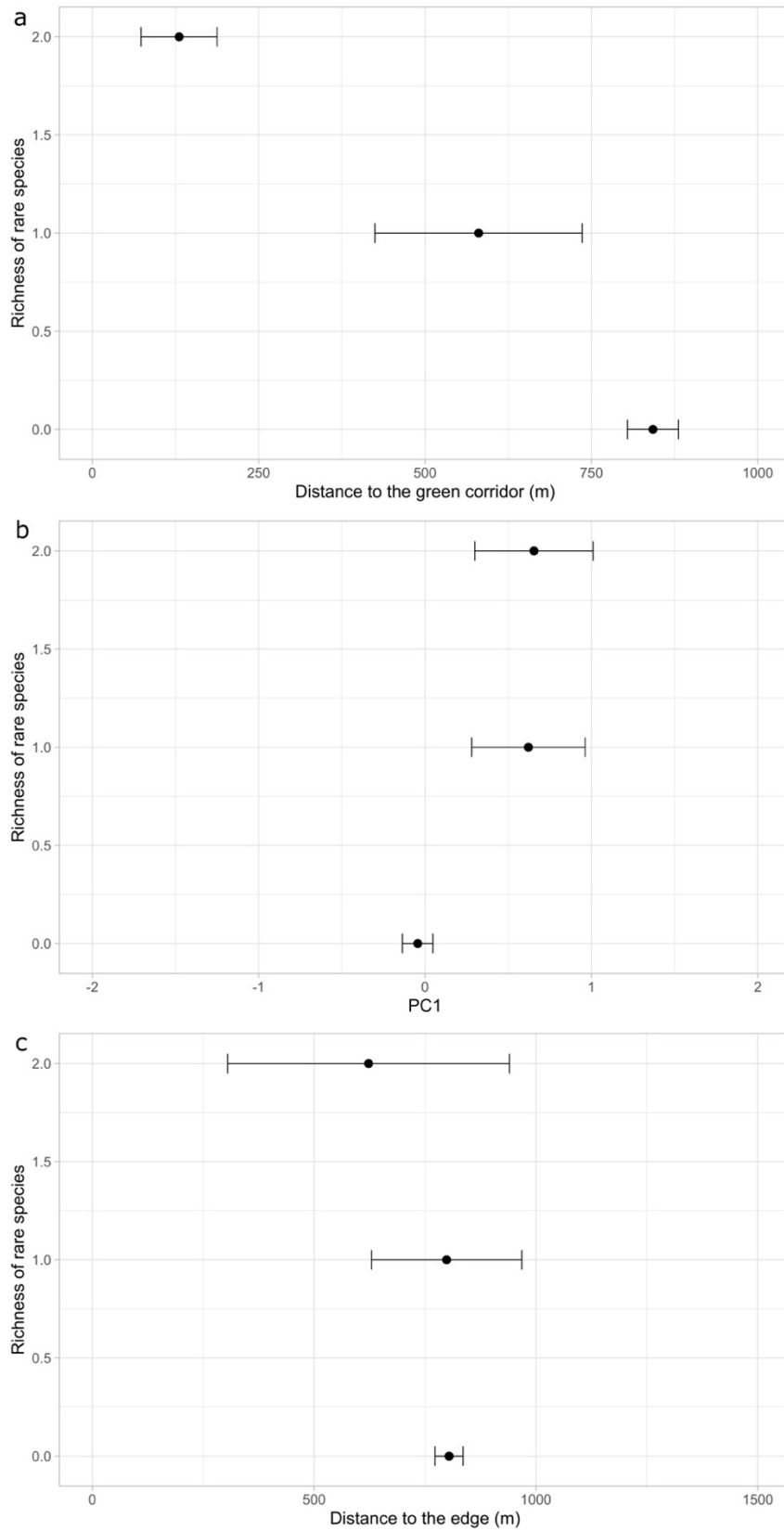


Fig. 3 Relationship between (a) the distance to the green corridor (mean \pm SE), (b) PC1 (mean \pm SE), (c) the distance to the city edge (mean \pm SE) and species richness of rare bird species in Niort. The distance to the green corridor has a significant effect on species richness of rare bird species, but PC1 and the distance to the city edge are not related to species richness of rare species. PC1 is negatively correlated with Road, Bat1 and Noise, and positively correlated with Grass.

Online Resource 1 Minimum adequate models to test the influence of the session and habitat variables included in PC1 on (a) total bird species richness, (b) rare bird species richness, (c) common bird species richness.

| Test | Variable of interest | Explanatory variables | df | F-value | P-value |
|------|----------------------|-----------------------|-------|---------|---------|
| a | Richness | Road | 1.305 | 12.916 | < 0.001 |
| | | Session | 2.304 | 10.530 | < 0.001 |
| | Richness | Bat1 | 1.305 | 1.657 | 0.199 |
| | | Session | 2.304 | 10.218 | < 0.001 |
| | Richness | Bat2 | 1.305 | 5.772 | 0.0168 |
| | | Session | 2.304 | 10.496 | < 0.001 |
| | Richness | Grass | 1.305 | 5.645 | 0.018 |
| | | Session | 2.304 | 10.294 | < 0.001 |
| | Richness | Wood | 1.305 | 3.805 | 0.052 |
| | | Session | 2.304 | 10.303 | < 0.001 |
| | Richness | Water | 1.305 | 18.487 | < 0.001 |
| | | Session | 2.304 | 10.907 | < 0.001 |
| | Richness | Noise | 1.305 | 7.791 | 0.005 |
| | | Session | 2.304 | 10.442 | < 0.001 |
| b | Richness | Road | 1.305 | 3.940 | 0.048 |
| | | Session | 2.304 | 1.584 | 0.206 |
| | Richness | Bat1 | 1.305 | 0.984 | 0.322 |
| | | Session | 2.304 | 1.766 | 0.173 |
| | Richness | Bat2 | 1.305 | 3.293 | 0.070 |
| | | Session | 2.304 | 1.865 | 0.156 |
| | Richness | Grass | 1.305 | 0.019 | 0.890 |
| | | Session | 2.304 | 1.740 | 0.177 |
| | Richness | Wood | 1.305 | 7.039 | 0.008 |
| | | Session | 2.304 | 1.753 | 0.175 |
| | Richness | Water | 1.305 | 4.929 | 0.027 |
| | | Session | 2.304 | 1.735 | 0.178 |
| | Richness | Noise | 1.305 | 1.811 | 0.179 |
| | | Session | 2.304 | 1.799 | 0.167 |
| c | Richness | Road | 1.305 | 11.949 | < 0.001 |
| | | Session | 2.304 | 10.635 | < 0.001 |
| | Richness | Bat1 | 1.305 | 1.475 | 0.225 |
| | | Session | 2.304 | 10.351 | < 0.001 |
| | Richness | Bat2 | 1.305 | 5.140 | 0.024 |
| | | Session | 2.304 | 10.588 | < 0.001 |
| | Richness | Grass | 1.305 | 6.023 | 0.014 |
| | | Session | 2.304 | 10.452 | < 0.001 |
| | Richness | Wood | 1.305 | 2.725 | 0.099 |
| | | Session | 2.304 | 10.400 | < 0.001 |
| | Richness | Water | 1.305 | 16.596 | < 0.001 |
| | | Session | 2.304 | 10.953 | < 0.001 |
| | Richness | Noise | 1.305 | 7.418 | 0.006 |
| | | Session | 2.304 | 10.561 | < 0.001 |

Online Resource 2 Species observed on the 102 sites in Niort during the 3 sessions of survey (March, April and May 2017). All species are classified as Least Concern (LC) by the International Union for Conservation of Nature and Nature Resources (IUCN, Red list of threatened species).

| Status | Acronym | Latin | English | Occurrence |
|--------|---------|-----------------------------------|---------------------------|------------|
| common | PASDOM | <i>Passer domesticus</i> | House sparrow | 193 |
| common | TURMER | <i>Turdus merula</i> | Common blackbird | 182 |
| common | COLPAL | <i>Columba palumbus</i> | Wood pigeon | 152 |
| common | STUVUL | <i>Sturnus vulgaris</i> | European starling | 148 |
| common | PARMAJ | <i>Parus major</i> | Great tit | 103 |
| common | PHOOCH | <i>Phoenicurus ochruros</i> | Black redstart | 99 |
| common | STRDEC | <i>Streptopelia decaocto</i> | Eurasian collared dove | 87 |
| common | PICPIC | <i>Pica pica</i> | Eurasian magpie | 71 |
| common | CORCOR | <i>Corvus corone</i> | Carrion crow | 70 |
| common | CARCAR | <i>Carduelis carduelis</i> | European goldfinch | 56 |
| common | APUAPU | <i>Apus apus</i> | Common swift | 41 |
| common | PARCAE | <i>Parus caeruleus</i> | Blue tit | 31 |
| common | ERIRUB | <i>Erithacus rubecula</i> | European robin | 30 |
| common | ANAPLA | <i>Anas platyrhynchos</i> | Mallard | 29 |
| common | PRUMOD | <i>Prunella modularis</i> | Dunnock | 27 |
| common | CORFRU | <i>Corvus frugilegus</i> | Rook | 27 |
| common | FRICOE | <i>Fringilla coelebs</i> | Common chaffinch | 26 |
| common | COLLIV | <i>Columba livia</i> | Rock dove | 21 |
| common | CHLCHL | <i>Chloris chloris</i> | European greenfinch | 20 |
| common | PHYCOL | <i>Phylloscopus collybita</i> | Common chiffchaff | 19 |
| common | TROTRO | <i>Troglodytes troglodytes</i> | Eurasian wren | 18 |
| common | SYLATR | <i>Sylvia atricapilla</i> | Eurasian blackcap | 13 |
| common | GALCHL | <i>Gallinula chloropus</i> | Common moorhen | 12 |
| common | CORMON | <i>Corvus monedula</i> | Eurasian jackdaw | 12 |
| common | ARDCIN | <i>Ardea cinerea</i> | Grey heron | 10 |
| common | TURPHI | <i>Turdus philomelos</i> | Song thrush | 10 |
| common | DELURB | <i>Delichon urbicum</i> | Common house martin | 9 |
| common | CARCAN | <i>Carduelis cannabina</i> | Eurasian linnet | 7 |
| common | MOTALB | <i>Motacilla alba</i> | White wagtail | 6 |
| common | AEGCAU | <i>Aegithalos caudatus</i> | Long-tailed tit | 6 |
| common | REGIGN | <i>Regulus ignicapilla</i> | Common firecrest | 6 |
| common | GARGLA | <i>Garrulus glandarius</i> | Eurasian jay | 4 |
| common | FALTIN | <i>Falco tinnunculus</i> | Eurasian kestrel | 4 |
| rare | HIRRUS | <i>Hirundo rustica</i> | Barn swallow | 3 |
| rare | DENMAJ | <i>Dendrocopos major</i> | Great spotted woodpecker | 3 |
| rare | EMBCIR | <i>Emberiza cirrus</i> | Cirl bunting | 3 |
| rare | MOTCIN | <i>Motacilla cinerea</i> | Grey wagtail | 2 |
| rare | EMBCIT | <i>Emberiza citrinella</i> | Yellowhammer | 2 |
| rare | PHYTRO | <i>Phylloscopus trochilus</i> | Willow warbler | 2 |
| rare | PASMON | <i>Passer montanus</i> | Eurasian tree sparrow | 2 |
| rare | PICVIR | <i>Picus viridis</i> | European green woodpecker | 1 |
| rare | ALCATT | <i>Alcedo atthis</i> | Common kingfisher | 1 |
| rare | ACCNIS | <i>Accipiter nisus</i> | Eurasian sparrowhawk | 1 |
| rare | CALALP | <i>Calidris alpina</i> | Dunlin | 1 |
| rare | CHRRID | <i>Chroicocephalus ridibundus</i> | Black-headed gull | 1 |
| rare | PHOPHO | <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | Common redstart | 1 |
| rare | HIPPOL | <i>Hippolais polyglotta</i> | Melodious warbler | 1 |

IV/ Conclusion

Dans ce premier chapitre, nous avons cherché à caractériser la biodiversité aviaire en fonction de la structuration de l'habitat urbain dans une ville de taille moyenne. Pour cela, nous avons réalisé un inventaire des espèces oiseaux sur 102 sites répartis sur la ville de Niort. A l'aide d'outils cartographiques et d'indices de biodiversité, nous avons pu montrer que :

- 1) Niort, avec 47 espèces d'oiseaux, présente une richesse spécifique relativement importante en comparaison avec d'autres villes européennes. Ceci démontre que les politiques de gestion environnementale développées à Niort sont bénéfiques pour la préservation de la biodiversité.
- 2) La richesse et la diversité des espèces d'oiseaux à Niort augmentent avec la surface enherbée, mais diminuent lorsque les surfaces de routes et de bâtiments modernes associées au bruit urbain sont majoritaires. La richesse spécifique augmente d'autant plus si les espaces enherbés sont situés près du corridor. De plus, la richesse et la diversité des espèces sont plus importantes à proximité de la bordure de la ville. Ainsi, la biodiversité aviaire en ville est favorisée par la présence d'espaces verts en association avec la présence d'un corridor écologique. À l'inverse, les surfaces artificielles et la pollution sonore sont néfastes pour la biodiversité. Les habitats limitrophes de la ville jouent également un rôle dans la régulation de la biodiversité urbaine : des habitats faiblement urbanisés en bordure de ville favorisent l'installation d'un plus grand nombre d'espèces d'oiseaux.
- 3) 14 espèces sont considérées comme rares à Niort, sur les 47 espèces recensées. Ces espèces rares sont plus présentes à proximité du corridor. Ce résultat témoigne de l'effet bénéfique du corridor écologique sur la biodiversité aviaire. Grâce au corridor, les espèces plus sensibles aux conditions du milieu urbain peuvent s'installer dans des habitats proches de leur habitat naturel. L'arrivée de ces espèces peu communes augmente significativement la biodiversité.

Dans cette étude, nous avons montré l'importance de développer des infrastructures vertes et des corridors écologiques en ville pour augmenter la biodiversité aviaire. Particulièrement, les corridors semblent être essentielles à l'installation des espèces rares en milieu urbain. Les patches d'habitat vert doivent être connectés par les corridors pour augmenter la surface d'habitat viable et permettre une meilleure dispersion des individus. Les corridors eux-mêmes doivent être de taille suffisante pour pouvoir accueillir des espèces aux niches écologiques plus

restreintes (Drinnan, 2005). Ensuite, une réflexion doit être faite sur la fonctionnalité des corridors écologiques, et la possibilité pour les oiseaux de survivre au sein de ces corridors, avec suffisamment de ressources en nourriture et de sites pour la reproduction, afin de limiter la compétition et maximiser les chances de survie. Notamment, le maintien de la diversité des plantes natives peut augmenter la fonctionnalité du corridor, car les plantes natives répondent généralement mieux aux besoins des espèces d'oiseaux locales (Shanahan et al, 2011 ; McKinney, 2012 ; Barth et al, 2015 ; Kang et al, 2015). L'hétérogénéité de la végétation permet également de favoriser un maximum d'espèces (Beninde et al, 2015 ; Callaghan et al, 2019b ; Magre et al, 2019). La connectivité des patches d'habitat vert doit faciliter la mobilité des oiseaux, mais également des communautés d'arthropodes et de plantes utilisées comme ressources primaires par de nombreuses espèces de vertébrés (Vergnes et al, 2012). De plus, les corridors doivent inclure une ressource en eau claire suffisante pour permettre aux oiseaux de boire et de se laver. Préserver l'habitat aquatique urbain est essentiel pour de nombreuses espèces d'oiseaux se nourrissant d'arthropodes aquatiques, d'amphibiens et/ou de poissons, et se reproduisant dans la végétation aquatique (Puppim de Oliveira et al, 2011). Finalement, les corridors écologiques doivent connecter les patches à l'intérieur de la ville à ceux situés en périphérie de celle-ci, afin de favoriser les échanges d'individus entre populations urbaines et rurales, et de ce fait augmenter la diversité génétique des populations.

CHAPITRE 2 : LES CONTRAINTES PHYSIOLOGIQUES DU MILIEU URBAIN



Étourneau sansonnet sur une antenne relais, Le Mesnil-Esnard (Seine Maritime, France)

« Le véritable ennemi de la performance n'est pas le stress [...],
mais l'absence de temps de récupération judicieusement répartis. »

Jim Loehr & Tony Schwartz

I/ Contexte

Les changements inattendus des conditions environnementales peuvent entraîner un stress chez les individus (Wingfield et al, 1995 ; Jacobs, 1996 ; Wingfield & Ramenofsky, 1997). Chez les oiseaux, le stress déclenche la mobilisation d'une hormone stéroïde, la corticostérone (CORT) (Wingfield, 1994 ; McEwen & Wingfield, 2003 ; Schoech et al, 2011). L'augmentation rapide de CORT en réponse à un stress ponctuel a été vérifiée chez de nombreuses espèces d'oiseaux, des espèces les plus éloignées de l'Homme comme les oiseaux arctiques, à nos oiseaux urbains (Wingfield et al, 1998 ; Breuner & Orchinik, 2001 ; Romero & Romero, 2002 ; Romero & Reed, 2005 ; Angelier et al, 2010 ; *pour plus d'exemples voir Romero, 2002*). Chez toutes ces espèces, la capture des oiseaux par l'Homme représente un stress équivalent à celui provoqué par l'attaque d'un prédateur (Wingfield et al, 1998 ; Wingfield & Romero, 2001). En réponse à ce stress, l'oiseau va d'abord avoir un comportement de fuite ou d'affrontement (« fight or flight », Wingfield et al, 1998 ; Wingfield & Romero, 2001), puis l'augmentation de la CORT va entraîner la mobilisation des réserves en glucose et la réallocation de l'énergie des fonctions non vitales vers les fonctions vitales de l'organisme (Alberts et al, 1992 ; Wingfield, 1994 ; Wingfield & Ramenofsky, 1997 ; Wingfield et al, 1998 ; Sapolsky et al, 2000 ; Wingfield & Romero, 2001). Ces mécanismes de réponse au stress offrent aux oiseaux de plus grandes chances de survie à court terme face à la menace rencontrée. Cependant, lorsque les changements environnementaux constituent des perturbations durables dans le temps, celles-ci provoquent un état de stress chronique chez les individus (Romero et al, 2009 ; Wingfield, 2013). Le stress chronique peut entraîner une augmentation durable du taux de CORT (Bonier et al, 2009). Notamment, lorsque les ressources en nourriture sont limitées, des taux de CORT plus élevés sont mesurés dans le plasma des poussins (Kitaysky et al, 1999, 2001 ; Suorsa et al, 2003 ; Pravosudov & Kitaysky, 2006 ; Almasi et al, 2009) et des oiseaux adultes (Lynn et al, 2003 ; Kitaysky et al, 2007 ; Angelier et al, 2015 ; Krause et al, 2017 ; *mais voir Cyr & Romero, 2007*). Si les effets d'un changement de régime alimentaire sont beaucoup étudiés chez les oiseaux, les effets dus à une restriction en eau le sont beaucoup moins (Wingfield et al, 1992 ; Romero, 2002). Or, le stress hydrique est connu pour modifier les taux de CORT circulants, notamment chez les reptiles (Dupoué et al, 2014, 2016 ; Bruschi et al, 2020). En ville, la disponibilité en eau dépend de la configuration du paysage. L'absence d'une ressource naturelle comme un fleuve ou une rivière peut rendre l'accès à l'eau difficile. Les points d'eau en ville se présentent souvent sous la forme de fontaines, de mares artificielles, de piscines, de bassins et autres réservoirs artificiels. La suffisance de ces points d'eau pour les oiseaux est difficile à

évaluer, car la plupart d'entre eux se trouvent dans des jardins et cours privées donc non libres d'accès. Aussi, les oiseaux en ville sont présents en plus grand nombre sur un territoire plus restreint, et l'augmentation de la compétition pour les ressources peut rendre l'accès à l'eau plus difficile pour les individus les moins compétitifs (Newton, 1992 ; Sorace, 2002). Également, l'augmentation du ruissellement causée par les surfaces artificielles en ville diminue la stagnation des eaux de pluie, alors que l'augmentation des températures (îlot de chaleur urbain) accélère leur évaporation (Leopold, 1968 ; Berry, 1990 ; Oke, 1995 ; Collins et al, 2000 ; Santato et al, 2013). En période de sécheresse estivale, ces deux phénomènes pourraient créer un stress hydrique chez les oiseaux urbains, et alors entraîner une augmentation des taux de CORT plus ou moins durable selon la durée de cette période.

A long terme, des taux de CORT élevés impactent négativement la croissance, la cognition, les fonctions neurologiques, immunitaires et/ou reproductives (Sapolsky, 1996 ; Sapolsky et al, 2000 ; Wingfield & Kitaysky, 2002 ; Kitaysky et al, 2003). En particulier, l'exposition à des taux élevés de CORT dans le plasma au cours du développement peut réduire la durée de vie à l'âge adulte, comme cela a été montré chez la caille du Japon *Coturnix japonica* ou chez le diamant mandarin *Taeniopygia guttata* (Monaghan, 2008 ; Monaghan et al, 2012 ; Marasco et al, 2013). Chez les oiseaux en développement, les taux de CORT peuvent varier avec l'investissement parental (Love & Williams, 2008 ; Fairhust et al, 2012 ; Love et al, 2012). Dans l'étude de Fairhust et al (2012), il a été montré qu'un moins bon investissement parental dans le nourrissage des jeunes puffins cendrés *Calonectris diomedea* pouvait conduire à des taux plus élevés de CORT dans les plumes. La mesure de la CORT accumulée dans les plumes est intéressante car elle permet de rendre compte des perturbations de l'environnement enregistrées au cours de la croissance des jeunes ou de la mue des adultes (Romero & Fairhust, 2016). Certaines études ont notamment montré que les taux plus élevés de CORT dans les plumes des adultes correspondaient aux périodes climatiques les plus extrêmes (températures très hautes ou très basses, fortes précipitations ; Legagneux et al, 2013 ; Treen et al, 2015). Chez les poussins, l'augmentation de la CORT dans les plumes peut être corrélée à une diminution de la croissance et de la probabilité d'envol, comme cela a été observé par exemple chez l'hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor* ; Harms et al, 2010 ; Fairhust et al, 2013). Ainsi, le stress chronique engendré par les perturbations permanentes de l'environnement peut avoir de lourdes conséquences sur la survie et la reproduction des oiseaux.

Les changements de l'environnement créés par l'urbanisation sont un bon exemple de perturbations permanentes (Wingfield et al, 1998 ; Bonier, 2012). En ville, les oiseaux sont confrontés à des changements de l'habitat, du climat et des ressources, à de nouvelles sources

de pollution et au dérangement par l'Homme (Marzluff et al, 2001 ; Chamberlain et al, 2009 ; Seress & Liker, 2015). Plusieurs études se sont intéressées à l'étude du stress chronique en conditions urbaines. Une étude récente a ainsi pu montrer que les jeunes moineaux urbains et/ou élevés sous un régime alimentaire urbain avaient des taux de CORT plus élevés dans les plumes que les jeunes oiseaux ruraux et/ou élevés sous un régime alimentaire rural (Hudin et al, 2018). Dans une autre étude, les jeunes bruants à couronne blanche *Zonotrichia leucophrys oriantha* élevés près des routes avaient des taux de CORT dans les plumes plus élevés, mais aucun lien direct n'a pu être établi entre le dérangement causé par les routes et le stress des oiseaux (Crino et al, 2011). De même, les corrélations trouvées entre l'augmentation de la CORT dans les plumes et la présence de métaux lourds dans l'environnement ne permettent pas d'établir un lien direct entre le degré d'urbanisation de celui-ci et le degré de stress des oiseaux (Strong et al, 2015 ; Meillère et al, 2016). Aussi, le lien entre urbanisation du milieu et augmentation de la CORT dans les plumes ne semble pas si évident. Une récente étude a en effet observé des effets variables de l'urbanisation sur le taux de CORT des merles noirs d'Europe, le taux de CORT dans les plumes étant tantôt supérieur, tantôt inférieur, tantôt égal entre site urbain et site rural (Ibanez-Alamo et al, 2020). Ces différences entre sites urbains peuvent s'expliquer par le fait que le niveau de contrainte auquel sont exposés les oiseaux varie entre les villes.

Dans ce contexte, j'ai cherché à comprendre comment le stress des oiseaux pouvait varier en fonction du degré d'urbanisation. En particulier, je me suis intéressée aux populations de moineaux domestiques, actuellement en déclin dans les villes européennes (De Laet & Summers-Smith, 2007). Pour cela, des moineaux ont été capturés sur plusieurs sites français de degrés d'urbanisation différents, avec l'aide du réseau de bagueurs bénévoles du CRPBO. Cette étude permettra de déterminer 1) comment le taux de CORT dans les plumes varie en fonction du degré d'urbanisation, 2) si ce taux de CORT est corrélé à la taille, à la masse et à la condition corporelle des moineaux, 3) s'il est corrélé au taux de CORT dans le plasma. Les résultats sur les adultes seront présentés séparément des résultats sur les juvéniles (**Article 2**).

En deuxième partie de ce chapitre, je présenterai une étude sur le stress hydrique des moineaux. Du fait de l'importance vitale de l'eau pour les oiseaux et du peu de connaissances sur les réponses des oiseaux urbains face à un stress hydrique, nous avons exposé expérimentalement des moineaux à une restriction en eau afin de comprendre 1) comment une restriction en eau peut modifier les taux de CORT sanguins des oiseaux, 2) comment les oiseaux répondent physiologiquement à cette contrainte (masse, fèces, osmolalité, hémocrite).

II/ Méthodes

1) Etude d'un urban exploiter : le moineau domestique

Le moineau domestique (*Passer domesticus*) est un petit oiseau de 14,5 cm de long pour une masse comprise entre 22 et 32 g, et membre de la famille des Passéridés (Perrins, 1987). Le mâle se caractérise par ses ailes brun-roux barrées de blanc et son ensemble noir masque-cravate-bavette (**Figure 11**). La femelle a un plumage plus homogène, globalement marron/beige, et sa tête est marquée par un trait plus clair (**Figure 11**). Son aire de répartition s'étend sur toute l'Europe, mais son introduction sur les autres continents (excepté l'Antarctique) en fait aujourd'hui l'espèce d'oiseau la plus répandue dans le monde (Anderson, 2006). Cette espèce s'est sédentarisée au contact de l'Homme, notamment grâce au grain stocké toute l'année pour l'élevage, dont les moineaux viennent se nourrir (Johnston & Klitz, 1977). De nos jours, le moineau domestique vit principalement dans les villes et les villages, ainsi que dans les structures abritant d'autres animaux telles que les fermes, les exploitations agricoles, les centres équestres, les parcs zoologiques... Ces structures offrent au moineau domestique nourriture, abri et site de reproduction.



Figure 11. Le moineau domestique. Mâle (à gauche) et femelle (à droite).
Photo femelle © Sophie Dupont.

À l'âge adulte, le moineau domestique est essentiellement granivore et cherche le plus souvent sa nourriture au sol. Oiseau grégaire, il vit en petite colonie toute l'année, y compris durant la période de reproduction. Celle-ci s'étend de mars à septembre, période durant laquelle un même couple de moineaux peut élever plusieurs nichées (Anderson, 2006). Le nid est construit par le mâle dans un trou de bâtiment, le plus souvent dans un mur ou sous un toit. La femelle pond en moyenne 4 ou 5 œufs, qu'elle incube pendant environ 12 jours une fois le

dernier œuf pondu (Anderson, 2006). Après l'éclosion, les deux parents nourrissent les poussins au nid, principalement avec des insectes ou des larves d'insectes (**Figure 12**). Les poussins s'envolent au bout d'une quinzaine de jours, et les deux parents continuent de les nourrir pendant une dizaine de jours (**Figure 12**), afin qu'ils puissent s'émanciper progressivement. Au cours des semaines suivantes, les jeunes entrent en mue pour acquérir leur plumage d'adulte, tandis que ces derniers effectueront leur mue à la fin de la période de reproduction.



Figure 12. Soins parentaux chez le moineau domestique. La femelle (à gauche) nourrit les poussins au nid jusqu'à leur envol. Une fois envolés, les poussins sont encore nourris quelques jours avec des larves d'insectes (en haut à droite). Le mâle participe également à l'élevage des jeunes et à leur protection après l'envol (en bas à droite).

Le moineau domestique connaît actuellement un déclin sans précédent en Europe (De Laet & Summers-Smith, 2007). Ce déclin a débuté dans les années 1920, avant de s'accélérer brutalement dans les années 1980. Il est particulièrement visible dans les grandes villes d'Allemagne et d'Angleterre, où les populations de moineaux ont chuté de 73% à Hambourg, 90% à Londres et 99% à Glasgow (Mitschke et al, 1999 ; Crick et al, 2002). En France, la tendance est la même, avec un déclin actuel de -89% observé actuellement à Paris (Mohring et al, submitted). Bien que les causes de l'accélération brutale de ce déclin restent non élucidées, plusieurs facteurs sont mis en avant : baisse de la quantité et de la qualité de nourriture, moins de sites de reproduction, plus de pollutions, nouvelles maladies, nouvelle pression de

prédation... (voir *Introduction*). Pour mieux comprendre et lutter contre ce déclin, des campagnes participatives des communes et des citoyens sont mises en place par les associations naturalistes, notamment en France : installation de nichoirs, jardinage « éco-responsable », suivi des chats domestiques, etc. (*Références à la fin de ce mémoire*).

2) *Suivi in situ*

a. *Sites de capture*

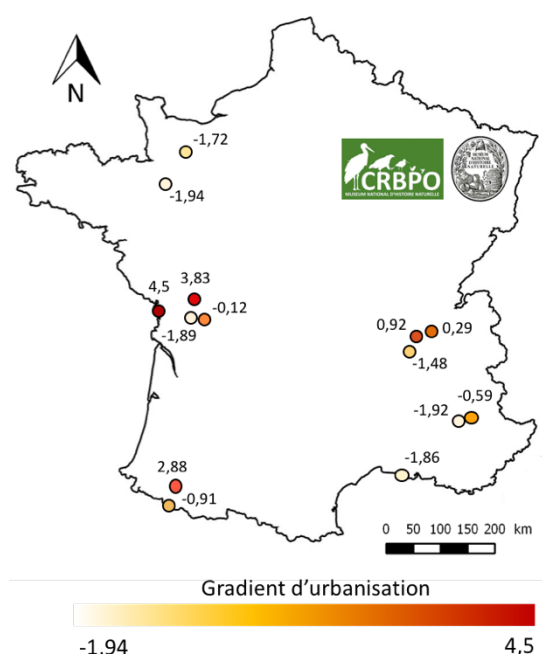


Figure 13. Localisation des 14 sites de capture en France et degrés d'urbanisation.

français (**Figure 13**). Les sites ont été choisis de façon à obtenir un gradient d'urbanisation du site le plus rural au site le plus urbain. Le degré d'urbanisation de chaque site a été calculé à partir des caractéristiques de l'habitat selon la méthode de Liker et al (2008) (**Figure 13** ; voir *Article 2*). Sur l'ensemble des sites, les moineaux ont été capturés à l'aide de filets japonais. En tout, 330 moineaux ont été capturés, dont 219 adultes et 111 juvéniles. *Pour plus de détails sur le protocole de capture, se référer à l'Annexe 1 de la thèse d'Alizée Meillère (2015).*

b. *Mesure du stress*

Afin de pouvoir mesurer le stress engendré par les conditions environnementales (stress chronique), nous avons choisi de mesurer le taux de CORT accumulée dans les plumes lors de sa croissance. En effet, la mesure de la CORT dans les plumes permet de juger du niveau de

stress exercé durant toute la croissance de celles-ci, la CORT étant accumulée sur plusieurs jours voire plusieurs semaines (Romero & Fairhust, 2016 ; **Tableau 1**).

Sur chaque oiseau capturé sur les 12 sites, les deux rectrices centrales ont été prélevées (**Figure 14**). Le taux de CORT de ces plumes a été mesuré au CEBC. Pour cela, 10 mL de méthanol (grade HPLC) ont été ajoutés dans chaque échantillon de plume pour extraire la CORT de la plume entière. Puis, les plumes ont été incubées à 50°C une nuit entière dans un bassin d'eau remuante, afin de séparer le méthanol de la plume, et les restes de plume ont été lavés et ajoutés au méthanol. Les extraits de plumes ont ensuite été analysés par dosage radio-immunologique selon la méthode décrite dans Lormée et al (2003). Les niveaux de CORT sont exprimés en nanogrammes de CORT par milligramme de plume (ng/mg) ou en nanogrammes de CORT par millimètre de plume (ng/mm).

Tableau 1. Avantages et inconvénients des deux méthodes de mesure de la CORT (dans le sang ou dans les plumes) utilisées dans notre étude. D'après Romero & Fairhust, 2016.

| | Avantages | Inconvénients |
|--------|---|---|
| SANG | <ul style="list-style-type: none"> - obtention de 2 taux de CORT : basal et après un stress ponctuel - maîtrise des prélèvements de sang et de l'analyse de la CORT dans le plasma - possibilité d'échantillonner à n'importe quel moment de l'année | <ul style="list-style-type: none"> - difficulté d'obtention du taux basal : capture et prise de sang en moins de 3min - peu d'oiseaux peuvent être échantillonnés (délai de prise de sang court, 3min puis 30min) |
| PLUMES | <ul style="list-style-type: none"> - mesure intégrative de la CORT accumulée au court d'une période donnée (croissance de la plume) - taux de CORT indépendant des conditions de capture - possibilité d'échantillonner sur individus vivants ou morts - plumes faciles à prélever et à stocker | <ul style="list-style-type: none"> - échantillonnage impossible durant les épisodes de mue (naturelle ou suite à un prélèvement de plumes) - nécessité d'avoir des plumes entières (non cassées) |

Également, afin de mesurer le stress engendré par un changement brutal des conditions environnementales (stress ponctuel), nous avons effectué des mesures de CORT dans le sang (**Tableau 1**) sur 4 sites : CEBC, La Rochelle, Niort, Villefollet. Pour cela, nous avons utilisé un protocole standardisé de réponse au stress (Wingfield, 1994). Dans un premier temps, nous avons effectué une première prise de sang en moins de 3 min après la capture de l'oiseau, afin d'obtenir le taux de CORT basal, qui correspond au taux avant le stress (Romero & Reed, 2005). Puis, une deuxième prise de sang a été réalisée au bout de 30 min de capture pour obtenir le taux de CORT induit par le stress, qui correspond au taux maximal de CORT exprimée chez le

moineau (Romero et al, 2006). Entre les deux prises de sang, l'oiseau était gardé au calme dans un sac en tissu opaque. Le sang était prélevé dans la veine alaire par capillarité (aiguille 27G et deux capillaires héparinés de 75 microlitres + un micro-capillaire de 10 microlitres pour mesurer l'hématocrite). Le sang était ensuite transféré dans un tube Eppendorf et centrifugé (7min à 4500 tours/min) afin de pouvoir séparer le plasma des globules rouges (culot). Les échantillons ont été stockés dans un congélateur à -25°C avant d'être analysés. De même que pour les plumes, les concentrations de CORT dans le plasma ont été mesurées par dosage radio-immunologique (Lormée et al, 2003).

Afin d'alléger la lecture, la CORT dans le plasma et la CORT dans les plumes seront parfois abrégés par $CORT_{\text{plasma}}$ et $CORT_{\text{plumes}}$ dans la suite du manuscrit.

c. Mesures morphologiques

Tous les oiseaux ont été pesés à l'aide d'une balance électronique de précision 0,1 g. Pour chaque oiseau capturé, trois types de mesures morphologiques ont été réalisées : longueur du tarse, longueur du bec et longueur de l'aile. Les deux premières mesures ont été effectuées à l'aide d'un pied à coulisse de précision 0,1 mm. Le tarse est mesuré patte pliée, du tibia jusqu'à la protubérance externe de l'articulation (**Figure 14**). Le bec est mesuré de la narine jusqu'à l'extrémité du bec (**Figure 14**). La troisième mesure a été réalisée à l'aide d'un réglet de précision 0,5 mm. L'aile est mesurée pliée du coude jusqu'à l'extrémité des plumes (**Figure 14**). Dans un souci de répétabilité des mesures, les mesures du tarse, du bec et de l'aile doivent toujours être effectuées du même côté (gauche ou droite).

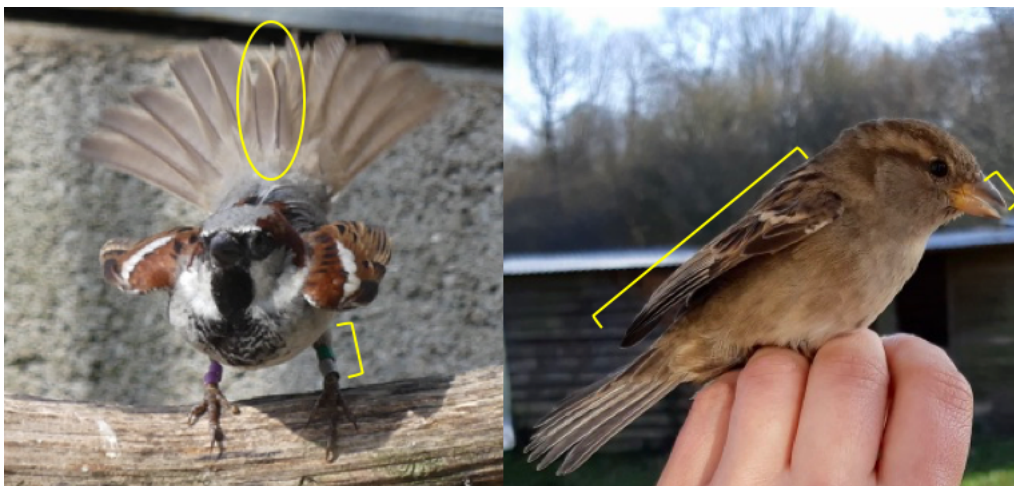


Figure 14. Les différences mesures effectuées sur les moineaux. Les deux rectrices centrales (à gauche) sont prélevées pour l'analyse de la CORT. Le tarse (à gauche), l'aile et le bec (à droite) sont mesurés comme paramètres morphologiques.

Dans un second temps, la condition corporelle de chaque oiseau a été déterminée à partir du *Scaled Mass Index* (SMI) recommandé par Peig & Green (2009, 2010). Le SMI ajuste la masse des individus à celle qu'ils auraient s'ils avaient tous la même taille (Peig & Green, 2009). La longueur choisie pour représenter la taille (tarse, bec ou aile) est celle qui est la plus corrélée avec la masse (ici le tarse, juvéniles : $r = 0,588$; $p < 0.001$; adultes : $r = 0,627$; $p < 0.001$). Le SMI est calculé indépendamment pour les adultes et pour les juvéniles, car la relation linéaire entre masse et longueur de tarse n'est pas la même pour les deux classes d'âge (Likelihood ratio = 23,49, $p < 0.001$; adultes : pente 1,28 (95% CI : 1,17-1,42) ; juvéniles : pente 1,87 (95% CI : 1,67-2,10). *Pour plus de détails sur le calcul du SMI, voir l'Article 2.*

Enfin, les scores de muscle et de graisse ont été estimés pour chaque oiseau selon la méthode détaillée dans Kaiser (1993), Brown (1996) et Leloutre et al (2014).

3) *Suivi expérimental : stress hydrique*

a. *Élevage*

Afin d'évaluer la sensibilité au stress des moineaux lors d'une perturbation environnementale, nous avons réalisé une étude expérimentale au CEBC en novembre-décembre 2017. Pour ce faire, nous disposions d'une population de moineaux domestique maintenus en captivité dans des volières extérieures (*description dans le chapitre suivant*). Pour cette étude, 31 moineaux de ces volières (21 femelles adultes et 10 mâles adultes, tous nés en 2015) ont été transférés dans des cages individuelles (Vision S01, 45,5 x 35,5 x 51 cm). Les cages étaient réparties dans deux pièces contenant respectivement 15 et 16 cages, de façon à ce que les oiseaux puissent se voir et communiquer. Les moineaux étaient nourris avec des graines à volonté, du sable et des sels minéraux, des brins de millet et de l'eau changée quotidiennement. Les cages étaient équipées de deux perches placées aux deux tiers de la hauteur de la cage. Les pièces étaient maintenues à une température de 20°C, et la lumière allumée de 8 h à 18 h. Les moineaux ont disposé de 10 jours d'habituation avant le début de l'expérience.

b. *Protocole de déshydratation*

Le soir juste avant l'extinction de la lumière à 18 h, l'eau était retirée pour les oiseaux en traitement (2 oiseaux testés par jour), mais pas pour les oiseaux témoins (2 oiseaux testés par jour). La nourriture était laissée dans toutes les cages. Les oiseaux cessent leurs activités une

fois la lumière éteinte, et ne recommencent à boire et à manger que le lendemain matin. Ainsi, le traitement (retrait de l'eau) n'était effectif qu'à partir de 8 h le lendemain (heure d'allumage de la lumière ; **Figure 15**). Retirer l'eau le soir permettait d'éviter de déranger les oiseaux le matin, soit d'augmenter leur stress peu de temps avant les mesures. Les oiseaux expérimentaux et témoins étaient sélectionnés aléatoirement. Une semaine après, l'expérience était répétée : les oiseaux expérimentaux lors de la première session ne subissaient pas de retrait d'eau (témoins) lors de cette deuxième session tandis que les oiseaux témoins lors de la première session étaient confrontés au retrait d'eau lors de la deuxième (expérimentaux). De cette façon, chaque oiseau a été à la fois testé en traitement et en témoin à une semaine d'intervalle.

c. Protocole de mesures

Le soir au moment du retrait de l'eau, les oiseaux (2 traités et 2 contrôles) étaient pesés. Le lendemain à 14 h (soit après 14 h de nuit et 6 h de jour sans eau pour les oiseaux traités), les oiseaux étaient capturés et des prises de sang étaient réalisées en moins de 3 min selon le protocole de stress (Wingfield, 1994). Puis, les oiseaux étaient pesés et gardés dans des sacs en tissu en attendant la deuxième prise de sang à 30 min. Pendant les 30 min suivantes, les oiseaux étaient remis dans leur cage, avec de l'eau mais pas de nourriture, pour pouvoir ensuite les peser et obtenir le gain de masse lié uniquement à la prise de boisson (**Figure 15**). Les échantillons de sang ont permis de mesurer l'hématocrite (taux de globules rouges) et l'osmolalité (quantité de particules en solution), deux indicateurs de déshydratation.

L'une des stratégies possibles pour limiter les pertes en eau est de limiter la production de fèces (Skadhauge, 2012). Aussi, pour tester cette stratégie, nous avons compté le nombre de fèces produites pendant la phase de déshydratation (soit pendant les 20 h sans eau), puis le nombre de fèces produites pendant la phase de réhydratation (soit pendant les 30 min avec de l'eau uniquement). Puis, les valeurs obtenues ont été reportées en nombre de fèces produites par heure.

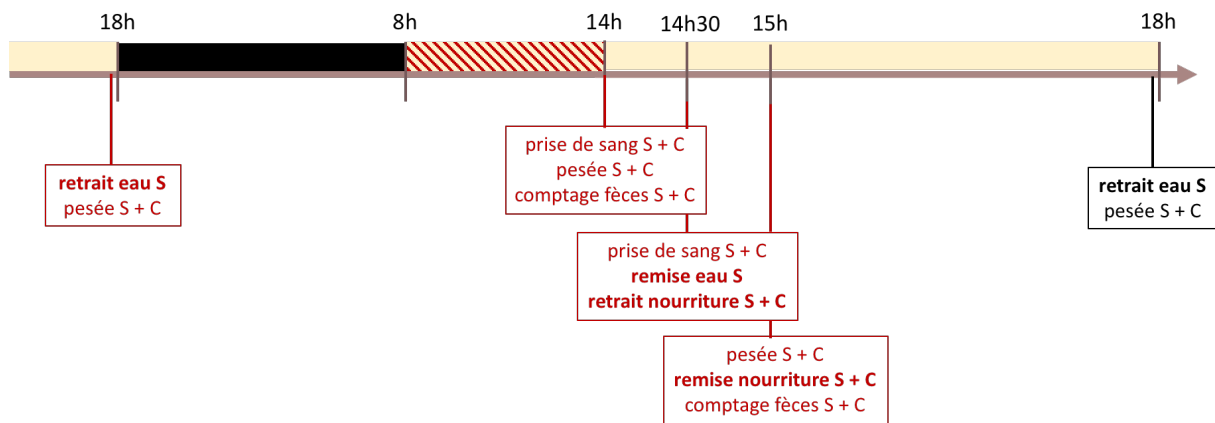


Figure 15. Schéma récapitulatif de l'expérimentation sur le stress hydrique sur 24 h. La zone en jaune correspond à la période éclairée, la zone en noire à la période sans lumière, et la zone hachurée à la durée effective de la période de déshydratation (6 h). S = oiseaux du groupe stressé, C = oiseaux du groupe contrôle.

III/ Les oiseaux en ville sont-ils stressés ? Étude des niveaux de CORT dans les plumes des moineaux domestiques

1) Résultats chez les adultes

a. Méthodes

Le protocole de capture et les mesures sur les oiseaux (morphométrie, $CORT_{\text{plumes}}$, $CORT_{\text{plasma}}$) sont identiques entre adultes et juvéniles (voir II/ Matériel et méthodes). Les sites de capture comprenaient 11 sites en commun avec les juvéniles (voir Article 2) et 3 autres sites : Bourgon (48.154, -1.022), Jarjayes (44.514, 6.118) et Jonage (45.802, 5.059). Le degré d'urbanisation de chaque site a donc été calculé séparément pour les adultes (**Figure 13**) et les juvéniles (voir Article 2) afin de prendre en compte cette différence d'effectifs de sites.

