

RAPPORT DE STAGE

La condition physique des adultes chez *Poecile atricapillus* et *Poecile hudsonicus* au cours de la saison de reproduction.

De quelle manière la **condition** des adultes est-elle reliée
à l'**effort** de reproduction et au **succès** reproducteur ?

Université du Québec à Rimouski

Laboratoire d'écophysiologie aviaire



Par **Dourthe-Sorin Pascaline**

Licence Professionnelle « Biologie Appliquée aux Ecosystèmes Exploités »

Année 2018/2019 - Université de Pau et des Pays de l'Adour

"Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de l'Entreprise ou du Laboratoire d'accueil"

Remerciements

Je tiens vivement à remercier les personnes qui ont contribué au bon déroulement de mon stage et à l'élaboration de mon rapport.

Je remercie le référent de mon stage, Dr François Vézina, écophysiologiste et professeur à l'UQAR, qui a été à l'écoute et a fait preuve de beaucoup de pédagogie, tout en partageant volontiers ses expériences scientifiques et ses projets.

Tout particulièrement, je remercie sincèrement Sarah Sénécal, tutrice de mon stage, en cours de maîtrise à l'UQAR, qui a fait preuve d'une grande patience et a mis beaucoup d'intérêt dans la construction et la rédaction de mon projet. L'ensemble des compétences acquises au cours de cette expérience l'ont été grâce à sa confiance et à la transmission de son savoir, pratique et théorique.

Je souhaite également remercier le Président du Conseil Régional, qui a permis le financement de ma mobilité et de mon projet, sans quoi je n'aurais certainement pas pu réaliser cette expérience.

Table des matières

Remerciements	2
Introduction	1
Matériel et méthodes.....	4
1. Objectifs	4
2. Protocole de terrain	4
a. La tournée des nichoirs	4
b. La tournée des nids.....	4
c. Le suivi des poussins	5
d. Le suivi des adultes.....	6
3. Analyses statistiques.....	10
a. Traitements des données sous R	10
b. Modèles de régression.....	12
Résultats	14
1. L'influence de la condition des adultes sur l'effort de reproduction	14
2. L'influence de la condition des adultes sur le succès reproducteur	15
3. La condition influée lors d'une seconde couvée	21
Discussion.....	22
Bibliographie.....	26
Annexes	29
Annexe 1 - Localisation du lieu d'études	29
Annexe 2 – Carte de répartition des nichoirs au sein de la FER Macpès	30
Annexe 3 – Variables de correction.....	31
Annexe 4 – Taux de croissance maximal des poussins.....	32
Annexe 4 – Tableau des tâches.....	33
Résumé	34

Introduction

Les mésanges appartiennent à la famille des Paridés et les populations évoluent dans le monde entier. Leur caractère peu farouche et leur bonne adaptation aux volières lui valent d'être un oiseau très étudié par les chercheurs (Otter K. *et al*, 2007). Les individus des deux sexes sont semblables, la femelle étant généralement un peu plus petite que le mâle (Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, 2005). Sept espèces de mésanges sont répertoriées en Amérique du Nord. Notre étude se concentre sur deux d'entre elles, *Poecile atricapillus* (Mésange à tête noire) et *Poecile hudsonicus* (Mésange à tête brune).

La Mésange à tête noire est une espèce nicheuse résidente abondante dans son aire de répartition. Sa taille variant de 12 à 15 cm, elle présente un dos grisâtre, une poitrine blanche et des flancs chamois (Austin, O. fils, 1962). Elle est notamment caractérisée par sa calotte noire, ses joues d'un blanc pur et une tache triangulaire noire sur la gorge. Cette espèce possède un large répertoire de sons, de chants et de cris (Apol C. A *et al*, 2017). L'aire de répartition de la Mésange à tête noire s'étend d'un océan à l'autre en territoire canadien. Au Québec, elle est l'une des espèces la plus fréquemment observée. La densité de population d'un territoire dépend beaucoup de la qualité de ce dernier. Les forêts de feuillus représentent son habitat de prédilection, elle s'y abrite l'hiver au sein des cavités qu'elle y trouve. Il ne semble pas exister de territorialité interspécifique chez la Mésange à tête noire, elle partage son territoire avec plusieurs autres oiseaux, dont la Mésange à tête brune (Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, 2005).