Les plumes ($CORT_{\text{plumes}}$) ont été prélevées sur les adultes des 14 sites, alors que les échantillons de sang ($CORT_{\text{plasma}}$) ont été prélevés uniquement sur 4 sites : La Rochelle, Niort, Villefollet et Villiers-en-Bois. Cette restriction à 4 sites est due au fait que des prises de sang ont été réalisées par Frédéric Angelier et Alizée Meillère, mais pas par les bagueurs participant aux captures sur les autres sites. Sur les 14 sites, 101 femelles et 117 mâles adultes ont été capturés. Sur les 4 sites, 34 femelles et 43 mâles ont été capturés.

Les analyses statistiques ont été réalisées sur R 3.4.3 (R Core Team, 2016). Dans un premier temps, nous avons réalisé un modèle linéaire mixte (LMM, distribution normale,

fonction identité) pour tester l'effet du degré d'urbanisation sur le taux de CORT dans les plumes des moineaux adultes. Les facteurs « date de capture », « degré d'urbanisation », « sexe » et l'interaction des deux derniers facteurs ont été testés sur la variable « CORT_{plumes} ». Le site de capture (14 sites) a été défini comme facteur aléatoire afin de prendre en compte la non-indépendance des individus capturés sur un site donné. Dans un deuxième temps, nous avons réalisé des LMMs pour tester si le taux de CORT_{plumes} peut impacter le taux de CORT_{plasma} et la condition corporelle des moineaux. Les facteurs « CORT_{plumes} », « sexe » et leur interaction ont été testés sur les variables « SMI », « longueur du tarse », « masse », « CORT_{plasma} basale » et « CORT_{plasma} stress ». Le site de capture (4 sites) a été défini comme facteur aléatoire. Pour chaque modèle, nous avons vérifié les conditions de normalité et d'égalité des variances. Les valeurs de CORT_{plasma} basale ont été log₁₀-transformées pour assurer la normalité des résidus du modèle, mais les valeurs non transformées seront présentées pour faciliter l'interprétation. Les interactions non significatives ($p > 0,1$) ont été supprimées des modèles définitifs. Les taux de CORT_{plumes} exprimés en ng/mm étaient fortement corrélés avec les taux de CORT_{plumes} exprimés en ng/mg ($r = 0,868$, $p < 0,001$), et tous les résultats étaient similaires entre les deux types de mesures. Aussi, nous présenterons uniquement les résultats exprimés en ng/mg.

b. Résultats

Le taux de CORT_{plumes} varie significativement avec le sexe des adultes (LMM : $t = -3,125$; $p = 0,002$). Les taux de CORT_{plumes} sont en moyenne plus élevés chez les femelles ($34,60 \pm 1,35$) que chez les mâles ($29,95 \pm 0,63$). Cependant, le taux de CORT_{plumes} n'est pas impacté significativement par le degré d'urbanisation ($t = 0,238$; $p = 0,816$; **Figure 16**) ni par la date de capture ($t = -0,431$; $0,667$).

Le taux de CORT_{plumes} n'est pas significativement corrélé à la SMI, à la longueur de tarse ou à la masse des adultes (**Tableau 2**). De même, ces paramètres ne diffèrent pas significativement entre mâles et femelles (**Tableau 2**).

Finalement, le taux de CORT_{plumes} et le sexe ne sont pas significativement corrélés aux taux de CORT_{plasma} basal ou en stress (**Tableau 2**).

Tableau 2. Résultats des LMMs réalisés sur les 4 sites de capture La Rochelle, Niort, Villefollet et Villiers-en-Bois. Chaque variable a été testée en fonction du taux de CORTplumes en ng/mg et du Sexe. Les *estimates* sont calculés pour les mâles comparés aux femelles.

| Model | Paramete r | Estimate ± SE | t | p | 95% CI |
|------------------------------|---------------|---------------|-------|--------|--------------|
| A) SMI | Intercept | 27,18 ± 1,10 | 24,68 | <0,001 | 24,71; 28,87 |
| | CORTf | 0,01 ± 0,03 | 0,27 | 0,79 | -0,05; 0,08 |
| | Sex | -0,39 ± 0,37 | -1,08 | 0,284 | -5,98; 2,07 |
| B) Tarsus length | Intercept | 18.93 ± 0,58 | 32,83 | <0,001 | 17,78; 20,08 |
| | CORTf | -0,01 ± 0,02 | -0,73 | 0.467 | -0,04; 0,02 |
| | Sex | 0,22 ± 0,18 | 1,27 | 0.208 | -0,13; 0,57 |
| C) Body mass | Intercept | 27,65 ± 1.24 | 22,26 | <0,001 | 25,17; 30,12 |
| | CORTf | -0,02 ± 0,03 | -0,52 | 0,608 | -0,08; 0,05 |
| | Sex | 0,05 ± 0,37 | 0,13 | 0,898 | -0,70; 0,80 |
| D) Baseline CORT level | Intercept | 2,54 ± 0,89 | 2,86 | 0.006 | 0,76; 4,32 |
| | CORTf | -0,04 ± 0,03 | -1,62 | 0.110 | -0,09; 0,01 |
| | Sex | -0,12 ± 0,30 | -0,40 | 0.688 | -0,73; 0,49 |
| E) Stress-induced CORT level | Intercept | 37,37 ± 11,03 | 3,39 | 0,001 | 15,33; 59,40 |
| | CORTf | -0,11 ± 0.30 | -0,36 | 0,718 | -0,71; 0,49 |
| | Sex | 1,58 ± 3,54 | 0,45 | 0,656 | -5,49; 8,66 |

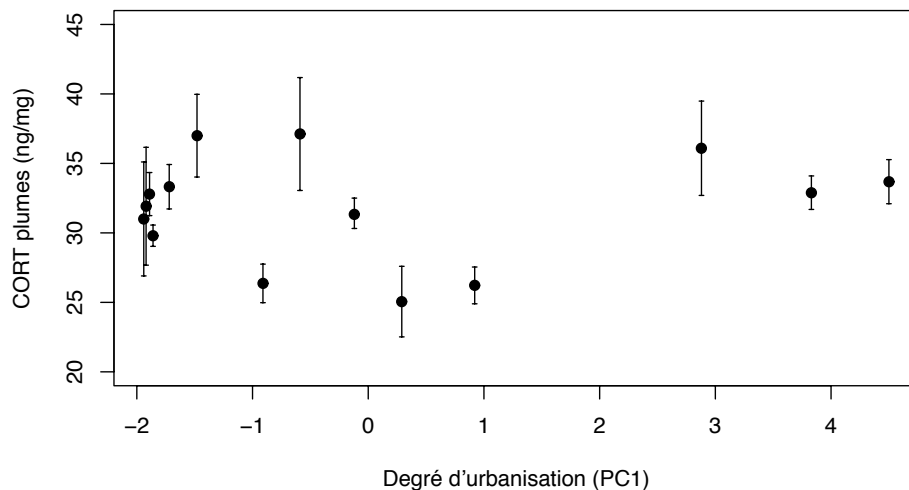


Figure 16. Taux de CORT dans les plumes des moineaux domestiques adultes (ng/mg) en fonction du degré d'urbanisation du site de capture.

2) *Résultats chez les juvéniles (ARTICLE 2)*


ARTICLE 2 :

Does urbanization cause stress in wild birds during development? Insights from feather corticosterone levels in juveniles house sparrows (*Passer domesticus*)

Publié dans Ecology and Evolution

ORIGINAL RESEARCH

Does urbanization cause stress in wild birds during development? Insights from feather corticosterone levels in juvenile house sparrows (*Passer domesticus*)

Erika Beaugeard¹  | François Brischoux¹ | Pierre-Yves Henry² | Charline Parenteau¹ | Colette Trouvé¹ | Frédéric Angelier¹

¹Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle, Villiers-en-Bois, France

²Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), CESCO UMR 7204 Sorbonne Universités-MNHN-CNRS-UPMC, Paris, France

Correspondence

Erika Beaugeard, Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle, Villiers-en-Bois, France.

Email: erika.beaugeard@cebc.cnrs.fr

Funding information

Agence Nationale de la Recherche; Centre National de la Recherche Scientifique; Fondation Fyssen; CPER Econat

Abstract

Urban landscapes are associated with abiotic and biotic environmental changes that may result in potential stressors for wild vertebrates. Urban exploiters have physiological, morphological, and behavioral adaptations to live in cities. However, there is increasing evidence that urban exploiters themselves can suffer from urban conditions, especially during specific life-history stages. We looked for a link between the degree of urbanization and the level of developmental stress in an urban exploiter (the house sparrow, *Passer domesticus*), which has recently been declining in multiple European cities (e.g., London, UK). Specifically, we conducted a large-scale study and sampled juvenile sparrows in 11 urban and rural sites to evaluate their feather corticosterone (CORT) levels. We found that juvenile feather CORT levels were positively correlated with the degree of urbanization, supporting the idea that developing house sparrows may suffer from urban environmental conditions. However, we did not find any correlation between juvenile feather CORT levels and body size, mass, or body condition. This suggests either that the growth and condition of urban sparrows are not impacted by elevated developmental CORT levels, or that urban sparrows may compensate for developmental constraints once they have left the nest. Although feather CORT levels were not correlated with baseline CORT levels, we found that feather CORT levels were slightly and positively correlated with the CORT stress response in juveniles. This suggests that urban developmental conditions may potentially have long-lasting effects on stress physiology and stress sensitivity in this urban exploiter.

KEYWORDS

birds, CORT, development, morphology, stress, urbanization

1 | INTRODUCTION

Urbanization induces profound and rapid landscape changes, which are associated with a reduction and alteration of natural habitats (Adams & Klobodu, 2017; Gil & Brumm, 2014; Marzluff, Bowman, & Donnelly, 2001; McKinney, 2002; Xu, Xie, Qi, Luo, & Wang, 2018). In cities, species have to cope with intense biotic and abiotic changes in their environment, such as urban features including buildings and roads (McKinney, 2002; Seress & Liker, 2015), different types or quantities of food (Haverland & Veech, 2017; Newsome et al., 2014; Seress & Liker, 2015; Vuorisalo et al., 2003), modifications to vegetation and the presence of exotic plants (Chace & Walsh, 2006; McKinney, 2006), and changes in the local climate due to anthropogenic activities (Seress & Liker, 2015). Urban species also have to face biochemical (Cai & Calisi, 2016; Gorissen, Snoeijs, Duyse, & Eens, 2005; Grimm et al., 2008; Seress & Liker, 2015), noise (Francis, Kleist, Ortega, & Cruz, 2012; Halfwerk et al., 2011; Meillère, Brischoux, & Angelier, 2015; Slabbekoorn et al., 2010), light (Kempnaers, Borgström, Loës, Schlicht, & Valcu, 2010; Navara & Nelson, 2007; Ouyang et al., 2017; Stone, Harris, & Jones, 2015), and/or microwave pollution (Balmori, 2009; Everaert & Bauwens, 2007). Considering these environmental modifications, the presence or absence of a given species in the urban landscape mainly depends on its ability to adjust to these novel environmental conditions (Candolin & Wong, 2012). Many species cannot cope with these changes (i.e., “urban avoiders”; Blair, 1996), and species richness decreases as the level of urbanization increases, leading to homogenized communities in cities (Gil & Brumm, 2014; McKinney, 2006). However, a few species can survive and reproduce in cities, and they may even benefit from urban conditions (i.e., “urban exploiters”; Blair, 1996; Kark, Iwaniuk, Schalimtzek, & Banker, 2006).

Avian species are known to exhibit important changes in behavior, physiology, and morphology in urbanized areas (Gil & Brumm, 2014; Kark et al., 2006; Seress & Liker, 2015). For example, noise and light pollution are known to affect the reproductive behavior of small passerines like European robins (*Erithacus rubecula*), great tits (*Parus major*), pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) and house sparrows (*Passer domesticus*; Miller, 2006; Halfwerk & Slabbekoorn, 2009; Kempnaers et al., 2010; de Jong et al., 2015; Meillère, Brischoux, & Angelier, 2015) and, consequently, their reproductive performance (Francis, Ortega, & Cruz, 2009; Halfwerk et al., 2011; Kempnaers et al., 2010; Kight & Swaddle, 2011; Kleist, Guralnick, Cruz, Lowry, & Francis, 2017). Similarly, an urban diet can have detrimental effects on reproductive performance (Demeyrier, Charmantier, Lambrechts, & Grégoire, 2017; Peach, Mallord, Ockendon, Orsman, & Haines, 2015; Plummer, Bearhop, Leech, Chamberlain, & Blount, 2013) and lead to nutritional stress in urban birds such as corvids (Heiss, Clark, & McGowan, 2009; Jones & Reynolds, 2008). These nutritional constraints can also affect development. For example, in great tits and house sparrows, urban individuals are also usually smaller and lighter than rural ones (Biard et al., 2017; Meillère et al., 2017; Meillère, Brischoux, Parenteau, & Angelier, 2015).

A small body size in urban individuals may be a result of developmental conditions. Corticosterone (CORT) is an important hormone that is relevant when evaluating the constraints that may occur during development. CORT is a glucocorticoid hormone that is secreted by the Hypothalamus–Pituitary–Adrenal axis (HPA) in response to unpredictable events and mediates allostasis in birds (i.e., stability through changes; McEwen & Wingfield, 2003; Landys, Ramenofsky, & Wingfield, 2006). High levels of CORT in birds are often associated with lower performance. In particular, high levels of CORT are associated with poor developmental conditions in chicks (Love, McGowan, & Sheriff, 2012; Wada, Salvante, Wagner, Williams, & Breuner, 2009), and a higher risk of reproductive failure in breeders (Angelier, Wingfield, Weimerskirch, & Chastel, 2010; Bonier, Martin, Moore, & Wingfield, 2009; Bonier, Moore, Martin, & Robertson, 2009; Cyr & Romero, 2007; Wingfield & Romero, 2001). Consequently, the study of CORT levels may be used to assess the ability of individuals and species to cope with urban conditions (Bonier, 2012; Zhang et al., 2011). For example, studies have shown that CORT secretion increases with nutritional stress in multiple species, such as white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*), eastern bluebirds (*Sialia sialis*), and snow petrels (*Pagodroma nivea*; Lynn, Breuner, & Wingfield, 2003; Lynn, Prince, & Phillips, 2010; Angelier, Wingfield, Parenteau, Pellé & Chastel, 2015). CORT levels are also correlated with other urban constraints, such as pollution, predation pressure, and/or human disturbance (Bonier, 2012; Cyr & Romero, 2007; Foltz et al., 2015; Love et al., 2012; Meillère et al., 2016; Ouyang et al., 2015; Zhang et al., 2011).

The house sparrow is commensal with humans and is considered to be one of the most highly adapted species to urban conditions (Anderson, 2006). Although this species was previously a widespread avian urban exploiter, urban populations of house sparrows have been strongly declining in European cities in the past few decades, particularly in highly urbanized cities like London (UK) and Antwerp (Crick, Robinson, Appleton, Clark, & Rickard, 2002; De Coster, Laet, Vangestel, Adriaensen, & Lens, 2015; Laet & Summers-Smith, 2007; Shaw, Chamberlain, & Evans, 2008; Summers-Smith, 2003). Recently, it has been suggested that urban conditions could be especially detrimental to developing sparrows: Urban conditions correlate negatively with growth, body size, and feather quality (Meillère et al., 2017; Meillère, Brischoux, Parenteau, et al., 2015; Seress et al., 2012). Previously, circulating blood CORT levels and body condition have been measured in adults and juveniles of both urban and rural populations, but no difference has been found (Bókony, Seress, Nagy, Lendvai, & Liker, 2012; Meillère et al., 2017; Meillère, Brischoux, Parenteau, et al., 2015). In a recent study, Hudin et al. (2018) compared feather CORT levels between urban and rural sparrows, and they did not find any significant difference in feather CORT levels between these populations. However, they focused on a specific geographical area and considered urbanization as a categorical factor without precisely quantifying the degree of urbanization (see Liker, Papp, Bókony, & Lendvai, 2008). Such a quantitative approach would be beneficial to generalize these previously reported results (Hudin et al., 2018) and to test whether the effect

of urbanization on CORT levels may vary according to the degree of urbanization.

In this study, we investigated the impact of urbanization on the stress physiology of growing house sparrows. It is difficult to measure CORT levels in house sparrow nestlings because plasma CORT levels vary throughout the developmental period (Wada et al., 2008, 2009), and nests are very difficult to access in cities. To solve these problems, we used feather samples. House sparrow nestlings retain the feathers that they grow during development for several weeks after fledging, so it is possible to sample feathers after juveniles leave the nest. Further, circulating CORT is incorporated into the feather matrix during feather growth (Bortolotti, Blas, & German, 2008; Jenni-Eiermann et al., 2015) and, therefore, feathers that were grown in the nest provide an integrative measure of developmental CORT levels. However, it is still important to measure circulating plasma CORT levels, because they can help us understand the long-term effects of a nestling's exposure to stress. Plasma CORT levels give information about juvenile condition by measuring the normal expression of CORT (baseline CORT level), and the functionality of the HPA axis later in life by measuring their response to stress (stress-induced CORT level). Using this method, we investigated (a) the link between urbanization and feather CORT levels in juvenile sparrows, (b) the link between feather CORT levels and morphological attributes of juveniles (body size, mass, and condition), and (c) the link between feather CORT levels and plasma CORT levels. To do so,

we led a large-scale sampling effort (feather plucking and morphological measurements of juvenile sparrows) thanks to a network of volunteers and qualified ornithologists who sampled 11 sites located through an urbanization gradient (from rural areas to large cities). First, we predicted that if urbanization is associated with important developmental constraints, feather CORT levels would increase as the degree of urbanization increased. Second, if developmental stress affects both CORT regulation and growth, we predicted that body size and condition would correlate negatively with feather CORT levels in juvenile sparrows. Finally, if developmental stress affects the HPA axis with long-lasting effects on CORT regulation, we expected that feather CORT levels may be positively correlated with plasma CORT levels in juveniles. Alternatively, feather CORT levels and juvenile plasma CORT levels may be independent if such long-lasting effects are not apparent.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Ethics statement

This study was carried out in accordance with all applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals. All experimental procedures were approved by the "Comité d'Ethique en Expérimentation Animale Poitou-Charentes", France (authorization number: CE2012-7). Permits for the capture, sampling and banding



FIGURE 1 Geographical localization of the 11 capture sites sampled in this study

of house sparrows were issued by the “Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux” (CRBPO) to all the ringers involved in the sampling.

2.2 | Study sites and captures

In 2013 (June–August), a total of 111 juvenile house sparrows were captured with mist nets at 11 sites in France (Figure 1; geographic coordinates of the capture sites and sample sizes for each population are summarized in Table 1). The 11 sites differed in urbanization level, ranging from sparsely populated areas (e.g., isolated farms, small villages) to highly urbanized city centers. To quantify the degree of urbanization of each capture site, we used the method developed by Liker et al. (2008) for house sparrows (see also Meillère, Brischoux, Parenteau, et al., 2015; Meillère et al., 2017). Briefly, we used digital aerial photographs of 1 km² areas around each capture site that we divided into 100 cells. For each capture site, we extracted five habitat characteristics as follows: mean building density score, number of cells with high building density, mean vegetation density score, number of cells with high vegetation density, and number of cells with roads. Then, we used the PC1 value from a principal component analysis (PCA) of these five variables to attribute an urbanization score to each site (Table 1). The PC1 accounted for 93.3% of the total variance and was strongly positively correlated with artificial surfaces (building density and roads; all $r > 0.806$) and negatively with vegetation cover (all $r < -0.980$).

2.3 | Feather collection (11 sites), morphological measurements, and blood sampling (4 sites)

Feathers were collected from all study sites. The two innermost rectrices of each individual were collected and stored in dry paper envelopes until laboratory analyses. We weighed (high-resolution balance: ± 0.01 mg) and measured the length (digital caliper: ± 0.01 mm; see Meillère et al., 2017) of all feathers. In addition to feather collections, morphological measurements and blood samples were collected at 4 of the 11 sites (two urban and two rural; see Table 1). For all juveniles captured at these four sites, body mass (electronic balance: ± 0.1 g), wing length (steel rule: ± 1 mm), tarsus length, and bill length (caliper: ± 0.1 mm) were measured. Additionally, fat and muscle scores were recorded as detailed in Kaiser (1993), Brown (1996) and Leloutre, Gouzerh, and Angelier (2014). For consistency and to avoid potential methodological bias, morphological measurements were all collected by the same person. In addition to morphological measurements, juveniles from these four sites were bled within 3 min of capture (mean \pm SE: 2 min 39 s \pm 2 s; range: 1 min 13 s – 3 min 45 s) to quantify baseline CORT concentration (Romero & Reed, 2005). Following this first blood sample, birds were kept in cloth bags and sampled a second time 30 min after capture to obtain stress-induced CORT levels (Wingfield, Davey, Peter, & Tobe, 1994). CORT levels are at a maximum after 30-min of restraint in this species (Romero, Cyr, & Romero, 2006), and therefore, this allowed us to assess the CORT

stress response (Wingfield et al., 1998). We defined the “increase in plasma CORT” as the difference between stress-induced CORT and baseline CORT levels. All blood samples were collected from the alar vein using a 25-gauge needle and heparinized microcapillary tubes (up to 150 μ l for CORT assay). Blood samples were centrifuged (4,500 rpm, 7 min), and plasma and red blood cells were separated (plasma for CORT assay and red blood cells for molecular sexing). Then, they were kept at -20°C until laboratory analyses at the “Centre d'Etudes Biologiques de Chizé” (hereafter CEBC).

To assess juvenile body condition, we used the “scaled mass index” (SMI) as recommended by Peig & Green (2009, 2010). The SMI adjusts the mass of all individuals to that which would be expected if they all had the same body size (Peig & Green, 2009). We used tarsus length to calculate the SMI because it had the greatest correlation with body mass (tarsus length: $r = 0.588$, $p < 0.001$; wing length: $r = 0.313$, $p = 0.041$). The SMI was computed for each individual as follows:

$$\text{SMI}_i = M_i \times (L_0/L_i)^b$$

where M_i and L_i are body mass and tarsus length of the individual i , respectively, L_0 is the arithmetic mean value of tarsus length for the whole study population ($L_0 = 18.18$ mm, $n = 43$), and b is the slope estimate of a standardized major axis (SMA) regression of log-transformed body mass on log-transformed tarsus length ($b = 1.86$).

2.4 | Molecular sexing and CORT analyses

The sex of juveniles was determined by molecular sexing as detailed in Fridolfsson and Ellegren (1999). DNA was extracted from blood samples, and PCR reactions were performed in order to amplify genomic DNA. DNA sequences with only the CHDIZ fragment correspond to males, whereas DNA sequences with the CHDIZ and/or the CHDIW fragment correspond to females. Plasma concentrations of CORT were measured in duplicate by radio-immunoassay, as previously described (Lormée, Jouventin, Trouve, & Chastel, 2003). Feather CORT assays were conducted at the CEBC by following previously validated methods (Bortolotti et al., 2008) with minor improvements (see Meillère et al., 2016). Specifically, 10 ml of methanol (HPLC grade) were added to each feather sample to extract CORT from the whole feather. Then, feathers were incubated at 50°C overnight in a shaking water bath, the methanol was separated from feather material, and the feather remnants were washed before being added to the original methanol extract. Then, feather extracts were analyzed by radio-immunoassay at the CEBC as previously described (Lormée et al., 2003). Feather CORT levels were expressed either as ng of CORT per mg of feather (ng/mg) or as ng of CORT per mm of feather (ng/mm). The minimum detectable CORT level was 0.83 ng/ml. All samples were run in three assays, and the intra- and inter-assay coefficients of variation were 7.07% and 9.99%, respectively.

TABLE 1 Habitat characteristics of the capture sites and corresponding sample sizes. Sites are ordered from the most to the least urbanized site (in bold: PC1 values from a principal component analysis conducted on the five habitat variables). Sites with * are those used for additional morphological and physiological measurements. The sites are shown in the map in Figure 1

| Capture site (geographic coordinates) | Habitat characteristics | | | | | | Sample sizes | |
|--|-----------------------------|--|-------------------------|--|---------------------------|--------------------------|--------------|--|
| | Mean building density score | Number of cells with high building density | Mean vegetation density | Number of cells with high vegetation density | Number of cells with road | Urbanization score (PC1) | Juveniles | |
| La Rochelle* (46.148; -1.154) | 1.22 | 36 | 0.62 | 11 | 95 | 3.98 | 13 | |
| Niort* (46.313; -0.479) | 1.18 | 24 | 0.82 | 11 | 97 | 3.35 | 10 | |
| Oloron-Ste-Marie (43.196; -0.611) | 1.11 | 31 | 1.17 | 32 | 68 | 2.43 | 11 | |
| Lyon (45.777; 4.854) | 0.52 | 7 | 1.52 | 57 | 89 | 0.60 | 7 | |
| Villefollet* (46.127; -0.268) | 0.45 | 11 | 1.72 | 74 | 48 | -0.42 | 8 | |
| Chorges (44.546; 6.266) | 0.30 | 8 | 1.71 | 81 | 42 | -0.88 | 10 | |
| Etsaut (42.913; -0.572) | 0.34 | 3 | 1.92 | 92 | 54 | -1.17 | 3 | |
| Givors (45.560; 4.772) | 0.17 | 0 | 2.00 | 100 | 50 | -1.71 | 15 | |
| Rully (48.824; -0.715) | 0.15 | 2 | 1.97 | 97 | 27 | -1.96 | 8 | |
| Saintes-Maries-de-la-mer (43.490; 4.401) | 0.12 | 0 | 2.00 | 100 | 30 | -2.09 | 13 | |
| Villiers-en-Bois* (46.147; -0.426) | 0.11 | 1 | 1.98 | 98 | 23 | -2.13 | 13 | |

2.5 | Statistical analyses

All statistical analyses were performed in R 3.4.3 (R Core Team, 2016). First, to test the correlation of urbanization with feather CORT levels in juveniles, we fitted linear mixed models (LMMs, normal error distribution, identity link function) with “capture site” (a total of 11 sites) as a random factor to control for the non-independence of individuals captured at the same site. We used “urbanization” (PC1 score) and “capture date” as fixed effects in our model. We did not include the “sex” in this analysis because it was unknown for all individuals that were not bled (60 birds from 7 sites). Second, to test whether developmental stress affects both CORT regulation and growth, we fitted LMMs (normal error distribution, identity link function) with “SMI,” “tarsus length,” “body mass,” “baseline CORT,” “stress-induced CORT levels,” or “increase in plasma CORT” as response variables. We used “capture site” as a random factor, and “feather CORT level” and “sex” as fixed effects in these models. We verified that all models met the assumptions of equal variances and normal residuals. Baseline CORT levels were \log_{10} -transformed to ensure the normality of model residuals, but we present non-transformed values to facilitate interpretation. Feather CORT levels in ng/mm were highly correlated with feather CORT levels in ng/mg ($r = 0.837$; $p < 0.001$), and all the results were qualitatively similar when using one measure or the other. Therefore, we only present the feather CORT data expressed in ng/mg in the rest of the manuscript (but see Supporting Information Table S1 and Figure S1 for all results and graph with feather CORT expressed in ng/mm).

3 | RESULTS

3.1 | Urbanization and feather CORT levels (11 sites)

Feather CORT levels were significantly and positively correlated with urbanization score (LMM: $t = 3.79$, $p = 0.004$; Figure 2). Feather CORT levels were in mean 19.45% higher in the most urban site relative to the most rural site. Feather CORT levels were not explained by the capture date ($t = -0.03$, $p = 0.974$).

3.2 | Relationship between feather CORT levels and body size and condition (4 sites)

Neither SMI, tarsus length, nor body mass were explained by feather CORT levels, sex, or the “CORT_f x Sex” interaction (Table 2a–c).

3.3 | Relationship between feather CORT level and plasma CORT levels (4 sites)

Neither baseline CORT levels nor stress-induced CORT levels were explained by feather CORT levels (Figure 3a,b), sex, or the “CORT_f x Sex” interaction (Table 2d,e), although stress-induced CORT levels were positively but weakly associated with feather CORT levels (Table 2e). However, the increase in plasma CORT in juveniles was significantly and positively related to feather CORT levels (Table 2f; Figure 3c). Moreover, this increase was not significantly affected by sex or the “CORT_f x Sex” interaction, suggesting the effect of feather

CORT levels on the increase in plasma CORT did not significantly differ between males and females (Table 2f).

4 | DISCUSSION

The house sparrow may represent a sentinel species of the urban environment and, thus, is a good model to study the functional constraints of living in cities for urban exploiters. To better understand the potential causes of the recent decline of urban house sparrow populations, we conducted a large-scale study to evaluate the impact of urbanization on the stress physiology of juvenile house sparrows. By using an integrative measure of CORT from feathers sampled across a rural–urban gradient, we found that urban juveniles had higher feather CORT levels than rural ones. These feathers grew during the developmental phase (i.e., in the nest); thus, our study highlights the functional constraints imposed by a city lifestyle and suggests that these constraints are most likely to occur during the developmental period prior to fledging. Feather CORT levels were not correlated to any juvenile attribute (body size, mass, or condition) except for the CORT stress response (the increase in CORT levels in response to a standardized stress protocol), suggesting that urban environmental conditions may affect the ontogeny of the CORT stress response in house sparrow nestlings.

4.1 | Impact of urbanization on feather CORT level

We showed that an increasing level of urbanization was associated with higher feather CORT levels in juvenile house sparrows. This result partly contrasts with those from Hudin et al. (2018). In their study, they found no difference in feather CORT levels between urban and rural juvenile sparrows. Contrary to our study, they captured birds in early fall, when the post-juvenile molt has already occurred in house sparrows. This could explain the discrepancy because most urban-related constraints seem to occur during the developmental period when sparrows are growing their feathers in the nest (Meillère et al., 2017; Seress et al., 2012). Elevated feather CORT levels usually result from elevated circulating plasma CORT levels at the time of feather growth (Bortolotti et al., 2008), as experimentally demonstrated in pigeons (*Columba livia domestica*) and European starlings (*Sturnus vulgaris*; Lattin, Reed, DesRochers, & Romero, 2011; Jenni-Eiermann et al., 2015). Consequently, elevated feather CORT levels have been associated with challenging environmental conditions in various species (e.g., geese and eiders in Legagneux et al., 2013; tree and barn swallows (*Tachycineta bicolor*, *Hirundo rustica*) in Fairhurst et al., 2015, 2011; rhinoceros auklet (*Cerorhinca monocerata*) in Will et al., 2015; mallard duckling (*Anas platyrhynchos*) in Johns, Marchant, Fairhurst, Speakman, & Clark, 2017) and are associated with reduced survival in house sparrows, specifically (e.g., Koren et al., 2012). Our results support the hypothesis that urban sparrows are constrained during their development and suggest that urban juvenile sparrows may have a lower survival probability than rural ones (Meillère et al., 2017; Meillère, Brischoux, Parenteau, et al., 2015; Seress et al.,

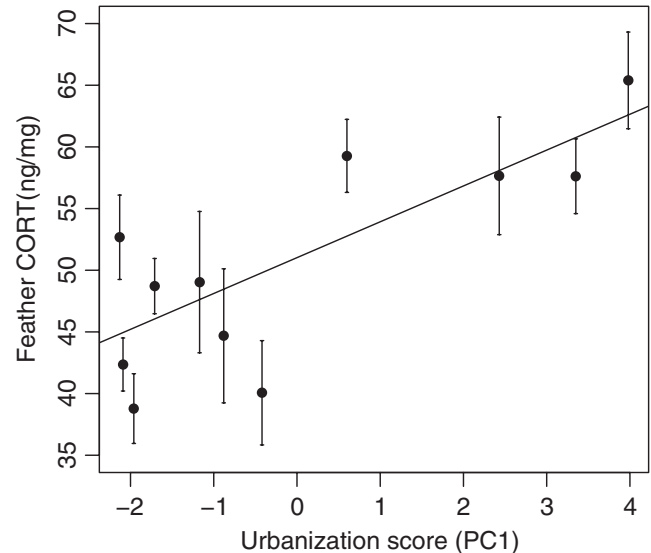


FIGURE 2 Relationship between the degree of urbanization and feather CORT level expressed in ng/mg in juvenile sparrows. The line represents a significant relationship between feather CORT level and urbanization score

2012). This interpretation is supported by multiple ecological studies, which have reported a negative impact of urbanization on house sparrow populations (e.g., population decline: De Coster et al., 2015; reduced breeding success: Seress et al., 2012; reduced body size and feather quality: Meillère et al., 2017). However, exposure to moderate CORT levels during development can also be beneficial under some circumstances (reviewed in Madliger & Love, 2014). For example, Grava et al. (2013) found that elevated juvenile feather CORT levels were associated with potential benefits later in life (i.e., post-fledging habitat quality, syrinx mass). Future studies should examine the fitness consequences of slight inter-individual variation in feather CORT levels in juvenile sparrows.

Interestingly, visual inspection of our data suggests that urbanization may only be a constraint when it reaches a specific threshold (see Figure 2). However, we lack statistical power to run non-linear models (e.g., broken-stick models), and sampling additional populations would be required to properly test this hypothesis.

There are numerous potential sources of stress for birds developing in an urban environment, which could impact nestlings either directly or indirectly through the modification of environmental constraints (Bonier, 2012; Chace & Walsh, 2006; Meillère, Brischoux, & Angelier, 2015; Seress & Liker, 2015). Elevated feather CORT levels could result from a change in diet and food quality in urban environments. Recently, Hudin et al. (2018) experimentally showed that an urban diet is associated with elevated feather CORT levels in juvenile house sparrows, supporting the idea that the urban diet may not be suitable for developing house sparrow nestlings (Meillère et al., 2017). Indeed, nestling house sparrows need a protein-rich diet to grow properly (Anderson, 2006; White, 2008), but the availability of invertebrates is lower in cities relative to rural areas (Chace & Walsh, 2006; Hudin et al., 2017; Moudrá, Zasadil, Moudrý, & Šálek, 2018;

TABLE 2 Results of the linear mixed models (LMMs) when investigating the influence of feather CORT levels on body size, body condition, and plasma CORT levels, with feather CORT expressed in ng/mg. All models include capture site as a random factor. Estimates are for males in comparison to females

| Model | Parameter | Estimate \pm SE | t | p | 95% CI |
|-------------------------------|-------------|--------------------|--------|--------------|--------------|
| (a) SMI | Intercept | 25.49 \pm 1.40 | 18.18 | <0.001 | 22.64; 28.34 |
| | CORTf | -0.01 \pm 0.02 | -0.57 | 0.571 | -0.06; 0.03 |
| | Sex | -1.96 \pm 1.98 | -0.99 | 0.330 | -5.98; 2.07 |
| | CORTf x Sex | 0.03 \pm 0.03 | 0.98 | 0.332 | -0.04; 0.10 |
| (b) Tarsus length | Intercept | 18.21 \pm 0.55 | 33.16 | <0.001 | 17.15; 19.27 |
| | CORTf | -0.004 \pm 0.009 | -0.48 | 0.637 | -0.02; 0.01 |
| | Sex | 1.13 \pm 0.78 | 1.44 | 0.159 | -0.38; 2.64 |
| | CORTf x Sex | -0.01 \pm 0.01 | -1.006 | 0.322 | -0.04; 0.01 |
| (c) Body mass | Intercept | 25.56 \pm 1.46 | 17.54 | <0.001 | 22.60; 28.52 |
| | CORTf | -0.02 \pm 0.02 | -1.02 | 0.317 | -0.07; 0.02 |
| | Sex | 0.88 \pm 2.08 | 0.42 | 0.675 | -3.35; 5.11 |
| | CORTf x Sex | 0.0003 \pm 0.04 | 0.009 | 0.993 | -0.07; 0.07 |
| (d) Baseline CORT level | Intercept | 1.30 \pm 1.25 | 1.05 | 0.305 | 1.10; 3.71 |
| | CORTf | -0.02 \pm 0.02 | -0.81 | 0.428 | -0.06; 0.02 |
| | Sex | -1.57 \pm 1.91 | -0.82 | 0.419 | -5.26; 2.12 |
| | CORTf x Sex | 0.01 \pm 0.03 | 0.30 | 0.764 | -0.05; 0.07 |
| (e) Stress-induced CORT level | Intercept | 12.59 \pm 5.61 | 2.24 | 0.031 | 1.18; 24.01 |
| | CORTf | 0.17 \pm 0.09 | 1.87 | 0.070 | -0.01; 0.35 |
| | Sex | 5.77 \pm 7.65 | 0.75 | 0.456 | -9.79; 21.33 |
| | CORTf x Sex | -0.20 \pm 0.13 | -1.52 | 0.138 | -0.47; 0.07 |
| (f) Increase in plasma CORT | Intercept | 9.72 \pm 5.33 | 1.82 | 0.080 | -1.24; 20.68 |
| | CORTf | 0.18 \pm 0.08 | 2.18 | 0.039 | 0.01; 0.36 |
| | Sex | 7.25 \pm 7.28 | 1.00 | 0.329 | -7.71; 22.21 |
| | CORTf x Sex | -0.21 \pm 0.13 | -1.63 | 0.115 | -0.48; 0.05 |

Paker, Yom-Tov, Alon-Mozes, & Barnea, 2014; Summers-Smith, 2003), and urban house sparrow parents feed their chicks a lower quality diet than their rural counterparts (Seress & Liker, 2015). In addition, urban food may contain heavy metals, which may contaminate nestlings (Dauwe, Janssens, Bervoets, Blust, & Eens, 2004; Raupp, Shrewsbury, & Herms, 2010; Zvereva & Kozlov, 2010) and lead to potential effects on growth, behavior or the immune system (e.g., pied flycatchers in Eeva, Hasselquist, Tummeleht, Nikinmaa, & Ilmonen, 2005; great tits in Gorissen et al., 2005; feral pigeons (*Columbia livia*) in Chatelain, Gasparini, & Frantz, 2016; reviewed in Montiglio & Royauté, 2014). A low-quality and/or contaminated diet could be associated with nutritional stress and, therefore, with elevated feather CORT levels in urban chicks (e.g., food restriction in rhinoceros auklets: Will et al., 2014, 2015; heavy metal contamination in blackbirds (*Turdus merula*): Meillère et al., 2016), especially in house sparrows (Hudin et al., 2018). Feather CORT levels can also be affected by weather conditions, as previously shown in several species (Legagneux et al., 2013), including the house sparrow (Treen, Hobson, Marchant, & Bortolotti, 2015). Unfortunately, climate data were not available for most sites, so we could not test

this hypothesis. However, our results are unlikely to be biased by inter-site variation in climate because the rural and urban sites were not spatially segregated (see Figure 1).

Higher feather CORT levels in urban nestlings could also be a result of environmental perturbations, such as noise and light pollution. Noise pollution could indirectly affect nestlings by disrupting aspects of parental care such as incubation commitment or brood provisioning (Injaian, Taff, & Patricelli, 2018; Meillère, Brischoux, & Angelier, 2015; Schroeder, Nakagawa, Cleasby, & Burke, 2012). Noise pollution could also directly disturb the nestlings, and as a result, increase nestling CORT secretion as previously shown in a few bird species (Kleist et al., 2017; Davies, Beck, & Sewall, 2018; but see Angelier, Meillère, Grace, Trouvé, & Brischoux, 2016). Previous studies have demonstrated that urban noise is associated with changes in nestlings growth, metabolism, and stress response, and with a reduced probability of survival in several bird species (e.g., tree swallows in Leonard & Horn, 2008; Injaian et al., 2018; white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys orientalis*) in Crino, Johnson, Blickley, Patricelli, & Breuner, 2013; house sparrows in Meillère, Brischoux, Ribout, & Angelier, 2015; Brischoux, Meillère, Dupoué, Lourdais,

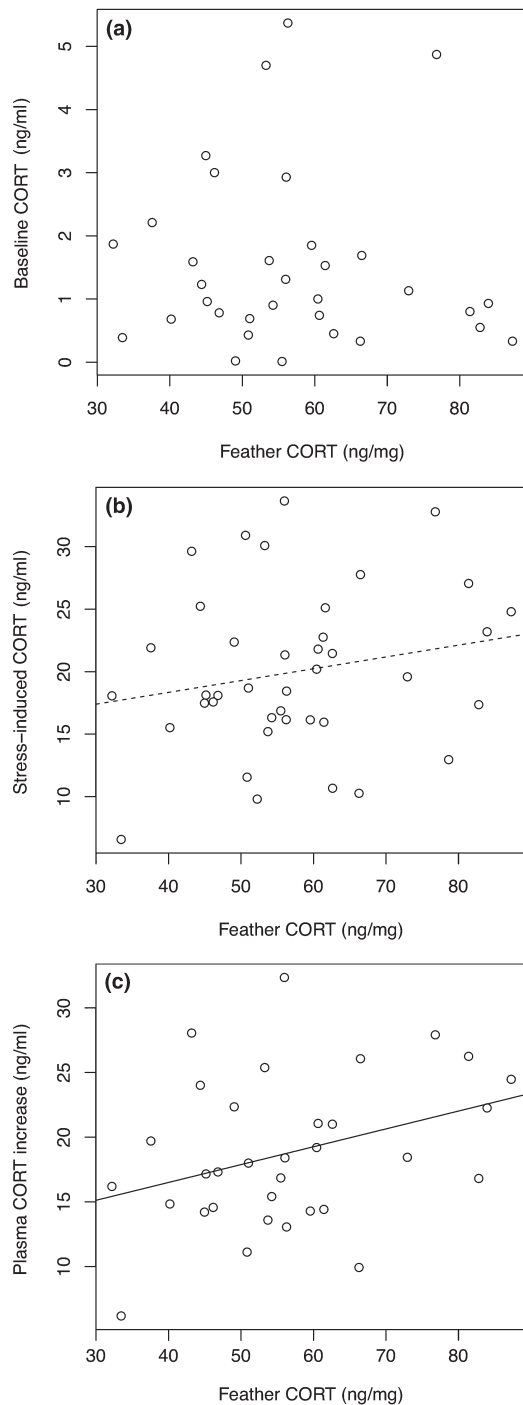


FIGURE 3 Relationship between feather CORT levels expressed in ng/mg and (a) baseline CORT level, (b) stress-induced CORT level, and (c) increase in plasma CORT in juvenile sparrows. The dotted line represents a marginal and non-significant relationship ($p < 0.10$); the solid line represents a significant relationship ($p < 0.05$)

& Angelier, 2017; western bluebirds (*Sialia mexicana*) in Kleist et al., 2017). Light pollution may also result in an increase in feather CORT because it artificially increases the amount of time nestlings are active. For instance, an experimental study on great tits showed that urban light was associated with increased brood provisioning

(Titulaer, Spoelstra, Lange, & Visser, 2012) and, therefore, with increased begging activity in urban nestlings (Ouyang et al., 2015; Titulaer et al., 2012). Increased activity (especially begging activity) has been associated with increased CORT levels in wild birds (Kitaysky, Kitaiskaia, Piatt, & Wingfield, 2003; Loiseau, Sorci, Dano, & Chastel, 2008; reviewed in Landys et al., 2006). Since high-quality food may be limited in cities (Seress & Liker, 2015), urban nestlings may be expending more energy by begging than they are receiving, leading to nutritional stress and increased feather CORT levels (Will et al., 2014).

4.2 | Feather CORT levels and body size

In previous studies, we found that body size decreases as the degree of urbanization increases in house sparrows (Meillère et al., 2017; Meillère, Brischoux, Parenteau, et al., 2015). Although we found a positive correlation between feather CORT levels and the degree of urbanization, we surprisingly did not find any significant relationship between feather CORT levels and body size in juvenile house sparrows. As feather and structural growth occur simultaneously in the nest, our results suggest that CORT exposure during the post-hatching period is not directly correlated with nestling growth. Previous studies have shown that elevated plasma and feather CORT levels can be correlated with reduced body size and mass in pigeon and sparrow nestlings (Grace, Froud, Meillère, & Angelier, 2017; Jenni-Eiermann et al., 2015). Interestingly, this correlation between CORT levels, body size, and body mass seems to attenuate and even disappear as the nestlings develop, suggesting that nestlings can compensate for a slow initial growth despite stressful or challenging conditions (Grace et al., 2017; Jenni-Eiermann et al., 2015). This may explain why feather CORT levels and juvenile body size were not correlated in our study, although this may also result from a lack of statistical power (tarsus length was only available from 4 sites). Furthermore, CORT is progressively and irreversibly incorporated into feathers during growth and, therefore, feather CORT levels represent a sum of CORT exposure during feather growth (Bortolotti et al., 2008; Jenni-Eiermann et al., 2015; Romero & Fairhurst, 2016; Will et al., 2014). Growth and juvenile body size may be affected by acute and temporary stressful events during growth, which are not identifiable in the integrated feather CORT measurement.

4.3 | Feather CORT level and juvenile body condition and CORT levels

Juvenile body mass and condition were not influenced by feather CORT levels. Unlike body size, body mass and condition are labile, and thus are likely to be more dependent on individual characteristics and the local environmental conditions that are present closer to the time of capture (e.g., food, weather, predation; Krebs & Singleton, 1993; Gosler, 1996; Schulte-Hostedde, Millar, & Hickling, 2001; Peig & Green, 2009). In contrast, feather CORT is determined weeks prior to the time of capture. This may blur a potential relationship between feather CORT levels and condition in

juvenile sparrows. An alternative explanation may be that there is a progressive selective disappearance of individuals with low body condition in the population. Post-fledging mortality is high in small passerines including house sparrows (Leloutré et al., 2014). In addition, higher feather CORT concentrations are associated with lower survival probability in adult house sparrows (Koren et al., 2012). This selection may eliminate individuals with a lower body mass and condition (see Lendvai, Loiseau, Sorci, & Chastel, 2009) and may, therefore, mask a potential relationship between developmental conditions (e.g., feather CORT levels) and juvenile attributes (body size, body mass and condition, and baseline CORT levels).

We measured baseline CORT and stress-induced CORT in order to test whether the HPA axis and juvenile sensitivity to stress may be affected by developmental conditions and CORT exposure during development (i.e., feather CORT). We did not find evidence for any correlation between feather CORT levels and baseline CORT levels. However, we found a non-significant positive trend between stress-induced CORT levels and feather CORT levels. We also found a significant positive relationship between feather CORT levels and the CORT stress response (i.e., the increase in CORT levels in response to a standardized stressor) in juvenile sparrows. Such result has previously been found with a positive relationship between stress-induced CORT levels and feather CORT levels in partridges (*Alectoris rufa*; Bortolotti et al., 2008). These results suggest that the CORT stress response at the juvenile stage may be associated with developmental CORT exposure. Several laboratory studies have previously reported an effect of developmental CORT exposure on the CORT stress response of individuals later in life (e.g., Spencer, Buchanan, Goldsmith, & Catchpole, 2003; Spencer, Evans, & Monaghan, 2009; Haussmann, Longenecker, Marchetto, Juliano, & Bowden, 2011; Marasco, Robinson, Herzyk, & Spencer, 2012; Crino, Driscoll, & Breuner, 2014). For instance, Spencer et al. (2009) showed that CORT-fed zebra finch nestlings had a steeper increase in plasma CORT levels in response to an acute stress as juveniles. Stressful conditions during development (e.g., nutritional restrictions) without any manipulation of plasma CORT levels can also increase plasma CORT levels of juveniles in response to stress, as shown in red-legged kittiwakes and western scrub-jays (Kitaysky, Kitayskaia, Wingfield, & Piatt, 2001; Pravosudov & Kitaysky, 2006). Thus, developmental stress or developmental CORT exposure may have long-lasting effects on the CORT stress response of house sparrows. This suggests that urban developmental conditions may modify the functioning of the HPA axis in urban birds. It is possible that an intense CORT stress response may provide some benefits to urban individuals during the juvenile or the adult stage (e.g., improved survival, Angelier et al., 2010). To test this hypothesis, future studies would need to experimentally investigate the impact of developmental CORT exposure on the ontogeny of the HPA axis and the ability of individuals to subsequently cope with their environment.

ACKNOWLEDGMENTS

We are very grateful to all the volunteer bird ringers for their help in the field and for providing samples: A. Meillère, J. Bauwin, O.

Benoit-Gonin, N. Boileau, R. Garcin, G. Olioso, P. Ollivier, and B. Vollet. Bird processing and feather sampling were performed by trained bird ringers, and authorized by the French Bird Ringing Center (CRBPO, Muséum National d'Histoire Naturelle) under the SPOL PASDOM research project and personal CRBPO research program (N°: 335, F. Angelier) including blood sampling authorizations (Comité d'Ethique Poitou Charentes, N°: CE2013-3). We also thank A. Meillère and P. Fiquet for helping with ringer recruitment for this project. We thank S. Hope and G. Names for correcting the English. Financial support was provided by the Fyssen foundation (grant to F. Angelier), by the Agence Nationale de la Recherche (ANR project Urbastress to F. Angelier, ANR-16-CE02-0004-01), by the CPER ECONAT, and by the Centre National de la Recherche Scientifique.

CONFLICT OF INTEREST

The authors have no conflict of interest to declare.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

EB, FB, PYH, and FA designed the study, conducted the statistical analyses, and drafted the manuscript; CP and CT assayed CORT levels in feather and blood. All authors gave final approval for publication.

DATA ACCESSIBILITY

Raw data are available on Dryad, <https://doi.org/10.5061/dryad.r617g73>.

ORCID

Erika Beaugeard  <https://orcid.org/0000-0003-3407-5310>

REFERENCES

- Adams, S., & Klobodu, E. K. M. (2017). Urbanization, democracy, bureaucratic quality, and environmental degradation. *Journal of Policy Modeling*, 39, 1035–1051. <https://doi.org/10.1016/j.jpolmod.2017.04.006>
- Anderson, T. R. (2006). *Biology of the ubiquitous house sparrow: From genes to populations* (p. 560). Oxford, NY: Oxford University Press.
- Angelier, F., Meillère, A., Grace, J. K., Trouvé, C., & Brischoux, F. (2016). No evidence for an effect of traffic noise on the development of the corticosterone stress response in an urban exploiter. *General and Comparative Endocrinology*, 232, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.12.007>
- Angelier, F., Wingfield, J. C., 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. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.11.009>
- Angelier, F., Wingfield, J. C., Weimerskirch, H., & Chastel, O. (2010). Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: A test of the "corticosterone-fitness hypothesis". *Biology Letters*, 6, 846–849. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0376>

- Balmori, A. (2009). Electromagnetic pollution from phone masts. Effects on wildlife. *Pathophysiology*, *16*, 191–199. <https://doi.org/10.1016/j.pathophys.2009.01.007>
- Biard, C., Brischoux, F., Meillère, A., Michaud, B., Nivière, M., Ruault, S., ... Angelier, F. (2017). Growing in cities: An urban penalty for wild birds? A study of phenotypic differences between urban and rural great tit chicks (*Parus major*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, *5*, 79–92. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00079>
- Blair, R. B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, *6*, 506–519. <https://doi.org/10.2307/2269387>
- Bókony, V., Seress, G., Nagy, S., Lendvai, A. Z., & Liker, A. (2012). Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landscape and Urban Planning*, *104*, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.10.006>
- Bonier, F. (2012). Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Hormones and Behavior*, *61*, 763–772. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.03.016>
- Bonier, F., Martin, P. R., Moore, I. T., & Wingfield, J. C. (2009). Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology & Evolution*, *24*, 634–642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.013>
- Bonier, F., Moore, I. T., Martin, P. R., & Robertson, R. J. (2009). The relationship between fitness and baseline glucocorticoids in a passerine bird. *General and Comparative Endocrinology*, *163*, 208–213. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.12.013>
- Bortolotti, M. T. A., Blas, J., & German, T. (2008). Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. *Functional Ecology*, *22*, 494–500. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01387.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/jav.01139>
- Brown, M. E. (1996). Assessing body condition in birds. In V. Nolan & E. D. Ketterson (Eds.), *Current ornithology* (pp. 67–135). Boston, MA: Springer.
- Cai, F., & Calisi, R. M. (2016). Seasons and neighborhoods of high lead toxicity in New York City: The feral pigeon as a bioindicator. *Chemosphere*, *161*, 274–279. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.07.002>
- Candolin, U., & Wong, B. B. M. (Eds.) (2012). *Behavioural responses to a changing world: Mechanisms and consequences* (p. 280). Oxford, NY: Oxford University Press.
- Chace, J. F., & Walsh, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: A review. *Landscape and Urban Planning*, *74*, 46–69. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007>
- Chatelain, M., Gasparini, J., & Frantz, A. (2016). Do trace metals select for darker birds in urban areas? An experimental exposure to lead and zinc. *Global Change Biology*, *22*, 2380–2391. <https://doi.org/10.1111/gcb.13170>
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Found. Stat. Comput. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Crick, H., Robinson, R., Appleton, G., Clark, N., & Rickard, A. D. (2002). Investigation into the causes of the decline of starlings and house sparrows in Great Britain. British Trust for Ornithology Research Report 290, Defra, London, UK.
- Crino, O. L., Driscoll, S. C., & Breuner, C. W. (2014). Corticosterone exposure during development has sustained but not lifelong effects on body size and total and free corticosterone responses in the zebra finch. *General and Comparative Endocrinology*, *196*, 123–129. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.10.006>
- Crino, O. L., Johnson, E. E., Blickley, J. L., Patricelli, G. L., & Breuner, C. W. (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. <https://doi.org/10.1242/jeb.081109>
- Cyr, N. E., & Romero, L. (2007). Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success. *General and Comparative Endocrinology*, *151*, 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.12.003>
- Dauwe, T., Janssens, E., Bervoets, L., Blust, R., & Eens, M. (2004). Relationships between metal concentrations in great tit nestlings and their environment and food. *Environmental Pollution*, *131*, 373–380. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.03.009>
- Davies, S., Beck, M. L., & Sewall, K. B. (2018). Territorial aggression in urban and rural song sparrows is correlated with corticosterone, but not testosterone. *Hormones and Behavior*, *98*, 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.11.010>
- De Coster, G., De Laet, J., Vangestel, C., Adriaensen, F., & Lens, L. (2015). Citizen science in action: Evidence for long-term, region-wide house sparrow declines in Flanders, Belgium. *Landscape and Urban Planning*, *134*, 139–146. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.10.020>
- De Jong, M., Ouyang, J. Q., Da Silva, A., van Grunsven, R. H. A., Kempnaers, B., Visser, M. E., & Spoelstra, K. (2015). Effects of nocturnal illumination on life-history decisions and fitness in two wild songbird species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *370*, 20140128. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0128>
- De Laet, J. D., & Summers-Smith, J. D. (2007). The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: A review. *Journal of Ornithology*, *148*, 275–278. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0154-0>
- Demeyrier, V., Charmantier, A., Lambrechts, M. M., & Grégoire, A. (2017). Disentangling drivers of reproductive performance in urban great tits: A food supplementation experiment. *Journal of Experimental Biology*, *220*, 4195–4203. <https://doi.org/10.1242/jeb.161067>
- Eeva, T., Hasselquist, D., Tummeleht, L., Nikinmaa, M., & Ilmonen, P. (2005). Pollution related effects on immune function and stress in a free-living population of pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, *36*, 405–412. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2005.03449.x>
- Everaert, J., & Bauwens, D. (2007). A possible effect of electromagnetic radiation from mobile phone base stations on the number of breeding house sparrows (*Passer domesticus*). *Electromagnetic Biology and Medicine*, *26*, 63–72. <https://doi.org/10.1080/15368370701205693>
- Fairhurst, G. D., Berzins, L. L., Bradley, D. W., Laughlin, A. J., Romano, A., Romano, M., ... Clark, R. G. (2015). Assessing costs of carrying geolocators using feather corticosterone in two species of aerial insectivore. *Royal Society Open Science*, *2*, 150004. <https://doi.org/10.1098/rsos.150004>
- Fairhurst, G. D., Frey, M. D., Reichert, J. F., Szelest, I., Kelly, D. M., & Bortolotti, G. R. (2011). Does environmental enrichment reduce stress? An integrated measure of corticosterone from feathers provides a novel perspective. *PLoS One*, *6*, e17663. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017663>
- Foltz, S. L., Davis, J. E., Battle, K. E., Greene, V. W., Laing, B. T., Rock, R. P., ... Moore, I. T. (2015). Across time and space: Effects of urbanization on corticosterone and body condition vary over multiple years in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, *323*, 109–120. <https://doi.org/10.1002/jez.1906>
- Francis, C. D., Kleist, N. J., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2012). Noise pollution alters ecological services: Enhanced pollination and disrupted seed dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*, 2727–2735. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0230>
- Francis, C. D., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2009). Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current Biology*, *19*, 1415–1419. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.06.052>

- 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. <https://doi.org/10.2307/3677252>
- Gil, D., & Brumm, H. (Eds.) (2014). *Avian urban ecology: Behavioural and physiological adaptations* (p. 240). Oxford, NY: Oxford University Press.
- Gorissen, L., Snoeijs, T., Duyse, E. V., & Ens, M. (2005). Heavy metal pollution affects dawn singing behaviour in a small passerine bird. *Oecologia*, 145, 504–509. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0091-7>
- Gosler, A. G. (1996). Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 65, 1. <https://doi.org/10.2307/5695>
- Grace, J. K., Froud, L., Meillère, A., & Angelier, F. (2017). House sparrows mitigate growth effects of post-natal glucocorticoid exposure at the expense of longevity. *General and Comparative Endocrinology*, 253, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2017.08.011>
- Grava, T., Fairhurst, G. D., Avey, M. T., Grava, A., Bradley, J., Avis, J. L., ... Otter, K. A. (2013). Habitat quality affects early physiology and subsequent neuromotor development of juvenile black-capped chickadees. *PLoS One*, 8, e71852. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071852>
- Grimm, N. B., Foster, D., Groffman, P., Grove, J. M., Hopkinson, C. S., Nadelhoffer, K. J., ... Peters, D. P. (2008). The changing landscape: Ecosystem responses to urbanization and pollution across climatic and societal gradients. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 264–272. <https://doi.org/10.1890/070147>
- Halfwerk, W., Bot, S., Buix, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C., & Slabbekoorn, H. (2011). Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 14549–14554. <https://doi.org/10.1073/pnas.1109091108>
- Halfwerk, W., & Slabbekoorn, H. (2009). A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban bird-song. *Animal Behavior*, 78, 1301–1307. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.09.015>
- Hausmann, M. F., Longenecker, A. S., Marchetto, N. M., Juliano, S. A., & Bowden, R. M. (2011). 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. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1913>
- Haverland, M. B., & Veech, J. A. (2017). Examining the occurrence of mammal species in natural areas within a rapidly urbanizing region of Texas, USA. *Landscape and Urban Planning*, 157, 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.06.001>
- Heiss, R. S., Clark, A. B., & McGowan, K. J. (2009). Growth and nutritional state of American crow nestlings vary between urban and rural habitats. *Ecological Applications*, 19, 829–839. <https://doi.org/10.1890/08-0140.1>
- Hudin, N. S., Neve, L. D., Strubbe, D., Fairhurst, G. D., Vangestel, C., Peach, W. J., & Lens, L. (2017). Supplementary feeding increases nestling feather corticosterone early in the breeding season in house sparrows. *Ecology and Evolution*, 7, 6163–6171. <https://doi.org/10.1002/ece3.3114>
- Hudin, N., Teyssier, A., Aerts, J., Fairhurst, G. D., Strubbe, D., White, J., ... Lens, L. (2018). Do wild-caught urban house sparrows show desensitized stress responses to a novel stressor? *Biology Open*, 7, bio031849. <https://doi.org/10.1242/bio.031849>
- Injaian, A. S., Taff, C. C., & Patricelli, G. L. (2018). Experimental anthropogenic noise impacts avian parental behaviour, nestling growth and nestling oxidative stress. *Animal Behavior*, 136, 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.12.003>
- Jenni-Eiermann, S., Helfenstein, F., Vallat, A., Glauser, G., Jenni, L., & Fisher, D. (2015). Corticosterone: Effects on feather quality and deposition into feathers. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 237–246. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12314>
- Johns, D. W., Marchant, T. A., Fairhurst, G. D., Speakman, J. R., & Clark, R. G. (2017). Biomarker of burden: Feather corticosterone reflects energetic expenditure and allostatic overload in captive waterfowl. *Functional Ecology*, 32, 345–357. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12988>
- Jones, D. N., & Reynolds, S. J. (2008). Feeding birds in our towns and cities: A global research opportunity. *Journal of Avian Biology*, 39, 265–271. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.04271.x>
- Kaiser, A. (1993). A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology*, 64, 246–255.
- Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A., & Banker, E. (2006). Living in the city: Can anyone become an 'urban exploiter'? *Journal of Biogeography*, 34, 638–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01638.x>
- Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E., & Valcu, M. (2010). Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology*, 20, 1735–1739. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.08.028>
- Kight, C. R., & Swaddle, J. P. (2011). How and why environmental noise impacts animals: An integrative, mechanistic review. *Ecology Letters*, 14, 1052–1061. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01664.x>
- Kitaysky, A. S., Kitaiskaia, E. V., Piatt, J. F., & Wingfield, J. C. (2003). Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Hormones and Behavior*, 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., Kitaiskaia, E. V., Wingfield, J. C., & Piatt, J. F. (2001). Dietary restriction causes chronic elevation of corticosterone and enhances stress response in red-legged kittiwake chicks. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 171, 701–709. <https://doi.org/10.1007/s003600100230>
- Kleist, N. J., Guralnick, R. P., Cruz, A., Lowry, C. A., & Francis, C. D. (2017). Chronic anthropogenic noise disrupts glucocorticoid signaling and has multiple effects on fitness in an avian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, E648–E657. <https://doi.org/10.1073/pnas.1709200115>
- Koren, L., Nakagawa, S., Burke, T., Soma, K. K., Wynne-Edwards, K. E., & Geffen, E. (2012). Non-breeding feather concentrations of testosterone, corticosterone and cortisol are associated with subsequent survival in wild house sparrows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1560–1566. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2062>
- Krebs, C. J., & Singleton, G. R. (1993). Indices of condition for small mammals. *Australian Journal of Zoology*, 41, 317–323.
- 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. *General and Comparative Endocrinology*, 148, 132–149. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.02.013>
- Lattin, C. R., Reed, J. M., DesRochers, D. W., & Romero, L. M. (2011). Elevated corticosterone in feathers correlates with corticosterone-induced decreased feather quality: A validation study. *Journal of Avian Biology*, 42, 247–252. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05310.x>
- Legagneux, P., Harms, N. J., Gauthier, G., Chastel, O., Gilchrist, H. G., Bortolotti, G., ... Soos, C. (2013). Does feather corticosterone reflect individual quality or external stress in Arctic-nesting migratory birds? *PLoS One*, 8, e82644. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082644>
- Leloutre, C., Gouzerh, A., & Angelier, F. (2014). Hard to fly the nest: A study of body condition and plumage quality in house sparrow fledglings. *Current Zoology*, 60, 449–459. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.4.449>
- Lendvai, A. Z., Loiseau, C., Sorci, G., & Chastel, O. (2009). Early developmental conditions affect stress response in juvenile but not in adult house sparrows (*Passer domesticus*). *General and Comparative Endocrinology*, 160, 30–35. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.10.004>

- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2008). Does ambient noise affect growth and begging call structure in nestling birds? *Behavioral Ecology*, *19*, 502–507. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm161>
- Liker, A., Papp, Z., Bókony, V., & Lendvai, A. Z. (2008). Lean birds in the city: Body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology*, *77*, 789–795. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01402.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. *General and Comparative Endocrinology*, *155*, 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2007.03.004>
- 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. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00106.x>
- Love, O. P., McGowan, P., & Sheriff, M. J. (2012). Maternal adversity and ecological stressors in natural populations: The role of stress axis programming in individuals, with implications for populations and communities. *Functional Ecology*, *27*, 81–92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02040.x>
- Lynn, S. E., Breuner, C. W., & Wingfield, J. C. (2003). Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Hormones and Behavior*, *43*, 150–157. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(02\)00023-5](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(02)00023-5)
- Lynn, S. E., Prince, L. E., & Phillips, M. M. (2010). A single exposure to an acute stressor has lasting consequences for the hypothalamo-pituitary-adrenal response to stress in free-living birds. *General and Comparative Endocrinology*, *165*, 337–344. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.07.018>
- Madliger, C. L., & Love, O. P. (2014). The need for a predictive, context-dependent approach to the application of stress hormones in conservation. *Conservation Biology*, *28*, 283–287. <https://doi.org/10.1111/cobi.12185>
- 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. *Journal of Experimental Biology*, *215*, 3955–3964. <https://doi.org/10.1242/jeb.071423>
- Marzluff, J., Bowman, R., & Donnelly, R. (2001). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Boston, MA: Springer.
- McEwen, B. S., & Wingfield, J. C. (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior*, *43*, 2–15. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(02\)00024-7](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(02)00024-7)
- McKinney, M. L. (2002). Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, *52*, 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, *127*, 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- Meillère, A., Brischoux, F., & Angelier, F. (2015). Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: An experiment in breeding house sparrows. *Behavioral Ecology*, *26*, 569–577. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru232>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.014>
- Meillère, A., Brischoux, F., Henry, P.-Y., Michaud, B., Garcin, R., & Angelier, F. (2017). Growing in a city: Consequences on body size and plumage quality in an urban dweller, the house sparrow (*Passer domesticus*). *Landscape and Urban Planning*, *160*, 127–138. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.12.014>
- Meillère, A., Brischoux, F., Parenteau, C., & Angelier, F. (2015). Influence of urbanization on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: A multi-component approach. *PLoS One*, *10*, e0135685. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135685>
- Meillère, A., Brischoux, F., Ribout, C., & Angelier, F. (2015). Traffic noise exposure affects telomere length in nestling house sparrows. *Biology Letters*, *11*, 20150559. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0559>
- Miller, M. W. (2006). Apparent effects of light pollution on singing behavior of American robins. *The Condor*, *108*, 130–139. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2006\)108\[0130:AEOLPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2006)108[0130:AEOLPO]2.0.CO;2)
- Montiglio, P. O., & Royauté, R. (2014). Contaminants as a neglected source of behavioural variation. *Animal Behavior*, *88*, 29–35. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.018>
- Moudrá, L., Zasadil, P., Moudrý, V., & Šálek, M. (2018). What makes new housing development unsuitable for house sparrows (*Passer domesticus*)? *Landscape and Urban Planning*, *169*, 124–130. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.08.017>
- Navara, K. J., & Nelson, R. J. (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>
- Newsome, T. M., Dellinger, J. A., Pavey, C. R., Ripple, W. J., Shores, C. R., Wirsing, A. J., & Dickman, C. R. (2014). The ecological effects of providing resource subsidies to predators. *Global Ecology and Biogeography*, *24*, 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.12236>
- Ouyang, J. Q., de Jong, M., Hau, M., Visser, M. E., van Grunsven, R. H. A., & Spoelstra, K. (2015). Stressful colours: Corticosterone concentrations in a free-living songbird vary with the spectral composition of experimental illumination. *Biology Letters*, *11*, 20150517. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0517>
- Ouyang, J. Q., de Jong, M., van Grunsven, R. H. A., Matson, K. D., Haussmann, M. F., Meerlo, P., ... Spoelstra, K. (2017). Restless roosts: Light pollution affects behavior, sleep, and physiology in a free-living songbird. *Global Change Biology*, *23*, 4987–4994. <https://doi.org/10.1111/gcb.13756>
- Paker, Y., Yom-Tov, Y., Alon-Mozes, T., & Barnea, A. (2014). The effect of plant richness and urban garden structure on bird species richness, diversity and community structure. *Landscape and Urban Planning*, *122*, 186–195. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.10.005>
- Peach, W. J., Mallord, J. W., Ockendon, N., Orsman, C. J., & Haines, W. G. (2015). Invertebrate prey availability limits reproductive success but not breeding population size in suburban house sparrows *Passer domesticus*. *Ibis*, *157*, 601–613. <https://doi.org/10.1111/ibi.12264>
- Peig, J., & Green, A. (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>
- Peig, J., & Green, A. (2010). The paradigm of body condition: A critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, *24*, 1323–1332. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01751.x>
- Plummer, K. E., Bearhop, S., Leech, D. I., Chamberlain, D. E., & Blount, J. D. (2013). Fat provisioning in winter impairs egg production during the following spring: A landscape-scale study of blue tits. *Journal of Animal Ecology*, *82*, 673–682. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12025>
- Pravosudov, V. V., & Kitaysky, A. S. (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. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.06.011>
- Raupp, M. J., Shrewsbury, P. M., & Herms, D. A. (2010). Ecology of herbivorous arthropods in urban landscapes. *Annual Review of Entomology*, *55*, 19–38. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085351>
- Romero, L. M., Cyr, N. E., & Romero, R. C. (2006). Corticosterone responses change seasonally in free-living house sparrows (*Passer domesticus*). *General and Comparative Endocrinology*, *149*, 58–65. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.05.004>

- Romero, L. M., & Fairhurst, G. D. (2016). Measuring corticosterone in feathers: Strengths, limitations, and suggestions for the future. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular Integrative Physiology*, 202, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.05.002>
- Romero, L. M., & Reed, J. M. (2005). Collecting baseline corticosterone samples in the field: Is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular Integrative Physiology*, 140, 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2004.11.004>
- Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I. R., & Burke, T. (2012). Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS One*, 7, e39200. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039200>
- Schulte-Hostedde, A., Millar, J. S., & Hickling, G. J. (2001). Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 1021–1029. <https://doi.org/10.1139/z01-073>
- Seress, G., Bókony, V., Pipoly, I., Szép, T., Nagy, K., & Liker, A. (2012). Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. *Journal of Avian Biology*, 43, 403–414. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2012.05527.x>
- Seress, G., & Liker, A. (2015). Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 61(4), 373–408. <https://doi.org/10.17109/AZH.61.4.373.2015>
- Shaw, L. M., Chamberlain, D., & Evans, M. (2008). The house sparrow *Passer domesticus* in urban areas: Reviewing a possible link between post-decline distribution and human socioeconomic status. *Journal of Ornithology*, 149, 293–299. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0285-y>
- Slabbekoorn, H., Bouton, N., van Opzeeland, I., Coers, A., ten Cate, C., & Popper, A. N. (2010). A noisy spring: The impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 419–427. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.04.005>
- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Goldsmith, A. R., & Catchpole, C. K. (2003). Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior*, 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>
- Stone, E. L., Harris, S., & Jones, G. (2015). Impacts of artificial lighting on bats: A review of challenges and solutions. *Mammalian Biology*, 80, 213–219. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.02.004>
- Summers-Smith, J. D. (2003). The decline of the house sparrow: A review. *British Birds*, 96, 439–446.
- Titulaer, M., Spoelstra, K., Lange, C. Y. M. J. G., & Visser, M. E. (2012). Activity patterns during food provisioning are affected by artificial light in free living great tits (*Parus major*). *PLoS One*, 7, e37377. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037377>
- Treen, G. D., Hobson, K. A., Marchant, T. A., & Bortolotti, G. R. (2015). Large-scale spatial variation in feather corticosterone in invasive house sparrows (*Passer domesticus*) in Mexico is related to climate. *Ecology and Evolution*, 5, 3808–3817. <https://doi.org/10.1002/ece3.1638>
- Vuorisalo, T., Andersson, H., Hugg, T., Lahtinen, R., Laaksonen, H., & Lehto, E. (2003). Urban development from an avian perspective: Causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanisation in two Finnish cities. *Landscape and Urban Planning*, 62, 69–87. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00124-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00124-X)
- Wada, H., Salvante, K. G., Stables, C., Wagner, E., Williams, T. D., & Breuner, C. W. (2008). Adrenocortical responses in zebra finches (*Taeniopygia guttata*): Individual variation, repeatability, and relationship to phenotypic quality. *Hormones and Behavior*, 53, 472–480. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.11.018>
- Wada, H., Salvante, K. G., Wagner, E., Williams, T. D., & Breuner, C. W. (2009). Ontogeny and individual variation in the adrenocortical response of zebra finch (*Taeniopygia guttata*) nestlings. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82, 325–331. <https://doi.org/10.1086/599320>
- White, T. C. R. (2008). The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 83, 227–248. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00041.x>
- Will, A. P., Suzuki, Y., Elliott, K. H., Hatch, S. A., Watanuki, Y., & Kitaysky, A. S. (2014). Feather corticosterone reveals developmental stress in seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 217, 2371–2376. <https://doi.org/10.1242/jeb.098533>
- Will, A., Watanuki, Y., Kikuchi, D. M., Sato, N., Ito, M., Callahan, M., ... Kitaysky, A. (2015). Feather corticosterone reveals stress associated with dietary changes in a breeding seabird. *Ecology and Evolution*, 5, 4221–4232. <https://doi.org/10.1002/ece3.1694>
- Wingfield, J., Davey, K., Peter, R., & Tobe, S. (1994). Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. *Perspectives in Comparative Endocrinology*, 520–528. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2598-7>
- 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”. *American Zoologist*, 38, 191–206. <https://doi.org/10.1093/icb/38.1.191>
- Wingfield, J. C., & Romero, L. M. (2001). Adrenocortical responses to stress and their modulation in free-living vertebrates. In B. S. McEwen (Ed.), *Handbook of Physiology, section 7: The endocrine system. Vol. 4: Coping with the environment: Neural and endocrine mechanisms* (pp. 211e236). Oxford, NY: Oxford University Press.
- Xu, X., Xie, Y., Qi, K., Luo, Z., & Wang, X. (2018). Detecting the response of bird communities and biodiversity to habitat loss and fragmentation due to urbanization. *Science of the Total Environment*, 624, 1561–1576. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.143>
- Zhang, S., Lei, F., Liu, S., Li, D., Chen, C., & Wang, P. (2011). Variation in baseline corticosterone levels of tree sparrow (*Passer montanus*) populations along an urban gradient in Beijing, China. *Journal of Ornithology*, 152, 801–806. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0663-8>
- Zvereva, E. L., & Kozlov, M. V. (2010). Responses of terrestrial arthropods to air pollution: A meta-analysis. *Environmental Science and Pollution Research International*, 17, 297–311. <https://doi.org/10.1007/s11356-009-0138-0>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

How to cite this article: Beaugeard E, Brischoux F, Henry P-Y, Parenteau C, Trouvé C, Angelier F. Does urbanization cause stress in wild birds during development? Insights from feather corticosterone levels in juvenile house sparrows (*Passer domesticus*). *Ecol Evol*. 2018;00:1–13. <https://doi.org/10.1002/ece3.4788>

IV/ La déshydratation à court terme influence le niveau de CORT basal chez les moineaux domestiques

ARTICLE 3 :

Short-term dehydration influences baseline but not stress-induced corticosterone levels in the house sparrow (*Passer domesticus*)

Publié dans Journal of Experimental Biology

RESEARCH ARTICLE

Short-term dehydration influences baseline but not stress-induced corticosterone levels in the house sparrow (*Passer domesticus*)

François Brischoux*, Erika Beaugeard, Bertille Mohring, Charline Parenteau and Frédéric Angelier

ABSTRACT

Future environmental variations linked to climate change are expected to influence precipitation regimes and thus drinking water availability. Dehydration can be a particularly challenging physiological state for most organisms, yet no study has examined the effect of dehydration on the functioning of the hypothalamic–pituitary–adrenal axis in wild endothermic animals, despite its central role in maintaining homeostasis. In this study, we experimentally imposed a temporary water shortage (~20 h) on captive house sparrows in order to investigate the consequences of short-term dehydration on baseline and stress-induced corticosterone levels. As expected, water-deprived birds displayed higher plasma osmolality and haematocrit. Additionally, water-deprived birds had lower defecation rates, suggesting that the mechanisms allowing caecal water absorption may be triggered very rapidly during water deprivation. Baseline but not stress-induced corticosterone levels were higher in water-deprived birds. Taken together, these results suggest that water restriction may have critical consequences on several corticosterone-related traits such as energy budget (protein catabolism and possibly feeding reduction), enhanced mobility (to promote water acquisition) and potential responses to predators (thirst threshold overriding the acute stress response). Owing to the possible fitness consequences of such components of the day-to-day life of birds, further studies should aim at investigating the influence of future changes in precipitation regimes and drinking water availability on bird populations.

KEY WORDS: Water, Osmolality, Haematocrit, Stress, Birds, Defecation rate

INTRODUCTION

Organisms respond to environmental variations with behavioural and/or physiological adjustments (Zera et al., 2007), and most of these responses are mediated by endocrine systems (Angelier and Wingfield, 2013; Taff and Vitousek, 2016). Regulation of such systems [e.g. the hypothalamic–pituitary–adrenal (HPA) axis] usually results in important modifications in the circulating concentrations of mediators (e.g. corticosteroid) in the blood (Wingfield et al., 1998). In turn, such modifications in circulating hormone levels activate or inhibit specific physiological and/or behavioural mechanisms which allow an individual to cope with challenging situations (Zera and Harshman, 2001; Wingfield and Sapolsky, 2003; McEwen and Wingfield, 2003; Romero et al.,

2009). Seminal examples of such responses have been documented for a wide array of environmental disturbances such as resource availability, predation pressure, habitat modification and anthropogenic disturbance (Wingfield, 2013; Wingfield et al., 2017).

Among these disturbances, current or indeed future environmental variations linked to climate change have been of central interest for ecologists (Hoffmann and Sgro, 2011; McNamara et al., 2011). However, to our knowledge, most studies have only focused on the thermal consequences of climate change for wild animals (e.g. Saino et al., 2010; Burger et al., 2012). Climate change is also expected to influence precipitation regimes and thus water availability, with potential consequences for populations (Pearce-Higgins et al., 2015; Dupoué et al., 2017; Santini et al., 2018). Drinking water is among the most vital resources, and water acquisition and maintenance of water balance are critical components of the day-to-day life of most organisms (e.g. Perez et al., 2017). As a consequence, dehydration can be a particularly challenging physiological state for most organisms (reviewed in Rymmer et al., 2016). Accordingly, dehydration is known to trigger behavioural and physiological adjustments that restore water balance and/or to reduce water loss (Gutiérrez et al., 2011, 2015; Peña-Vilalabos et al., 2013; Sabat et al., 2017). So far, most studies have examined the consequences of disruption of the water balance on metabolism (e.g. Gutiérrez et al., 2015), oxidative status (e.g. Sabat et al., 2017), body condition (Gutiérrez et al., 2011) and immunity (Gutiérrez et al., 2013; Sabat et al., 2019). Interestingly, corticosterone has been suggested as a central mediator of these physiological traits (reviewed in Sapolsky et al., 2000; Romero, 2004; Landys et al., 2006). Increased circulating corticosterone levels are often related to increased metabolic rate (Jimeno et al., 2017), depressed body condition (Lynn et al., 2010; Angelier et al., 2015), reduced immunity (e.g. Martin et al., 2005; Gao and Deviche, 2019) and increased oxidative stress (reviewed in Costantini et al., 2011). Despite the robust links between corticosterone and these physiological mechanisms, no study has to our knowledge examined the effect of dehydration on corticosterone secretion in wild endothermic animals.

However, glucocorticoids (well-studied mediators of organismal allostasis; McEwen and Wingfield, 2003; Romero et al., 2009) and especially corticosterone should theoretically respond to dehydration for two main reasons. First, corticosteroids are important mediators of osmoregulation and they are involved in the control of salt and water balance in most vertebrates (reviewed in McCormick and Bradshaw, 2006; see also Landys et al., 2006). Corticosterone, as a mineralocorticoid, has been shown to play a role in both ion and water transport after an osmotic challenge in vertebrates (McCormick and Bradshaw, 2006). Specifically, corticosterone is involved in mechanisms regulating salt retention and Na reabsorption (McCormick and Bradshaw, 2006). Given the tight relationship between salt and water balance, corticosterone is likely to respond to dehydration and osmotic stress (Dupoué et al., 2014, 2016).

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France.

*Author for correspondence (francois.brischoux@gmail.com)

 F.B., 0000-0002-5788-1326

Received 9 October 2019; Accepted 8 January 2020

In addition, it is also important for countercurrent concentrating mechanisms, in order to maintain plasma volume (Landys et al., 2006). Corticosterone secretion, as a 'stress hormone', is also known to increase when organisms undergo some form of physiological stress, such as osmotic stress (Allen et al., 1975; Gutiérrez, 2014).

Taken together, these elements strongly suggest that corticosterone levels should respond to short-term dehydration in order to promote behavioural and physiological adjustments to restore water balance and/or to reduce water loss. In addition to increasing circulating baseline corticosterone levels, dehydration may also functionally affect the release of this hormone in response to stress (Angelier and Wingfield, 2013). Specifically, dehydrated individuals may reach very high corticosterone levels because of the putative cumulative effect of dehydration and stress (McEwen and Wingfield, 2003; Romero et al., 2009; Wada and Heidinger, 2019).

In this study, we tested these hypotheses in the house sparrow (*Passer domesticus*). This species is particularly well suited to investigations of the physiological responses to short-term dehydration for several reasons (Goldstein and Zahedi, 1990; Gerson and Guglielmo, 2011). First, it inhabits a wide variety of habitats ranging from rural places to highly urbanized areas, and a wide variety of climates ranging from subarctic areas to desert regions, all of which display contrasting water availability. Second, even in places where water availability is relatively high, house sparrows may face temporal water shortage depending on climatic conditions (e.g. during summer droughts or winter cold spells when availability of free water is highly reduced). Finally, this species is easy to maintain in captivity in order to experimentally test the consequences of short-term water restriction. We experimentally imposed a temporary water shortage (~20 h) to captive house sparrows in order to investigate the consequences of short-term dehydration on (1) baseline corticosterone levels and (2) stress-induced corticosterone levels (i.e. the corticosterone levels reached after a 30 min restraint stress; Wingfield et al., 1992). Concomitantly, we examined how this short-term dehydration affects body mass, osmolality, haematocrit and defecation rate, four variables that should be affected by dehydration. Specifically, we logically predicted that water shortage will be associated with (1) body mass loss because of dehydration (respiratory and transcutaneous water loss); (2) higher haematocrit and osmolality (proxies of hydration state); (3) lower defecation rate (number of faeces produced per unit of time) as longer retention time of faeces should improve caecal capacity for water absorption in order to decrease water loss; (4) higher baseline corticosterone levels because of the stress of being dehydrated but also because of the involvement of corticosterone in osmoregulation; and (5) higher stress-induced corticosterone levels if dehydration and restraint stress have cumulative effects on individual stress.

MATERIALS AND METHODS

Captive housing

Study individuals were part of a captive colony of house sparrows, *Passer domesticus* (Linnaeus 1758), maintained at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) in outdoor aviaries. On 15 November 2017 (10 days before the onset of the experiment), all experimental birds ($N=21$ adult females and $N=10$ adult males, all 2 years old) were moved into two indoor aviaries (housing respectively 15 and 16 birds), where they were individually placed in wire bird cages (Vision S01, 45.5×35.5×51 cm) allowing visual and acoustic contact between individuals. Birds were supplied with mixed seeds *ad libitum*, salt/mineral blocks,

water (changed daily) and millet on the stalk. Grit was supplied 3 times per week and cages were equipped with perches of varying height. Birds were kept on a 10 h:14 h light:dark cycle (light from 08:00 h to 18:00 h), and the rooms were maintained at 20°C.

Experimental procedures

The evening before measurements were taken (shortly before the onset of the night phase at ~18:00 h), we removed water bowls from the cages of water-deprived birds (controls retained access to water) in order to minimize disturbances the day after (birds typically cease feeding and drinking at night); food remained in the cages and birds were weighed.

On the measurement day at ~14:00 h (i.e. 20 h after water removal including the night period, ~6 h effective water-shortage duration under daylight conditions), birds were captured and a small blood sample was collected within ~3 min (mean±s.e.m. 2.49±0.77 min, maximum 4 min). Birds were weighed and maintained in cloth bags for 30 min (mean±s.e.m. 31.88±1.63 min, maximum 36.83 min) before a second blood sample was collected.

Birds were then returned to their cages without food (seeds, salt/mineral blocks and millet were all removed) but with *ad libitum* access to water for 30 min. After this post-handling rehydration phase, birds were weighed again (total time of 1 h since the previous body mass measurement) in order to quantify mass gain linked solely to drinking. Because we aimed to measure the influence of short-term dehydration on both baseline and stress-induced corticosterone levels and because we could only confidently obtain baseline blood samples on a limited number of birds (baseline sampling has to occur within 3 min of capture), we only treated 2 birds per room and per day. Each treatment (water deprivation versus control) was evenly distributed between rooms. In order to avoid any influence of captivity time on our experiment, half of the birds were first subjected to the water-restricted condition and half of the birds were in the control condition. The birds experienced the other treatment during the second part of our experiment. As a consequence, all individuals experienced both treatments (water deprivation and control). All experimental procedures were finished in mid-December when all birds were returned to their outdoor aviaries.

All experimental procedures were approved by French authorities (authorization CE84-2019-9540 issued by the Comité d'Ethique Poitou-Charentes to F.B. and F.A.).

Physiological measurements

Blood samples (100 µl) were obtained via brachial venipuncture with 27-gauge needles and heparinized microcapillary tubes. Haematocrit (volume % of red blood cells) was measured on 10 µl aliquots (Hirschmann minicaps microcapillary tubes) with a haematocrit centrifuge (Compur M 1101, Bayer). The remaining blood was centrifuged at 2000 g for 7 min, and plasma was separated and kept at -20°C for 1 month in sealed tubes until assays were conducted. All laboratory analyses were performed at the CEBC.

Plasma corticosterone was determined by radioimmunoassay, as described in Lormée et al. (2003). The minimum detectable corticosterone concentration was 0.28 ng ml⁻¹, and the intra- and inter-assay coefficients of variation were 8.05% and 9.05%, respectively (samples were assayed in duplicate, in three assays). Baseline and stress-induced samples from the same individuals within treatment were always run in the same assays, while treatments were randomly distributed between assays.

Plasma osmolality (mOsm kg⁻¹) was measured from 2 µl aliquots on a Vapro2 osmometer (Elitech group).

Finally, because birds can retain faeces in their digestive tract in order to increase the caecal capacity for water absorption and thus to decrease water loss, we counted faeces produced by the birds for the duration of the experiment (i.e. 20 h) and computed a defecation rate index (total number of faeces produced per hour). The same procedure was repeated during the rehydration phase of the experiment (when birds had access to water *ad libitum*), for which we also computed a defecation rate index.

Statistical analyses

Body mass changes were investigated using repeated-measures designs with treatment (water deprived versus control) as the factor and the three body mass measurements as the repeated variables. Osmolality, haematocrit, defecation rate, and baseline and stress-induced corticosterone levels were investigated using generalized linear mixed models with treatment (water deprived versus control) as the factor. Relationships between corticosterone and other variables were investigated with generalized linear mixed models. Because all individuals experienced both treatments, individual identity was included as a random factor in all analyses. The sex of the bird never influenced our results and this parameter was not retained in our final analyses. Results are displayed as means±s.e.m. All analyses were performed with Statistica 12.

RESULTS

Body mass changes

We found a significant effect of time ($F_{2,60}=513.60$, $P<0.0001$; Fig. 1) and of the interaction between time and treatment ($F_{2,60}=75.12$, $P<0.0001$; Fig. 1). Initial body mass was similar between treatments (Fisher's LSD, $P=0.23$; Fig. 1). During the treatment, all birds lost mass, but water-deprived individuals lost more mass than control birds (Fisher's LSD, $P<0.0001$; Fig. 1). During the post-handling restraint rehydration phase, water-deprived individuals gained mass (Fisher's LSD, $P=0.001$; Fig. 1), while control individuals lost mass (Fisher's LSD, $P<0.0001$; Fig. 1). Final body mass remained lower in water-deprived individuals (Fisher's LSD, $P=0.001$; Fig. 1).

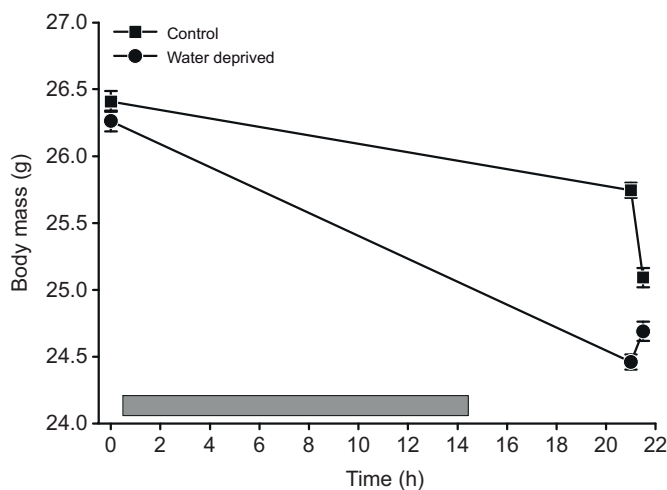


Fig. 1. Variation in body mass of control and water-deprived house sparrows during the experiment. Time is displayed on the x-axis, and 0 indicates the onset of the experiment (~18 h, see Materials and Methods for details). The grey bar indicates the night period. Values are represented as means±s.e.m. $N=31$ birds in each group. See Results for details on statistical differences.

Indices of dehydration

Osmolality was significantly higher in water-deprived individuals ($F_{1,30}=4.62$, $P=0.03$; Fig. 2). Across treatment, osmolality was negatively related to body mass loss during the experiment ($F_{1,30}=4.42$, $P=0.04$). Similarly, haematocrit was significantly higher in water-deprived individuals ($F_{1,30}=21.38$, $P<0.0001$; Fig. 2). Across treatment, haematocrit was negatively related to body mass loss during experiment ($F_{1,30}=16.55$, $P<0.0001$).

Defecation rate

The number of faeces produced was significantly lower in water-deprived individuals ($F_{1,30}=14.40$, $P=0.0007$; Fig. 3). During the post-handling restraint rehydration phase, the number of faeces produced was similar between treatments ($F_{1,30}=0.02$, $P=0.88$).