Ainsi, la Mésange à tête brune est observée sur les mêmes aires de répartition que la Mésange à tête noire. Toutefois, alors que cette dernière est très généraliste, la Mésange à tête brune est plutôt limitée aux forêts boréales. Elle présente un dos brun grisâtre, une poitrine d'un blanc mat et des flancs roux. Son nom vient de la calotte brune qu'elle arbore. Elle s'abrite également dans les cavités d'arbres, mais contrairement à la Mésange à tête noire, c'est plutôt dans les conifères qu'elle évolue (Austin, O. fils, 1962). Elle réside dans toute l'étendue du Québec, mais elle est surtout retrouvée dans les Basses-Terres du Saint-Laurent. À l'échelle de l'Amérique du Nord, on la retrouve d'est en ouest aux latitudes les plus nordiques, jusqu'en Alaska (Lait L. A et Burg T. M, 2013).

La forêt boréale québécoise, dans laquelle se déroule présente étude (Annexe 1), se situe à l'est de ce qu'on appelle le Bouclier boréal, qui est une écozone s'étendant sur une grande partie du Canada (Urquizo *et al*, 2000). Les reliefs y sont relativement faibles, malgré quelques collines (Nelson *et al*, 2014), avec des forêts résineuses, mixtes et décidues. Les étés sont courts et chauds et les hivers longs et froids (Urquizo *et al*, 2000). Cela demande aux oiseaux de petites tailles, telles que les mésanges, de s'y acclimater. Leur plumage épais permet une bonne isolation du froid aidant à supporter les basses températures (Austin, O. fils, 1962). Il y a toutefois une grande mortalité causée par la famine tandis que les ressources alimentaires sont maigres, surtout lors d'hivers aux conditions climatiques défavorables ; la végétation est peu présente et les insectes ne sont pas accessibles à cette saison.

Face à ce type de contraintes environnementales, une adaptation optimale de la condition physiologique peut s'observer à travers une flexibilité phénotypique (Petit M. *et al*, 2013 ; Likoff *et al*, 2012, Swanson L. D., 1990). Cela consiste en la réponse de l'organisme face à une contrainte environnementale, à des fins de résistance et de survie. Lors de l'hiver, les oiseaux doivent aussi anticiper le manque de ressources en maintenant des réserves énergétiques à un niveau élevé, à travers le stockage de graisse (Tremblay, I, 2003). La flexibilité des stocks de lipides est également essentielle pour maintenir un taux d'énergie suffisant en permettant d'éviter la famine lors de carences tout en minimisant les risques de prédation causés par une augmentation trop importante de la taille corporelle (Laplante M-P. *et al*, 2019). Les études se font cependant plus rares concernant le métabolisme des passereaux pendant leur reproduction, où la dépense et les demandes énergétiques sont également très élevées. Dans la présente étude, la condition des individus adultes chez *Poecile atricapillus* et *Poecile hudsonicus* durant leur saison de reproduction est étudiée selon différents paramètres physiologiques, tels que la masse corporelle corrigée par la taille structurelle, le taux d'hématocrites et le rythme cardiaque.

La mesure d'hématocrites consiste à évaluer le volume de globules rouges dans un volume total sanguin donné (globules rouges, globules blancs, plaquettes et plasma compris) (Krause, J. S. *et al*, 2016). Tandis que l'oxygène est transporté jusqu'aux organes par affinité avec l'hémoglobine au sein des globules rouges, le taux d'hématocrite permet de mesurer les capacités maximales de transport de l'oxygène dans le sang (Hohtola, E., 2004 ; Krause, J. S. *et al*, 2016). La concentration en globules rouges reste généralement stable, les variations d'hématocrites permettent ainsi d'évaluer ces capacités. La variation des valeurs d'hématocrites d'un individu à un autre peut être influencée par plusieurs facteurs tels que l'âge, la répartition géographique, la dépense énergétique ou encore la nutrition (Hohtola, E., 2004 ; Krause, J. S. *et al*, 2016). Ainsi, le taux d'hématocrites a tendance à augmenter avec l'âge, les adultes ayant un taux supérieur aux poussins. Aussi, cette variable est un proxy de la condition physique des adultes, c'est-à-dire que c'est un indicateur fiable de la bien portance, ou non, d'un individu suivant ses dépenses et besoins énergétiques (Petit, M. *et al*, 2013). Par ailleurs, le taux d'hématocrite à lui seul ne peut pas refléter la condition globale d'un individu ; il faut toujours prendre en considération les facteurs environnementaux qui peuvent faire fluctuer la valeur (Fair, J. *et al*, 2007).