Corticosterone levels

Baseline corticosterone was significantly higher in water-deprived individuals ($F_{1,30}=13.077$, $P=0.001$; Fig. 4). Across treatment, baseline corticosterone was negatively related to body mass loss during the experiment ($F_{1,30}=9.55$, $P=0.004$), but was not related to either haematocrit ($P=0.2$) or osmolality ($P=0.87$). Stress-induced

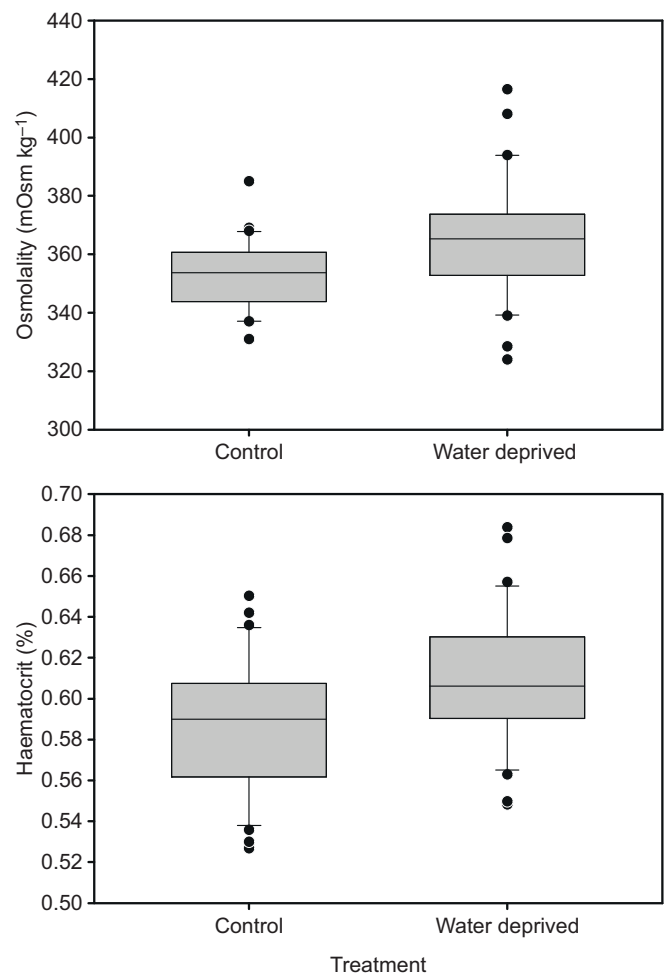


Fig. 2. Osmolality (top) and haematocrit (bottom) in control and water-deprived house sparrows. The top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, the line across the box represents the median, the whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers. $N=31$ birds in each group. See Results for details on statistical differences.

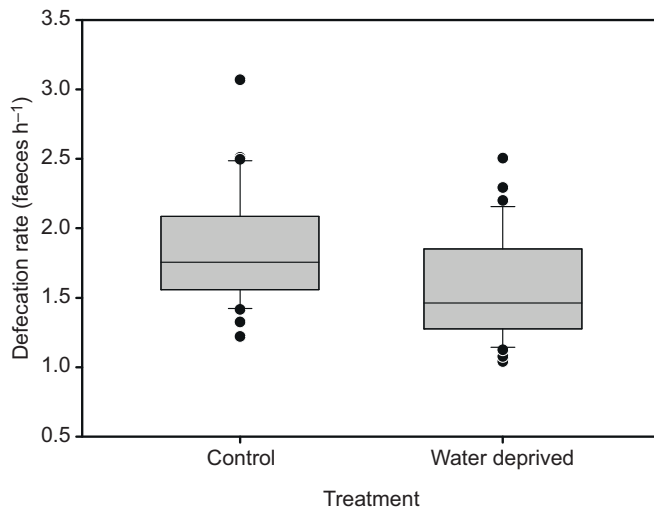


Fig. 3. Defecation rate of control and water-deprived house sparrows. The top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, the line across the box represents the median, the whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers. $N=31$ birds in each group. See Results for details on statistical differences.

corticosterone was similar between water-deprived and control birds ($F_{1,30}=0.13$, $P=0.72$; Fig. 4).

DISCUSSION

In this study, we experimentally tested for the first time the influence of short-term dehydration on both baseline and stress-induced corticosterone levels in house sparrows. Corticosterone levels were expected to increase during short-term dehydration in order to promote behavioural and physiological adjustments that should restore water balance and/or reduce water loss. In addition, as a proxy of stress levels, corticosterone levels were also expected to increase in water-restricted birds if dehydration is perceived as a stressor.

Dehydration in water-deprived sparrows

Although the duration of water restriction was modest (i.e. 20 h including the night period, ~6 h effective water-shortage duration under daylight conditions as birds typically cease feeding and drinking at night), all the proxies we used to assess dehydration responded as predicted. Water-deprived birds displayed higher plasma osmolality and haematocrit levels than control birds, suggesting a loss of body fluids (see also Goldstein and Zahedi, 1990; Gerson and Guglielmo, 2011). Both respiratory and transcutaneous water loss could be responsible for such a loss of body fluids. Similarly, water-deprived birds lost more mass than controls, strengthening the fact that water-deprived birds lost body fluids during the experimental treatment. Importantly, such a loss of body mass may also be linked to a reduction of food intake during water deprivation (MacMillen, 1962). We did not assess food consumption in our study, and thus we cannot tease apart the respective contribution of water loss versus feeding reduction on the body mass loss we detected (Moldenhauer and Wiens, 1970). Yet, complementary results on defecation rates (see below), and especially those rates during the post-handling restraint rehydration phase suggest that feeding reduction may not have occurred during our experiment, or at least that feeding reduction and water loss occur concomitantly (Moldenhauer and Wiens, 1970). Nonetheless, future studies should usefully test for the

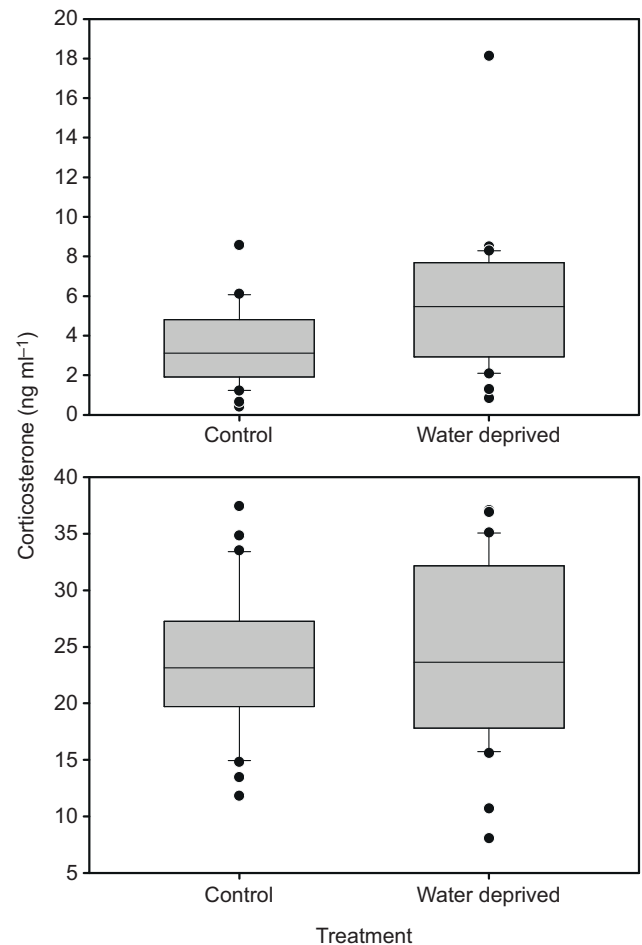


Fig. 4. Baseline (top) and stress-induced (bottom) corticosterone levels in control and water-deprived house sparrows. The top and bottom of the boxes represent the first and last quartiles, the line across the box represents the median, the whiskers represent the fifth and ninety-fifth percentiles, and the circles represent outliers. $N=31$ birds in each group. See Results for details on statistical differences.

influence of short-term water deprivation on foraging behaviour in order to assess whether such a temporary reduction of access to water may negatively affect the overall energy budget of small passerine birds. In the same vein, future studies are required in order to assess how stages of dehydration (i.e. minor versus severe) would influence the magnitude of such a reduction in feeding. Finally, our experimental design did not test for possible influences of water restriction on the activity levels of birds, and future studies should investigate the behavioural consequences of water restriction in birds.

A longer retention time of faeces in the digestive tract is known to improve caecal capacity for water absorption in birds (Gasaway et al., 1976; Chaplin, 1989; Goldstein, 1989; Skadhauge, 2012). Accordingly, we found that water-deprived birds had lower defecation rates than controls, suggesting that the mechanisms allowing caecal water absorption may be triggered very rapidly (within a few hours) during water deprivation. Such a lower defecation rate may also be linked to the putative feeding reduction discussed above (MacMillen, 1962; Moldenhauer and Wiens, 1970). We cannot entirely rule out this alternative hypothesis, or indeed separate the respective contribution of increased retention time of faeces versus feeding reduction. Yet, the fact that water-

deprived birds had similar defecation rates to control birds during the post-handling restraint rehydration phase (during which access to food was precluded) strongly suggests that the lower defecation rates we detected during water deprivation are linked to mechanisms that aim to reduce additional water loss (Moldenhauer and Wiens, 1970), rather than a preceding reduction of feeding. Future studies should investigate not only faeces number but also their size, mass and water content (i.e. water-restricted birds could have produced smaller and drier faeces than control birds).

Influence of water deprivation on baseline corticosterone levels

According to our prediction, we found that baseline corticosterone levels were higher in water-deprived birds. Indeed, corticosterone is a pleiotropic mediator, and such a result was expected for several reasons. First, corticosterone is presumed to act as a mineralocorticoid, and thus to play a role in the maintenance of osmotic balance (reviewed in McCormick and Bradshaw, 2006; see also Landys et al., 2006). Because our experimental treatment affected water balance (increased osmolality and haematocrit), the increase in baseline corticosterone level we found may reflect the role of this hormone in the control of osmotic balance (Allen et al., 1975; Bradshaw, 1975). Second, house sparrows and other bird species have been shown to increase protein catabolism in response to water restriction, as a metabolic strategy to compensate for water loss and to produce water to maintain osmotic balance (Goldstein and Zahedi, 1990; Gerson and Guglielmo, 2011). In this respect, increased corticosterone levels could reflect such a metabolic strategy. In turn, the possible loss of condition in water-restricted individuals (body mass loss, possible protein catabolism) could also induce elevated baseline corticosterone levels. This interpretation is supported by the absence of a correlation between osmolality and baseline corticosterone levels across treatment, while both variables were negatively correlated to body mass loss. Body mass loss, and more specifically protein catabolism, has been shown to be associated with increased baseline corticosterone levels in numerous bird species (Cherel et al., 1988; Lynn et al., 2003, 2010; Angelier et al., 2015). Actually, both mechanisms are plausible and may even interact with each other. Future studies are required to disentangle the role of corticosterone on protein catabolism, or the role of loss of condition on corticosterone, or indeed the interactions between these mechanisms.

Finally, the dehydration produced by our treatment may have triggered a state of osmotic stress, a form of physiological stress that may activate the HPA axis, which in turn would result in increased levels of circulating corticosterone (Wingfield et al., 1998; Wingfield, 2013; Sapolsky et al., 2000). Clearly, future studies are needed to disentangle these hypotheses. In this respect, concomitant measurements of other endocrine regulators of water balance and osmotic homeostasis in non-mammalian vertebrates (i.e. arginine vasotocin, aldosterone, prolactin) would be helpful (Arad and Skadhauge, 1984). Overall, all of these physiological responses to water restriction would produce increased baseline corticosterone levels, which in turn may enhance mobility (Breuner et al., 1998; Lynn et al., 2003; Angelier et al., 2007; Krause et al., 2017) and thus allow dehydrated individuals to disperse to alternative localities in order to promote water acquisition. It is noteworthy that the longer retention time of faeces to improve caecal capacity for water absorption may be mediated by increased corticosterone levels (Grubb and Bentley, 1992). Finally, higher baseline corticosterone concentrations may also result from the decreased plasma volume due to water restriction. It is noteworthy to highlight that corticosterone has an important role for

countercurrent concentrating mechanisms in order to maintain plasma volume (Landys et al., 2006). Clearly, future studies should aim to assess the response of plasma volume to water restriction as well as its consequences for circulating hormonal mediators.

Influence of water deprivation on stress-induced corticosterone levels

Interestingly, stress-induced corticosterone levels were similar between treatments, indicating that maximal stress-induced corticosterone levels may be independent of dehydration state. Such contrasted dynamics of the corticosterone stress response may have important consequences on the speed at which behavioural and physiological components change in response to an additional stress (Angelier and Wingfield, 2013). These stress-related behavioural and physiological effects are mediated by the binding of corticosterone to low-affinity receptors, which occurs only when the high-affinity receptors are saturated with corticosterone (Romero, 2004; Landys et al., 2006), and such binding is likely to occur earlier in water-restricted birds because of their higher baseline corticosterone levels. In that respect, it would be interesting to measure the kinetics of the corticosterone stress response by measuring corticosterone levels after 15 min of restraint, for example. In addition, it would be interesting to measure the speed at which birds return to baseline corticosterone levels after release from handling restraint, in order to determine whether the water-restricted birds return to normal corticosterone levels faster.

Although stress-induced corticosterone levels were similar between treatments, behavioural and physiological responses to stress appeared to be very different. During the post-handling restraint rehydration phase (when individuals had access to water), control birds showed a rapid mass loss, suggesting that the restraint protocol was associated with increased body mass loss in that group (through increased metabolism and the use of body reserves) and reduced drinking behaviour. Conversely, water-restricted individuals increased body mass during this rehydration phase, demonstrating that they drank significant amounts of water during the 30 min following the restraint protocol. This suggests not only that they drank water to restore their osmotic balance but also that the necessity to drink and to restore their osmotic balance (and thus the thirst threshold) overrode the behavioural/physiological impacts of restraint stress, which were found in control birds.

Conclusion

Elevated baseline corticosterone levels induced by water restriction may have critical consequences for several major life-history traits such as energy budget (protein catabolism and possibly feeding reduction), enhanced mobility (to promote water acquisition) and potential responses to predators (thirst threshold overriding the acute stress response). Owing to the possible fitness consequences of such components of the day-to-day life of birds, further studies should aim to investigate the influence of future changes in precipitation and free water availability on bird populations.

Acknowledgements

Christian Thiburce and Elsa Daniaud helped with animal care during the experiment, and Colette Trouvé and Emmanuelle Seghrouchni helped with hormonal assays.

Competing interests

The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions

Conceptualization: F.B., F.A.; Methodology: F.B., F.A.; Formal analysis: F.B., F.A.; Investigation: F.B., E.B., B.M., C.P., F.A.; Resources: F.B., F.A.; Data curation: F.B., F.A.; Writing - original draft: F.B., F.A.; Writing - review & editing: F.B., E.B., B.M.,

C.P., F.A.; Supervision: F.B., F.A.; Project administration: F.B., F.A.; Funding acquisition: F.B., F.A.

Funding

We thank the Centre National de la Recherche Scientifique, the Région Nouvelle Aquitaine (MULTISTRESS & AQUASTRESS), the Agence Nationale de la Recherche (Urbastress, ANR-16-CE02-0004-01) and the CPER ECONAT for funding.

References

- Allen, J. C., Abel, J. H., Jr and Takemoto, D. J. (1975). Effect of osmotic stress on serum corticoid and plasma glucose levels in the duck (*Anas platyrhynchos*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **26**, 209-216. doi:10.1016/0016-6480(75)90137-9
- 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. doi:10.1016/j.ygcen.2013.05.022
- Angelier, F., Shaffer, S. A., Weimerskirch, H., Trouvé, C. and Chastel, O. (2007). Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiol. Biochem. Zool.* **80**, 283-292. doi:10.1086/512585
- Angelier, F., Wingfield, J. C., Parenteau, C., Pellé, M. and 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. *Horm. Behav.* **67**, 28-37. doi:10.1016/j.yhbeh.2014.11.009
- Arad, Z. and Skadhauge, E. (1984). Plasma hormones (arginine vasotocin, prolactin, aldosterone, and corticosterone) in relation to hydration state, NaCl intake, and egg laying in fowls. *J. Exp. Zool.* **232**, 707-714. doi:10.1002/jez.1402320340
- Bradshaw, S. D. (1975). Osmoregulation and pituitary-adrenal function in desert reptiles. *Gen. Comp. Endocrinol.* **25**, 230-248. doi:10.1016/0016-6480(75)90194-X
- Breuner, C. W., Greenberg, A. L. and Wingfield, J. C. (1998). Noninvasive corticosterone treatment rapidly increases activity in Gambel's white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **111**, 386-394. doi:10.1006/gcen.1998.7128
- Burger, C., Belskii, E., Eeva, T., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Qvarnström, A., Slagsvold, T., Veen, T., Visser, M. E. et al. (2012). Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *J. Anim. Ecol.* **81**, 926-936. doi:10.1111/j.1365-2656.2012.01968.x
- Chaplin, S. B. (1989). Effect of cecotrophy on water and nutrient absorption of birds. *J. Exp. Zool.* **252**, 81-86. doi:10.1002/jez.1402520514
- Cherel, Y., Robin, J. P., Walch, O., Karmann, H., Netchitailo, P. and Le Maho, Y. (1988). Fasting in king penguin. I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *Am. J. Physiol.* **254**, R170-R177. doi:10.1152/ajpregu.1988.254.2.R170
- Costantini, D., Marasco, V. and Møller, A. P. (2011). A meta-analysis of glucocorticoids as modulators of oxidative stress in vertebrates. *J. Comp. Physiol. B* **181**, 447-456. doi:10.1007/s00360-011-0566-2
- Dupoué, A., Angelier, F., Lourdais, O., Bonnet, X. and Brischox, F. (2014). Effect of water deprivation on baseline and stress-induced corticosterone levels in the Children's python (*Antaresia childreni*). *Comp. Biochem. Physiol. A* **168**, 11-16. doi:10.1016/j.cbpa.2013.11.001
- Dupoué, A., Angelier, F., Brischox, F., Denardo, D. F., Trouvé, C., Parenteau, C. and Lourdais, O. (2016). Water deprivation increases maternal corticosterone levels and enhances offspring growth in the snake *Vipera aspis*. *J. Exp. Biol.* **219**, 658-667. doi:10.1242/jeb.132639
- Dupoué, A., Rutschmann, A., Le Galliard, J. F., Miles, D. B., Clobert, J., Denardo, D. F., Bruschi, G. A. and Meylan, S. (2017). Water availability and environmental temperature correlate with geographic variation in water balance in common lizards. *Oecologia* **185**, 561-571. doi:10.1007/s00442-017-3973-6
- Gao, S. and Deviche, P. J. (2019). The causative effects of corticosterone on innate immunity during the stress response in the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Gen. Comp. Endocrinol.* **275**, 30-37. doi:10.1016/j.ygcen.2019.02.002
- Gasaway, W., White, R. and Holleman, D. (1976). Digestion of dry matter and absorption of water in the intestine and cecum of rock ptarmigan. *The Condor* **78**, 77-84. doi:10.2307/1366918
- Gerson, A. R. and Guglielmo, C. G. (2011). House sparrows (*Passer domesticus*) increase protein catabolism in response to water restriction. *Am. J. Physiol.* **300**, R925-R930. doi:10.1152/ajpregu.00701.2010
- Goldstein, D. L. (1989). Absorption by the cecum of wild birds: is there interspecific variation? *J. Exp. Zool.* **252**, 103-110. doi:10.1002/jez.1402520517
- Goldstein, D. L. and Zahedi, A. (1990). Variation in osmoregulatory parameters of captive and wild house sparrows. *Auk* **107**, 533-538.
- Grubb, B. R. and Bentley, P. J. (1992). Effects of corticosteroids on short-circuit current across the cecum of the domestic fowl, *Gallus domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol. A* **162**, 690-695. doi:10.1007/BF00301618
- Gutiérrez, J. S. (2014). Living in environments with contrasting salinities: a review of physiological and behavioural responses in waterbirds. *Ardeola* **61**, 233-256. doi:10.13157/arla.61.2.2014.233
- Gutiérrez, J. S., Masero, J. A., Abad-Gomez, J. M., Villegas, A. and Sanchez-Guzman, J. M. (2011). Understanding the energetic costs of living in saline environments: effects of salinity on basal metabolic rate, body mass, and daily energy consumption of a long-distance migratory shorebird. *J. Exp. Biol.* **214**, 829-835. doi:10.1242/jeb.048223
- Gutiérrez, J. S., Abad-Gómez, J. M., Villegas, A., Sánchez-Guzman, J. M. and Masero, J. A. (2013). Effects of salinity on the immune response of an 'osmotic generalist' bird. *Oecologia* **171**, 61-69. doi:10.1007/s00442-012-2405-x
- Gutiérrez, J. S., Soriano-Redondo, A., Dekinga, A., Villegas, A., Masero, J. A. and Piersma, T. (2015). How salinity and temperature combine to affect physiological state and performance in red knots with contrasting non-breeding environments. *Oecologia* **178**, 1077-1091. doi:10.1007/s00442-015-3308-4
- Hoffmann, A. A. and Sgro, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**, 479-485. doi:10.1038/nature09670
- 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. doi:10.1242/jeb.166124
- Krause, J. S., Pérez, J. H., Meddle, S. L. and Wingfield, J. C. (2017). Effects of short-term fasting on stress physiology, body condition, and locomotor activity in wintering male white-crowned sparrows. *Physiol. Behav.* **177**, 282-290. doi:10.1016/j.physbeh.2017.04.026
- 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. doi:10.1016/j.ygcen.2006.02.013
- Lormée, H., Jouventin, P., Trouvé, 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
- 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. doi:10.1016/S0018-506X(02)00023-5
- Lynn, S. E., Stamps, T. B., Barrington, W. T., Weida, N. and Hudak, C. A. (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
- Martin, L. B., Gilliam, J., Han, P., Lee, K. A. and Wikelski, M. (2005). Corticosterone suppresses immune function in temperate but not tropical house sparrows (*Passer domesticus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **140**, 126-135. doi:10.1016/j.ygcen.2004.10.010
- Macmillen, R. E. (1962). The minimum water requirements of mourning doves. *The Condor* **64**, 165-166.
- Mccormick, S. D. and Bradshaw, D. (2006). Hormonal control of salt and water balance in vertebrates. *Gen. Comp. Endocrinol.* **147**, 3-8. doi:10.1016/j.ygcen.2005.12.009
- Mcewen, B. S. and Wingfield, J. C. (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm. Behav.* **43**, 2-15. doi:10.1016/S0018-506X(02)00024-7
- Mcnamara, J. M., Barta, Z., Klaassen, M. and Bauer, S. (2011). Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecol. Lett.* **14**, 1183-1190. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01686.x
- Moldenhauer, R. R. and Wiens, J. A. (1970). The water economy of the Sage Sparrow. *Amphispiza Bellinevadensk Condor* **72**, 265-275. doi:10.2307/1366003
- Pearce-Higgins, J. W., Eglinton, S. M., Martay, B. and Chamberlain, D. E. (2015). Drivers of climate change impacts on bird communities. *J. Anim. Ecol.* **84**, 943-954. doi:10.1111/1365-2656.12364
- Peña-Villalobos, I., Narváez, C. and Sabat, P. (2013). Osmoregulatory and metabolic costs of salt excretion in the Rufous-collared sparrow *Zonotrichia capensis*. *Comp. Biochem. Physiol. A* **164**, 314-318. doi:10.1016/j.cbpa.2012.10.027
- Perez, C. R., Moye, J. K. and Pritsos, C. A. (2017). Water requirements and drinking rates of homing pigeons: a consideration for exposure risk of migratory birds. *Integr. Environ. Assess. Manag.* **13**, 870-876. doi:10.1002/ieam.1910
- Romero, L. M. (2004). Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 249-255. doi:10.1016/j.tree.2004.03.008
- 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. doi:10.1016/j.yhbeh.2008.12.009
- Rymer, T. L., Pillay, N. and Schradin, C. (2016). Resilience to droughts in mammals: a conceptual framework for estimating vulnerability of a single species. *Q. Rev. Biol.* **91**, 133-176. doi:10.1086/686810
- Sabat, P., Narváez, C., Peña-Villalobos, I., Contreras, C., Maldonado, K., Sanchez-Hernandez, J. C., Newsome, S. D., Nespolo, R. and Bozinovic, F. (2017). Coping with salt water habitats: metabolic and oxidative responses to salt intake in the rufous-collared sparrow. *Front. Physiol.* **8**, 654. doi:10.3389/fphys.2017.00654
- Sabat, P., Bozinovic, F., Contreras-Ramos, C., Nespolo, R. F., Newsome, S. D., Quirici, V., Maldonado, K., Peña-Villalobos, I., Ramirez-Otarola, N. and Carlos Sanchez-Hernandez, J. (2019). The interplay between ambient temperature and salt intake affects oxidative status and immune responses in a ubiquitous Neotropical passerine, the rufous-collared sparrow. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* **234**, 50-59. doi:10.1016/j.cbpa.2019.04.016
- Saino, N., Ambrosini, R., Rubolini, D., Von Hardenberg, J., Provenzale, A., Huppopp, K., Huppopp, O., Lehikoinen, A., Lehikoinen, E., Rainio, K. et al. (2010). Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **78**, 835-842. doi:10.1098/rspb.2010.1778

- Santini, L., Isaac, N. J. B., Maiorano, L., Ficetola, G. F., Huijbregts, M. A. J., Carbone, C. and Thuiller, W.** (2018). Global drivers of population density in terrestrial vertebrates. *Global Ecol. Biogeogr* **27**, 968-979. doi:10.1111/geb.12758
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M. and Munck, A. U.** (2000). How do glucocorticosteroids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and preparative actions. *Endocr. Rev.* **21**, 55-89. doi:10.1210/er.21.1.55
- Skadhauge, E.** (2012). *Osmoregulation in Birds*. Springer Verlag.
- Taff, C. C. and Vitousek, M. N.** (2016). Endocrine flexibility: optimizing phenotypes in a dynamic world? *Trends Ecol. Evol.* **31**, 476-488. doi:10.1016/j.tree.2016.03.005
- Wada, H. and Heidinger, B.** (2019). Damage-fitness model: evaluation and synthesis. *Integr. Comp. Biol.* **59**, 282-291. doi:10.1093/icb/icz060
- Wingfield, J. C.** (2013). The comparative biology of environmental stress: behavioural endocrinology and variation in ability to cope with novel, changing environments. *Anim. Behav.* **85**, 1127-1133. doi:10.1016/j.anbehav.2013.02.018
- Wingfield, J. C. and Sapolsky, R. M.** (2003). Reproduction and resistance to stress: when and how. *J. Neuroendocrinol.* **15**, 711-724. doi:10.1046/j.1365-2826.2003.01033.x
- Wingfield, J. C., Vleck, C. M. and Moore, M. C.** (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
- Wingfield, J. C., Breuner, C., Jacobs, J. D., Lynn, S., Maney, D., Ramenofsky, M. and Richardson, R.** (1998). Ecological bases of hormone-behavior interactions: the "emergency life history stage". *Am. Zool.* **38**, 191-206. doi:10.1093/icb/38.1.191
- Wingfield, J. C., Pérez, J. H., Krause, J. S., Word, K. R., González-Gómez, P. L., Lisovski, S. and Chmura, H. E.** (2017). How birds cope physiologically and behaviourally with extreme climatic events. *Phil. Trans. R. Soc. B* **372**, 20160140. doi:10.1098/rstb.2016.0140
- Zera, A. J. and Harshman, L. G.** (2001). The physiology of life history trade-offs in animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **32**, 95-126. doi:10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114006
- Zera, A. T., Harshman, L. G. and Williams, T. D.** (2007). Evolutionary endocrinology: the developing synthesis between endocrinology and evolutionary genetics. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38**, 793-817. doi:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095615

V/ Conclusion

Dans ce deuxième chapitre, nous avons mesuré la réponse au stress des moineaux domestiques aux conditions du milieu urbain. Nous avons utilisé une approche corrélative pour étudier l'effet global de l'urbanisation sur la réponse au stress des oiseaux, et une approche expérimentale afin d'étudier plus précisément les mécanismes mis en place en réponse à une contrainte particulière du milieu urbain. Grâce à ces deux approches, nous avons pu mettre en avant que :

- 1) Le taux de CORT dans les plumes des adultes n'est pas influencé par le degré d'urbanisation. De même, nous n'avons montré aucune relation du taux de $CORT_{\text{plumes}}$ avec les paramètres morphométriques ni les taux de $CORT_{\text{plasma}}$. Ainsi, les moineaux domestiques adultes ne semblent pas souffrir d'un stress particulier en ville.
- 2) Contrairement aux adultes, le taux de CORT dans les plumes des juvéniles augmente avec le degré d'urbanisation, confirmant l'hypothèse que le milieu urbain est stressant pour les moineaux en développement. De plus, le taux de $CORT_{\text{plumes}}$ est corrélé positivement avec l'augmentation de $CORT_{\text{plasma}}$ en réponse au stress, ce qui suggère que le stress ressenti au cours du développement des moineaux urbains impacte la réponse au stress des jeunes envolés. Cependant, aucune relation n'a pu être établie entre le taux de $CORT_{\text{plumes}}$ et les paramètres morphologiques des juvéniles, aussi les conséquences de cette augmentation de CORT sur leur fitness restent à démontrer.
- 3) Les moineaux exposés expérimentalement à une privation en eau ont un taux de $CORT_{\text{plasma}}$ basal plus important que les oiseaux témoins, mais un taux de $CORT_{\text{plasma}}$ après stress de capture similaire. Physiologiquement, les moineaux exposés présentent une perte de masse plus importante, un hémocrite et une osmolalité supérieurs, et une production de fèces plus faible. Cependant, lorsque les moineaux ont de nouveau accès à l'eau, leur masse et leur nombre de fèces augmentent rapidement. Aussi, ces résultats démontrent que la privation en eau engendre un stress osmotique important chez les moineaux, mais que ce stress peut vite être contrebalancé lorsque l'eau est de nouveau disponible. Les conséquences à long terme d'un ou plusieurs épisodes de stress hydrique restent à démontrer.

Ainsi, à travers une étude corrélative et une étude expérimentale, nous avons pu montrer que les conditions du milieu urbain semblent particulièrement stressantes pour les oiseaux en développement, et qu'un stress environnemental important peut impacter très rapidement la physiologie des oiseaux.

CHAPITRE 3 : IMPACTS DE LA POLLUTION LUMINEUSE, UNE APPROCHE EXPÉRIMENTALE



Une rue de Times Square de nuit, éclairée comme en plein jour, New-York (New-York, États-Unis)

« Que la lumière soit ! Et la lumière fut. »

I/ Contexte

Le développement de l'urbanisation s'accompagne du développement de l'éclairage artificiel. La vision nocturne chez l'être humain étant nettement inférieure à sa vision diurne, l'éclairage nocturne apparaît le long des routes, des bâtiments, dans les cours, sur les parkings... Au XIXe siècle, les lampes fonctionnaient grâce au gaz, puis sont apparues les lampes à incandescence, les lampes fluorescentes, les lampes sodium à haute pression, et enfin les diodes électroluminescentes (LEDs ; Pauley, 2004 ; Schubert & Kim, 2005). Cette multiplication des sources de lumière nocturne a entraîné un phénomène de pollution lumineuse, qui se traduit par une altération du cycle naturel jour/nuit de la lumière (pollution écologique), et une augmentation de la lumière réfléchiée dans le ciel, formant un halo lumineux qui masque les étoiles (pollution astronomique ; Longcore & Rich, 2004 ; Rich & Longcore, 2006 ; Falchi et al, 2016). En Europe, la quasi-totalité des habitants vivent sous un ciel anormalement éclairé (Cinzano et al, 2001 ; Falchi et al, 2016). Si l'augmentation de la lumière ambiante permet à l'Homme de mieux se repérer et de s'orienter la nuit, chez d'autres organismes elle entraîne une désorientation (Health Council of the Netherlands, 2000 ; Sordello, 2017a). En particulier, la lumière nocturne émanant des villes attire les oiseaux migrateurs qui s'exposent alors au risque mortel de collision avec les bâtiments élevés (Evans Ogden, 1996 ; Jones & Francis, 2003 ; Rich & Longcore, 2006 ; McLaren et al, 2018). Également, l'exposition à l'éclairage nocturne peut entraîner un décalage des périodes d'activité. Par exemple, les oiseaux diurnes cherchent parfois leur nourriture la nuit en présence de lumière artificielle, comme cela a été observé chez plusieurs espèces d'oiseaux migrateurs ou chez le faucon crécerellette *Falco naumanni* (Hill, 1990 ; Negro & Bustamante, 2000 ; Lebbin et al, 2007). Un effet notable de l'éclairage artificiel est le décalage des périodes de chant des oiseaux en ville (Rich & Longcore, 2006). Dans les aires éclairées, les oiseaux chantent plus tôt, parfois même en plein milieu de la nuit, comme c'est le cas chez le moqueur polyglotte *Mimus polyglottos*, le rouge gorge, le merle noir ou la mésange charbonnière (Derrickson, 1988 ; Miller, 2006 ; Kempnaers et al, 2010 ; Nordt & Klenke, 2013 ; autres exemples dans Rich & Longcore, 2006). Cette modification des périodes d'activité journalière s'accompagne souvent d'une modification de l'activité saisonnière. Le cycle circadien ou cycle jour/nuit régit la production d'hormones stéroïdes chez les organismes, et la disruption du cycle circadien perturbe la rythmicité de ces hormones (Navara & Nelson, 2007 ; Foster & Kreitzmann, 2004). La production de mélatonine, une hormone essentielle au fonctionnement du cycle d'activité journalière, diminue fortement en présence de lumière artificielle la nuit (Dominoni et al, 2013c ; Brüning et al, 2015 ; Batra

et al, 2019). Chez les oiseaux, la modulation des hormones pour l'initiation de la reproduction dépend fortement de la photopériode (Dawson et al, 2001). Il a par exemple été démontré qu'une exposition prolongée à la lumière stimule la reproduction chez le junco ardoisé *Junco hyemalis* (Rowan 1925 dans Burger, 1949). Chez les oiseaux urbains comme le merle noir ou la mésange charbonnière, l'exposition à la lumière nocturne avance le début de la reproduction (Dominoni et al, 2013a ; De Jong et al, 2015). Cependant, des études expérimentales chez le merle noir et le moineau friquet *Passer montanus* ont montré qu'une exposition durable à la lumière nocturne ou à intensité élevée peut inhiber la production d'hormones nécessaires au déclenchement de la reproduction (Dominoni et al, 2013b ; Zhang et al, 2019).

Ces effets de la lumière artificielle sont à prendre en considération dans le contexte actuel de modernisation de l'éclairage urbain. En effet, alors que les lampes sodium sont encore majoritaires, les villes tendent progressivement à les remplacer par des LEDs (Sordello, 2017b). En France, 80% des nouveaux projets d'éclairage se réalisent aujourd'hui en LEDs (Sordello, 2017b). L'utilisation des LEDs comporte de nombreux avantages : économie d'énergie, allumage instantané, uniformité de l'éclairage, meilleur contrôle de l'intensité lumineuse et de la couleur et meilleure perception des couleurs naturelles (Pauley, 2004 ; Schubert & Kim, 2005 ; Gaston et al, 2012 ; Dominoni et al, 2016 ; Pattison et al, 2018). Cependant, cette transition énergétique peut avoir des conséquences sur les animaux urbains. En particulier, l'uniformisation de la lumière entraîne une perte de refuges nocturnes, obligeant parfois les animaux nocturnes à s'exposer à la lumière artificielle (Gaston et al, 2012). Également, les conséquences de l'augmentation de la lumière bleue par l'utilisation des LEDs sur la biodiversité restent floues (Sordello, 2017b). Chez les oiseaux, l'effet de l'éclairage par LEDs sur leur activité varie avec la couleur, les lumières bleues et blanches semblant être les plus impactantes (Ouyang et al, 2017 ; Alaasam et al, 2018 ; Ulgezen et al, 2019 ; *mais voir Welbers et al, 2017*). Le niveau d'activité des oiseaux peut être modifié même avec des niveaux d'intensité lumineuse relativement faibles, comme cela a été montré chez la mésange charbonnière (De Jong et al, 2016 ; Dominoni et al, 2020). Chez les mésanges, l'exposition aux LEDs réduit leur période de sommeil (Raap et al, 2015 ; Sun et al, 2017).

Si les effets des LEDs sur les oiseaux adultes commencent à être connus, peu d'études ont pu mettre en avant des effets sur les poussins. Or, la lumière artificielle peut par exemple affecter la croissance des oiseaux (Musters et al, 2009). L'éclairage par LEDs entraîne un déclin de la masse et de la condition physiologique des poussins de mésanges charbonnières (Raap et al, 2016a, b ; Grunst et al, 2019). Cependant, aucune étude n'a pu relier cette modification de la condition des poussins à une modification de l'activité de nourrissage des adultes (Titulaer

et al, 2012). De plus, aucune étude expérimentale de la pollution lumineuse n'a été réalisée chez une espèce grégaire du milieu urbain comme le moineau domestique. Dans ce contexte, je me suis intéressée à l'étude des effets de l'éclairage par LEDs sur le moineau domestique au cours de la reproduction. Grâce à un dispositif expérimental de volières extérieures, j'ai pu reproduire les conditions d'éclairage urbain nocturne par LEDs. En appliquant un traitement lumineux tout au long de la reproduction des moineaux, j'ai cherché à comprendre (1) Comment l'éclairage nocturne modifie la phénologie et le comportement des moineaux adultes (horaires de début et de fin d'activité, comportement d'incubation des œufs et de nourrissage des poussins) ; (2) Comment l'éclairage nocturne peut impacter la croissance et la condition des poussins.

II/ Méthodes

1) Population d'étude

Pour tester les effets de la pollution lumineuse en conditions expérimentales, nous disposions d'un élevage de 60 moineaux domestiques adultes maintenus dans des volières extérieures sur le site du CEBC. Parmi ces 60 moineaux, 20 individus sont nés en 2015 dans des nichoirs installés aux alentours de Prissé-la-Charrière (Deux-Sèvres, France). Ces oiseaux ont été capturés douze jours après leur éclosion et élevés à la main avant d'être placés dans les volières (Grace et al, 2017). Les 40 autres individus sont nés en 2018 et sont issus de la reproduction des 20 premiers individus ou de leurs premiers descendants nés en 2017 et relâchés en 2018.

Pour l'expérience en 2019, nous disposions donc de 20 individus de 4 ans (10 mâles, 10 femelles) et 40 individus de 1 an (20 mâles, 20 femelles). Ceux-ci ont été répartis par âge et par groupes de 10 (5 mâles, 5 femelles) dans 6 volières extérieures adjacentes de dimensions 6 x 4 x 3 m. Chaque volière comportait 8 nichoirs de dimensions 13,5 x 11,3 x 19,5 cm, une mangeoire fixée sur un piquet en bois de 1,50 m, un abreuvoir, deux bacs pour les bains d'eau (toilette), un bac pour les bains de sable (élimination des parasites), un laurier, une jardinière, des plaques et un couvercle de poubelle servant d'abris pour la pluie (**Figure 17**). Les moineaux disposaient pour se nourrir de graines à volonté, de brins de millet accrochés au grillage, de sels minéraux et de sable. Pendant la reproduction, les adultes pouvaient nourrir leurs poussins avec des pâtées aux œufs et aux fruits, et des larves vivantes de mouches *Lucilia casear* distribuées quotidiennement. Enfin, les abreuvoirs et les bacs étaient nettoyés et remplis deux fois par semaine.



Figure 17. Intérieur d'une volière expérimentale sur le site du CEBC. Chaque volière est équipée de 8 nichoirs (N1 à N8), d'une mangeoire centrale, d'un bac à sable (en bas à droite) d'un abreuvoir et de bacs pour le bain (en bas à gauche). Sur les 6 volières, 3 sont équipées d'une lampe LED (10W, 4000k) placée au centre (cercle jaune).

2) *Suivi de reproduction*

Pour la reproduction, les moineaux avaient à disposition 8 nichoirs placés en hauteur (**Figure 17**), du foin et de l'herbe coupée distribués au sol pour la construction des nids. A partir du mois de mars, l'intérieur des nichoirs était contrôlé tous les jours pour connaître le stade d'avancement de la reproduction. Le jour où le premier œuf est pondu correspond à la date de ponte. Chez cette population, les tailles de ponte varient de 1 à 9 œufs. Chaque œuf était numéroté au crayon à papier. La femelle moineau pond un œuf par jour et commence à incuber une fois le dernier œuf pondu (Anderson, 2006). Lorsque le même nombre d'œufs était compté dans un nid deux jours consécutifs, le deuxième jour était noté comme la date d'incubation. Celle-ci durait en moyenne $9,54 \pm 0,20$ jours. Le jour où le premier œuf éclos était observé correspondait à la date d'éclosion. L'âge des poussins était noté J0 = date d'éclosion, puis J1, J2, J3... etc. Du J0 au J8, les poussins ont été identifiés à l'aide de vernis à ongle posé sur les

griffes (**Figure 18**). Au J9, les poussins ont été bagués avec une bague métal numérotée sur le tarse gauche, et une bague plastique couleur sur le tarse droit. Les poussins s'envolaient du nid autour du J15.

Pour identifier les parents de chaque nichée, des observations aux jumelles ont été effectuées, le plus souvent après la distribution des larves afin de pouvoir observer les parents en train de nourrir leurs poussins. Les parents étaient identifiés à l'aide d'un code couleur unique pour chaque individu (**Figure 18**). Le mâle et la femelle identifiés étaient notés comme couple du nichoir s'ils avaient été observés plusieurs fois en train de nourrir les poussins par le trou du nichoir et/ou de rentrer à l'intérieur du nichoir, et si aucun autre individu n'avait eu le même comportement à ce nichoir. Ces observations étaient répétées à chaque nouvelle nichée.



Figure 18. Identification des moineaux. A gauche : avant leur 9^{ème} jour, les poussins sont identifiés à l'aide de vernis à ongle posé sur les griffes. A droite : les moineaux adultes sont identifiés à l'aide d'une bague métal et d'une bague couleur sur le tarse gauche, et de deux bagues couleur sur le tarse droit. Photo adulte © Florent Bastianelli.

3) Dispositif expérimental

Afin d'étudier les effets de la lumière artificielle nocturne sur la reproduction des moineaux, trois volières étaient équipées à leur centre avec une lampe LED (10W, 4000k) qui éclairait l'ensemble de la volière (**Figure 19**). Le niveau d'éclairage a été mesuré en lux, unité de mesure largement utilisée qui correspond à la brillance de la lumière perçue par l'œil humain (Longcore & Rich, 2004). Le niveau d'éclairage moyen dans les volières expérimentales était de $33,90 \pm 0,35$ lux, contre 0 lux mesuré dans les trois volières contrôles. Ce niveau d'éclairage est comparable au niveau d'éclairage moyen enregistré sous un lampadaire LED ($30,70 \pm 1,90$ lux) dans la ville de Niort (France). Les trois lampes ont été programmées à l'aide d'un minuteur pour s'allumer de 19 h à 1 h, puis de 3 h à 8 h. Cette plage de 2 h d'obscurité mimait l'extinction

des lampes sur plusieurs heures appliquée dans de plus en plus de villes dans un souci écologique et économique (Gaston et al, 2012).

Le traitement lumineux a été maintenu de mars à septembre 2019 afin de couvrir toute la période de reproduction des moineaux. Le bon fonctionnement des minuteurs et des lampes était régulièrement vérifié. Les trois volières expérimentales et les trois volières contrôles étant adjacentes, un panneau en bois de 6 x 4 m a été installé entre les deux groupes de volières pour empêcher la lumière du groupe expérimental d'éclairer le groupe contrôle (**Figure 19**).



Figure 19. Dispositif expérimental pour l'éclairage nocturne des volières. En haut à gauche : les 3 volières témoins (à gauche) sont isolées des 3 volières éclairées (à droite) par un panneau en bois de 4 m de haut. En haut à droite : le panneau est maintenu en place par des câbles en acier fixés à la structure porteuse en béton des volières. En bas : la nuit, les 3 volières témoins sont dans l'obscurité totale grâce au panneau qui les isole des volières éclairées.

4) Mesures morphologiques et physiologiques des poussins

Le premier jour de l'incubation, les œufs ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse (longueur, largeur) et pesés. Les poussins de toutes les nichées ont été pesés et mesurés (aile, bec, tarse) aux jours J0, J3, J6, J9, J12, J30 et J70. Le SMI a été calculé pour chaque classe d'âge. La longueur d'aile a été choisie comme mesure de taille car elle était corrélée plus fortement à la masse que le tarse (tarse $r_{\text{moyen}} = 0,550$; $p < 0,001$; aile $r_{\text{moyen}} = 0,689$; $p < 0,001$). Au J12 et au J30, une prise de sang a été effectuée afin de mesurer l'hématocrite (taux de globules rouges, paramètre reflétant l'état de santé ; voir Note). Au J30, les deux retrices centrales ont été

prélevées afin de pouvoir ensuite les peser, les mesurer (longueur, largeur) et calculer leur densité, qui est un indicateur de la qualité de la plume (Murphy et al, 1988 ; De la Hera et al, 2010). Pour cela, la surface des plumes a été mesurée à l'aide du logiciel ImageJ 1.52q (Schneider et al, 2012), et la densité des plumes a été obtenue en calculant le ratio masse/surface (mg/mm^2). Enfin, le nombre de barres alaires (*fault bars*) sur chaque plume a été compté. Ces barres correspondent à des bandes horizontales translucides, et apparaissent en réponse à des conditions contraignantes et stressantes durant le développement (Machmer et al, 1992 ; Bortolotti et al, 2002).

Suite aux mesures au J30, les jeunes envolés ont été capturés et placés par groupes d'âges dans d'autres volières extérieures (**Figure 20**). Au J60 des poussins, une mesure de leur perte de masse a été effectuée. Pour cela, les graines, le sable et les brins de millet étaient retirée de la volière à 18 h 30. À 20 h 30, tous les oiseaux étaient capturés et pesés, avant d'être relâchés de nouveau dans leur volière. Le lendemain matin à 7 h 30, ils étaient de nouveau capturés et pesés, afin de pouvoir observer la perte de masse suite au jeûne, mesure qui permet d'estimer le métabolisme chez cette espèce (Dupont et al, 2019). Avant de relâcher les oiseaux, les graines, le sable et les brins de millet étaient remis en place dans la volière. De la pâtée était également distribuée afin de leur permettre de récupérer plus rapidement du jeûne.

Note : les prises de sang devaient également permettre d'évaluer les taux de CORT basaux et en stress, le stress oxydatif et la longueur des télomères, mais en raison d'une panne du congélateur, ces analyses n'ont pas pu être réalisées.



Figure 20. Volières des moineaux juvéniles. Après leur 30^{ème} jour, les jeunes envolés étaient transférés dans des volières sans traitement lumineux, afin de maintenir un nombre raisonnable d'oiseaux par volière de reproduction et de suivre plus facilement chaque nichée.

5) Mesures comportementales des parents

Deux types de comportements ont été observés chez les adultes au cours de la période de traitement lumineux : l'investissement dans la reproduction à un temps T (incubation ou nourrissage), et les horaires de début et de fin d'activité tout au long de la période de reproduction. Pour cela, 4 caméras Wimiüs à détection de mouvement et à vision nocturne infrarouge ont été utilisées. Ces caméras pouvaient filmer l'activité des oiseaux pendant 10 min consécutives, avec un temps de latence de 2 s entre chaque vidéo. Lorsqu'une ponte était au cinquième jour d'incubation, une caméra était installée de sorte de pouvoir filmer le nichoir avec la ponte en question et les deux autres nichoirs de la rangée. Les deux nichoirs opposés à la porte de la volière étaient quant à eux filmés un par un à l'aide d'une caméra Gopro HERO Session. Dans les deux cas, la caméra était posée 2 h avant le coucher du soleil afin de pouvoir enregistrer le comportement des parents au nichoir pendant 1 h. La caméra était retirée le lendemain matin au moment des soins. En cas de mauvais enregistrement vidéo (météo ou problème technique), la caméra était de nouveau posée le soir. Durant la période de pose de la caméra, les horaires de début d'activité (première sortie du nichoir) et de fin d'activité (dernière entrée dans le nichoir) des oiseaux à tous les nichoirs visibles ont également pu être enregistrés. De même, lorsque les poussins d'une nichée atteignaient leur sixième jour (J6 ; **Figure 21**), une caméra était posée pour enregistrer l'activité des parents pendant 2 h, ainsi que les horaires de début et de fin d'activité des oiseaux à tous les nichoirs visibles.

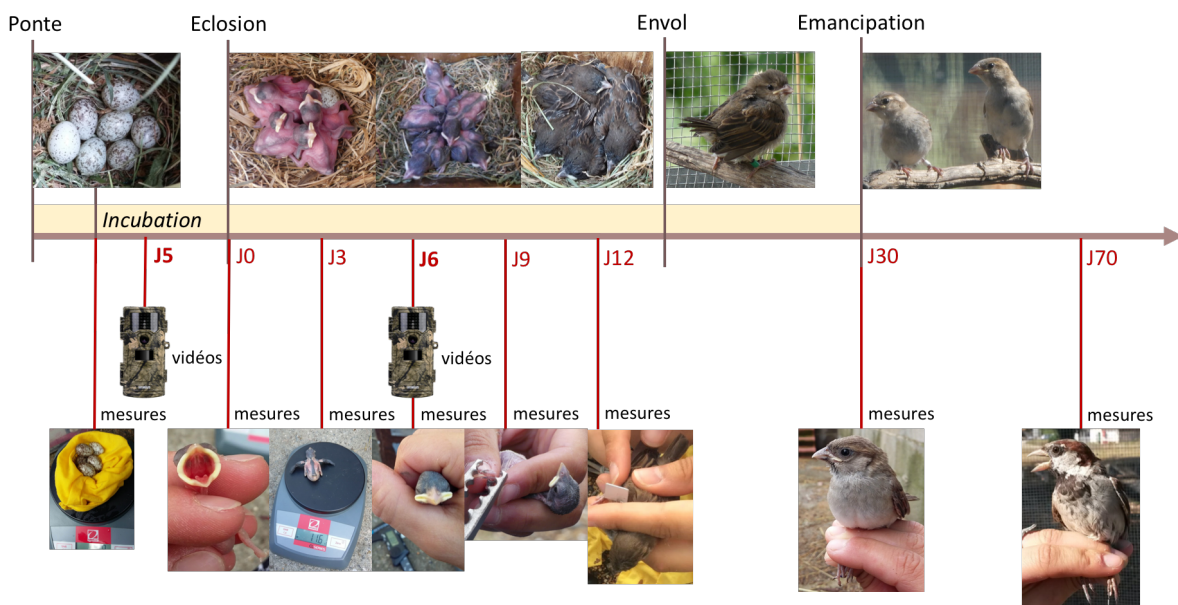


Figure 21. Schéma récapitulatif des mesures morphologiques et comportementales réalisées lors du suivi de reproduction des moineaux en 2019. La zone en jaune correspond à la période durant laquelle le traitement lumineux est appliqué. J5 correspond au 5^{ème} jour d'incubation, J0, J3, J6, J9, J12, J30 et J70 correspondent à l'âge des poussins en jours.

Pour l'analyse vidéo, deux méthodes ont été utilisées. Les vidéos d'activité (incubation ou nourrissage) ont été analysées à l'aide du logiciel BORIS (Friad & Gamba, 2016 ; **Figure 22**). Le comportement du mâle ou de la femelle a été analysé sur toute l'heure d'enregistrement vidéo (par exemple entre 19 h et 20 h). En tout, huit comportements ont été relevés : dans le nichoir (le temps passé dans le nichoir a été noté comme le temps passé aux soins parentaux : incubation ou nourrissage), nourrit (nourrissage des poussins au trou du nichoir), sur le nichoir, en dehors du nichoir, toilette, accouplement, combat, chasse (d'un autre moineau). Le temps total passé pour chaque comportement a ensuite été calculé en secondes. L'ensemble des vidéos ne correspondant pas toujours à 1 h d'enregistrement (phases sans activité), les budgets temps ont tous été rapportés sur 3600 s. Les horaires de début et de fin d'activité ont quant à eux été analysés sans logiciel. *Pour plus de détails sur l'analyse des horaires de début et de fin d'activité, voir l'Article 4.*

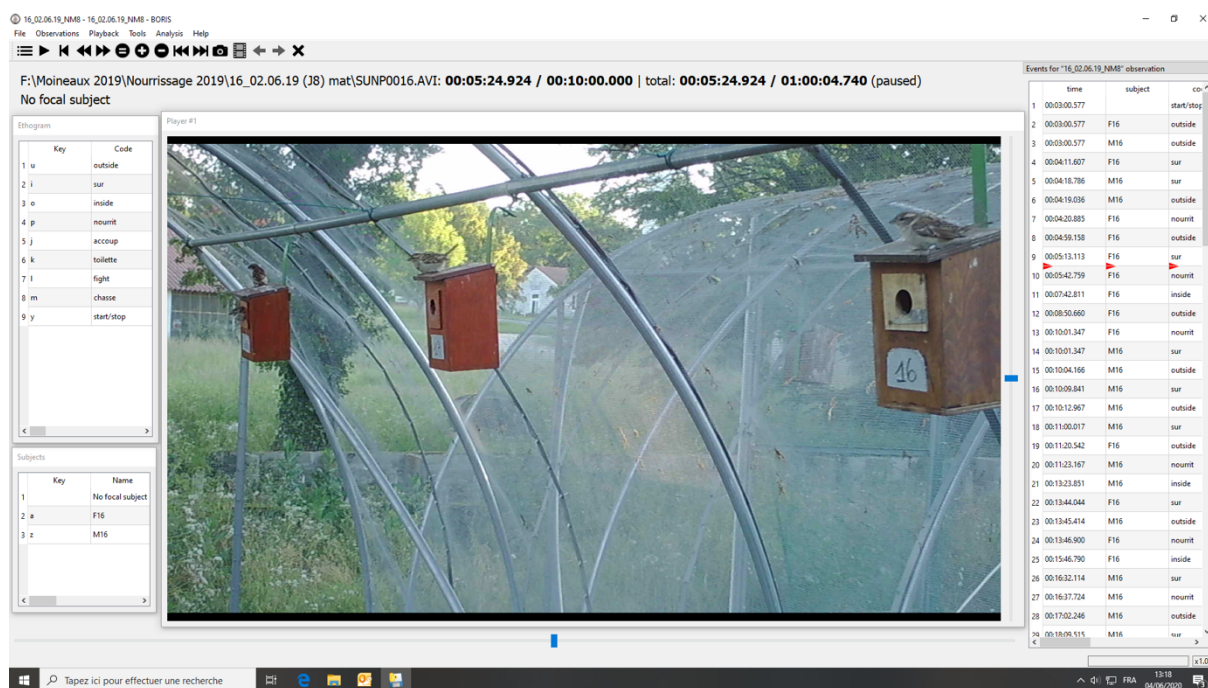


Figure 22. Analyse des vidéos de comportement à l'aide du le logiciel BORIS.

6) *Survie et devenir des oiseaux*

Chaque jour, un comptage des moineaux de chaque volière (adultes, jeunes envolés et poussins) était réalisé afin de pouvoir détecter d'éventuels individus morts. Lorsqu'un oiseau était trouvé mort, son identité (vernis ou bague) et la date de mort étaient notées. Chez les adultes, deux individus sont morts au cours de la saison de reproduction, un mâle (V3) et une femelle (V1)

du groupe expérimental. Pour éviter de perturber la hiérarchie du groupe, le mâle n'a pas été remplacé. Par contre, la femelle a été remplacée par une autre femelle capturée dans une volière annexe, afin d'éviter les agressions au sein du groupe liées à un nombre de mâles supérieur au nombre de femelles. A la fin de l'expérimentation, les adultes ont été gardés en captivité. Les jeunes quant à eux ont été relâchés sur le site du CEBC à leur J70.

ARTICLE 4 :

Nocturnal LED lighting affects daily rhythms of activity
during reproduction of house sparrows

(Passer domesticus)

En préparation pour Biology Letters

Nocturnal LED lighting affects daily rhythms of activity during reproduction of house sparrows

Erika Beaugeard¹, François Brischoux¹, Frédéric Angelier¹

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

ABSTRACT

Urbanization is associated with important Artificial Light At Night (ALAN) development, and sodium lampposts are progressively converted into LED lampposts. However, ALAN by modifying the photoperiod can disrupt daily rhythms and behaviours of organisms, and little is known about the effects of the LED transition on wildlife. In our study, we designed an outdoor experiment to test the effects of nocturnal LED lighting on captive house sparrows. We applied LED treatment during the entire season of reproduction, to observe short and long-term effects of nocturnal LED exposure on the (1) time of first activity, (2) time of last activity, (3) duration of non-active period. By the use of infrared camera traps, we registered times of first and last movements of adult house sparrows reproducing in nest-boxes. We found that experimental birds started being active earlier than control birds, but not during the entire season. The effect of LED treatment was significant during the first part of the season, but not during the second part. Moreover, LED treatment advanced bird activity at specific stages of reproduction. Also, birds were active longer and later on the evening, but only when they were at pre-breeding stage. These results show that LED exposure can rapidly affect the behaviour of house sparrows, and we suggested that the advanced onset of activity would induce additional energetic demands, and that birds are able to maximize energetic investment in reproduction despite the disturbance caused by nocturnal LED lighting.

Keywords: nocturnal LED lighting; time of activity; reproductive stage; house sparrow

INTRODUCTION

Nowadays, human urban populations represent more than 50% of the world's population, and this percentage is expected to increase in the following decades (United Nations, 2018). This urban sprawl and intensification are associated with multiple types of pollutions (Sepp et al, 2019), including among others light pollution. Artificial Light At Night (ALAN) alters the perception of natural light cycles (day/night cycle and seasonal photoperiodic variations) by organisms, and can therefore disrupt circadian rhythms (Dominoni et al, 2016). In wild vertebrates, ALAN is already known to affect a cascade of physiological and behavioural variables involved in sleeping/resting, reproduction, orientation, communication, or resource acquisition (e.g. Stone et al, 2009; Dominoni et al, 2013; Brüning et al, 2015; McLaren et al, 2018; Caorsi et al, 2019). For example, animals, such as diurnal reptiles or small nocturnal mammals, can shift or reduce their daily periods of activity in response to chronic light exposure in cities (Perry & Fisher, 2006; Le Tallec et al, 2013; Spoelstra et al, 2015). ALAN also affects territorial singing behaviour (Miller, 2006) and sleeping duration of birds (Raap et al, 2015; De Jong et al., 2016; Sun et al, 2017). However, most of these studies occurred in winter and during the non-breeding period, and there is a lack of experimental studies testing the effects of ALAN on breeding animals. In addition, ALAN has been historically associated with sodium lamps in urban environments. However, recently, the use of these lamps has been reduced and progressively replaced by Light Emitting Diodes (LEDs) (Pattison et al, 2018). Importantly, little is known about the impacts of this new source of artificial light on urban wildlife.

In our study, we designed an outdoor captive experiment to test the impact of this new source of ALAN on the activity patterns of breeding House sparrows (*Passer domesticus*). Specifically, we exposed house sparrows to either experimental night pollution (LEDs, Experimental group) or background night light (Control group). We monitored times of first activity (TFA) and times of last activity (TLA) of breeding sparrows (pre-breeding, egg-laying,

incubation, chick-rearing, post-breeding). We predicted that the experimental birds would (1) start being active earlier in the morning; (2) remain active later at night; and, as a consequence, (3) have longer daily period of activity. Finally, we also expected that (4) these effects may vary with the reproductive stage of birds.

MATERIALS AND METHODS

1) Ethics statement

All experimental procedures were performed in the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) and approved by French authorities (authorization 12374-2017041114516231 issued by Comité d'Ethique Poitou-Charentes to F.B. and F.A.).

2) Study population and housing

The study was carried on a captive population of house sparrows (N=30 adult females and N=30 adult males), maintained in 6 outdoor aviaries of 6x4x3 m at the CEBC. Five females and five males were housed by aviary, with eight numbered nest-boxes in each aviary. All birds were individually marked with metal and color bands. Nest-boxes were checked daily for reproductive stage: pre-breeding (empty nest), egg-laying, incubation, chick-rearing, post-breeding (chicks have fledged from the nest). Couples were identified from a distance through repeated observations thanks to their unique combinations of colored rings. Birds were supplied with water, seeds *ad libitum* and salt/mineral block, and with dry fruit/egg food and fly larvae to feed their chicks. Birds were also supplied with grass and hay to build the nest.

3) Experimental exposure to ALAN

Three aviaries were equipped with one DEL lamp (10W, 4000k) located in the center of the aviary. This lamp equally illuminated the eight nest-boxes of the aviary. We measured light

level at different spots in each aviary (on the ground, on the feeder, on and in nest-boxes) with a digital light meter (Voltcraft, LX-1108). Mean light level in the experimental aviaries was of 33.90 ± 0.35 lux, which is comparable to the mean light level measured beneath a DEL lamppost (30.70 ± 1.90 lux) in Niort (France), the closest city to the lab. Mean light level in the control aviaries was 0 lux. The three lamps were programmed to be on from 7pm to 1am, and from 3am to 8am in order to mimic ALAN in cities. Light treatment was kept from March to September 2019 to cover the whole reproductive period.

4) *Monitoring of the activity period*

Four infrared sensitive Wimius camera traps were randomly installed 2h before sunset in front of the nest-boxes and removed next morning. Cameras could record the activity of birds during repeated videos of 10 mins on three nest-boxes simultaneously (with a latency of 2 s between each video). The recording was activated by motion, allowing us to detect times of last activity at night and first activity in the morning for each nest-box. Time of the last entry of an individual in its nest-box before the video stopped was considered as time of last activity (TLA), whereas time of the first output of an individual during the first video in the morning was noted as time of first activity (TFA). In addition, several observations were made with a spyglass all along the season to control for the good functioning of the cameras. When the camera did not film correctly, *e.g.* when the video was of poor quality, values of TFA or TLA were not kept in the final data set (Light group $N_{TFA}=292$, $N_{TLA}=325$; Control group $N_{TFA}=296$, $N_{TLA}=275$). TFA were noted as total minutes after midnight, while TLA were noted as total minutes before midnight. When we had consecutive TLA and TFA for a same individual, we considered the period between TLA and TFA as the duration of its non-active period (DNAP, Light group $N_{DNAP}=167$; Control group $N_{DNAP}=130$).

5) *Statistical analyses*

All statistical analyses were performed using the software R 3.4.3 (R Core Team, 2016). We fitted linear mixed models (LMMs, Gaussian distribution) with TFA, TLA or DNAP as response variable. We tested treatment, sex, reproductive stage, date and their interaction with treatment as fixed effects. We included the aviary as a random factor, as well as the nest-box to integrate the non-independence of couples of birds that slept in the same nest-box. We also included the individual ring code as random factor, because repeated observations were conducted on the same bird. Model selection were performed using a backwards stepwise approach starting from the most complex model and eliminating progressively interactions with $p > 0.100$. In the final model, all variance inflation factor (VIF) values were < 2 , indicating that collinearity did not bias the model results (Graham, 2003; Zuur et al, 2007).

RESULTS

1) *Time of first activity*

In total, we analyzed 292 TFA for light group and 296 TFA for control group. Light treatment significantly affected TFA in interaction with reproductive stage (Table 1A). Specifically, experimental pre-breeding, egg-laying or chick-rearing adults started being active earlier than control ones (Figure 1A). Light treatment had also a significant effect on TFA in interaction with the date (Table 1A). Adults exposed to light treatment started being active earlier than control birds in days 97-211 (April-July; mean \pm se $TFA_{Light} = 366.6 \pm 2$ min, $TFA_{Control} = 385.4 \pm 1.7$ min; $p < 0.001$) but not in days 212-254 (August-September; $TFA_{Light} = 413 \pm 4.5$ min, $TFA_{Control} = 413.9 \pm 8.8$ min; $p = 0.367$). Finally, sex effect on TFA was significant (Table 1A), with males being active earlier than females ($N_{males} = 326$, $TFA = 378.9 \pm 1.8$; $N_{females} = 262$, $TFA = 384.4 \pm 2$ min; $p = 0.06$).

2) Time of last activity

In total, we analyzed 325 TLA for light group and 275 TLA for control group. Light treatment had a significant effect on TLA in interaction with reproductive stage (Table 1B). Notably, pre-breeding adults stopped being active later in the light group than in the control group (Figure 1B). Date and sex had no effects on TLA (Table 1B).

3) Duration of the non-active period

In total, we analyzed 167 DNAP for light group and 130 DNAP for control group. Light treatment had a significant effect on DNAP in interaction with reproductive stage (Table 1C). Notably, DNAP of experimental pre-breeding adults was shorter than DNAP of control ones (Figure 1C). Date also significantly affected DNAP (Table 1C), with DNAP decreasing from April to July ($p = 0.018$), and then increasing from July to September ($p = 0.214$; Figure 2). Sex did not affect DNAP (Table 1C).

DISCUSSION

LED lighting effects on birds are still poorly understood. In our study, we found that nocturnal LED lighting increased the activity of house sparrows during reproduction. Adult sparrows exposed to experimental LED treatment started being active earlier than control birds. This effect was particularly strong in the first part of the breeding season (April-July), as experimental birds started their activity about 20 min before control ones. Other studies also showed that birds started being active earlier when they were exposed to artificial night LED lighting (Raap et al, 2015; de Jong et al, 2016; Sun et al, 2017). This result shows that new LED lighting disrupts the perception of photoperiod in reproductive sparrows, probably because artificial light confuses with sunrise (Raap et al, 2015). Bird activity during reproductive season strongly depends on photoperiod, as we showed that DNAP increased when the day length increased (March to July) and decreased when the day length decreased (July to September).

Also, the effect of LED lighting on TFA was not persistent along the season, as experimental birds started being active at the same time than control birds in the second part of the reproductive season (August-September). This might suggest that the effect of LED lighting decreased along the season because birds habituated to it, due to behavioural flexibility (Vincze et al, 2016). Another hypothesis is that experimental birds spent more energy than control birds as they started being active earlier, and thus needed to stay longer in nest-boxes at the end of the season to preserve energy. Notably, previous studies have shown that LED lighting reduces sleeping time of birds (Raap et al, 2015; de Jong et al, 2016; Batra et al, 2020). In our study, we could not know if birds were really sleeping in the nest-boxes, but the earlier TFA of experimental birds particularly at the beginning of the season suggests that they were more readily awake than birds sleeping in darkness. Also, we did not show any effect of LED treatment on TLA or DNAP of birds when tested alone or in interaction with the date. This might suggest that the disruption of natural photoperiod was more impacting on the morning than on the evening although the causes for this difference remain unclear. However, as suggested in other studies, it is possible that exposed birds stopped being active at the same time than control birds, but took more time to fall asleep because of the ALAN (Raap et al, 2015; Batra et al, 2020).

Particularly, the impact of LED lighting on bird activity seems to depend on the reproductive stage. Birds exposed to experimental LED treatment started being active earlier than control birds when they were in pre-breeding, egg-laying or chick-rearing reproductive stage. Interestingly, this effect was not shown for birds during incubation, probably because females stayed longer in the nest-box to keep the eggs warm on the morning, when external temperatures can be low (Anderson, 2006). Also, we found that males started being active earlier than females. For males, starting to sing earlier can increase their chances of mating with females (Poesel et al, 2006). On the contrary, males and females did not differ in their TLA and DNAP, and light treatment only impacted TLA or DNAP of pre-breeding birds, that stopped

their activity later than control birds. As reproduction requires a lot of energy (McNamara & Houston, 1996), experimental parents may compensate their earlier onset of activity by not advancing their TLA on the evening. Thus, LED treatment seems to more strongly impact adult sparrows when they are not focused on laying eggs or rearing chicks. Finally, TFA of post-experimental post-breeding birds was not different from TFA of control post-breeding birds. One explanation is that birds need more resting time after having reared the chicks, to limit energetical and nutritional costs of reproduction (Anderson, 2006). However, after fledging, juvenile house sparrows still depend on the parents to feed for ten days (Anderson, 2006). Also, the absence of effect of LED treatment on TFA of experimental birds suggests that fledglings were not particularly perturbed by nocturnal LED lighting, as they did not beg their parents earlier than control fledglings. In future studies, it would be interesting to test the effect of LED treatment on fledgling TFA, TLA and DNAP.

In our study, we found a positive effect of nocturnal LED lighting on the onset, the offset and the duration of activity in house sparrows during reproduction. However, this effect was only visible at some reproductive stages, and the most visible effect was on the onset of activity in the first part of the reproductive season. Previous studies showed greater delays in activity times and resting period (Raap et al, 2015; de Jong et al, 2016; Sun et al, 2017), however these studies occurred in Winter when photoperiod is shorter, and its lengthening by ALAN during this period is more important and can thus more strongly disrupt circadian rhythms of birds. Also, activity times and duration of birds might be dependent of the weather. Particularly, we noticed that birds stayed longer in nest-boxes during rainy periods, probably to stay dry and prevent their eggs or chicks from cooling. Indeed, a previous study showed that bird behaviour was more influenced by weather than by light treatment (Schäfer et al, 2017). So, it is important to consider all environmental parameters when evaluating the effects of ALAN on birds. Nevertheless, our study proved that nocturnal LED lighting can rapidly and strongly affect

house sparrow behaviour during reproduction. It would now be interesting to observe its effects on their parental investment.

REFERENCES

- Anderson, T. R. (2006). *Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations*. Oxford University Press.
- Batra, T., Malik, I., Prabhat, A., Bhardwaj, S. K., & Kumar, V. (2020). Sleep in unnatural times: illuminated night negatively affects sleep and associated hypothalamic gene expressions in diurnal zebra finches. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1928), 20192952.
- Brüning, A., Hölker, F., Franke, S., Preuer, T., & Kloas, W. (2015). Spotlight on fish: Light pollution affects circadian rhythms of European perch but does not cause stress. *Science of the Total Environment*, 511, 516-522.
- Caorsi, V., Sprau, P., Zollinger, S. A., & Brumm, H. (2019). Nocturnal resting behaviour in urban great tits and its relation to anthropogenic disturbance and microclimate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(2), 19.
- De Jong, M., Jeninga, L., Ouyang, J. Q., van Oers, K., Spoelstra, K., & Visser, M. E. (2016). Dose-dependent responses of avian daily rhythms to artificial light at night. *Physiology & Behavior*, 155, 172-179.
- Dominoni, D. M., Borniger, J. C., & Nelson, R. J. (2016). Light at night, clocks and health: from humans to wild organisms. *Biology letters*, 12(2), 20160015.
- Dominoni, D., Quetting, M., & Partecke, J. (2013). Artificial light at night advances avian reproductive physiology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 20123017.
- Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809-2815
- Le Tallec, T. (2014). *Impacts de la pollution lumineuse sur les comportements, les rythmes biologiques et les fonctions physiologiques d'un primate non-humain, Microcebus murinus*. Thèse, Paris, Muséum national d'histoire naturelle.
- McLaren, J. D., Buler, J. J., Schreckengost, T., Smolinsky, J. A., Boone, M., Emiel van Loon, E., ... & Walters, E. L. (2018). Artificial light at night confounds broad-scale habitat use by migrating birds. *Ecology Letters*, 21(3), 356-364.
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1996). State-dependent life histories. *Nature*, 380(6571), 215-221.
- Miller, M. W. (2006). Apparent effects of light pollution on singing behavior of American robins. *The Condor*, 108(1), 130-139.
- Pattison, P. M., Hansen, M., & Tsao, J. Y. (2018). LED lighting efficacy: status and directions. *Comptes Rendus Physique*, 19(3), 134-145.

- Perry, G., & Fisher, R. N. (2006). Night lights and reptiles: observed and potential effects. In Ecological consequences of artificial night lighting, 169-191. Rich, C. & Longcore, T. (eds), *Island Press, Washington, DC*.
- Poesel, A., Kunc, H. P., Foerster, K., Johnsen, A., & Kempenaers, B. (2006). Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, 72(3), 531-538.
- Raap, T., Pinxten, R., & Eens, M. (2015). Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific reports*, 5(1), 1-8.
- R Core Team (2016). Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2016.
- Schäfer, J. E., Janocha, M. M., Klaus, S., & Tietze, D. T. (2017). How weather instead of urbanity measures affects song trait variability in three European passerine bird species. *Ecology and evolution*, 7(13), 4868-4880.
- Sepp, T., Ujvari, B., Ewald, P. W., Thomas, F., & Giraudeau, M. (2019). Urban environment and cancer in wildlife: available evidence and future research avenues. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1894), 20182434.
- Spoelstra, K., van Grunsven, R. H., Donners, M., Gienapp, P., Huigens, M. E., Slaterus, R., ... & Veenendaal, E. (2015). Experimental illumination of natural habitat—an experimental set-up to assess the direct and indirect ecological consequences of artificial light of different spectral composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), 20140129.
- Stone, E. L., Jones, G., & Harris, S. (2009). Street lighting disturbs commuting bats. *Current biology*, 19(3), 1123-1127.
- Sun, J., Raap, T., Pinxten, R., & Eens, M. (2017). Artificial light at night affects sleep behaviour differently in two closely related songbird species. *Environmental Pollution*, 231, 882-889.
- United Nations Department of Economic and Social Affairs (UN DESA) (2018). World urbanization prospects: the 2018 revision.
- Vincze, E., Papp, S., Preiszner, B., Seress, G., Bókony, V., & Liker, A. (2016). Habituation to human disturbance is faster in urban than rural house sparrows. *Behavioral Ecology*, 27(5), 1304-1313.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). Analysing ecological data. *Springer Science+ Bussines Media. New York*.

Table 1. Minimum adequate models to test the influence of experimental treatment on (A) time of first activity, (B) time of last activity, (c) duration of non-active period.

| Test | Variable of interest | Explanatory variables ¹ | Df | χ^2 | P-value |
|-----------------|------------------------|------------------------------------|-------------------------------|-----------|---------|
| A | Time of first activity | Treatment | 1 | 3.144 | 0.076 |
| | | Stade | 4 | 135.278 | < 0.001 |
| | | Sex | 1 | 7.553 | 0.006 |
| | | Date | 1 | 2.072 | 0.150 |
| | | Treatment*Stade | 4 | 29.107 | < 0.001 |
| | | Treatment*Date | 1 | 26.743 | < 0.001 |
| B | Time of last activity | Treatment | 1 | 0.076 | 0.783 |
| | | Stade | 4 | 245.450 | < 0.001 |
| | | Sex | 1 | 0.324 | 0.569 |
| | | Date | 1 | 0.195 | 0.659 |
| | | Treatment*Stade | 4 | 22.910 | < 0.001 |
| | | C | Duration of non-active period | Treatment | 1 |
| Stade | 4 | | | 100.095 | < 0.001 |
| Sex | 1 | | | 0.325 | 0.569 |
| Date | 1 | | | 6.467 | 0.011 |
| Treatment*Stade | 4 | | | 23.347 | < 0.001 |
| Treatment*Date | 1 | | | 3.037 | 0.081 |

¹Models were selected by using a stepwise approach starting from the full models and removing independent variables with $P > 0.10$.

Figure 1. Effect of artificial light at night on (A) TFA, (B) TLA and (C) DNAP of adult sparrows, in relation with their reproductive stage (pre-breeding, egg-laying, incubation, chick-rearing or post-breeding). The significance of Tukey post-hoc tests is indicated (** $p < 0.001$, * $p < 0.001$, * $p < 0.05$, n.s. = non-significant).

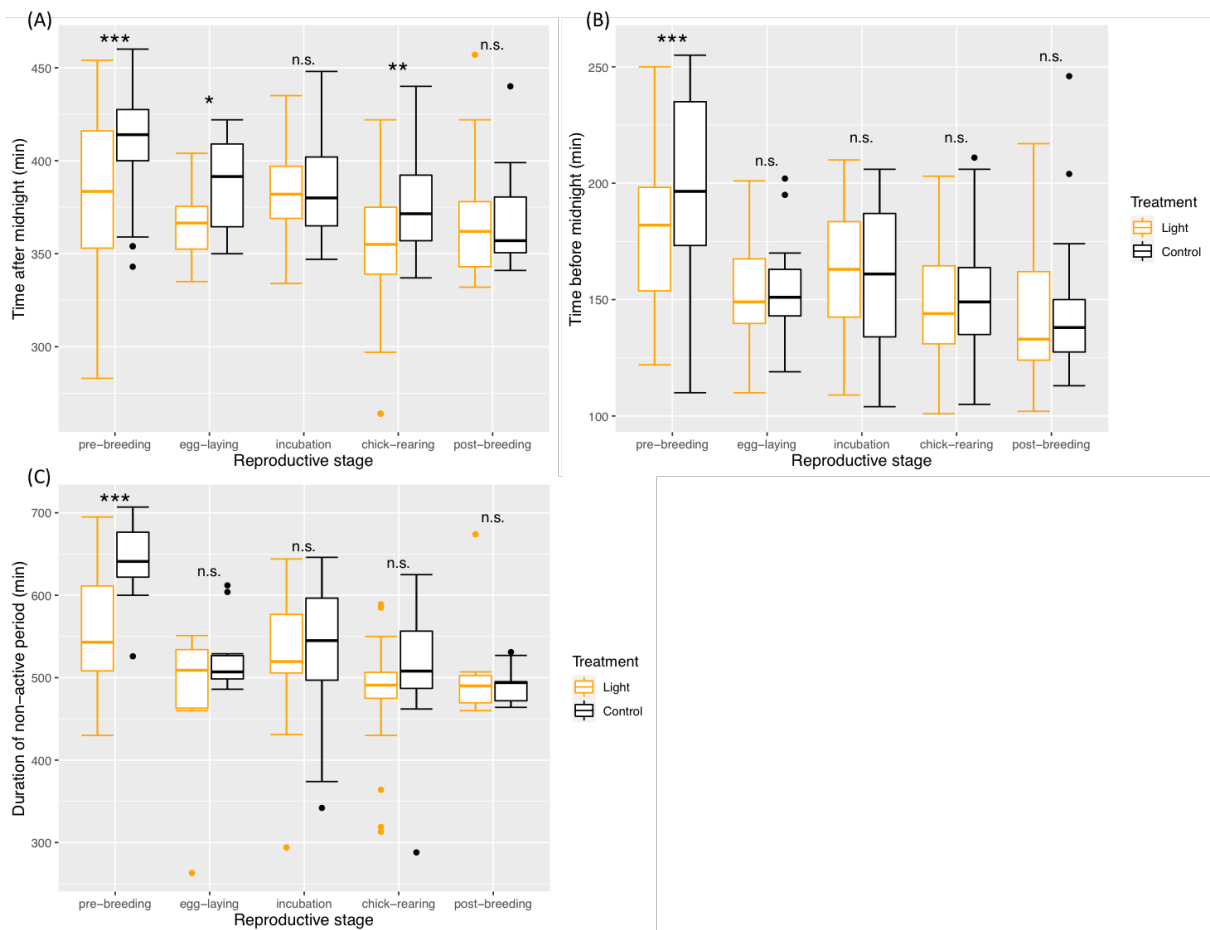
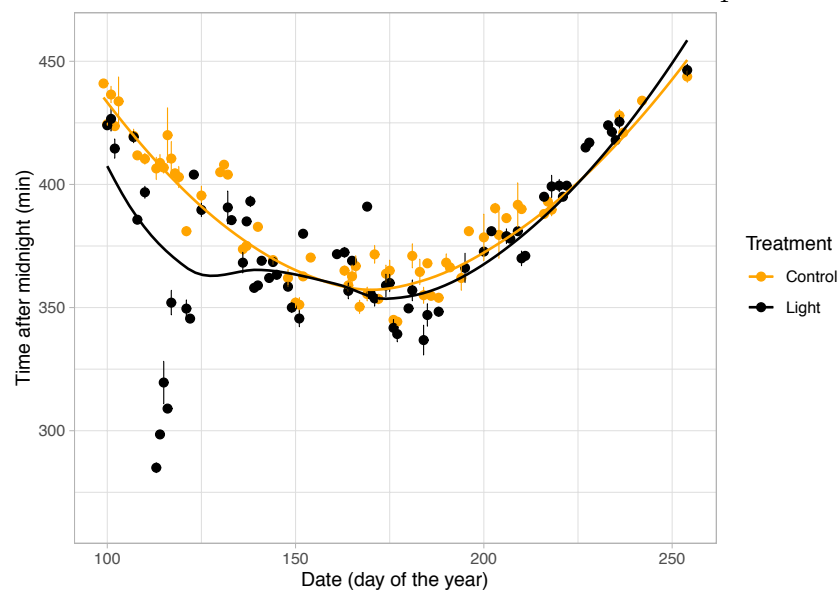


Figure 2. Effect of artificial light at night on DNAP of adult sparrows, in relation with the date. DNAP was significantly affected by the date, but not by its interaction with treatment (LMM: $\chi^2_1 = 3.037$; $p = 0.081$).



IV/ Impact de la lumière artificielle sur la reproduction des moineaux

1) *Analyses statistiques*

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R 3.4.3 (R Core Team, 2016). Les modèles testés sont présentés dans le **Tableau 3**. Les facteurs fixes testés sont : traitement (lumière ou témoin), âge des parents (1 ou 4 ans), numéro de ponte (ordre de ponte de la femelle, de 1 à 4 par femelle), taille de ponte, numéro de l'œuf (ordre par ponte), numéro de nichée (de 1 à 4 par femelle) sexe, période (matin ou soir), âge des poussins (J0, J3, J6, J9, J12, J30, J70), plume (rectrice gauche ou rectrice droite du poussin). Afin de tenir compte de la non-indépendance des œufs ou des poussins issus d'une même couple et/ou d'une même ponte/nichée, nous avons testé les facteurs aléatoires suivants : femelle (mère d'une ponte ou d'une nichée), ponte (numéro attribué à chaque ponte indépendamment de la femelle), nichée (numéro attribué à chaque nichée indépendamment de la femelle), nichoir (nichoir observé pour le temps d'incubation), individu (mâle ou femelle). Les moineaux gardant le même partenaire au cours de la saison de reproduction, la femelle a été choisie arbitrairement pour représenter le couple en facteur aléatoire. Pour chaque test, l'effet du traitement a été testé en interaction avec les autres facteurs. Pour le temps d'incubation (ratio de temps passé à incuber les œufs sur 3600 s) et le temps de nourrissage (ratio de temps passé à nourrir les poussins sur 3600 s), les triples interactions ont été testées. La sélection de modèle le plus parcimonieux s'est faite par étape, en retirant les interactions non significatives avec une p-value > 0,1.

Les effectifs testés sont récapitulés dans le **Tableau 4**. Pour simplifier la lecture et l'interprétation des résultats, nous décrivons dans chaque partie uniquement l'effet du traitement. Les effets des autres variables seront présentés dans des tableaux récapitulatifs des résultats (**Tableau 5**, **Tableau 6**). Les modèles présentés dans les tableaux correspondent aux modèles simplifiés.

Tableau 3. Tableau récapitulatif des modèles testés

| Test | Loi | Variable à expliquer | Facteurs fixes | Facteurs aléatoires |
|------|-----------|----------------------------|---|-------------------------|
| LM | Normale | Date de première ponte | Traitement, Age des parents | |
| LM | Normale | Date de dernière ponte | Traitement, Age des parents | |
| GLMM | Poisson | Durée d'incubation | Traitement, Age des parents, Numéro de ponte | Femelle |
| GLMM | Poisson | Taille de ponte | Traitement, Age des parents, Numéro de ponte | Femelle |
| LMM | Normale | Masse des œufs | Traitement, Age des parents, Numéro de ponte, Taille de ponte, Numéro de l'œuf | Femelle/Ponte |
| LMM | Normale | Longueur des œufs | Traitement, Age des parents, Numéro de ponte, Taille de ponte, Numéro de l'œuf | Femelle/Ponte |
| LMM | Normale | Largeur des œufs | Traitement, Age des parents, Numéro de ponte, Taille de ponte, Numéro de l'œuf | Femelle/Ponte |
| LMM | Normale | Temps d'incubation | Traitement, Age des parents, Sexe, Période, Numéro de ponte (1 ou 2), Taille de ponte | Nichoir/Individu |
| GLMM | Binomiale | Succès d'éclosion | Traitement, Age des parents, Numéro de ponte, Taille de ponte | Femelle/Ponte |
| LMM | Normale | Temps de nourrissage | Traitement, Age des parents, Sexe, Période, Numéro de nichée (1 ou 2), Taille de nichée | Nichoir/Individu |
| GLMM | Binomiale | Sexe ratio des poussins | Traitement, Age des parents, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| LMM | Normale | Masse des poussins | Traitement, Age des parents, Age des poussins, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| LMM | Normale | Tarse des poussins | Traitement, Age des parents, Age des poussins, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| LMM | Normale | Aile des poussins | Traitement, Age des parents, Age des poussins, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| LMM | Normale | Bec des poussins | Traitement, Age des parents, Age des poussins, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| LMM | Normale | SMI des poussins | Traitement, Age des parents, Age des poussins, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| LMM | Normale | Longueur des plumes | Traitement, Age des parents, Numéro de nichée, Taille de nichée, Plume | Femelle/Nichée/Individu |
| LMM | Normale | Densité des plumes | Traitement, Age des parents, Numéro de nichée, Taille de nichée, Plume | Femelle/Nichée/Individu |
| GLMM | Poisson | Barres d'erreur des plumes | Traitement, Age des parents, Numéro de nichée, Taille de nichée, Plume | Femelle/Nichée/Individu |

| | | | | |
|------|-----------|--------------------------|--|-------------------------|
| LMM | Normale | Hématocrite des poussins | Traitement, Age des parents, Age des poussins (J12 ou J30), Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée/Individu |
| LMM | Normale | Prise de masse J30 à J60 | Traitement, Age des parents, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| LMM | Normale | Perte de masse J60 à J61 | Traitement, Age des parents, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |
| GLMM | Binomiale | Survie des poussins | Traitement, Age des parents, Numéro de nichée, Taille de nichée | Femelle/Nichée |

LM = modèle linéaire ; LMM = modèle linéaire mixte ; GLMM = modèle généralisé mixte

2) Effets sur la phénologie et le comportement des adultes

a. Phénologie

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur les dates de première et dernière ponte, ni sur la durée d'incubation des œufs (**Tableau 5a**).

b. Taille de ponte et morphologie des œufs

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur la taille de ponte, ni sur la masse, la longueur et la largeur des œufs (**Tableau 5b**).

c. Incubation

Le traitement en interaction avec le sexe et la taille de ponte a un effet significatif sur le temps d'incubation (**Tableau 5c**). Lorsque la taille de ponte augmente, le temps d'incubation augmente pour les femelles Témoin mais pas pour les femelles Lumière (**Figure 23**). À l'inverse, le temps passé dans le nichoir par les mâles Témoin diminue avec la taille de ponte, alors qu'il augmente pour les mâles Lumière (**Figure 23**).

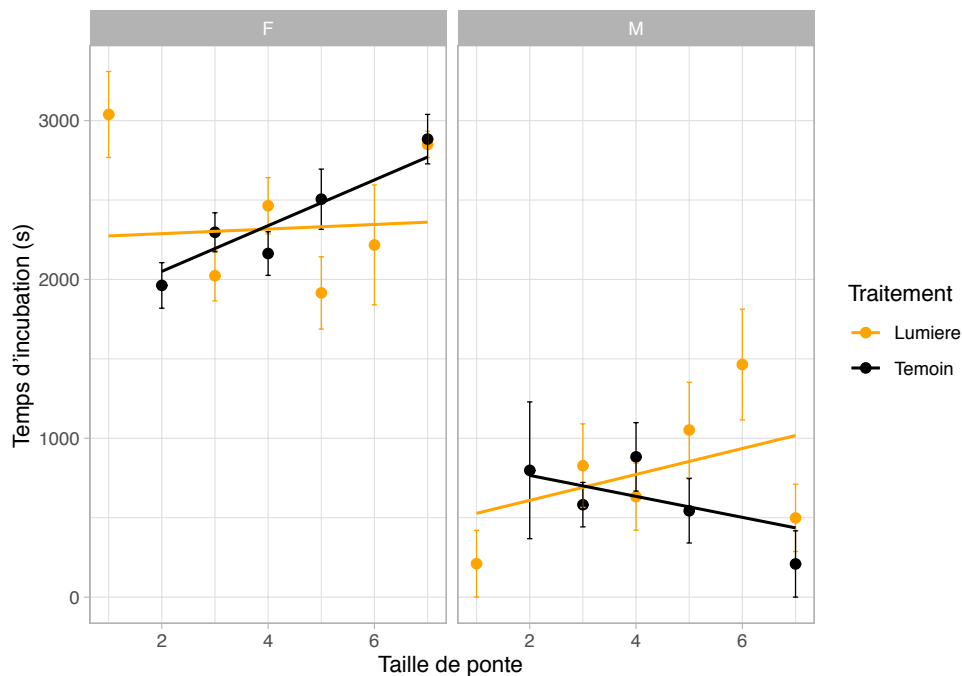


Figure 23. Temps d'incubation en secondes en fonction du traitement (Lumière ou Témoïn), du sexe et de la taille de ponte. F = femelle, M = mâle.

d. Succès d'éclosion

Le traitement en interaction avec l'âge a un effet significatif sur le succès d'éclosion (**Tableau 5d**). Le succès d'éclosion chez les individus Témoïn de 1 an est supérieur à celui chez les individus Lumière du même âge, et supérieur à celui chez les individus Témoïn de 4 ans. Également, le traitement en interaction avec la taille de ponte a un effet significatif sur le succès d'éclosion (**Tableau 5d**). Chez les individus Lumière, le succès d'éclosion est stable quelque soit la taille de ponte, alors qu'il est variable chez les individus Témoïn.

e. Nourrissage

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur la fréquence de nourrissage des poussins par les parents (**Tableau 5e**).

3) Effets sur la croissance et la condition des poussins

a. Sexe ratio

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur le sexe ratio des poussins (**Tableau 6a**).

b. Croissance

Le traitement en interaction avec l'âge des poussins a un effet significatif sur leur masse, la longueur de leur tarse et la longueur de leur bec (**Tableau 6b**). Au J9, la masse et la longueur de l'aile des poussins Lumière sont supérieures à la masse et la longueur de l'aile des poussins Témoin (**Figure 24a, b**). Aux J9 et J12, la longueur du bec des poussins Lumière est supérieure à celle des poussins Témoin (**Figure 24c**). Par contre, le traitement n'a pas d'effet significatif sur la longueur de leur tarse ni sur leur SMI (**Tableau 6b ; Figure 24d**).