Le rythme cardiaque au repos d'un oiseau correspond au taux d'accroissement de son rythme cardiaque de manière inversement proportionnelle. Cela suggère qu'un oiseau dont la valeur de fréquence cardiaque au repos est faible a une meilleure capacité à augmenter son rythme cardiaque qu'un oiseau dont la valeur est forte. Dans le cas de la présente étude, il faut prendre en compte que les oiseaux sont dans une situation de stress suite à la capture et durant les manipulations. Plus le poids du cœur de l'oiseau est élevé, plus la fréquence cardiaque au repos est faible (Noboru, M et Yoshiyuki A., 2011).

Au début du printemps, les groupes évoluant ensemble durant l'hiver se séparent, et les couples formés définissent un territoire qu'ils défendent vigoureusement en vue de fonder une descendance (Austin, O. fils, 1962). La quête d'un lieu favorable à la construction d'un nid est parfois entreprise dès février-mars (Smith S. M., 1997). La période de nidification s'étend de fin avril à début août, ces limites prenant en compte

les nicheurs précoces et tardifs. Les pics de nidification sont en général au courant du mois de mai. La saison de reproduction demande un effort particulier aux individus œuvrant pour la bien portance de leur descendance. La femelle pond généralement 5 à 8 œufs qu'elle va couvrir pendant 12 à 15 jours. Un œuf est pondu par jour jusqu'à ce que la ponte soit complète. La femelle commence à incuber ses œufs lorsque la ponte est terminée (Williams D. T., 2012).

Suite à la période d'incubation des œufs et l'éclosion de la couvée, le couple nettoie le nid en y enlevant les sacs fécaux produits par les poussins, et tous deux les nourrissent plusieurs fois par heure (Austin, O. fils, 1962). Chez les espèces d'oiseaux nidicoles, l'effort fourni par les parents pour alimenter leurs poussins est très important puisqu'il est déterminant pour leur survie et leur croissance (Leclercq B., 1977). En effet, les poussins sont totalement dépendants et vulnérables durant leur développement post-natal et les parents doivent assurer leur alimentation au nid durant cette période critique. La qualité et la quantité de jeunes produits dépendent de la capacité des parents à apporter suffisamment de ressource alimentaire au nid (Leclercq B., 1977). La femelle réchauffe les petits jusqu'à ce qu'ils soient capables de thermoréguler par eux-mêmes, vers l'âge de 12 jours (Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, 2005). Le succès reproducteur implique le choix du site de nidification, la protection contre la prédation et les parasites, l'incubation des œufs en bonne et due forme, puis l'élevage des poussins et les soins post-envol. Cela contribuant au *fitness* de la couvée, par la perdurance des gènes des parents à travers leur descendance (Reid *et al*, 2006 ; Petit, M. *et al*, 2014). La nourriture est un facteur clé qui incite la femelle à se reproduire de façon à ce qu'il y ait une bonne synchronisation entre la période d'élevage des poussins et le maximum de disponibilité alimentaire dans le milieu (Leclercq B., 1977). En effet, la dépense d'énergie peut être limitée par la capacité à trouver de la nourriture dans l'environnement (Valcu C. *et al*, 2018).

Il est rare qu'un couple de mésanges ait une deuxième couvée la même année. En revanche, là où la densité de population est faible, une deuxième couvée est possible peu de temps après le départ des jeunes (Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, 2005). Au sein

A travers cette étude, la condition physiologique des adultes va être étudiée à travers son influence sur l'effort de reproduction et le succès reproducteur. Un regard sera porté sur l'effet d'une seconde couvée, période impliquant effort supplémentaire et succès moins certain, sur la condition physiologique des adultes.

Matériel et méthodes

1. Objectifs

Le suivi de reproduction des mésanges s'effectue au sein de la forêt d'enseignement et de recherche (FER) de Macpès, couvrant une superficie de 24 km², située dans le Bas-St-Laurent au Québec, Canada (Annexe 1). L'étude a lieu de la confection du nid jusqu'à l'envol des poussins, soit de mai à août.

L'objectif de la présente étude est d'étudier l'influence de la condition physique des adultes sur leur reproduction, à travers l'effort mis dans la reproduction et le succès qui en découle. Les paramètres de condition physique d'un adulte sont relevés lors de la capture de l'individu, lors du treizième jour de sa couvée. L'effort et le succès de reproduction sont évalués selon plusieurs variables d'études, propres à chaque nichoir. Dans un contexte exceptionnel de seconde couvée en 2017 et en 2019, une partie de l'étude portera sur l'effet de cet événement sur la condition physiologique des adultes concernés.