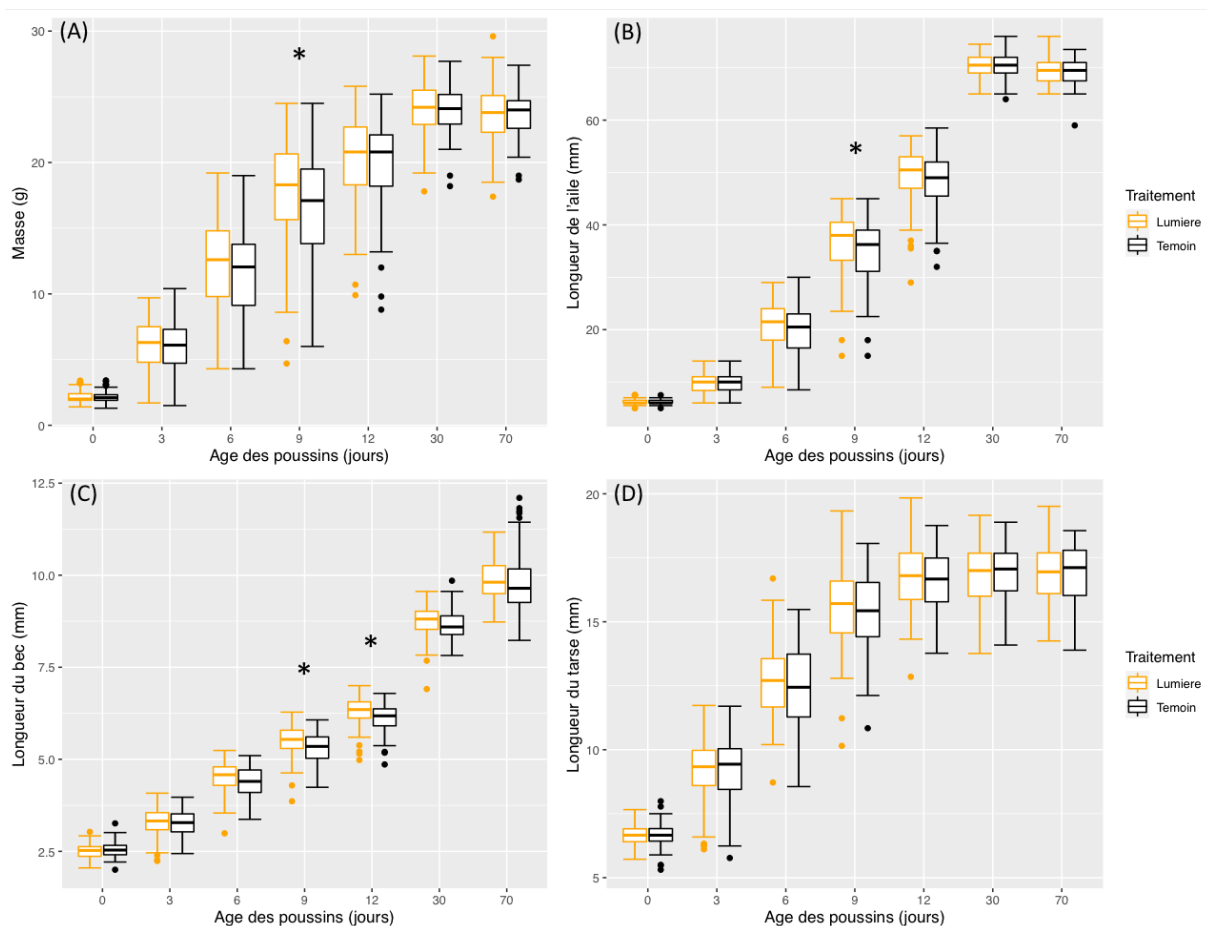


Figure 24. Croissance des poussins en fonction du traitement (Lumière ou Témoin). Chaque panneau représente (A) la masse, (B) la longueur de l'aile, (C) la longueur du bec et (D) la longueur du tarse en fonction de l'âge des poussins (jours). Les étoiles désignent les différences significatives entre poussins Lumière et poussins Témoin.

c. Morphologie des plumes

Le traitement en interaction avec la taille de nichée a un effet significatif sur la longueur des plumes (**Tableau 6c**). Chez les poussins Témoin, la longueur des plumes diminue lorsque la

taille de ponte augmente, mais pas chez les poussins Lumière (**Figure 25**). Cependant, le traitement n'a aucun effet significatif sur la densité des plumes ou le nombre de barres alaires (**Tableau 6c**).

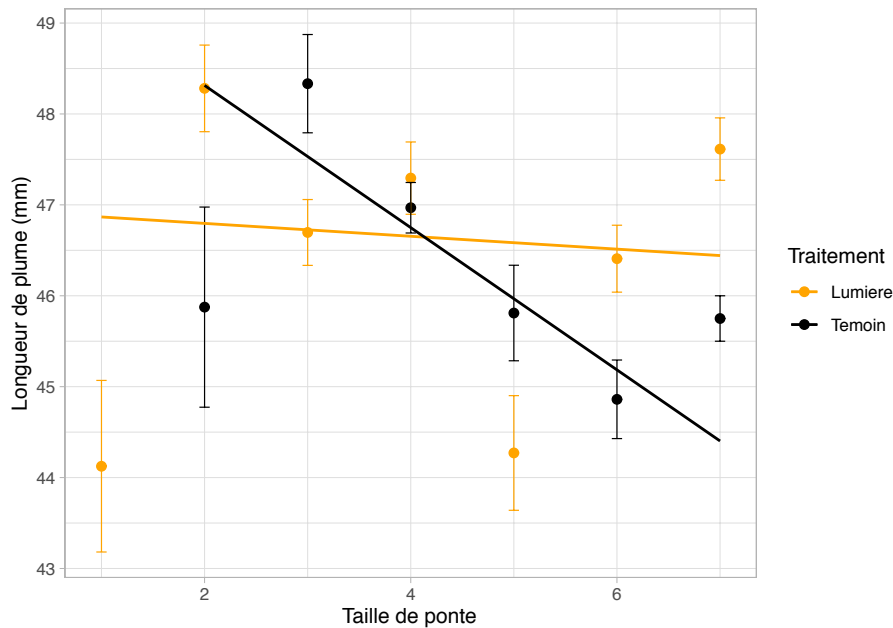


Figure 25. Longueur des plumes des poussins de 30 jours en fonction du traitement (Lumière ou Témoin) et de la taille de nichée.

d. Hématocrite

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur l'hématocrite des poussins (**Tableau 6d**).

e. Variations de masse

Le traitement en interaction avec l'âge des parents a un effet significatif sur la prise de masse des jeunes envolés entre J30 et J60 (**Tableau 6e**). En particulier, la prise de masse des envolés Lumière issus des individus de 4 ans est supérieure à celle des envolés Témoin issus des individus du même âge, et supérieure à celle des envolés Lumière issus des individus de 1 an (**Figure 26a**). Également, le traitement en interaction avec la nichée a un effet significatif sur la prise de masse des envolés entre J30 et J60 (**Tableau 6e**). Chez les envolés Lumière, la prise de masse est stable entre la première et la deuxième nichée, alors qu'elle est plus faible en deuxième nichée chez les envolés Témoin (**Figure 26b**). Enfin, le traitement en interaction avec la taille de nichée a un effet significatif sur la prise de masse des envolés entre J30 et J60

(Tableau 6e). Chez les envolés Lumière, la prise de masse augmente avec la taille de nichée, alors qu'elle diminue chez les envolés Témoin (Figure 26c).

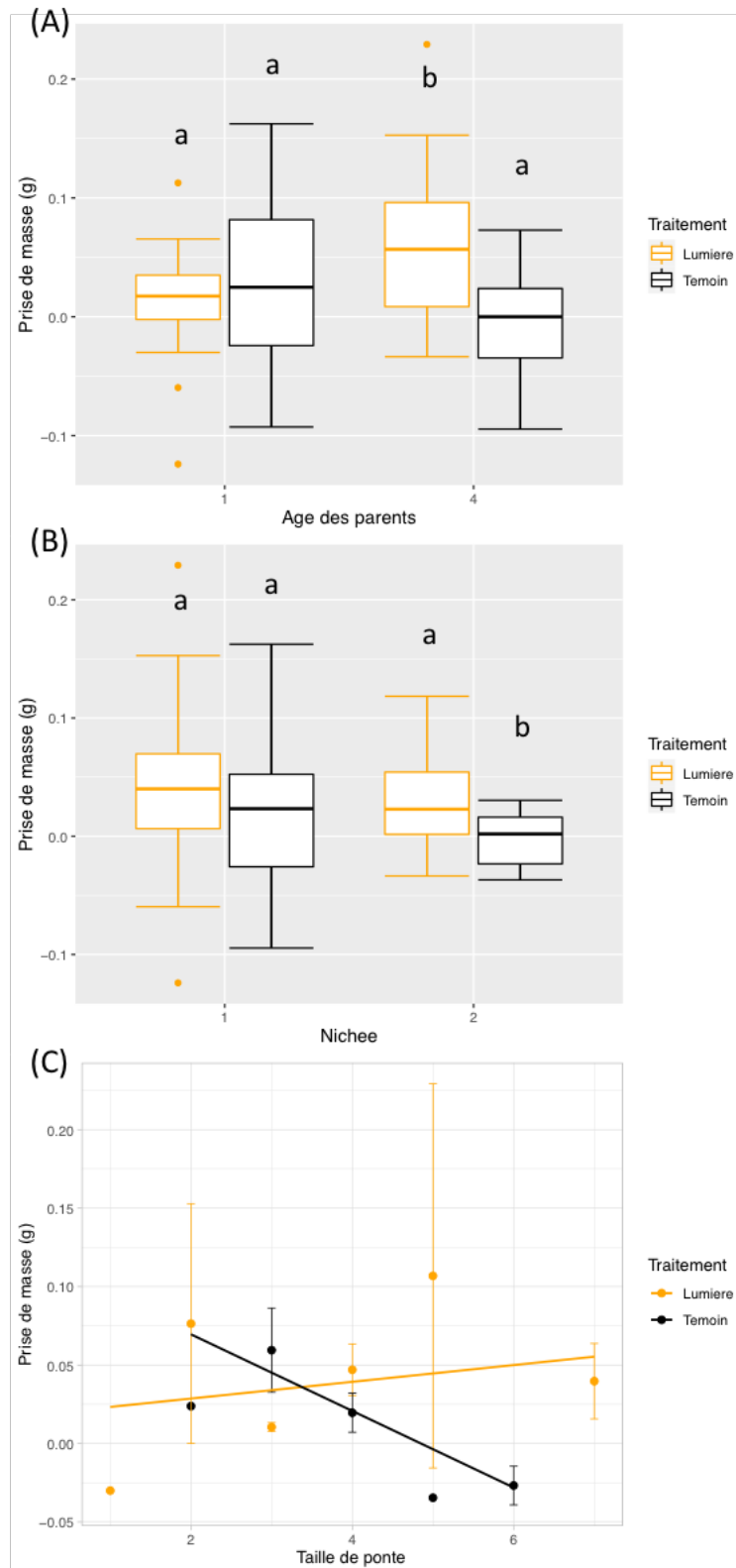


Figure 26. Prise de masse des poussins entre J30 et J60 en fonction du traitement et (A) de l'âge des parents, (B) de la nichée et (C) de la taille de nichée. Les lettres désignent les différences significatives ($a \neq b$).

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur la perte de masse suite au jeûne des poussins entre J60 et J61 (**Tableau 6e**).

f. Survie

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur la survie des poussins (**Tableau 6f**).

Tableau 4. Tableau récapitulatif des effectifs pour chaque variable testée.

| Variable à expliquer | Effectif total | Effectif Lumière | Effectif Témoin | Remarque |
|---------------------------------|----------------------------|--------------------------|---------------------------|--|
| Date de première ponte | 83 | 42 | 41 | pontes complètes |
| Date de dernière ponte | 83 | 42 | 41 | pontes complètes |
| Durée d'incubation (jours) | 83 | 42 | 41 | pontes complètes |
| Taille de ponte | 83 | 42 | 41 | pontes complètes |
| Masse des œufs | 216 | 165 | 151 | œufs des pontes fécondées |
| Longueur des œufs | 216 | 165 | 151 | œufs des pontes fécondées |
| Largeur des œufs | 216 | 165 | 151 | œufs des pontes fécondées |
| Succès d'éclosion | 415 | 218 | 197 | œufs des pontes complètes |
| Temps d'incubation (s) | 158 | 72 | 86 | pontes des nichées 1 et 2 |
| Fréquence de nourrissage | 158 | 72 | 86 | nichées 1 et 2 |
| Sexe ratio | 134 | 69 | 65 | poussins survivants à J70 |
| Masse des poussins | 1416 (246 P) | 694 (122 P) | 722 (124 P) | tous les poussins (P) |
| Longueur du tarse des poussins | 1416 (246 P) | 694 (122 P) | 722 (124 P) | tous les poussins (P) |
| Longueur de l'aile des poussins | 1416 (246 P) | 694 (122 P) | 722 (124 P) | tous les poussins (P) |
| Longueur du bec des poussins | 1416 (246 P) | 694 (122 P) | 722 (124 P) | tous les poussins (P) |
| SMI | 1416 (246 P) | 694 (122 P) | 722 (124 P) | tous les poussins (P) |
| Longueur des plumes | 328 | 166 | 162 | poussins survivants à J30 avec deux retrices entières |
| Densité des plumes | 328 | 166 | 162 | |
| Fault bars | 328 | 166 | 162 | |
| Hématocrite J12-J30 | 378 (200 J12 + 178 J30) | 189 (97 J12 + 92 J30) | 189 (103 J12 + 86 J30) | poussins survivants à J12 et à J30 |
| Prise de masse entre J60 et J30 | 71 | 34 | 37 | poussins des nichées 1 et 2 |
| Perte de masse entre J61 et J60 | 71 | 34 | 37 | poussins des nichées 1 et 2 |
| Survie des poussins | 246 | 122 | 124 | tous les poussins |

Tableau 5. Tableau récapitulatif des résultats des modèles statistiques pour les adultes.

Les interactions avec une p-value > 0,1 ont été supprimées du modèle final. Pour le temps d'incubation, seules les interactions significatives sont présentées dans le tableau. I = individus, F = femelles, M = mâles, F4 = femelles de 4 ans, F1 = femelles de 1 an, FT = femelles Témoin, FL = femelles Lumière, MT = mâles Témoin, ML = mâles Lumières, TT1 = individus Témoin de 1 an, TL1 = individus Lumières de 1 an, TT4 = individus Témoin de 4 ans.

| Test | Variable à expliquer | Variabes explicatives | df | F-value | P-value | Description de l'effet |
|------------------|----------------------------|-----------------------|--------|---------|---|---|
| a | Date de première ponte | Traitement | 1,22 | 0,236 | 0,632 | |
| | | Age | 1,22 | 25,464 | < 0,001 | F4 commencent à pondre plus tôt que F1 |
| | Date de dernière ponte | Traitement | 1,19 | 0,353 | 0,559 | |
| | | Age | 1,19 | 21,194 | < 0,001 | F4 finissent de pondre plus tard que F1 |
| | | Traitement*Age | 1,19 | 3,872 | 0,064 | |
| Test | Variable à expliquer | Variabes explicatives | df | Chisq | P-value | Description de l'effet |
| b | Durée d'incubation (jours) | Traitement | 1 | 0,007 | 0,935 | |
| | | Age | 1 | 0,082 | 0,775 | |
| | | Numéro de ponte | 5 | 5,791 | 0,327 | |
| | Taille de ponte | Traitement | 1 | 0,886 | 0,346 | |
| | | Age | 1 | 9,042 | 0,003 | F4 ont des pontes plus grosses que F1 |
| | Masse des œufs | Numéro de ponte | 6 | 4,837 | 0,565 | |
| | | Traitement | 1 | 0,915 | 0,339 | |
| | | Age | 1 | 0,004 | 0,951 | |
| | | Numéro de ponte | 1 | 1,365 | 0,243 | |
| | | Taille de ponte | 1 | 0,630 | 0,427 | |
| | | Numéro de l'oeuf | 1 | 49,408 | < 0,001 | masse de l'œuf augmente du premier au dernier œuf |
| | Longueur des œufs | Traitement | 1 | 0,156 | 0,693 | |
| | | Age | 1 | 0,272 | 0,602 | |
| | | Numéro de ponte | 1 | 2,979 | 0,084 | |
| | | Taille de ponte | 1 | 0,911 | 0,340 | |
| | | Numéro de l'oeuf | 1 | 9,633 | 0,002 | longueur de l'œuf diminue du premier au dernier œuf |
| | Largeur des œufs | Traitement | 1 | 1,634 | 0,201 | |
| | | Age | 1 | 0,080 | 0,777 | |
| | | Numéro de ponte | 1 | 1,170 | 0,279 | |
| Taille de ponte | | 1 | 0,456 | 0,500 | | |
| Numéro de l'oeuf | | 1 | 22,614 | < 0,001 | largeur de l'œuf augmente du premier au dernier œuf | |
| c | Temps d'incubation (s) | Traitement | 1 | 0,272 | 0,602 | |
| | | Age | 1 | 0,004 | 0,949 | |
| | | Sexe | 1 | 230,543 | < 0,001 | F incubent plus longtemps que M |
| | | Période | 1 | 18,891 | < 0,001 | I incubent plus longtemps le matin que le soir |

| | | | | | | |
|---|--------------------------|--------------------------------------|---|--------|---------|---|
| | | Numéro de ponte (fécondée) | 1 | 0,171 | 0,680 | |
| | | Taille de ponte | 1 | 1,416 | 0,234 | |
| | | Age*Sexe | 1 | 13,493 | < 0,001 | F4 incubent plus longtemps que F1 |
| | | Sexe*Période | 1 | 30,501 | < 0,001 | M incubent plus longtemps le matin que le soir |
| | | Sexe*Nichée | 1 | 13,296 | < 0,001 | F incubent moins longtemps en ponte 2 qu'en ponte 1, inverse pour M |
| | | Traitement*Sexe*Taille de ponte | 1 | 4,346 | 0,037 | temps d'incubation augmente avec la taille de ponte pour FT mais pas pour FL ; temps d'incubation diminue avec la taille de ponte pour MT et augmente pour ML |
| | | Sexe*Numéro de ponte*Taille de ponte | 1 | 5,768 | 0,016 | temps d'incubation F en ponte 2 augmente avec la taille de ponte, alors qu'elle est plus variable en ponte 1 ; temps d'incubation M en ponte 2 est variable alors qu'elle est stable en ponte 1 |
| d | Succès d'éclosion | Traitement | 1 | 2,481 | 0,115 | |
| | | Age | 1 | 1,714 | 0,190 | |
| | | Numéro de ponte | 6 | 3,560 | 0,736 | |
| | | Taille de ponte | 1 | 1,208 | 0,272 | |
| | | Traitement*Age | 1 | 4,268 | 0,039 | succès d'éclosion chez TT1 est supérieur à celui chez TL1, et supérieur à celui chez TT4 |
| | | Traitement*Numéro de ponte | 1 | 9,000 | 0,061 | |
| | | Traitement*Taille de ponte | 4 | 5,116 | 0,024 | |
| e | Fréquence de nourrissage | Traitement | 1 | 0,511 | 0,475 | |
| | | Age | 1 | 0,015 | 0,904 | |
| | | Sexe | 1 | 9,480 | 0,002 | F nourrissent plus fréquemment que M |
| | | Période | 1 | 18,329 | < 0,001 | I nourrissent plus fréquemment le matin que le soir |
| | | Numéro de nichée | 1 | 1,101 | 0,294 | |
| | | Taille de nichée | 1 | 24,669 | < 0,001 | fréquence de nourrissage augmente avec la taille de nichée |
| | | Age*Période | 1 | 5,307 | 0,021 | F1 nourrissent plus fréquemment le matin que le soir |

Tableau 6. Tableau récapitulatif des résultats des modèles statistiques pour les poussins.

Les interactions avec une p-value > 0,1 ont été supprimées du modèle final. P = poussins, PT = poussins Témoin, PL = poussins Lumière, P4 = poussins issus d'individus de 4 ans, P1 = poussins issus d'individus de 1 an, ET = envolés Témoin, EL = envolés Lumière, ET4 = envolés Témoin issus d'individus de 4 ans, EL4 = envolés Lumières issus d'individus de 4 ans, EL1 = envolés Lumière issus d'individus de 1 an.

| Test | Variable à expliquer | Variabes explicatives | df | Chisq | P-value | Description de l'effet |
|------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|------------|-----------|--|---|
| a | Sexe ratio | Traitement | 1 | 0,065 | 0,799 | |
| | | Age des parents | 1 | 0,048 | 0,827 | |
| | | Numéro de nichée | 3 | 1,564 | 0,668 | |
| | | Taille de nichée | 1 | 0,161 | 0,688 | |
| | | Traitement*Age des parents | 1 | 3,737 | 0,053 | |
| b | Masse des poussins | Traitement | 1 | 1,627 | 0,202 | |
| | | Age des parents | 1 | 0,000 | 0,986 | |
| | | Age des poussins | 6 | 22877,897 | < 0,001 | masse P croît jusqu'à J30, puis stable à J70 |
| | | Numéro de nichée | 3 | 11,312 | 0,010 | masse P nichée 3 est inférieure à celle des P des autres nichées |
| | | Taille de nichée | 1 | 1,286 | 0,257 | |
| | Longueur du tarse des poussins | Traitement*Age des poussins | 6 | 11,996 | 0,062 | masse PL à J9 est supérieure à celle des PT |
| | | Traitement | 1 | 0,357 | 0,550 | |
| | | Age des parents | 1 | 0,451 | 0,502 | |
| | | Age des poussins | 6 | 37539,370 | < 0,001 | longueur du tarse P croît jusqu'à J12, puis est stable à J30 et J70 |
| | | Numéro de nichée | 3 | 1,963 | 0,580 | |
| | Longueur de l'aile des poussins | Taille de nichée | 1 | 0,204 | 0,652 | |
| | | Traitement | 1 | 0,818 | 0,366 | |
| | | Age des parents | 1 | 0,366 | 0,545 | |
| | | Age des poussins | 6 | 97641,249 | < 0,001 | longueur de l'aile P croît jusqu'à J30, puis est stable à J70 |
| | | Numéro de nichée | 3 | 1,601 | 0,659 | |
| Taille de nichée | | 1 | 0,571 | 0,450 | | |
| Traitement*Age des poussins | | 6 | 16,233 | 0,013 | longueur de l'aile PL à J9 est supérieure à celle des PT | |
| Longueur du bec des poussins | Traitement*Numéro de nichée | 3 | 7,740 | 0,052 | | |
| | Traitement*Taille de nichée | 1 | 2,757 | 0,097 | | |
| | Traitement | 1 | 1,873 | 0,171 | | |
| | Age des parents | 1 | 0,072 | 0,788 | | |
| | Age des poussins | 6 | 61476,0,20 | < 0,001 | longueur du bec P croît jusqu'à J70 | |

| | | | | | | |
|---|---------------------|-----------------------------|---|-----------|---------|---|
| | | Numéro de nichée | 3 | 2,517 | 0,472 | |
| | | Taille de nichée | 1 | 1,446 | 0,229 | |
| | | Traitement*Age des poussins | 6 | 20,864 | 0,002 | longueur du bec PL à J9 et J12 est supérieure à celle des PT |
| | SMI des poussins | Traitement | 1 | 0,049 | 0,825 | |
| | | Age des parents | 1 | 0,705 | 0,401 | |
| | | Age des poussins | 6 | 32431,163 | < 0,001 | SMI des P croît jusqu'à J30, puis stable à J70 |
| | | Numéro de nichée | 3 | 30,107 | < 0,001 | SMI des P de la nichée 3 est inférieur à celui des P des autres nichées |
| | | Taille de nichée | 1 | 0,298 | 0,585 | |
| | | Traitement*Numéro de nichée | 3 | 7,257 | 0,064 | |
| c | Longueur des plumes | Traitement | 1 | 0,603 | 0,437 | |
| | | Age des parents | 1 | 0,888 | 0,346 | |
| | | Numéro de Nichée | 3 | 6,051 | 0,109 | |
| | | Taille de nichée | 1 | 6,889 | 0,009 | |
| | | Plume | 1 | 0,628 | 0,428 | |
| | | Traitement*Taille de nichée | 1 | 4,009 | 0,045 | longueur des plumes des PT diminue lorsque la taille de ponte augmente, mais pas celle des PL |
| | | Traitement*Plume | 1 | 3,269 | 0,071 | |
| | Densité des plumes | Traitement | 1 | 0,332 | 0,565 | |
| | | Age des parents | 1 | 6,819 | 0,009 | densité de plume P4 est supérieure à celle des P1 |
| | | Numéro de Nichée | 3 | 1,538 | 0,674 | |
| | | Taille de nichée | 1 | 0,183 | 0,674 | |
| | | Plume | 1 | 7,767 | 0,005 | densité de la plume droite est supérieure à celle de la plume gauche |
| | Fault bars | Traitement | 1 | 1,038 | 0,308 | |
| | | Age des parents | 1 | 3,278 | 0,070 | |
| | | Numéro de Nichée | 3 | 3,690 | 0,297 | |
| | | Taille de nichée | 1 | 14,998 | < 0,001 | nombre de barres d'erreurs diminue de 1 à 2 P par nichée, augmente de 2 à 6 P puis diminue de 6 à 7 P |
| | | Plume | 1 | 0,120 | 0,729 | |
| d | Hématocrite J12-J30 | Traitement | 1 | 0,074 | 0,786 | |
| | | Age des parents | 1 | 0,056 | 0,813 | |
| | | Age des poussins | 1 | 237,842 | < 0,001 | hématocrite P de J30 est supérieure à celle des P de J12 |
| | | Numéro de nichée | 3 | 8,373 | 0,039 | hématocrite diminue de la première à la dernière nichée |
| | | Taille de nichée | 1 | 7,439 | 0,006 | hématocrite des nichées de 5 à 7 P est inférieure à celle des nichées de 1 à 4 P |

| | | | | | | | |
|------------------|---------------------------|--------------------------------|-----------------|-------|--|--|--|
| e | Prise de masse J60-J30 | Traitement | 1 | 2,123 | 0,145 | | |
| | | Age des parents | 1 | 1,605 | 0,205 | | |
| | | Numéro de Nichée | 1 | 1,010 | 0,315 | | |
| | | Taille de nichée | 1 | 0,151 | 0,698 | | |
| | | Traitement*Age des parents | 1 | 5,687 | 0,017 | prise de masse EL4 est supérieure à celle des ET4, et supérieure à celle des EL1 | |
| | | Traitement*Numéro de nichée | 1 | 4,133 | 0,042 | prise de masse est stable entre les nichées 1 et 2 chez EL, alors qu'elle est plus faible en nichée 2 chez ET | |
| f | Perte de masse J61-J60 | Traitement | 1 | 0,683 | 0,409 | | |
| | | Age des parents | 1 | 0,011 | 0,918 | | |
| | | Numéro de Nichée | 1 | 0,643 | 0,423 | | |
| | | Taille de nichée | 1 | 1,025 | 0,311 | | |
| | | Survie des poussins | Traitement | 1 | 0,366 | 0,545 | |
| | | | Age des parents | 1 | 1,240 | 0,266 | |
| Numéro de Nichée | 3 | | 11,069 | 0,011 | survie P diminue de la nichée 1 à la nichée 3, stable entre les nichées 3 et 4 | | |
| | | Taille de nichée | 1 | 0,335 | 0,563 | | |

V/ Conclusion

Dans ce troisième chapitre, nous avons testé les réponses comportementales et morphologiques des moineaux à la pollution lumineuse. A l'aide d'une étude expérimentale réalisée sur toute la saison de reproduction des moineaux, nous avons obtenu les résultats suivants :

- 1) Le traitement lumineux impacte les horaires de début et de fin d'activité des oiseaux. Notamment, les moineaux Lumière au stade « pré-reproduction » sont actifs plus tôt et plus tard que les moineaux Témoin, et ont donc un temps de repos moins long. De plus, l'effet du traitement varie avec la date, les moineaux Lumière se levant plus tôt que les moineaux Témoin en avril-juillet mais pas en août-septembre. Ainsi, l'exposition à la lumière nocturne perturbe la perception du lever du jour par les moineaux, qui rallongent leur période d'activité journalière.
- 2) Le traitement lumineux n'affecte pas les dates de ponte, la durée d'incubation, la taille de ponte, la taille et la masse des œufs, ni le comportement de nourrissage des parents. Le traitement lumineux affecte légèrement le comportement d'incubation des femelles, les femelles exposées à l'éclairage nocturne passent plus de temps à incuber lorsque la taille de ponte est plus importante, contrairement aux femelles non exposées pour lesquelles le temps d'incubation diminue avec la taille de ponte. Le traitement lumineux affecte également le succès d'éclosion chez les individus de 1 an, qui est plus faible pour les individus exposés que pour les individus non exposés. Ainsi, le traitement lumineux semble influencer le comportement des adultes et leur succès reproducteur, mais ses effets restent modérés et dépendent fortement d'autres facteurs comme l'âge des oiseaux ou la taille de ponte.
- 3) Le traitement lumineux n'affecte pas le sexe ratio, la densité des plumes, le nombre de barres alaires des plumes, l'hématocrite des poussins ni leur survie. Par contre, le traitement lumineux impacte légèrement la croissance. En particulier, les poussins Lumière à J9 ont une masse, une longueur d'aile et une longueur de bec plus importantes que les poussins Témoin à J9. La longueur du bec des poussins Lumière est aussi plus importante à J12 que celle des poussins Témoin. Aussi, le traitement lumineux affecte la longueur de la plume, celle-ci variant différemment selon la taille de nichée entre traitements Lumière et Témoin. Enfin, le traitement lumineux affecte la prise de masse des envolés entre J30 et J60, les envolés Lumière montrant globalement une prise de masse plus importante que les envolés Témoin en fonction de l'âge des parents, de la nichée et de la taille de ponte. Ainsi, le traitement lumineux ne semble pas avoir d'effets

négatifs sur le développement et la survie des poussins, et ceux-ci semblent même être impactés positivement par le traitement lumineux, les poussins exposés à la lumière nocturne montrant une croissance plus importante à certains âges.

Enfin, cette étude expérimentale montre que l'exposition à la lumière artificielle, même sur une courte durée, peut impacter le comportement des moineaux, notamment en augmentant leur période d'activité journalière. Cependant, la lumière artificielle impacte peu leur comportement de reproduction et leur succès reproducteur sur une saison, la condition et le taux de survie des poussins étant similaires entre les deux groupes.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES



Pigeon ramier mâle construisant son nid, Niort (Nouvelle-Aquitaine, France)

« Les choses les plus précieuses ne sont pas celles qu'on achète. »

Albert EINSTEIN (1879-1955)

Cette thèse avait pour objectif d'évaluer les bénéfices et contraintes du milieu urbain pour les oiseaux. Pour cela, nous avons utilisé trois approches complémentaires : une approche de terrain consistant en un suivi de la biodiversité, une approche de terrain de comparaison des populations urbaines et rurales, et une approche expérimentale d'évaluation des contraintes du milieu urbain sur les individus. La première approche visait à déterminer comment l'intégration de la végétation en ville peut bénéficier ou non à la biodiversité aviaire. La deuxième approche servait à vérifier si les contraintes du milieu urbain entraînaient une réponse au stress plus importante chez les moineaux. Enfin, la dernière approche permettait de mieux comprendre les effets des contraintes sur la survie et la reproduction des individus.

L'augmentation de la continuité végétale et aquatique pour augmenter la biodiversité

L'étude de suivi de la biodiversité aviaire à Niort a permis de mettre en avant les bénéfices des infrastructures vertes et des corridors écologiques pour les oiseaux (**Article 1**). En particulier, nous avons montré que la richesse et la diversité des espèces d'oiseaux à Niort sont positivement impactées par la présence de végétation basse et la proximité d'un corridor écologique, offrant à la fois une ressource en eau (rivière) et une végétation haute (berges). En particulier, le corridor permet aux espèces les moins adaptées au milieu urbain de se déplacer et de s'installer plus facilement dans la ville. Concernant les oiseaux communs, leur présence en ville est fortement influencée par les habitats de bordure, car leur diversité augmente à proximité de celle-ci, indiquant que l'habitat urbain y est plus perméable. À l'inverse, les oiseaux communs tendent à éviter les surfaces artificielles et le centre-ville, car la richesse en espèces d'oiseaux diminue avec la proportion de surfaces artificielles et vers le centre. De manière générale, notre étude confirme que la présence d'espaces verts est essentielle à la présence des oiseaux en ville, y compris ceux considérés comme les plus adaptés, tels que les moineaux domestiques (Chamberlain et al, 2007 ; Murgui, 2009 ; Ortega-Álvarez et al, 2009 ; Aida et al, 2016 ; Moudrá et al, 2018 ; Callaghan et al, 2019b ; Liu et al, 2019 ; Zuñiga-Palacios et al, 2020). La diminution de la biodiversité aviaire avec l'augmentation en surfaces artificielles renforce l'idée que ces surfaces sont associées à des contraintes importantes pour les oiseaux (Benítez-López et al, 2010 ; Müller et al, 2018 ; Carvajal-Castro et al, 2019 ; Bernat-Ponce et al, 2020). Également, notre étude confirme l'importance d'augmenter la connectivité des espaces verts en ville pour favoriser la biodiversité aviaire. La connectivité peut être augmentée par les corridors écologiques, mais ceux-ci sont parfois sujets à controverse (Beier & Noss, 1998 ; Gilbert-Norton et al, 2010). Certaines études alertent notamment sur le fait que l'augmentation de la connectivité par les corridors peut favoriser le déplacement des prédateurs

et des pathogènes (Haddad et al, 2014 ; Garmendia et al, 2016 ; Peng et al, 2017). Néanmoins, l'effet positif du corridor écologique montré ici sur la biodiversité aviaire en ville suggère que les effets potentiellement délétères des corridors sont peu impactants par rapport aux effets bénéfiques sur la biodiversité. Si de précédentes études ont déjà montré des effets bénéfiques des corridors écologiques sur la richesse spécifique des oiseaux en ville (Stagoll et al, 2010 ; Shanahan et al, 2011 ; Kang et al, 2015 ; Matsuba et al, 2016), notre étude est la première à l'échelle de l'Europe à montrer que ceux-ci favorisent la présence d'espèces moins adaptées au milieu urbain. Dans le cas de la ville de Niort, le corridor écologique offre à la fois une continuité de la végétation et du milieu aquatique. L'apport de ces deux types de ressources multiplie les chances de survie des oiseaux spécifiques de ces milieux (Gillies & Clair, 2008), et ceci devrait être considérée dans les politiques de réaménagement des villes pour la préservation de la biodiversité. De plus, la réflexion sur la connectivité des habitats naturels au sein de la ville doit prendre en compte les habitats limitrophes de la ville. Niort est bordée par des terres agricoles et des zones humides, et cette diversité d'habitats peut favoriser la diversité des espèces. Dans notre étude, nous avons pu observer une plus forte diversité d'espèces à proximité du corridor et/ou de la bordure. Cependant, notre étude s'est déroulée sur seulement trois mois au cours de la saison de reproduction, or il se peut que la diversité et la localisation des espèces en ville varient en fonction de la période de l'année (Caula et al, 2008 ; Von Post et al, 2013 ; Matsuba et al, 2016). Dans de futures études, il serait intéressant d'étudier les déplacements des différentes espèces d'oiseaux au sein de la ville mais également entre l'extérieur et l'intérieur de la ville. Ceci permettrait de mesurer le niveau réel de connectivité des infrastructures vertes entre elles et avec les habitats de bordure. Finalement, cette étude a permis de confirmer l'intérêt de considérer l'ensemble d'une ville dans les études de biodiversité urbaine. Les espaces verts à Niort sont répartis un peu partout dans la ville, et le corridor écologique traverse à la fois le centre-ville et la zone péri-urbaine. Aussi, d'autres études devraient être menées sur des villes de même taille, afin de comparer la répartition des espèces d'oiseaux entre les villes et pouvoir adopter un plan de gestion commun ou au contraire adapté à chaque ville.

Les conditions du milieu urbain sont stressantes pour les moineaux en développement

La deuxième étude de terrain qui était une étude corrélative nous a permis d'évaluer l'état des populations d'oiseaux présentes en ville. En particulier, la mesure du taux de CORT dans les plumes des moineaux nous révèle que le milieu urbain peut être particulièrement stressant pour les poussins au nid, le niveau de stress de ces derniers augmentant avec le degré d'urbanisation

(**Article 2**). Cependant, l'augmentation du taux de CORT avec le degré d'urbanisation ne se retrouve pas dans les plumes des adultes. Dans une précédente étude, Meillère et al (2015b) ont montré une absence d'effet du degré d'urbanisation sur le taux de CORT dans le sang des moineaux adultes. Aussi, notre résultat sur les adultes confirme que le milieu urbain ne semble pas influencer leur niveau de stress. Grâce à notre étude, les moineaux se révèlent être plus sensibles aux contraintes du milieu urbain au cours du développement. Bien que nous n'ayons pas établi de corrélation entre le taux de CORT dans les plumes des juvéniles et leur condition corporelle, les précédentes études menées sur le terrain suggèrent que le développement des moineaux est fortement impacté par les conditions du milieu urbain (Liker et al, 2008 ; Meillère et al, 2015b, 2017). En particulier, l'étude de Meillère et al (2015b) a démontré que les moineaux en ville étaient plus petits et plus légers, et que les juvéniles étaient plus « gras » que leurs cousins ruraux. Ces résultats suggèrent un stress nutritionnel chez les poussins au nid, mais les autres conditions du milieu urbain également peuvent également impacter leur développement, comme le bruit, la lumière ou la pollution chimique (Eeva & Lehtikoinen, 1996 ; Crino et al, 2013 ; Raap et al, 2016a ; Kleist et al, 2018). Aussi, la corrélation établie entre le taux de CORT dans les plumes des juvéniles et l'augmentation de la CORT dans le sang en réponse à un stress suggère que l'exposition au stress au cours du développement entraîne une réponse au stress plus forte au stade juvénile. Cependant, notre étude ne permet pas de savoir si cette augmentation des taux de CORT impacte la survie des juvéniles. Des précédentes études ont démontré qu'une exposition précoce à des taux de CORT élevés pouvait impacter négativement la survie des oiseaux (Kitaysky et al, 2003 ; Blas et al, 2007 ; Schoech et al, 2011), et notamment des moineaux (Grace et al, 2017). Aussi, il se peut que l'exposition au stress des poussins en milieu urbain diminue leurs chances de survie au nid et/ou post-envol, et que les individus échantillonnés soient uniquement les individus qui ont survécu et donc les plus tolérants au stress. Pour vérifier cela, il faudrait réaliser un suivi de la survie des moineaux en ville, de leur développement au nid jusqu'à l'âge adulte. Ce suivi permettrait d'évaluer l'impact réel du stress exprimé au cours du développement. Néanmoins, il reste difficile de réaliser des suivis des populations urbaines, car les nids en ville sont parfois difficiles d'accès, les moineaux construisant leurs nids en hauteur dans les ouvertures de bâtiments, dans les murs ou sous les toits (Anderson, 2006 ; Summers-Smith, 2009). De plus, les captures d'individus sont parfois compliquées à réaliser du fait de l'activité humaine (circulation des voitures, des vélos, des piétons...). Finalement, ces résultats confirment l'intérêt de prendre en compte le degré d'urbanisation de chaque site dans les études comparatives, et de ne pas simplement classer les sites en urbain ou rural. Dans notre étude, nous avons établi un gradient

d'urbanisation sur 14 sites. A l'avenir, il serait intéressant de multiplier les sites d'étude afin d'obtenir un gradient d'urbanisation beaucoup plus large et ainsi mieux comprendre les variations du niveau de CORT. Notamment, une étude à l'échelle européenne portée sur différentes espèces permettrait de vérifier si la tendance observée chez les moineaux domestiques se retrouve dans d'autres pays et chez d'autres espèces, ou si les valeurs de CORT obtenues dans notre étude reflètent uniquement l'état de stress des populations françaises de moineaux domestiques au cours de l'année d'étude (2013).

Des réponses physiologiques rapides des moineaux à une contrainte environnementale

Face aux difficultés parfois rencontrées sur le terrain, les études expérimentales sont une bonne solution pour compléter les connaissances. L'étude expérimentale des effets d'une déshydratation nous a permis de mettre en avant des réponses rapides des moineaux aux conditions contraignantes de l'environnement (**Article 3**). Notamment, la privation en eau durant plusieurs heures entraîne une perte de masse rapide des moineaux adultes. Cette perte de masse s'accompagne de réponses physiologiques : augmentation du taux de CORT basal dans le plasma, augmentation de l'hématocrite et de l'osmolalité, diminution de la production de fèces. Ces réponses semblent être mises en place pour limiter les pertes en eau, et témoignent d'un stress hydrique ou stress osmotique ressenti par les oiseaux. Si de précédentes études ont étudié les réponses physiologiques des oiseaux à un stress osmotique par augmentation de la salinité (Allen et al, 1975 ; Arad & Skadhauge, 1984 ; Gutiérrez et al, 2012 ; Peña-Villalobos et al, 2013), notre étude est la première à démontrer expérimentalement les effets physiologiques d'une privation en eau chez un passereau. Notamment, la privation en eau déclenche une augmentation du taux de CORT basal chez les moineaux, mais nous n'avons pas observé d'augmentation significative du taux de CORT après stress de capture. Ceci suggère que la CORT ici n'est pas mobilisée dans un mécanisme de réponse au stress, mais dans un mécanisme de réponse métabolique, car la CORT est un minéralocorticoïde et sa production permet d'augmenter la réabsorption d'eau (Allen et al, 1975 ; Bradshaw, 1975). De plus, lorsque l'eau est de nouveau disponible, les oiseaux déshydratés connaissent un gain de masse et le nombre de fèces produites redevient similaire à celui des oiseaux témoins, alors que ces derniers voient leur masse diminuer. Cela renforce l'idée que le stress de capture est minimisé par rapport au stress osmotique causé par la perte en eau chez les oiseaux expérimentaux. Également, ces résultats démontrent que les effets d'un stress hydrique peuvent être contrebalancés rapidement si la contrainte est relativement brève. Cependant, si la contrainte perdure, l'élévation du taux de CORT peut avoir de lourdes conséquences sur la fitness des

individus (Bonier et al, 2009 ; Romero et al, 2009). Dans le cas d'une privation en eau, la contrainte elle-même menace directement la survie des individus. Lors des périodes de sécheresse, la ressource en eau peut être limitée durant plusieurs jours voire plusieurs semaines. Une étude récente a montré que les oiseaux sont capables d'anticiper les changements imprévisibles de la disponibilité en nourriture en augmentant leur prise de masse (Van Berkel et al, 2018). Il serait intéressant de tester cette capacité d'anticipation sur la disponibilité en eau. En effet, la disponibilité en eau en milieu urbain peut varier de façon plus aléatoire que dans le milieu naturel, du fait des changements constants de l'environnement urbain effectués par l'Homme. Aussi, il est difficile de connaître la quantité d'eau de bonne qualité disponible en temps réel pour les oiseaux. Des études visant à comparer l'état hydrique (osmolalité, hémocrite, etc.) des oiseaux urbains et des oiseaux ruraux permettrait de vérifier si les oiseaux urbains « souffrent » d'un manque d'eau. Notamment, ces études pourraient être réalisées au cours des périodes de sécheresse afin d'évaluer le niveau de stress hydrique exprimé par les deux groupes de populations.

Des effets de la pollution lumineuse sur l'activité et la croissance des moineaux

Finally, la deuxième étude expérimentale nous a permis de tester les effets d'un facteur du milieu urbain, en l'isolant des autres facteurs. En reproduisant un éclairage nocturne dans des volières extérieures, nous avons pu observer des effets sur le comportement des moineaux en reproduction, et sur la croissance des poussins (**Article 4**). L'effet majeur de cet éclairage artificiel est l'augmentation de la durée d'activité journalière des moineaux, ceux-ci se levant plus tôt en réponse à la perturbation de la photopériode. Cet effet semble cependant moins persistant en fin de saison de reproduction, les oiseaux éprouvant peut-être une fatigue physiologique en fin de reproduction du fait des coûts énergétiques associés à cette période (Anderson, 2006). Également, les moineaux possédant une flexibilité comportementale peuvent démontrer une habitude au traitement lumineux (Vincze et al, 2016). D'autres études ont montré une augmentation du temps d'activité des moineaux en réponse à l'éclairage par LEDs, mais celles-ci se sont déroulées sur une période beaucoup plus courte (un mois, contre six mois dans notre étude) et les oiseaux étaient directement exposés au traitement lumineux durant leur sommeil (Raap et al, 2015 ; De Jong et al, 2016). Aussi, notre étude est la première à montrer un effet de l'éclairage nocturne par LEDs sur l'activité des moineaux au cours de la reproduction. De plus, bien que nous n'ayons pas montré d'effet significatif sur la fréquence de nourrissage des poussins de 6 jours par les parents, l'augmentation de la croissance des poussins à 9 et 12 jours (Partie IV du Chapitre 3) suggère que les parents modifient leur fréquence de

nourrissage plus tard. Notamment, une précédente étude expérimentale a montré que les mésanges charbonnières exposées à la lumière artificielle augmentaient leur fréquence de nourrissage lorsque les poussins avaient entre 9 et 16 jours (Titulaer et al, 2012). Cependant, dans leur étude, Titulaer et al (2012) n'ont pas observé de différence de croissance chez les poussins. Or, contrairement à notre étude, leur étude s'est déroulée en milieu naturel où les mésanges pouvaient trouver de nombreux insectes pour nourrir leurs poussins, quelque soit le traitement lumineux. Dans les volières, les poussins étaient principalement nourris avec des larves de mouches. L'éclairage nocturne dans les volières expérimentales a pu attirer des insectes avec lesquels les parents ont nourri leurs poussins, leur offrant une source de protéine supplémentaire (Negro & Bustamante, 2000 ; Lebbin et al, 2007). Néanmoins, cet effet positif sur la croissance aux jours 9 et 12 disparaît aux jours suivants et n'est pas associé à une meilleure condition corporelle (SMI), un meilleur état de santé (hématocrite) ni une meilleure survie des poussins. Dans une précédente étude, Raap et al (2016a ou b) ont montré que le traitement lumineux diminuait le gain de masse des poussins entre 13 et 15 jours durant la croissance, avec une légère diminution du succès d'envol mais non significative. Cependant, dans leur étude le traitement lumineux était appliqué directement dans les nichoirs, alors que dans notre étude le traitement lumineux était appliqué à l'extérieur de ceux-ci, et a donc probablement eu plus d'influence directe sur les adultes que sur les poussins. Néanmoins, il serait intéressant de mesurer les paramètres physiologiques des poussins ($CORT_{\text{plasma}}$, $CORT_{\text{plumes}}$, stress oxydatif...) afin de déterminer si les effets « positifs » de l'éclairage par LEDs sur la croissance des poussins masquent en réalité un stress important chez ces derniers. Notamment, une étude récente a montré que les poussins directement exposés à la lumière artificielle dans les nichoirs avaient des taux de CORT dans les plumes plus élevés (Grunst et al, 2020), ce qui suggère que le stress des poussins du milieu urbain démontré dans l'Article 2 pourrait être en partie causé par la pollution lumineuse. Enfin, il se peut que les adultes, en augmentant leur activité journalière, d'incubation et potentiellement de nourrissage, éprouvent une fatigue physiologique plus importante en fin de reproduction. La mesure de la longueur de leurs télomères (proxy de la survie des oiseaux ; Heidinger et al, 2012) avant et après reproduction permettrait de détecter un potentiel impact de l'éclairage nocturne sur la probabilité de survie des oiseaux.

Une limite de notre étude était que les volières éclairées et non éclairées étaient adjacentes les unes aux autres. L'installation d'un panneau en bois entre les deux groupes de volières a permis d'éviter la propagation de la lumière dans le groupe témoin, mais n'a pas pu empêcher le passage du bruit. Aussi, il est possible que les oiseaux témoins étaient réveillés

dans un premier temps par les chants des oiseaux éclairés, et qu'ils se levaient en réponse à ces chants. Malgré cela, nous avons pu observer un écart significatif entre le lever des oiseaux éclairés et le lever des oiseaux témoins (20 min en moyenne), démontrant bien un effet de la lumière sur les premiers. De plus, les observations à la longue-vue ont permis de confirmer que les oiseaux les premiers réveillés (tête sortie du nichoir) étaient systématiquement ceux exposés à l'éclairage nocturne (sauf en fin de reproduction comme discuté plus haut). Ainsi, ce résultat démontre que l'éclairage nocturne par LEDs a des conséquences immédiates sur l'activité des oiseaux. Des perspectives d'études pourraient être de mesurer le sommeil des oiseaux en présence d'un éclairage par LEDs. En particulier, certaines études ont pu mettre en avant une perturbation du sommeil des individus exposés à un traitement lumineux, associée à une diminution de la production en mélatonine chez les oiseaux (Dominoni et al, 2013c ; Batra et al, 2019) mais également chez d'autres organismes comme les poissons ou les mammifères (Brainard et al, 1984 ; Navara & Nelson, 2007 ; Franke et al, 2013 ; Brüning et al, 2015). D'autres études devraient être réalisées pour mieux comprendre l'effet des LEDs sur le sommeil des oiseaux, et notamment sur leur activité cérébrale au cours de la nuit (Dominoni & Nelson, 2018 ; Batra et al, 2020). Enfin, il serait intéressant d'étudier les effets à plus long terme de l'exposition à la pollution lumineuse sur la reproduction des moineaux, en commençant le traitement plus tôt (par exemple au début de l'hiver) ou en le poursuivant l'année suivante.

Le milieu urbain, un milieu complexe mais pas complètement « hostile » pour les oiseaux

En conclusion, les différentes approches utilisées au cours de cette thèse ont permis d'apporter des réponses sur les mesures à mettre en place pour favoriser la biodiversité en ville, et de démontrer que les populations d'oiseaux urbains expriment des réponses physiologiques, comportementales et morphologiques différentes selon le degré d'urbanisation et le niveau de contrainte exercé. Ces résultats valident l'intérêt de coupler différentes approches de terrain et expérimentales afin de pouvoir étudier les effets de l'urbanisation à différentes échelles (communauté, population, individu). A l'avenir, la multiplication de ces études devrait permettre de prédire l'évolution des oiseaux en ville en fonction du mode de gestion du milieu urbain. Actuellement, la proportion de surface artificielle reste très importante en ville, et cela est néfaste pour la biodiversité, car ces surfaces sont associées à de nombreuses contraintes (peu de ressources, diverses sources de pollution, etc. ; Seress & Liker, 2015). Aussi, l'environnement urbain est un milieu complexe, dans lequel l'installation et la survie des espèces dépend du maintien d'espaces végétalisés leur offrant des ressources adaptées à leurs besoins et une mobilité suffisante, pour limiter la compétition et maintenir des flux de gènes

constants entre les populations (Faeth et al, 2011 ; Alberti, 2015 ; Lepczyk et al, 2017). À l'inverse, l'étalement du paysage artificiel et l'augmentation des contraintes associées engendrent des modifications comportementales et physiologiques qui, même si elles semblent parfois bénéfiques à court terme (par exemple l'augmentation de la CORT ou l'augmentation de la durée d'activité), peuvent être néfastes pour la survie des oiseaux à long terme (coût énergétique). Notamment, nos études sur les moineaux ont montré que ces derniers, bien que très nombreux en ville, sont sensibles aux contraintes du milieu urbain. Les moineaux en développement expriment un stress croissant avec le degré d'urbanisation. Or, ceci pourrait expliquer en partie le déclin des populations de moineaux en ville (de Laet & Summers-Smith, 2007 ; de Coster et al, 2015). En effet, les poussins de moineaux en ville pourraient avoir un succès d'envol et/ou une survie post-envol plus faibles du fait de leur sensibilité aux contraintes environnementales. Cet effet sur la survie pourrait être d'autant plus important que l'urbanisation des populations humaines n'a cessé de croître ces dernières années (United Nations, 2018), augmentant alors l'activité urbaine associée à cette expansion. Aussi, la diminution du succès reproducteur engendrée par un stress trop important des poussins pourrait expliquer la chute des populations de moineaux en ville. De plus, notre étude sur la pollution lumineuse a montré que les moineaux sont très sensibles aux changements des conditions de l'environnement, puisque l'exposition à une nouvelle contrainte entraîne un changement de comportement immédiat chez ces derniers. Une solution pour limiter leur déclin pourrait être de leur offrir des sites de reproduction en ville (par exemple des nichoirs) dans les espaces les moins exposés aux diverses sources de pollution, soit dans les infrastructures vertes et aux abords des corridors écologiques.

CONTRIBUTIONS

Ce mémoire de thèse est l'aboutissement de 3 ans de travail. Seulement, il est parfois difficile de rendre compte de toutes les tâches diverses et variées accomplies durant ces 3 années, et de tous les acteurs impliqués dans ces différentes tâches. En effet, ce mémoire représente un investissement personnel important, mais c'est aussi le résultat d'un travail d'équipe, et cette section a pour but de mettre en valeur les différents aspects de ce travail.

SOINS AUX MOINEAUX (24 mois)

L'élevage de moineaux domestiques utilisé durant ma thèse a été constitué par Jacquelyn K. Grace (post-doctorat en 2014-2016), puis maintenu par mes directeurs de thèse et Sophie Dupont (doctorat en 2016-2019) avant mon arrivée au laboratoire en 2017. Maintenir un élevage de moineaux en captivité implique de devoir s'en occuper. Aussi, durant les deux premières années de ma thèse, avec l'aide de Sophie Dupont et de plusieurs stagiaires, j'ai réalisé les tâches suivantes :

- Gestion des stocks de nourriture pour les oiseaux et du matériel pour les volières (commandes, transport, saisie des factures)
- Distribution de la nourriture 3 fois par semaine hors période de reproduction, tous les jours pendant la période de reproduction
- Nettoyage des abreuvoirs et distribution de l'eau une fois par semaine hors période de reproduction, 2 fois par semaine pendant la période de reproduction
- Gestion de la répartition des oiseaux dans les volières (captures à l'épuisette)
- Suivi du bon état de santé des oiseaux
- Amélioration du bien-être des oiseaux

SUIVI DE REPRODUCTION (13 mois)

Afin de pouvoir mener à bien les études planifiées durant ma thèse, j'ai réalisé deux suivis de reproduction des moineaux en volières en 2018 et 2019, avec l'aide de Sophie Dupont (2018) et de plusieurs stagiaires (2018, 2019). Ces suivis ont consisté en des visites quotidiennes aux volières, pour contrôler les nichoirs, recenser la population de poussins au nid et envolés, et assurer l'apport en larves nécessaires aux parents pour nourrir les poussins. Dans le détail, le suivi de reproduction consistait à :

- Relever le stade de chaque nichoir : vide, nid, œufs, poussins, envolés
- Noter les dates de ponte, tailles de ponte, dates d'incubation, dates d'éclosion, tailles de nichée, dates d'envol
- Identifier les parents de chaque nichée
- Identifier les poussins envolés
- Retirer les poussins émancipés (+J30) des volières de reproduction
- Retirer les éventuels poussins morts au nid ou dans la volière

ÉTUDES EXPÉRIMENTALES (15 mois)

Au cours de ma thèse, j'ai réalisé 3 études expérimentales :

- **Étude du stress hydrique (2 mois, novembre-décembre 2017)**

Cette étude a été réalisée avec mes directeurs de thèse et Bertille Morhing (stagiaire). Les oiseaux ont été capturés dans les volières extérieures et placés en intérieur dans des cages individuelles (*voir Chapitre 2*).

Durant cette étude, j'ai participé :

- aux soins aux moineaux
- aux pesées
- aux prises de sang (réponse au stress)
- aux comptages de fèces.

- **Étude de la pollution chimique : effets de l'absorption de cuivre ou de tébuconazole (fongicide) sur la croissance, le stress et les capacités cognitives des moineaux (6 mois, avril à octobre 2018)**

En raison des difficultés techniques rencontrées lors de cette étude, celle-ci n'a pas été intégrée dans mon mémoire de thèse.

- **Étude de la pollution lumineuse (7 mois, mars à octobre 2019)**

Cette étude a été réalisée avec l'aide de 4 stagiaires, et s'est déroulée entièrement dans les volières extérieures (*voir Chapitre 3*). En amont de cette étude, une réflexion a été faite sur l'aménagement des volières pour le traitement lumineux (choix des lampes, dispositif électrique, isolation visuelle du groupe éclairé). J'ai effectué moi-même l'installation des lampes, tandis que le bon fonctionnement électrique et l'installation du panneau d'isolation ont été rendus possibles grâce à la participation du personnel de l'atelier du CEBC.

Durant cette étude, j'ai effectué quotidiennement (7 jours sur 7) :

- le suivi de reproduction
- la gestion du bon déroulement du protocole
- la planification des captures, des prises de sang et des mesures
- les soins aux oiseaux
- le nettoyage des volières
- les prises de sang et le traitement du sang (centrifugation et congélation)*
- les différentes mesures (morphométriques et comportementales)
- la saisie des données.

*Une grande partie de cette étude était consacrée aux prises de sang. Celles-ci ont pu être réalisées grâce à l'aide de mes directeurs de thèse, de Sophie Dupont, de Bertille Morhing, de Léa Lange (doctorante) et de Sydney Hope (post-doctorante).

Protocole des prises de sang

Avant et après la reproduction, une prise de sang a été effectuée sur les 60 adultes pour analyser la longueur de leurs télomères (indicateurs de la probabilité de survie) avant et après traitement. Tous les poussins ont quant à eux reçu une prise de sang au J12 (poussins au nid) pour analyse

des télomères et du stress oxydatif, et deux prises de sang (réponse au stress) entre leur J28 et leur J32 (poussins envolés) pour analyse de la CORT, des télomères et du stress oxydatif. Pour ces dernières, un maximum de poussins de l'âge requis était capturé à 14 h (identifiés à l'aide de leurs bagues couleur) et leur sang échantillonné en moins de 3 min. Si tous les poussins n'étaient pas capturés le premier jour, une deuxième session de capture était effectuée le lendemain à la même heure pour échantillonner les poussins restants.

Suite à une coupure du congélateur, tous les échantillons de sang de cette expérimentation ont été perdus, et n'ont pu être analysés.

ANALYSE DE DONNÉES ET RÉDACTION D'ARTICLES

Au cours de ma thèse, j'ai traité et analysé statistiquement plusieurs jeux de données :

- données de terrain du suivi des moineaux en 2013 (programme du CRBPO/MNHN)
- données de terrain de l'inventaire des oiseaux sur Niort en 2017
- données expérimentales de l'étude sur la pollution lumineuse

Les analyses des 3 jeux de données ont donné lieu à la rédaction de 3 articles en premier auteur (dont un publié, un soumis et un en préparation). Ma participation à l'étude sur le stress hydrique et mes corrections sur le papier m'ont permis d'être deuxième auteur d'un papier publié. Enfin, en parallèle de ma thèse, j'ai publié un article sur les résultats de mon stage de Master 2 (deuxième auteur à participation égale avec le premier auteur).

COMMUNICATION SCIENTIFIQUE

Au cours de ma thèse, j'ai participé à un colloque international et à un colloque national :

- 12th European Ornithologists' Union Congress (EOU 2019), du 26 au 30 août 2019 à Cluj Napoca (Roumanie).
Présentation orale : "Are urban birds stressed ? A study of an urban exploiter, the house sparrow (*Passer domesticus*)"
- Colloque d'Écophysiologie Animale, 4^{ème} édition (CEPA4), du 28 au 30 octobre 2019 à Rennes (France).
Présentation orale : "Les oiseaux en ville sont-ils stressés ? Etude d'un « urban exploiter », le moineau domestique (*Passer domesticus*)"

ENCADREMENT

Au cours de ma thèse, j'ai co-encadré 4 stagiaires en 2018 avec Sophie Dupont, et j'ai encadré 4 stagiaires en 2019. Pour les stagiaires en 2019, j'ai assuré leur sélection, leur formation sur le terrain ainsi que les corrections de leur rapport de stage (3 rapports de M1 et un rapport de L3).

VULGARISATION

Au cours de ma thèse, j'ai participé à plusieurs événements de vulgarisation scientifique :

- Animation d'un atelier dans le cadre de la fête de la science sur « l'impact de l'urbanisation sur les oiseaux », pour des classes de collège/lycée et le grand public – octobre 2018.
- Ateliers dans le cadre du dispositif ECORCE, discussion avec des enseignants sur le thème des « Les moineaux et les hirondelles ont-ils encore leur place en ville ? » – novembre 2018 et novembre 2019.
- Intervention sur « l'impact de l'urbanisation sur les oiseaux » lors d'une animation sur les greffes dans un verger à Prahecq – mars 2019
- Animation sur les oiseaux au verger de Prahecq auprès d'une classe de CE2/CM1 – mars 2019
- Animation sur les oiseaux devant l'abbaye royale de Celle-sur-Belle avec une classe de 6^e – avril 2019
- Animations sur les oiseaux à l'école de Beaussais avec une classe de CM2 – avril 2019
- Interventions sur mon travail de thèse auprès de stagiaires de 3^{ème} – décembre 2018, janvier 2019, février 2019, mars 2019
- Intervention sur mon travail de thèse auprès de lycéens – juin 2019, octobre 2019
- Interview et photos pour l'édition du dimanche du Courrier de l'Ouest – février 2019

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adamczewska-Andrzejewska, K., Mackin-Rogalska, R., & Nabaglo, L. (1988). The effect of urbanization on density and population structure of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). *Polish ecological studies*, 14(1-2), 197-211.
- Adams, S., & Klobodu, E. K. M. (2017). Urbanization, democracy, bureaucratic quality, and environmental degradation. *Journal of Policy Modeling*, 39(6), 1035-1051.
- Adriaensen, F., & Dhondt, A. A. (1990). Population dynamics and partial migration of the European robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. *The Journal of Animal Ecology*, 1077-1090.
- Aerts, R., Honnay, O., & Van Nieuwenhuysse, A. (2018). Biodiversity and human health: mechanisms and evidence of the positive health effects of diversity in nature and green spaces. *British medical bulletin*, 127(1), 5-22.
- Aharon-Rotman, Y., Buchanan, K. L., Klaassen, M., & Buttemer, W. A. (2017). An experimental examination of interindividual variation in feather corticosterone content in the house sparrow, *Passer domesticus* in southeast Australia. *General and comparative endocrinology*, 244, 93-100.
- Aida, N., Sasidhran, S., Kamarudin, N., Aziz, N., Puan, C. L., & Azhar, B. (2016). Woody trees, green space and park size improve avian biodiversity in urban landscapes of Peninsular Malaysia. *Ecological Indicators*, 69, 176-183.
- Alaasam, V. J., Duncan, R., Casagrande, S., Davies, S., Sidher, A., Seymoure, B., ... & Ouyang, J. Q. (2018). Light at night disrupts nocturnal rest and elevates glucocorticoids at cool color temperatures. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 329(8-9), 465-472.
- Alberti, M. (2015). Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(2), 114-126.
- Alberts, S. C., Sapolsky, R. M., & Altmann, J. (1992). Behavioral, endocrine, and immunological correlates of immigration by an aggressive male into a natural primate group. *Hormones and behavior*, 26(2), 167-178.
- Allen, J. C., Abel Jr, J. H., & Takemoto, D. J. (1975). Effect of osmotic stress on serum corticoid and plasma glucose levels in the duck (*Anas platyrhynchos*). *General and comparative endocrinology*, 26(2), 209-216.
- Almasi, B., Roulin, A., Jenni-Eiermann, S., Breuner, C. W., & Jenni, L. (2009). Regulation of free corticosterone and CBG capacity under different environmental conditions in altricial nestlings. *General and comparative endocrinology*, 164(2-3), 117-124.
- Alphandéry, P., Fortier, A., & Sourdril, A. (2012). Les données entre normalisation et territoire: la construction de la trame verte et bleue. *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*, 3(2).
- Almenar, J. B., Bolowich, A., Elliot, T., Geneletti, D., Sonnemann, G., & Rugani, B. (2019). Assessing habitat loss, fragmentation and ecological connectivity in Luxembourg to support spatial planning. *Landscape and Urban Planning*, 189, 335-351.

- Anderson, T. R. (2006). *Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations*. Oxford University Press.
- Andrzejewski, R., Babinska-Werka, J., Gliwicz, J., & Goszczynski, J. (1978). Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient. *Acta theriol*, 23(19-3), 341-358.
- Angelier, F., Tonra, C. M., Holberton, R. L., & Marra, P. P. (2010). How to capture wild passerine species to study baseline corticosterone levels. *Journal of Ornithology*, 151(2), 415-422.
- Arnold, T. W., & Zink, R. M. (2011). Collision mortality has no discernible effect on population trends of North American birds. *PLoS One*, 6(9), e24708.
- Angelier, F., Wingfield, J. C., 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.
- Arad, Z., & Skadhauge, E. (1984). Plasma hormones (arginine vasotocin, prolactin, aldosterone, and corticosterone) in relation to hydration state, NaCl intake, and egg laying in fowls. *Journal of Experimental Zoology*, 232(3), 707-714.
- Aronson, M. F., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., ... & Dobbs, C. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 281(1780), 20133330.
- Badyaev, A. V., Young, R. L., Oh, K. P., & Addison, C. (2008). Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(8), 1951-1964.
- Baillie, S. R., Marchant, J. H., Crick, H. Q. P., Noble, D. G., Balmer, D. E., Barimore, C., ... & Leech, D. I. (2001). Breeding birds in the wider countryside: their conservation status 2000. *BTO research report*, 470.
- Baker, P. J., Molony, S. E., Stone, E., Cuthill, I. C., & Harris, S. (2008). Cats about town: is predation by free-ranging pet cats *Felis catus* likely to affect urban bird populations? *Ibis*, 150, 86-99.
- Barber, J. R., Crooks, K. R., & Fristrup, K. M. (2010). The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in ecology & evolution*, 25(3), 180-189.
- Barth, B. J., FitzGibbon, S. I., & Wilson, R. S. (2015). New urban developments that retain more remnant trees have greater bird diversity. *Landscape and Urban Planning*, 136, 122-129.
- Batra, T., Malik, I., & Kumar, V. (2019). Illuminated night alters behaviour and negatively affects physiology and metabolism in diurnal zebra finches. *Environmental Pollution*, 254, 112916.
- Batra, T., Malik, I., Prabhat, A., Bhardwaj, S. K., & Kumar, V. (2020). Sleep in unnatural times: illuminated night negatively affects sleep and associated hypothalamic gene expressions in diurnal zebra finches. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1928), 20192952.
- Beier, P., & Noss, R. F. (1998). Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation biology*, 12(6), 1241-1252.

- Beninde, J., Veith, M., & Hochkirch, A. (2015). Biodiversity in cities needs space: a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecology letters*, *18*(6), 581-592.
- Benítez-López, A., Alkemade, R., & Verweij, P. A. (2010). The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: a meta-analysis. *Biological conservation*, *143*(6), 1307-1316.
- Bernat-Ponce, E., Gil-Delgado, J. A., & López-Iborra, G. M. (2020). Replacement of semi-natural cover with artificial substrates in urban parks causes a decline of house sparrows *Passer domesticus* in Mediterranean towns. *Urban Ecosystems*, 1-11.
- Berry, J. L. (1990). Urbanization. In “The earth as transformed by human action”. *BL Turner II, WC Clark, RW Kates, JF Richards, JT Mathews, and WB Meyer (eds.)*, 103-119.
- Biard, C., Brischoux, F., Meillere, A., Michaud, B., Nivière, M., Ruault, S., ... & Angelier, F. (2017). Growing in cities: an urban penalty for wild birds? A study of phenotypic differences between urban and rural great tit chicks (*Parus major*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, *5*, 79.
- Blair, R. B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological applications*, *6*(2), 506-519.
- Blair, R. (2004). The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society*, *9*(5).
- Blair, R. B., & Launer, A. E. (1997). Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological conservation*, *80*(1), 113-125.
- Blas, J., Bortolotti, G. R., Tella, J. L., Baos, R., & Marchant, T. A. (2007). Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(21), 8880-8884.
- Bolund, P., & Hunhammar, S. (1999). Ecosystem services in urban areas. *Ecological economics*, *29*(2), 293-301.
- Bonier, F. (2012). Hormones in the city: endocrine ecology of urban birds. *Hormones and Behavior*, *61*(5), 763-772.
- Bonier, F., Martin, P. R., Moore, I. T., & Wingfield, J. C. (2009). Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(11), 634-642.
- Bonier, F., Martin, P. R., Sheldon, K. S., Jensen, J. P., Foltz, S. L., & Wingfield, J. C. (2007). Sex-specific consequences of life in the city. *Behavioral Ecology*, *18*(1), 121-129.
- Borkowski, J. J., White, P. J., Garrott, R. A., Davis, T., Hardy, A. R., & Reinhart, D. J. (2006). Behavioral responses of bison and elk in Yellowstone to snowmobiles and snow coaches. *Ecological Applications*, *16*(5), 1911-1925.
- Bortolotti, G. R., Dawson, R. D., & Murza, G. L. (2002). Stress during feather development predicts fitness potential. *Journal of Animal Ecology*, *71*(2), 333-342.
- Botzat, A., Fischer, L. K., & Kowarik, I. (2016). Unexploited opportunities in understanding liveable and biodiverse cities. A review on urban biodiversity perception and valuation. *Global environmental change*, *39*, 220-233.

- Bouwma, I. M., Jongman, R. H., & Butovsky, R. O. (2002). Indicative map of the pan-European ecological network for Central and Eastern Europe; technical background document. *ECNC*.
- Brainard, G. C., Barker, F. M., Hoffman, R. J., Stetson, M. H., Hanifin, J. P., Podolin, P. L., & Rollag, M. D. (1994). Ultraviolet regulation of neuroendocrine and circadian physiology in rodents. *Vision Research*, *34*(11), 1521-1533.
- Breuner, C. W., & Orchinik, M. (2001). Seasonal regulation of membrane and intracellular corticosteroid receptors in the house sparrow brain. *Journal of neuroendocrinology*, *13*(5), 412-420.
- 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*(7), 905-909.
- Brown, M. E. (1996). Assessing body condition in birds. In *Current ornithology*. Springer, Boston, MA, 67-135.
- Brüning, A., Hölker, F., Franke, S., Preuer, T., & Kloas, W. (2015). Spotlight on fish: Light pollution affects circadian rhythms of European perch but does not cause stress. *Science of the Total Environment*, *511*, 516-522.
- Brusch IV, G. A., DeNardo, D. F., & Lourdais, O. (2020). Reproductive state and water deprivation increase plasma corticosterone in a capital breeder. *General and Comparative Endocrinology*, *288*, 113375.
- Burger, J. W. (1949). A review of experimental investigations on seasonal reproduction in birds. *Wilson Bull*, *61*(4), 211-230.
- Burghardt, K. T., Tallamy, D. W., & Gregory Shriver, W. (2009). Impact of native plants on bird and butterfly biodiversity in suburban landscapes. *Conservation biology*, *23*(1), 219-224.
- Callaghan, C. T., Bino, G., Major, R. E., Martin, J. M., Lyons, M. B., & Kingsford, R. T. (2019b). Heterogeneous urban green areas are bird diversity hotspots: insights using continental-scale citizen science data. *Landscape Ecology*, *34*(6), 1231-1246.
- Callaghan, C. T., Major, R. E., Wilshire, J. H., Martin, J. M., Kingsford, R. T., & Cornwell, W. K. (2019a). Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. *Oikos*, *128*(6), 845-858.
- Caorsi, V., Sprau, P., Zollinger, S. A., & Brumm, H. (2019). Nocturnal resting behaviour in urban great tits and its relation to anthropogenic disturbance and microclimate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *73*(2), 19.
- Carvajal-Castro, J. D., Ospina-L, A. M., Toro-López, Y., Pulido-G, A., Cabrera-Casas, L. X., Guerrero-Peláez, S., ... & Vargas-Salinas, F. (2019). Birds vs bricks: Patterns of species diversity in response to urbanization in a Neotropical Andean city. *PLoS one*, *14*(6), e0218775.
- Caula, S., Marty, P., & Martin, J. L. (2008). Seasonal variation in species composition of an urban bird community in Mediterranean France. *Landscape and Urban Planning*, *87*(1), 1-9.

- Celesti Grapow, L., Di Marzio, P., & Blasi, C. (2001). The importance of alien and native species in the urban flora of Rome (Italy).
- Chace, J. F., & Walsh, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and urban planning*, 74(1), 46-69.
- Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., & Toms, M. P. (2004). Associations of garden birds with gradients in garden habitat and local habitat. *Ecography*, 27(5), 589-600.
- Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J., & Gaston, K. J. (2009). Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis*, 151(1), 1-18.
- Chamberlain, D. E., Toms, M. P., Cleary-McHarg, R., & Banks, A. N. (2007). House sparrow (*Passer domesticus*) habitat use in urbanized landscapes. *Journal of Ornithology*, 148(4), 453-462.
- Chamberlain, D. E., Vickery, J. A., Glue, D. E., Robinson, R. A., Conway, G. J., Woodburn, R. J., & Cannon, A. R. (2005). Annual and seasonal trends in the use of garden feeders by birds in winter. *Ibis*, 147(3), 563-575.
- Chen, W., Xie, Z., & Zhou, Y. (2019). Proximity to roads reduces acorn dispersal effectiveness by rodents: Implication for forest regeneration and management. *Forest Ecology and Management*, 433, 625-632.
- Cinzano, P., Falchi, F., & Elvidge, C. D. (2001). The first world atlas of the artificial night sky brightness. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 328(3), 689-707.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M. L., & Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological conservation*, 127(3), 336-344.
- Collins, J. P., Kinzig, A., Grimm, N. B., Fagan, W. F., Hope, D., Wu, J., & Borer, E. T. (2000). A new urban ecology: modeling human communities as integral parts of ecosystems poses special problems for the development and testing of ecological theory. *American scientist*, 88(5), 416-425.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S. A. N. D. R. A., Bontadina, F., & Deplazes, P. (2004). The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian biology*, 69(2), 81-95.
- Cox, D. T., & Gaston, K. J. (2015). Likeability of garden birds: Importance of species knowledge & richness in connecting people to nature. *PloS one*, 10(11), e0141505.
- Crick, H. Q., Robinson, R. A., Appleton, G. F., Clark, N. A., & Rickard, A. D. (2002). Investigation into the causes of the decline of starlings and house sparrows in Great Britain. *BTO research report*, 290, 1-305.
- Crino, O. L., Johnson, E. E., Blickley, J. L., Patricelli, G. L., & Breuner, C. W. (2013). Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling white-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *Journal of Experimental Biology*, 216(11), 2055-2062.
- Crino, O. L., Van Oorschot, B. K., Johnson, E. E., Malisch, J. L., & Breuner, C. W. (2011). Proximity to a high traffic road: glucocorticoid and life history consequences for nestling white-crowned sparrows. *General and comparative endocrinology*, 173(2), 323-332.

- Crippa, M., Oreggioni, G., Guizzardi, D., Muntean, M., Schaaf, E., Lo Vullo, ... & Vignati, E. (2019). Fossil CO₂ and GHG emissions of all world countries. *Luxemburg: Publication Office of the European Union*.
- Croci, S., Butet, A., & Clergeau, P. (2008). Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits. *The Condor*, *110*(2), 223-240.
- Cucurachi, S., Tamis, W. L., Vijver, M. G., Peijnenburg, W. J., Bolte, J. F., & de Snoo, G. R. (2013). A review of the ecological effects of radiofrequency electromagnetic fields (RF-EMF). *Environment international*, *51*, 116-140.
- Cyr, N. E., & Romero, L. M. (2007). Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success. *General and comparative endocrinology*, *151*(1), 82-89.
- Dadam, D., Robinson, R. A., Clements, A., Peach, W. J., Bennett, M., Rowcliffe, J. M., & Cunningham, A. A. (2019). Avian malaria-mediated population decline of a widespread iconic bird species. *Royal Society open science*, *6*(7), 182197.
- Dallimer, M., Rouquette, J. R., Skinner, A. M., Armsworth, P. R., Maltby, L. M., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2012). Contrasting patterns in species richness of birds, butterflies and plants along riparian corridors in an urban landscape. *Diversity and Distributions*, *18*(8), 742-753.
- Daniels, G. D., & Kirkpatrick, J. B. (2006). Does variation in garden characteristics influence the conservation of birds in suburbia? *Biological Conservation*, *133*(3), 326-335.
- Davies, Z. G., Fuller, R. A., Loram, A., Irvine, K. N., Sims, V., & Gaston, K. J. (2009). A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. *Biological Conservation*, *142*(4), 761-771.
- Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E., & Ball, G. F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of biological rhythms*, *16*(4), 365-380.
- De Coster, G., De Laet, J., Vangestel, C., Adriaensen, F., & Lens, L. (2015). Citizen science in action—Evidence for long-term, region-wide House Sparrow declines in Flanders, Belgium. *Landscape and Urban Planning*, *134*, 139-146.
- De Jong, M., Jeninga, L., Ouyang, J. Q., van Oers, K., Spoelstra, K., & Visser, M. E. (2016). Dose-dependent responses of avian daily rhythms to artificial light at night. *Physiology & Behavior*, *155*, 172-179.
- De Jong, M., Ouyang, J. Q., Da Silva, A., van Grunsven, R. H., Kempenaers, B., Visser, M. E., & Spoelstra, K. (2015). Effects of nocturnal illumination on life-history decisions and fitness in two wild songbird species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *370*(1667), 20140128.
- De Laet, J., & Summers-Smith, J. D. (2007). The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review. *Journal of Ornithology*, *148*(2), 275-278.
- De La Hera, I., Pérez-Tris, J., & Tellería, J. L. (2010). Relationships among timing of moult, moult duration and feather mass in long-distance migratory passerines. *Journal of Avian Biology*, *41*(6), 609-614.
- Demeyrier, V., Charmantier, A., Lambrechts, M. M., & Grégoire, A. (2017). Disentangling drivers of reproductive performance in urban great tits: a food supplementation experiment. *Journal of Experimental Biology*, *220*(22), 4195-4203.

- Derrickson, K. C. (1988). Variation in repertoire presentation in Northern Mockingbirds. *The Condor*, 90(3), 592-606.
- Deslauriers, M. R., Asgary, A., Nazarnia, N., & Jaeger, J. A. (2018). Implementing the connectivity of natural areas in cities as an indicator in the City Biodiversity Index (CBI). *Ecological Indicators*, 94, 99-113.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., & Jiguet, F. (2007). Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*, 21(3), 741-751.
- DeWitt, T. J., & Scheiner, S. M. (2004). Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches. *Oxford University Press*.
- Dominoni, D. M., Borniger, J. C., & Nelson, R. J. (2016). Light at night, clocks and health: from humans to wild organisms. *Biology letters*, 12(2), 20160015.
- Dominoni, D. M., Goymann, W., Helm, B., & Partecke, J. (2013c). Urban-like night illumination reduces melatonin release in European blackbirds (*Turdus merula*): implications of city life for biological time-keeping of songbirds. *Frontiers in zoology*, 10(1), 60.
- Dominoni, D. M., & Nelson, R. J. (2018). Artificial light at night as an environmental pollutant: An integrative approach across taxa, biological functions, and scientific disciplines. *Journal of experimental zoology. Part A, Ecological and integrative physiology*, 329(8-9), 387.
- Dominoni, D., Quetting, M., & Partecke, J. (2013a). Artificial light at night advances avian reproductive physiology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 20123017.
- Dominoni, D. M., Quetting, M., & Partecke, J. (2013b). Long-term effects of chronic light pollution on seasonal functions of European blackbirds (*Turdus merula*). *PLoS One*, 8(12), e85069.
- Dominoni, D., Smit, J. A., Visser, M. E., & Halfwerk, W. (2020). Multisensory pollution: Artificial light at night and anthropogenic noise have interactive effects on activity patterns of great tits (*Parus major*). *Environmental Pollution*, 256, 113314.
- Drinnan, I. N. (2005). The search for fragmentation thresholds in a southern Sydney suburb. *Biological Conservation*, 124(3), 339-349.
- Dupont, S. M., Grace, J. K., Lourdais, O., Brischoux, F., & Angelier, F. (2019). Slowing down the metabolic engine: impact of early-life corticosterone exposure on adult metabolism in house sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Experimental Biology*, 222(22).
- Dupoué, A., Angelier, F., Brischoux, F., DeNardo, D. F., Trouvé, C., Parenteau, C., & Lourdais, O. (2016). Water deprivation increases maternal corticosterone levels and enhances offspring growth in the snake *Vipera aspis*. *Journal of Experimental Biology*, 219(5), 658-667.
- Dupoué, A., Angelier, F., Lourdais, O., Bonnet, X., & Brischoux, F. (2014). Effect of water deprivation on baseline and stress-induced corticosterone levels in the Children's python (*Antaresia childreni*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 168, 11-16.

- DuRant, S. E., Hepp, G. R., Moore, I. T., Hopkins, B. C., & Hopkins, W. A. (2010). Slight differences in incubation temperature affect early growth and stress endocrinology of wood duck (*Aix sponsa*) ducklings. *Journal of Experimental Biology*, 213(1), 45-51.
- Eeva, T., & Lehtikoinen, E. (1996). Growth and mortality of nestling great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in a heavy metal pollution gradient. *Oecologia*, 108(4), 631-639.
- Eeva, T., Rainio, M., Berglund, Å., Kanerva, M., Stauffer, J., Stöwe, M., & Ruuskanen, S. (2014). Experimental manipulation of dietary lead levels in great tit nestlings: limited effects on growth, physiology and survival. *Ecotoxicology*, 23(5), 914-928.
- Elmqvist, T., Fragkias, M., Goodness, J., Güneralp, B., Marcotullio, P. J., McDonald, ... & Wilkinson, C. (2013). Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment. *Springer Nature*, 755.
- European Commission (2012). The multifunctionality of green infrastructure. *Science for Environment Policy: In depth reports. Brussels.*, 1-36.
- European Commission (2013). Green Infrastructure (GI). COM/2013/0249
- Evans, K. L., Chamberlain, D. E., Hatchwell, B. J., Gregory, R. D., & Gaston, K. J. (2011). What makes an urban bird? *Global Change Biology*, 17(1), 32-44.
- Evans, K. L., Gaston, K. J., Sharp, S. P., McGowan, A., Simeoni, M., & Hatchwell, B. J. (2009). Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos*, 118(5), 774-782.
- Evans Ogden, L. J. (1996). Collision course: the hazards of lighted structures and windows to migrating birds. *Fatal Light Awareness Program (FLAP)*, 3.
- Faeth, S. H., Bang, C., & Saari, S. (2011). Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 69-81.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fairhurst, G. D., Marchant, T. A., Soos, C., Machin, K. L., & Clark, R. G. (2013). Experimental relationships between levels of corticosterone in plasma and feathers in a free-living bird. *Journal of Experimental Biology*, 216(21), 4071-4081.
- Fairhurst, G. D., Navarro, J., González-Solís, J., Marchant, T. A., & Bortolotti, G. R. (2012). Feather corticosterone of a nestling seabird reveals consequences of sex-specific parental investment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1726), 177-184.
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C. C., Elvidge, C. D., Baugh, K., ... & Furgoni, R. (2016). The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science advances*, 2(6), e1600377.
- Fattorini, S. (2011). Insect extinction by urbanization: a long term study in Rome. *Biological Conservation*, 144(1), 370-375.
- Filazzola, A., Shrestha, N., & MacIvor, J. S. (2019). The contribution of constructed green infrastructure to urban biodiversity: A synthesis and meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 56(9), 2131-2143.

- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2002). The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. *Biodiversity & Conservation*, *11*(5), 833-849.
- Fokidis, H. B., Orchinik, M., & Deviche, P. (2009). Corticosterone and corticosteroid binding globulin in birds: relation to urbanization in a desert city. *General and comparative endocrinology*, *160*(3), 259-270.
- Foltz, S. L., Davis, J. E., Battle, K. E., Greene, V. W., Laing, B. T., Rock, R. P., ... & Moore, I. T. (2015). Across time and space: Effects of urbanization on corticosterone and body condition vary over multiple years in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, *323*(2), 109-120.
- Forsman, A. (2015). Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity*, *115*(4), 276-284.
- Foster, R. G., & Kreitzmann, L. (2004). Rhythms of life: The biological clocks that control the daily lives of every living thing., *New Haven, CT: Yale University Press*.
- Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2012). What makes a species synurbic? *Applied Geography*, *32*(2), 514-521.
- Francis, C.D., Ortega, C.P., Cruz, A. (2009) Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current biology*, *19*, 1415-1419
- Franke, S., Brüning, A., Hölker, F., & Kloas, W. (2013). Study of biological action of light on fish. *Journal of Light & Visual Environment*, *37*(4), 194-204.
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(11), 1325-1330.
- Fuller, R. A., Warren, P. H., Armsworth, P. R., Barbosa, O., & Gaston, K. J. (2008). Garden bird feeding predicts the structure of urban avian assemblages. *Diversity and Distributions*, *14*(1), 131-137.
- Garmendia, E., Apostolopoulou, E., Adams, W. M., & Bormpoudakis, D. (2016). Biodiversity and Green Infrastructure in Europe: Boundary object or ecological trap? *Land Use Policy*, *56*, 315-319.
- Gaston, K. J., Davies, T. W., Bennie, J., & Hopkins, J. (2012). Reducing the ecological consequences of night-time light pollution: options and developments. *Journal of Applied Ecology*, *49*(6), 1256-1266.
- Gaston, K. J., Fuller, R. A., Loram, A., MacDonald, C., Power, S., & Dempsey, N. (2007). Urban domestic gardens (XI): variation in urban wildlife gardening in the United Kingdom. *Biodiversity and conservation*, *16*(11), 3227-3238.
- Germaine, S. S., & Wakeling, B. F. (2001). Lizard species distributions and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biological Conservation*, *97*(2), 229-237.
- Gil, D., & Brumm, H. (2014). Avian urban ecology. *Oxford University Press*.
- Gilbert-Norton, L. Y. N. N. E., Wilson, R., Stevens, J. R., & Beard, K. H. (2010). A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation biology*, *24*(3), 660-668.

- Gillies, C. S., & Clair, C. C. S. (2008). Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(50), 19774-19779.
- Gliwicz, J. (1980). Ecological aspect of synurbanization of the striped field mouse, *Apodemus agrarius*. *Wiadomości Ekologiczne*, *26*, 117-124.
- Gorissen, L., Snoeijs, T., Van Duyse, E., & Eens, M. (2005). Heavy metal pollution affects dawn singing behaviour in a small passerine bird. *Oecologia*, *145*(3), 504-509.
- Grace, J. K., Froud, L., Meillère, A., & Angelier, F. (2017). House sparrows mitigate growth effects of post-natal glucocorticoid exposure at the expense of longevity. *General and comparative endocrinology*, *253*, 1-12.
- Griebel, I. A., Fairhurst, G. D., Marchant, T. A., & Clark, R. G. (2019). Effects of parental and nest-site characteristics on nestling quality in the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology*, *97*(1), 63-71.
- Gross, M. (2015). Europe's bird populations in decline.
- Grunst, M. L., Raap, T., Grunst, A. S., Pinxten, R., & Eens, M. (2019). Artificial light at night does not affect telomere shortening in a developing free-living songbird: A field experiment: Artificial light at night and telomere dynamics. *Science of The Total Environment*, *662*, 266-275.
- Grunst, M. L., Raap, T., Grunst, A. S., Pinxten, R., Parenteau, C., Angelier, F., & Eens, M. (2020). Early-life exposure to artificial light at night elevates physiological stress in free-living songbirds. *Environmental Pollution*, *259*, 113895.
- Guetté, A., Gaüzère, P., Devictor, V., Jiguet, F., & Godet, L. (2017). Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity. *Ecological Indicators*, *79*, 139-154.
- Gutiérrez, J. S., Soriano-Redondo, A., Dekinga, A., Villegas, A., Masero, J. A., & Piersma, T. (2015). How salinity and temperature combine to affect physiological state and performance in red knots with contrasting non-breeding environments. *Oecologia*, *178*(4), 1077-1091.
- Haaland, C., & van Den Bosch, C. K. (2015). Challenges and strategies for urban green-space planning in cities undergoing densification: A review. *Urban forestry & urban greening*, *14*(4), 760-771.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Evans, D. M., Johnson, B. L., Levey, D. J., ... & Wagner, S. A. (2014). Potential negative ecological effects of corridors. *Conservation Biology*, *28*(5), 1178-1187.
- Halfwerk, W., Bot, S., Buikx, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C., & Slabbekoorn, H. (2011b). Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(35), 14549-14554.
- Halfwerk, W., Holleman, L. J., Lessells, C. K. M., & Slabbekoorn, H. (2011a). Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of applied Ecology*, *48*(1), 210-219.
- Halfwerk, W., & Slabbekoorn, H. (2009). A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal behaviour*, *78*(6), 1301-1307.

- Han, Y., Bai, J., Zhang, Z., Wu, T., Chen, P., Sun, G., ... & Zhao, D. (2019). Nest site selection for five common birds and their coexistence in an urban habitat. *Science of The Total Environment*, 690, 748-759.
- Harms, N. J., Fairhurst, G. D., Bortolotti, G. R., & Smits, J. E. (2010). Variation in immune function, body condition, and feather corticosterone in nestling tree swallows (*Tachycineta bicolor*) on reclaimed wetlands in the Athabasca oil sands, Alberta, Canada. *Environmental Pollution*, 158(3), 841-848.
- Health Council of the Netherlands. 2000. Impact of outdoor lighting on man and nature. The Hague: Health Council of the Netherlands. Publication No. 2000/25E.
- Hedblom, M., Knez, I., & Gunnarsson, B. (2017). Bird diversity improves the well-being of city residents. In *Ecology and conservation of birds in urban environments*. Springer, Cham, 287-306.
- Heidinger, B. J., Blount, J. D., Boner, W., Griffiths, K., Metcalfe, N. B., & Monaghan, P. (2012). Telomere length in early life predicts lifespan. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(5), 1743-1748.
- Heiss, R. S., Clark, A. B., & McGowan, K. J. (2009). Growth and nutritional state of American crow nestlings vary between urban and rural habitats. *Ecological Applications*, 19(4), 829-839.
- Helden, A. J., Stamp, G. C., & Leather, S. R. (2012). Urban biodiversity: comparison of insect assemblages on native and non-native trees. *Urban Ecosystems*, 15(3), 611-624.
- Herr, J., Schley, L., Engel, E., & Roper, T. J. (2010). Den preferences and denning behaviour in urban stone martens (*Martes foina*). *Mammalian Biology*, 75(2), 138-145.
- Hill, D. A. (1992). The impact of noise and artificial light on waterfowl behaviour: a review and synthesis of available literature. *British Trust for Ornithology*, Report No. 61.
- Hoffmann, A. A., & Sgro, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479-485.
- Holveck, M. J., & Riebel, K. (2010). Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1678), 153-160.
- Horak, P., & Lebreton, J. D. (1998). Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations. *Ibis*, 140(2), 205-209.
- Hough, M. (1995). *Cities and Natural Processes*. London: Routledge.
- Hudin, N. S., Teyssier, A., Aerts, J., Fairhurst, G. D., Strubbe, D., White, J., ... & Lens, L. (2018). Do wild-caught urban house sparrows show desensitized stress responses to a novel stressor? *Biology Open*, 7(6).
- Ibáñez-Álamo, J. D., Jimeno, B., Gil, D., Thomson, R. L., Aguirre, J. I., Díez-Fernández, A., ... & Figuerola, J. (2020). Physiological stress does not increase with urbanization in European blackbirds: Evidence from hormonal, immunological and cellular indicators. *Science of The Total Environment*, 721, 137332.
- Ibáñez-Álamo, J. D., Morelli, F., Benedetti, Y., Rubio, E., Jokimäki, J., Pérez-Contreras, T., ... & Møller, A. P. (2019). Biodiversity within the city: Effects of land sharing and land sparing urban development on avian diversity. *Science of The Total Environment*, 707, 135477.

- Inger, R., Gregory, R., Duffy, J. P., Stott, I., Voříšek, P., & Gaston, K. J. (2015). Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecology letters*, *18*(1), 28-36.
- Injaian, A. S., Taff, C. C., & Patricelli, G. L. (2018). Experimental anthropogenic noise impacts avian parental behaviour, nestling growth and nestling oxidative stress. *Animal Behaviour*, *136*, 31-39.
- Ishigame, G., Baxter, G. S., & Lisle, A. T. (2006). Effects of artificial foods on the blood chemistry of the Australian magpie. *Austral Ecology*, *31*(2), 199-207.
- Jacobs, J. 1996. Regulation of life history stages within individuals in unpredictable environments. Ph.D. Thesis, University of Washington, Seattle.
- Jenni-Eiermann, S., Helfenstein, F., Vallat, A., Glauser, G., & Jenni, L. (2015). Corticosterone: effects on feather quality and deposition into feathers. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(2), 237-246.
- Jones, J., & Francis, C. M. (2003). The effects of light characteristics on avian mortality at lighthouses. *Journal of Avian Biology*, *34*(4), 328-333.
- Jones, E. L., & Leather, S. R. (2013). Invertebrates in urban areas: a review. *EJE*, *109*(4), 463-478.
- Johnston, R. F., & W. J. Klitz (1977). Variation and evolution in a granivorous bird: the house sparrow. In *Granivorous Birds in Ecosystems*. J. Pinowski and S. C. Kendeigh, (eds.), Cambridge University Press, 15–51.
- Kabisch, N., & Haase, D. (2013). Green spaces of European cities revisited for 1990–2006. *Landscape and urban planning*, *110*, 113-122.
- Kaiser, A. (1993). A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds (Una Nueva Clasificación, con Multi-categorías, para los Depósitos de Grasa en Aves Canoras). *Journal of Field Ornithology*, 246-255.
- Kang, W., Minor, E. S., Park, C. R., & Lee, D. (2015). Effects of habitat structure, human disturbance, and habitat connectivity on urban forest bird communities. *Urban ecosystems*, *18*(3), 857-870.
- Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A., & Banker, E. (2007). Living in the city: can anyone become an 'urban exploiter' *Journal of Biogeography*, *34*(4), 638-651.
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology letters*, *7*(12), 1225-1241.
- Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E., & Valcu, M. (2010). Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology*, *20*(19), 1735-1739.
- Kenneth, B. H., Innes, J. L., Martin, K., & Klinkenberg, B. (2005). Forest loss with urbanization predicts bird extirpations in Vancouver. *Biological Conservation*, *126*(3), 410-419.
- Kitaysky, A. S., Kitaiskaia, E. V., Piatt, J. F., & Wingfield, J. C. (2003). Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Hormones and behavior*, *43*(1), 140-149.

- Kitaysky, A. S., Kitaiskaia, E. V., Wingfield, J. C., & Piatt, J. F. (2001). Dietary restriction causes chronic elevation of corticosterone and enhances stress response in red-legged kittiwake chicks. *Journal of Comparative Physiology B*, 171(8), 701-709.
- Kitaysky, A. S., Piatt, J. F., & Wingfield, J. C. (2007). Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 245-258.
- 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. *Journal of Comparative Physiology B*, 169(4-5), 303-310.
- Kleist, N. J., Guralnick, R. P., Cruz, A., Lowry, C. A., & Francis, C. D. (2018). Chronic anthropogenic noise disrupts glucocorticoid signaling and has multiple effects on fitness in an avian community. *Proceedings of the national academy of sciences*, 115(4), E648-E657.
- Kontsiotis, V. J., Valsamidis, E., & Liordos, V. (2019). Organization and differentiation of breeding bird communities across a forested to urban landscape. *Urban Forestry & Urban Greening*, 38, 242-250.
- Kostoff, R. N., Heroux, P., Aschner, M., & Tsatsakis, A. (2020). Adverse health effects of 5G mobile networking technology under real-life conditions. *Toxicology Letters*, 323, 35-40.
- Krause, J. S., Pérez, J. H., Meddle, S. L., & Wingfield, J. C. (2017). Effects of short-term fasting on stress physiology, body condition, and locomotor activity in wintering male white-crowned sparrows. *Physiology & behavior*, 177, 282-290.
- Lebbin, D. J., Harvey, M. G., Lenz, T. C., Andersen, M. J., & Ellis, J. M. (2007). Nocturnal migrants foraging at night by artificial light. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119(3), 506-508.
- Legagneux, P., Harms, N. J., Gauthier, G., Chastel, O., Gilchrist, H. G., Bortolotti, G., ... & Soos, C. (2013). Does feather corticosterone reflect individual quality or external stress in arctic-nesting migratory birds? *PLoS One*, 8(12), e82644.
- Le Louarn, M., Clergeau, P., Strubbe, D., & Deschamps-Cottin, M. (2018). Dynamic species distribution models reveal spatiotemporal habitat shifts in native range-expanding versus non-native invasive birds in an urban area. *Journal of Avian Biology*, 49(4), jav-01527.
- Leloutre, C., Gouzerh, A., & Angelier, F. (2014). Hard to fly the nest: A study of body condition and plumage quality in house sparrow fledglings. *Current Zoology*, 60(4), 449-459.
- Leopold, L. B. (1968). *Hydrology for urban land planning: A guidebook on the hydrologic effects of urban land use* (Vol. 554). US Department of the Interior, Geological Survey Circular 554.
- Lepczyk, C. A., Aronson, M. F., Evans, K. L., Goddard, M. A., Lerman, S. B., & MacIvor, J. S. (2017). Biodiversity in the city: fundamental questions for understanding the ecology of urban green spaces for biodiversity conservation. *BioScience*, 67(9), 799-807.
- Lepczyk, C. A., Flather, C. H., Radeloff, V. C., Pidgeon, A. M., Hammer, R. B., & Liu, J. (2008). Human impacts on regional avian diversity and abundance. *Conservation Biology*, 22(2), 405-416.
- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2008). Does ambient noise affect growth and begging call structure in nestling birds? *Behavioral Ecology*, 19(3), 502-507.

- Lerman, S. B., & Warren, P. S. (2011). The conservation value of residential yards: linking birds and people. *Ecological applications*, 21(4), 1327-1339.
- Leveau, L. M., Leveau, C. M., Villegas, M., Cursach, J. A., & Suazo, C. G. (2017). Bird communities along urbanization gradients: a comparative analysis among three Neotropical cities.
- Liker, A., Papp, Z., Bókony, V., & Lendvai, A. Z. (2008). Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of animal ecology*, 77(4), 789-795.
- Liu, J., Bai, H., Ma, H., & Feng, G. (2019). Bird diversity in Chinese urban parks was more associated with natural factors than anthropogenic factors. *Urban Forestry & Urban Greening*, 43, 126358.
- Lohr, B., Wright, T. F., & Dooling, R. J. (2003). Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal behaviour*, 65(4), 763-777.
- Loiseau, C., Harrigan, R. J., Bichet, C., Julliard, R., Garnier, S., Lendvai, A. Z., ... & Sorci, G. (2013). Predictions of avian Plasmodium expansion under climate change. *Scientific Reports*, 3(1), 1-6.
- Longcore, T., & Rich, C. (2004). Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(4), 191-198.
- 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(2), 212-219.
- Love, O. P., McGowan, P. O., & Sheriff, M. J. (2012). Maternal adversity and ecological stressors in natural populations: the role of stress axis programming in individuals, with implications for populations and communities. *Functional Ecology*, 27(1), 81-92.
- Love, O. P., & Williams, T. D. (2008). Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre-and post-natal developmental stress. *Hormones and Behavior*, 54(4), 496-505.
- Luniak, M. (2004). Synurbization–adaptation of animal wildlife to urban development. In Proceedings 4th international urban wildlife symposium. *University of Arizona*, 50-55.
- Lynn, S. E., Breuner, C. W., & Wingfield, J. C. (2003). Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Hormones and Behavior*, 43(1), 150-157.
- Machmer, M. M., Esselink, H. A. N. S., Steeger, C., & Ydenberg, R. C. (1992). The occurrence of fault bars in the plumage of nestling ospreys. *Ardea*, 80, 261-272.
- Magre, J. M., Juncà, M. B., Campanera, J. M., Pagès, A. B., Mallén, I. R., Zaragoza, R. M., ... & Lozano, C. B. (2019). How urban green management is influencing passerine birds' nesting in the Mediterranean: A case study in a Catalan city. *Urban forestry & urban greening*, 41, 221-229.
- Marasco, V., Spencer, K. A., Robinson, J., Herzyk, P., & Costantini, D. (2013). Developmental post-natal stress can alter the effects of pre-natal stress on the adult redox balance. *General and comparative endocrinology*, 191, 239-246.

- Marzluff, J. M., Bowman, R., & Donnelly, R. (2001). Avian ecology and conservation in an urbanizing world. *Springer Science & Business Media*.
- Marzluff, J. M., & Ewing, K. (2001). Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Urban Ecology*, 739-755.
- Marzluff, J. M., Shulenberger, E., Endlicher, W., Alberti, M., Bradley, G., Ryan, C., ... & Simon, U. (2008). An international perspective on the interaction between humans and nature. *New York, NY: Springer Books Ltd*.
- Matsuba, M., Nishijima, S., & Katoh, K. (2016). Effectiveness of corridor vegetation depends on urbanization tolerance of forest birds in central Tokyo, Japan. *Urban Forestry & Urban Greening*, 18, 173-181.
- McEwen, B. S., & Wingfield, J. C. (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and behavior*, 43(1), 2-15.
- McKinney, M. L. (2002). Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *Bioscience*, 52(10), 883-890.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation*, 127(3), 247-260.
- McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban ecosystems*, 11(2), 161-176.
- McLaren, J. D., Buler, J. J., Schreckengost, T., Smolinsky, J. A., Boone, M., Emiel van Loon, E., ... & Walters, E. L. (2018). Artificial light at night confounds broad-scale habitat use by migrating birds. *Ecology Letters*, 21(3), 356-364.
- Medley, K. E., McDonnell, M. J., & Pickett, S. T. (1995). Forest-landscape structure along an urban-to-rural gradient. *The Professional Geographer*, 47(2), 159-168.
- Meillère, A. (2015). Influence de l'environnement urbain sur les passereaux : une approche éco-physiologique et éco-toxicologique. Thèse, Université de La Rochelle.
- Meillère, A., Brischoux, F., & Angelier, F. (2015a). Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behavioral Ecology*, 26(2), 569-577.
- 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, 93-101.
- Meillère, A., Brischoux, F., Henry, P. Y., Michaud, B., Garcin, R., & Angelier, F. (2017). Growing in a city: Consequences on body size and plumage quality in an urban dweller, the house sparrow (*Passer domesticus*). *Landscape and Urban Planning*, 160, 127-138.
- Meillère, A., Brischoux, F., Parenteau, C., & Angelier, F. (2015b). Influence of urbanization on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: a multi-component approach. *PloS one*, 10(8), e0135685.
- Mendes, S., Colino-Rabanal, V. J., & Peris, S. J. (2011). Bird song variations along an urban gradient: The case of the European blackbird (*Turdus merula*). *Landscape and Urban Planning*, 99(1), 51-57.

- Miller, M. W. (2006). Apparent effects of light pollution on singing behavior of American robins. *The Condor*, 108(1), 130-139.
- Mimet, A., Pellissier, V., Quénot, H., Aguejdad, R., Dubreuil, V., & Roze, F. (2009). Urbanisation induces early flowering: evidence from *Platanus acerifolia* and *Prunus cerasus*. *International Journal of Biometeorology*, 53(3), 287-298.
- Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement (2010). La Trame Verte et Bleue en France métropolitaine.
- Mitschke, A., Geissler, H. H., Baumung, S., & Andersen, L. (1999). Ornithologischer Jahresbericht 1996 und 1997 für das Hamburger Berichtsgebiet. *Hamburger Avifauna Beitr*, 30, 129-204.
- Mohring, B., Henry, P. Y., Jiguet, F., Malher, F., & Angelier, F. (under review). Investigating temporal and spatial correlates of the sharp decline of an urban exploiter bird in a large European city. *Submitted to Urban Ecosystems*.
- Møller, A. P. (2009). Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia*, 159(4), 849-858.
- Monaghan, P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1497), 1635-1645.
- 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. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1729), 709-714.
- Montiglio, P. O., & Royauté, R. (2014). Contaminants as a neglected source of behavioural variation. *Anim Behav*, 88, 29-35.
- Morelli, F., Benedetti, Y., Su, T., Zhou, B., Moravec, D., Šimová, P., & Liang, W. (2017a). Taxonomic diversity, functional diversity and evolutionary uniqueness in bird communities of Beijing's urban parks: Effects of land use and vegetation structure. *Urban Forestry & Urban Greening*, 23, 84-92.
- Morelli, F., Jiguet, F., Sabatier, R., Dross, C., Princé, K., Tryjanowski, P., & Tichit, M. (2017b). Spatial covariance between ecosystem services and biodiversity pattern at a national scale (France). *Ecological Indicators*, 82, 574-586.
- Morelli, F., Mikula, P., Benedetti, Y., Bussièrè, R., & Tryjanowski, P. (2018). Cemeteries support avian diversity likewise urban parks in European cities: Assessing taxonomic, evolutionary and functional diversity. *Urban Forestry & Urban Greening*, 36, 90-99.
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., ... & Socher, S. A. (2014). Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and evolution*, 4(18), 3514-3524.
- Moudrá, L., Zasadil, P., Moudrý, V., & Šálek, M. (2018). What makes new housing development unsuitable for house sparrows (*Passer domesticus*)? *Landscape and Urban Planning*, 169, 124-130.
- Müller, A., Bøcher, P. K., Fischer, C., & Svenning, J. C. (2018). 'Wild' in the city context: Do relative wild areas offer opportunities for urban biodiversity? *Landscape and Urban Planning*, 170, 256-265.

- Murgui, E. (2009). Seasonal patterns of habitat selection of the House Sparrow *Passer domesticus* in the urban landscape of Valencia (Spain). *Journal of Ornithology*, 150(1), 85.
- Murphy, M. E., King, J. R., & Lu, J. (1988). Malnutrition during the postnuptial molt of white-crowned sparrows: feather growth and quality. *Canadian Journal of Zoology*, 66(6), 1403-1413.
- Musters, C. J. M., Snelder, D. J., & Vos, P. (2009). The effects of coloured light on nature. *Leiden, The Netherlands: CML Institute of Environmental Sciences, Leiden University*.
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Woodfin, R. M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368(6473), 734-737.
- Nagy, D. D., Magura, T., Horváth, R., Debnár, Z., & Tóthmérész, B. (2018). Arthropod assemblages and functional responses along an urbanization gradient: A trait-based multi-taxa approach. *Urban Forestry & Urban Greening*, 30, 157-168.
- Nam, D. H., & Lee, D. P. (2006). Reproductive effects of heavy metal accumulation on breeding feral pigeons (*Columba livia*). *Science of the total environment*, 366(2-3), 682-687.
- Navara, K. J., & Nelson, R. J. (2007). The dark side of light at night: physiological, epidemiological, and ecological consequences. *Journal of pineal research*, 43(3), 215-224.
- Negro, J. J., Bustamante, J., Melguizo, C., Ruiz, J. L., & Grande, J. M. (2000). Nocturnal activity of lesser kestrels under artificial lighting conditions in Seville, Spain.
- Neil, K., & Wu, J. (2006). Effects of urbanization on plant flowering phenology: a review. *Urban Ecosystems*, 9(3), 243-257.
- Newton, I. (1992). Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biological Reviews*, 67(2), 129-173.
- Nordt, A., & Klenke, R. (2013). Sleepless in town—drivers of the temporal shift in dawn song in urban European blackbirds. *PloS one*, 8(8), e71476.
- Noss, R.F. (1993). Wildlife corridors. In *Ecology of Greenways*. Smith, D.S., Calwood Hellmund, P. (eds.), University of Minnesota Press, Minneapolis, MN, 43-68.
- Oberndorfer, E., Lundholm, J., Bass, B., Coffman, R. R., Doshi, H., Dunnett, N., ... & Rowe, B. (2007). Green roofs as urban ecosystems: ecological structures, functions, and services. *BioScience*, 57(10), 823-833.
- Oke, T. R. (1995). The heat island of the urban boundary layer: characteristics, causes and effects. In « Wind climate in cities ». Springer, Dordrecht, 81-107.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in ecology & evolution*, 19(1), 18-24.
- O'Neill, B. C., Oppenheimer, M., Warren, R., Hallegatte, S., Kopp, R. E., Pörtner, H. O., ... & Mach, K. J. (2017). IPCC reasons for concern regarding climate change risks. *Nature Climate Change*, 7(1), 28-37.

- Ortega-Álvarez, R., & MacGregor-Fors, I. (2009). Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and urban planning*, *90*(3-4), 189-195.
- Ouyang, J. Q., de Jong, M., van Grunsven, R. H., Matson, K. D., Haussmann, M. F., Meerlo, P., ... & Spoelstra, K. (2017). Restless roosts: Light pollution affects behavior, sleep, and physiology in a free-living songbird. *Global change biology*, *23*(11), 4987-4994.
- Ouyang, J. Q., de Jong, M., Hau, M., Visser, M. E., van Grunsven, R. H., & Spoelstra, K. (2015). Stressful colours: corticosterone concentrations in a free-living songbird vary with the spectral composition of experimental illumination. *Biology letters*, *11*(8), 20150517.
- Ouyang, J. Q., Isaksson, C., Schmidt, C., Hutton, P., Bonier, F., & Dominoni, D. (2018). A new framework for urban ecology: an integration of proximate and ultimate responses to anthropogenic change. *Integrative and comparative biology*, *58*(5), 915-928.
- Pal, M., Pop, P., Mahapatra, A., Bhagat, R., & Hore, U. (2019). Diversity and structure of bird assemblages along urban-rural gradient in Kolkata, India. *Urban Forestry & Urban Greening*, *38*, 84-96.
- Partecke, J., Gwinner, E., & Bensch, S. (2006a). Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology*, *147*(4), 549-552.
- Partecke, J., & Gwinner, E. (2007). Increased sedentariness in European blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology*, *88*(4), 882-890.
- Partecke, J., Schwabl, I., & Gwinner, E. (2006b). Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology*, *87*(8), 1945-1952.
- Partecke, J., J. Van't Hof, T., & Gwinner, E. (2005). Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology*, *36*(4), 295-305.
- Patterson, A. G., Kitaysky, A. S., Lyons, D. E., & Roby, D. D. (2015). Nutritional stress affects corticosterone deposition in feathers of Caspian tern chicks. *Journal of Avian Biology*, *46*(1), 18-24.
- Pattison, P. M., Hansen, M., & Tsao, J. Y. (2018). LED lighting efficacy: status and directions. *Comptes Rendus Physique*, *19*(3), 134-145.
- Pauley, S. M. (2004). Lighting for the human circadian clock: recent research indicates that lighting has become a public health issue. *Medical hypotheses*, *63*(4), 588-596.
- Peach, W. J., Mallord, J. W., Ockendon, N., Orsman, C. J., & Haines, W. G. (2015). Invertebrate prey availability limits reproductive success but not breeding population size in suburban House Sparrows *Passer domesticus*. *Ibis*, *157*(3), 601-613.
- Peach, W. J., Mallord, J. W., Ockendon, N., Orsman, C. J., & Haines, W. G. (2018). Depleted suburban house sparrow *Passer domesticus* population not limited by food availability. *Urban ecosystems*, *21*(6), 1053-1065.
- Peach, W. J., Sheehan, D. K., & Kirby, W. B. (2014). Supplementary feeding of mealworms enhances reproductive success in garden nesting House Sparrows *Passer domesticus*. *Bird Study*, *61*(3), 378-385.

- Peach, W. J., Vincent, K. E., Fowler, J. A., & Grice, P. V. (2008). Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. *Animal Conservation*, *11*(6), 493-503.
- 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*(12), 1883-1891.
- Peig, J., & Green, A. J. (2010). The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, *24*(6), 1323-1332.
- Peña-Villalobos, I., Valdés-Ferranty, F., & Sabat, P. (2013). Osmoregulatory and metabolic costs of salt excretion in the Rufous-collared sparrow *Zonotrichia capensis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *164*(2), 314-318.
- Peng, J., Zhao, H., & Liu, Y. (2017). Urban ecological corridors construction: A review. *Acta Ecologica Sinica*, *37*(1), 23-30.
- Peris, S. J. (2003). Feeding in urban refuse dumps: ingestion of plastic objects by the White Stork (*Ciconia ciconia*). *Ardeola*, *50*, 81-84.
- Perrins, C. M., Attenborough, D., & Arlott, N. (1987). *New generation guide to the birds of Britain and Europe* (Vol. 8). University of Texas Press.
- Perry, G., & Fisher, R. N. (2006). Night lights and reptiles: observed and potential effects. In Ecological consequences of artificial night lighting, 169-191. *Rich, C. & Longcore, T. (eds), Island Press, Washington, DC.*
- Perugini, M., Manera, M., Grotta, L., Abete, M. C., Tarasco, R., & Amorena, M. (2011). Heavy metal (Hg, Cr, Cd, and Pb) contamination in urban areas and wildlife reserves: honeybees as bioindicators. *Biological trace element research*, *140*(2), 170-176.
- Pickett, S. T., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Nilon, C. H., Pouyat, R. V., Zipperer, W. C., & Costanza, R. (2001). Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual review of ecology and systematics*, *32*(1), 127-157.
- Pirzio Biroli, A., Van Doren, B. M., & Grabowska-Zhang, A. (2020). Drivers of avian species richness and community structure in urban courtyard gardens. *Journal of Urban Ecology*, *6*(1), juz026.
- Plummer, K. E., Bearhop, S., Leech, D. I., Chamberlain, D. E., & Blount, J. D. (2013). Fat provisioning in winter impairs egg production during the following spring: a landscape-scale study of blue tits. *Journal of Animal Ecology*, *82*(3), 673-682.
- Plummer, K. E., Risely, K., Toms, M. P., & Siriwardena, G. M. (2019). The composition of British bird communities is associated with long-term garden bird feeding. *Nature communications*, *10*(1), 1-8.
- Pouyat, R. V., Carreiro, M. M., McDonnell, M. J., Pickett, S. T. A., Groffman, P. M., Parmelee, R. W., ... & Zipperer, W. C. (1995). Carbon and Nitrogen Dynamics in Oak Stands along an Urban-Rural Gradient. *Carbon forms and functions in forest soils*, 569-587.
- Pravosudov, V. V., & Kitaysky, A. S. (2006). Effects of nutritional restrictions during post-hatching development on adrenocortical function in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *General and comparative endocrinology*, *145*(1), 25-31.

- Prévo, A. C., Cheval, H., Raymond, R., & Cosquer, A. (2018). Routine experiences of nature in cities can increase personal commitment toward biodiversity conservation. *Biological conservation*, 226, 1-8.
- Puppim de Oliveira, J., Balaban, O., Doll, C. N., Moreno-Peñaranda, R., Gasparatos, A., Iossifova, D., & Suwa, A. (2011). Cities and biodiversity: Perspectives and governance challenges for implementing the convention on biological diversity (CBD) at the city level. *Biological Conservation*, 144(5), 1302-1313.
- Quantum, G. I. S. Development Team (2017). Quantum GIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project. Version 2.17.
- Racey, G. D., & Euler, D. L. (1982). Small mammal and habitat response to shoreline cottage development in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 60(5), 865-880.
- Raap, T., Casasole, G., Costantini, D., AbdElgawad, H., Asard, H., Pinxten, R., & Eens, M. (2016b). Artificial light at night affects body mass but not oxidative status in free-living nestling songbirds: an experimental study. *Scientific Reports*, 6, 35626.
- Raap, T., Casasole, G., Pinxten, R., & Eens, M. (2016a). Early life exposure to artificial light at night affects the physiological condition: An experimental study on the ecophysiology of free-living nestling songbirds. *Environmental Pollution*, 218, 909-914.
- Raap, T., Pinxten, R., & Eens, M. (2015). Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific reports*, 5(1), 1-8.
- Raupp, M. J., Shrewsbury, P. M., & Herms, D. A. (2010). Ecology of herbivorous arthropods in urban landscapes. *Annual review of entomology*, 55.
- R Core Team (2016). Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2016.
- Rega, C. C., Nilon, C. H., & Warren, P. S. (2015). Avian abundance patterns in relation to the distribution of small urban greenspaces. *Journal of Urban Planning and development*, 141(3), A4015002.
- Reznick, D. N., & Ghalambor, C. K. (2001). The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. In *Microevolution rate, pattern, process*, Springer, Dordrecht, 183-198.
- Rich, C., & Longcore, T. (2006). Ecological consequences of artificial night lighting. *Island Press*.
- Riley, S. P., Busteed, G. T., Kats, L. B., Vandergon, T. L., Lee, L. F., Dagit, R. G., ... & Sauvajot, R. M. (2005). Effects of urbanization on the distribution and abundance of amphibians and invasive species in southern California streams. *Conservation Biology*, 19(6), 1894-1907.
- Robb, G. N., McDonald, R. A., Chamberlain, D. E., & Bearhop, S. (2008). Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(9), 476-484.
- Romero, L. M. (2002). Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and comparative endocrinology*, 128(1), 1-24.
- Romero, L. M., Cyr, N. E., & Romero, R. C. (2006). Corticosterone responses change seasonally in free-living house sparrows (*Passer domesticus*). *General and comparative endocrinology*, 149(1), 58-65.

- Romero, L. M., Dickens, M. J., & Cyr, N. E. (2009). The reactive scope model—a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Hormones and behavior*, *55*(3), 375-389.
- Romero, L. M., & Fairhurst, G. D. (2016). Measuring corticosterone in feathers: strengths, limitations, and suggestions for the future. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *202*, 112-122.
- Romero, L. M., & Reed, J. M. (2005). Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *140*(1), 73-79.
- Romero, L. M., & Romero, R. C. (2002). Corticosterone responses in wild birds: the importance of rapid initial sampling. *The Condor*, *104*(1), 129-135.
- Rosenberg, K. V., Terrill, S. B., & Rosenberg, G. H. (1987). Value of suburban habitats to desert riparian birds. *The Wilson Bulletin*, 642-654.
- Saini, C., Hutton, P., Gao, S., Simpson, R. K., Giraudeau, M., Sepp, T., ... & McGraw, K. J. (2019). Exposure to artificial light at night increases innate immune activity during development in a precocial bird. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *233*, 84-88.
- Salmón, P., Jacobs, A., Ahrén, D., Biard, C., Dingemanse, N., Dominoni, D., ... & Visser, M. E. (2020). Repeated genomic signatures of adaptation to urbanisation in a songbird across Europe. *BioRxiv*.
- Santato, S., Bender, S., & Schaller, M. (2013). The European floods directive and opportunities offered by land use planning. *CSC report*, *12*.
- Sapolsky, R. M. (1996). Why stress is bad for your brain. *Science*, *273*(5276), 749-750.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M., & Munck, A. U. (2000). How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine reviews*, *21*(1), 55-89.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, *5*(1), 18-32.
- Sauter, A., Bowman, R., Schoech, S. J., & Pasinelli, G. (2006). Does optimal foraging theory explain why suburban Florida scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*) feed their young human-provided food? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *60*(4), 465-474.
- Savard, J. P. L., Clergeau, P., & Mennechez, G. (2000). Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and urban planning*, *48*(3-4), 131-142.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Meth* *9*: 671–675.
- Schoech, S. J., Bowman, R., Bridge, E. S., & Boughton, R. K. (2007). Baseline and acute levels of corticosterone in Florida scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*): effects of food supplementation, suburban habitat, and year. *General and Comparative Endocrinology*, *154*(1-3), 150-160.
- 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. *Current Zoology*, *57*(4), 514-530.

- Schubert, E. F., & Kim, J. K. (2005). Solid-state light sources getting smart. *Science*, 308(5726), 1274-1278.
- Sekercioglu, C. H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution*, 21(8), 464-471.
- Sepp, T., McGraw, K. J., Kaasik, A., & Giraudeau, M. (2017). A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life? *Global change biology*, 24(4), 1452-1469.
- Seress, G., Bókony, V., Pipoly, I., Szép, T., Nagy, K., & Liker, A. (2012). Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. *Journal of Avian Biology*, 43(5), 403-414.
- Seress, G., & Liker, A. (2015). Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 61(4), 373-408.
- Shanahan, D. F., Miller, C., Possingham, H. P., & Fuller, R. A. (2011). The influence of patch area and connectivity on avian communities in urban revegetation. *Biological Conservation*, 144(2), 722-729.
- Shochat, E., Lerman, S., & Fernández-Juricic, E. (2010). Birds in urban ecosystems: population dynamics, community structure, biodiversity, and conservation. *Urban ecosystem ecology*, 55, 75-86.
- Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E., & Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 186-191.
- Shustack, D. P., Rodewald, A. D., & Waite, T. A. (2009). Springtime in the city: exotic shrubs promote earlier greenup in urban forests. *Biological invasions*, 11(6), 1357-1371.
- Shwartz, A., Turbé, A., Julliard, R., Simon, L., & Prévot, A. C. (2014). Outstanding challenges for urban conservation research and action. *Global environmental change*, 28, 39-49.
- Skadhauge, E. (2012). *Osmoregulation in birds (Vol. 12)*. Springer Science & Business Media.
- Slabbekoorn, H., & den Boer-Visser, A. (2006). Cities change the songs of birds. *Current biology*, 16(23), 2326-2331.
- Slabbekoorn, H., & Ripmeester, E. A. P. (2008). Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Molecular ecology*, 17(1), 72-83.
- Slabbekoorn, H., & Smith, T. B. (2002). Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1420), 493-503.
- Solarz, K., Senczuk, L., Maniurka, H., Cichecka, E., & Peszke, M. (2007). Comparisons of the allergenic mite prevalence in dwellings and certain outdoor environments of the Upper Silesia (southwest Poland). *International journal of hygiene and environmental health*, 210(6), 715-724.
- Sorace, A. (2002). High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance. *Ornis Fennica*, 79(2), 60-71.
- Sordello, R. (2017a). Les conséquences de la lumière artificielle nocturne sur les déplacements de la faune et la fragmentation des habitats : une revue. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, 119, 39-54.

- Sordello, R. (2017b). Pollution lumineuse : longueurs d'ondes impactantes pour la biodiversité. Exploitation de la synthèse bibliographique de Musters et al. (2009). Rapport Patrinat n°2017-117.
- Stagoll, K., Manning, A. D., Knight, E., Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2010). Using bird–habitat relationships to inform urban planning. *Landscape and Urban Planning*, 98(1), 13-25.
- Strasser, E. H., & Heath, J. A. (2011). Effects of developmental conditions on nestling American kestrel (*Falco sparverius*) corticosterone concentrations. *General and Comparative Endocrinology*, 173(1), 164-170.
- Strong, R. J., Pereira, M. G., Shore, R. F., Henrys, P. A., & Pottinger, T. G. (2015). Feather corticosterone content in predatory birds in relation to body condition and hepatic metal concentration. *General and Comparative Endocrinology*, 214, 47-55.
- Summers-Smith, J. D. (2003). The decline of the House Sparrow: a review. *British Birds*, 96(9), 439-446.
- Summers-Smith, J. D. (2009). House Sparrow densities in different habitats in a small town in NE England—Meeting on the decline of the urban House Sparrow *Passer domesticus*: Newcastle 2009 (24-25 Feb)—Intern. *Stud. Sparrows*, 33, 22-23.
- Sun, J., Raap, T., Pinxten, R., & Eens, M. (2017). Artificial light at night affects sleep behaviour differently in two closely related songbird species. *Environmental Pollution*, 231, 882-889.
- 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(1518), 963-969.
- Taha, H. (1996). Modeling impacts of increased urban vegetation on ozone air quality in the South Coast Air Basin. *Atmospheric Environment*, 30(20), 3423-3430.
- Takami, Y., Koshio, C., Ishii, M., Fujii, H., Hidaka, T., & Shimizu, I. (2004). Genetic diversity and structure of urban populations of *Pieris* butterflies assessed using amplified fragment length polymorphism. *Molecular Ecology*, 13(2), 245-258.
- Terrier, C. (1990). Les villes : toujours plus tertiaires.
- Teyssier, A., Matthysen, E., Hudin, N. S., de Neve, L., White, J., & Lens, L. (2020). Diet contributes to urban-induced alterations in gut microbiota: experimental evidence from a wild passerine. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1920), 20192182.
- Thompson, K., Austin, K. C., Smith, R. M., Warren, P. H., Angold, P. G., & Gaston, K. J. (2003). Urban domestic gardens (I): Putting small-scale plant diversity in context. *Journal of Vegetation Science*, 14(1), 71-78.
- Tisdale, H. (1942). The Process of Urbanization. *Social Forces*, 30, 311-316.
- Titulaer, M., Spoelstra, K., Lange, C. Y., & Visser, M. E. (2012). Activity patterns during food provisioning are affected by artificial light in free living great tits (*Parus major*). *PLoS One*, 7(5), e37377.
- Tratalos, J., Fuller, R. A., Evans, K. L., Davies, R. G., Newson, S. E., Greenwood, J. J., & Gaston, K. J. (2007). Bird densities are associated with household densities. *Global Change Biology*, 13(8), 1685-1695.

- Treen, G. D., Hobson, K. A., Marchant, T. A., & Bortolotti, G. R. (2015). Large-scale spatial variation in feather corticosterone in invasive house sparrows (*Passer domesticus*) in Mexico is related to climate. *Ecology and evolution*, 5(17), 3808-3817.
- Ulgezen, Z. N., K p yl , T., Meerlo, P., Spoelstra, K., Visser, M. E., & Dominoni, D. M. (2019). The preference and costs of sleeping under light at night in forest and urban great tits. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1905), 20190872.
- UNECE (2003). Declaration by the Environment Ministers of the region of the United Nations Economic Commission for Europe (UNECE). Fifth Ministerial Conference "Environment for Europe". ECE/CEP/94/Rev.1, edn. UNECE, Kiev, Ukraine.
- United Nations Department of Economic and Social Affairs (UN DESA) (2018). World urbanization prospects: the 2018 revision.
- United Nations Department of Economic and Social Affairs (2019). World population prospects 2019.
- Van Berkel, M., Bateson, M., Nettle, D., & Dunn, J. (2018). Can starlings use a reliable cue of future food deprivation to adaptively modify foraging and fat reserves? *Animal Behaviour*, 142, 147-155.
- Van Rensburg, B. J., Peacock, D. S., & Robertson, M. P. (2009). Biotic homogenization and alien bird species along an urban gradient in South Africa. *Landscape and Urban Planning*, 92(3-4), 233-241.
- Vergnes, A., Le Viol, I., & Clergeau, P. (2012). Green corridors in urban landscapes affect the arthropod communities of domestic gardens. *Biological Conservation*, 145(1), 171-178.
- V ron, J. (2006). L'urbanisation du monde. *Paris : La D couverte*.
- Villase nor, N. R., Chiang, L. A., Hern ndez, H. J., & Escobar, M. A. (2020). Vacant lands as refuges for native birds: An opportunity for biodiversity conservation in cities. *Urban Forestry & Urban Greening*, 49, 126632.
- Vincent, K. E. (2005). Investigating the causes of the decline of the urban house sparrow *Passer domesticus* population in Britain.
- Vincze, E., Papp, S., Preiszner, B., Seress, G., B kony, V., & Liker, A. (2016). Habituation to human disturbance is faster in urban than rural house sparrows. *Behavioral Ecology*, 27(5), 1304-1313.
- Visser, M. E. (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1635), 649-659.
- Von Post, M., Stjernman, M., & Smith, H. G. (2013). Effects of supplemental winter feeding on House Sparrows (*Passer domesticus*) in relation to landscape structure and farming systems in southern Sweden. *Bird Study*, 60(2), 238-246.
- Wandeler, P., Funk, S. M., Lurgiader, C. R., Gloor, S., & Breitenmoser, U. (2003). The city-fox phenomenon: Genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology*, 12(3), 647-656.
- Welbers, A. A., van Dis, N. E., Kolvoort, A. M., Ouyang, J., Visser, M. E., Spoelstra, K., & Dominoni, D. M. (2017). Artificial light at night reduces daily energy expenditure in breeding great tits (*Parus major*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 55.

- Weller, B., & Ganzhorn, J. U. (2004). Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient. *Basic and Applied Ecology*, 5(2), 193-201.
- Wetterer, J.K. (1997). Urban Ecology. Encyclopedia of Environmental Sciences. *New York: Chapman & Hall*.
- White, J. G., Antos, M. J., Fitzsimons, J. A., & Palmer, G. C. (2005). Non-uniform bird assemblages in urban environments: the influence of streetscape vegetation. *Landscape and urban planning*, 71(2-4), 123-135.
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100(916), 687-690.
- Wingfield, J. C. (1994). Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. In Perspectives in comparative endocrinology. K. G. Davey, R. E. Peter, and S. S. Tobe (eds.), *National Research Council Canada, Ottawa*, 520-528.
- Wingfield, J. C. (2013). The comparative biology of environmental stress: behavioural endocrinology and variation in ability to cope with novel, changing environments. *Animal Behaviour*, 85(5), 1127-1133.
- Wingfield, J. C., & Kitaysky, A. S. (2002). Endocrine responses to unpredictable environmental events: stress or anti-stress hormones? *Integrative and comparative biology*, 42(3), 600-609.
- 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”. *American Zoologist*, 38(1), 191-206.
- Wingfield, J. C., O'Reilly, K. M., & Astheimer, L. B. (1995). Modulation of the adrenocortical responses to acute stress in arctic birds: a possible ecological basis. *American Zoologist*, 35(3), 285-294.
- Wingfield, J. C., & Ramenofsky, M. (1997). Corticosterone and facultative dispersal in response to unpredictable events. *Ardea*, 85(1), 155-166.
- Wingfield, J. C., & Romero, L. M. (2001). Adrenocortical responses to stress and their modulation in free-living vertebrates. In: Handbook of physiology, section 7: the endocrine system. Vol. 4: coping with the environment: neural and endocrine mechanisms B. S. McEwen (eds), *Oxford: Oxford University Press*, 211e236.
- Wingfield, J. C., Vleck, C. M., & Moore, M. C. (1992). Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran Desert. *Journal of Experimental Zoology*, 264(4), 419-428.
- Yang, Y., Zhen, C., Yang, B., Yu, Y., & Pan, J. (2018). The effect of 580 nm-based-LED mixed light on growth, adipose deposition, skeletal development, and body temperature of chickens. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 183, 288-292.
- Yeh, P. J. (2004). Rapid evolution of a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat. *Evolution*, 58(1), 166-174.
- Zala, S. M., & Penn, D. J. (2004). Abnormal behaviours induced by chemical pollution: a review of the evidence and new challenges. *Animal Behaviour*, 68(4), 649-664.

- Zhang, S., Lei, F., Liu, S., Li, D., Chen, C., & Wang, P. (2011). Variation in baseline corticosterone levels of Tree Sparrow (*Passer montanus*) populations along an urban gradient in Beijing, China. *Journal of Ornithology*, 152(3), 801-806.
- Zhang, X., Yang, W., Liang, W., Wang, Y., & Zhang, S. (2019). Intensity dependent disruptive effects of light at night on activation of the HPG axis of tree sparrows (*Passer montanus*). *Environmental Pollution*, 249, 904-909.
- Zhou, Y., Radford, A. N., & Magrath, R. D. (2019). Why does noise reduce response to alarm calls? Experimental assessment of masking, distraction and greater vigilance in wild birds. *Functional Ecology*, 33(7), 1280-1289.
- Zipperer, W. C., Sisinni, S. M., Pouyat, R. V., & Foresman, T. W. (1997). Urban tree cover: an ecological perspective. *Urban Ecosystems*, 1(4), 229-246.
- Zuñiga-Palacios, J., Zuria, I., Moreno, C. E., Almazán-Núñez, R. C., & González-Ledesma, M. (2020). Can small vacant lots become important reservoirs for birds in urban areas? A case study for a Latin American city. *Urban Forestry & Urban Greening*, 47, 126551.

Références des campagnes participatives :

<https://www.chat-biodiversite.fr>

https://fr.ulule.com/zonedebzzz-saison4/?utm_campaign=presale_104153&utm_source=mrmondialisation&utm_medium=site

<https://www.paris.fr/pages/la-mairie-de-paris-vous-offre-des-nichoires-pour-les-moineaux-5520/>

Comment faire face à l'urbanisation ? Étude écophysiological des bénéfices et contraintes d'un mode de vie urbain chez les passereaux

Résumé :

L'urbanisation est l'un des phénomènes majeurs qui impactent la biodiversité à l'échelle mondiale. Les nombreuses contraintes associées au milieu urbain (perte d'habitat, changement des ressources, pollutions chimique, lumineuse et sonore, etc.) modifient la diversité et la répartition des espèces animales, et peuvent avoir de lourdes conséquences à l'échelle individuelle. Or, le développement constant du milieu urbain nécessite de mettre à jour les études sur les effets de ce milieu sur les espèces animales, et en particulier sur les oiseaux, qui rendent de nombreux services écosystémiques à l'homme. Dans ce contexte, nous avons cherché à étudier les bénéfices et contraintes du milieu urbain chez les oiseaux, en se plaçant à trois échelles différentes : communauté, population et individu. Dans un premier temps, nous avons réalisé une étude spatiale de la biodiversité aviaire à Niort. Nous avons pu mettre en évidence l'importance de maintenir des infrastructures vertes et connectées en ville, pour favoriser la présence des espèces communes comme celles moins adaptées au milieu urbain. Dans un deuxième temps, nous avons cherché à évaluer l'état des populations de moineaux domestiques en ville, ceux-ci étant en fort déclin dans les grandes villes européennes. À l'aide d'une étude corrélatrice, nous avons démontré que le milieu urbain est particulièrement stressant pour les moineaux en développement. Également, l'analyse d'un stress hydrique en conditions expérimentales nous a permis de constater que les moineaux adultes sont également très sensibles aux changements des conditions de l'environnement. Dans un troisième temps, l'application d'une contrainte du milieu urbain (pollution lumineuse) sur les moineaux au cours de la reproduction a permis de mettre en évidence des changements rapides du comportement individuel en réponse à cette contrainte. Les résultats de ces différentes approches démontrent que les effets de l'urbanisation sur les oiseaux sont complexes, et que les suivis démographiques doivent être associés à des études précises de l'habitat urbain et des contraintes associées pour mieux comprendre l'évolution des populations d'oiseaux en ville.

Mots clés : Urbanisation, contraintes, biodiversité, infrastructures vertes, corridors écologiques, physiologie du stress, corticostérone, développement, pollution lumineuse, reproduction, comportement, moineau domestique.

How to deal with urbanization? Ecophysiological study of benefits and costs of urban life in passerines

Abstract:

Urbanization is one of major phenomena that impact biodiversity in the world. Numerous constraints associated with urban environment (habitat loss, changes in resources, chemical, light and noise pollutions, etc.) modify wildlife diversity and species distribution, and can have detrimental consequences on individuals. However, constant development of urbanization implies to update studies on the effects of urban environment on animal species, and particularly on birds, as they fulfill numerous ecosystem services for humans. In that context, we studied the benefits and costs of urban life for birds, working at three different levels: community, population and individual. First, we realized a spatial study on avian biodiversity in Niort (France). We highlighted the need to maintain green and connected infrastructures in cities, to favor common species as less adapted species to urban environment. Second, we evaluated the population state of house sparrows in cities, as they are strongly declining in large European cities. With the use of a correlative study, we showed that urban environment is very stressful for developing sparrows. Moreover, the analysis of osmotic stress in experimental conditions allowed to find that adult sparrows are also sensitive to changes of environmental conditions. Third, the application of a constraint of urban environment (light pollution) on house sparrows during reproduction revealed rapid changes in individual behavior in response to this constraint. Finally, results of these different approaches show that the effects of urbanization on birds are complex, and that demographic surveys need to be coupled with precise studies of urban habitat and associated constraints to better understand the evolution of bird populations in cities.

Keywords: Urbanization, constraints, biodiversity, green infrastructures, ecological corridors, stress physiology, corticosterone, development, light pollution, reproduction, behaviour, house sparrow.



Centre d'Études Biologiques de Chizé
405, route de Prissé-la-Charrière
79360 VILLIERS-EN-BOIS