2. Protocole de terrain

a. La tournée des nichoirs

Au total, 1300 nichoirs sont répartis au sein de la forêt Macpès (Annexe 2), installés depuis 2009. Les nichoirs sont en bois et en PVC, identifiés selon une numérotation spécifique propre à leur année d'installation. En 2019, le taux d'occupation des nichoirs était de 4%. La tournée de contrôle des 1300 nichoirs est répartie sur une semaine dans un ordre bien établi. La tournée s'effectue de manière assidue sur l'ensemble de la saison de reproduction, jusqu'à l'absence de nouveaux nids pendant plusieurs semaines consécutives.

b. La tournée des nids

Dès l'apparition de mousse puis de poils, le contrôle devient quotidien dans l'attente d'un premier œuf.

Tableau 1 : Matériel nécessaire au suivi des nids

Matériel de suivi	Fonction
Balance de précision (à 0,01 g)	Pesée quotidienne des œufs
Vernier en plastique (précision à 0,1 mm)	Mesures (largeur et longueur) de l'œuf (découverte de plusieurs œufs à la fois)
Crayon permanent	Identification des œufs (ordre logique de ponte)

La femelle commence à incuber à la fin de la période de ponte. Il s'écoule environ treize jours entre la fin de la ponte et l'éclosion du premier œuf. Ainsi, le nichoir n'est pas visité durant l'incubation jours afin de ne pas perturber la femelle lors de cette période cruciale. Au terme de dix jours, les visites quotidiennes reprennent dans l'attente des premiers poussins.



Figure 2 : Oeufs de *Poecile hudsonicus* -
FER Macpès, Juin 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin



Figure 1 : Poussins de *Poecile hudsonicus* -
FER Macpès, Juin 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin

c. Le suivi des poussins

Le suivi des poussins consiste à identifier les poussins dès leur naissance, les peser tous les jours, et prendre une mesure de leur taille structurelle (mesure de la longueur « tête-bec ») ; jusqu'au jour 15 de la couvée. Au-delà, les manipulations risquent de provoquer un envol précoce. Le premier jour de la couvée correspond à l'éclosion du premier œuf. Chaque poussin est identifié individuellement grâce à la coupe de griffes (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).



Figure 3 : Identification des poussins par coupe de griffes - FER Macpès, Juin 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin

Tableau 2 : Matériel nécessaire au suivi des poussins

Matériel de suivi	Fonction
Balance de précision (à 0,01 g)	Pesée quotidienne des poussins
Paire de ciseaux	Identification par coupe de griffe
Vernier de plastique (précision à 0,1 mm)	Mesure quotidienne « tête-bec » des poussins

Le taux de croissance du poussin est évalué en suivant l'évolution de la masse corporelle et de la longueur « tête-bec » de la naissance au quinzième jour. Dans la présente étude, seule l'évolution de la masse corporelle (Figure 4) est utilisée pour évaluer le taux de croissance moyen et maximal d'une couvée. Le taux de croissance maximal correspond aux jours 6, 7 et 8 des poussins (Annexe 4).



Figure 4 : Pesée, suivi du taux de croissance des poussins -
FER Macpès, Juin 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin

Après le quinzième jour de la couvée, une visite quotidienne du nid a lieu pour connaître la date d'envol des poussins.

d. Le suivi des adultes

La condition des adultes peut dans un premier temps être évaluée en opérant des mesures de la physiologie. La masse corporelle est évaluée lors de la pesée, en grammes. La taille de l'individu et de ses membres est mesurée, en centimètres. A considérer que la taille du tarse, de l'aile, de la queue, de la tête et du bec ne sont pas amenés à changer, contrairement à la masse corporelle qui dépend de la faculté de l'oiseau à se nourrir. Ainsi, lors du traitement de relevés biométriques, une correction de la taille structurelle permet de distinguer un individu gras de petite taille d'un individu maigre de grande taille, par exemple (Annexe 3). Ainsi, pour une masse équivalente,

le premier a une bien portance et une meilleure condition physique que le second pour un poids équivalent.

- Le jour 13 de la couvée – identification et capture au nid des adultes

Tableau 3 : Matériel nécessaire au suivi des adultes

Matériel de suivi	Fonction
Balance de précision (à 0,01 g)	Pesée de l'adulte
Vernier en plastique (précision à 0,1 mm)	Mesures biométriques
Réglet (précision à 1 mm)	Mesures biométriques
Bagues métal	Identification gouvernementale (numéro unique à 9 chiffres)
Bagues plastique	Identification à distance + Combinaison unique
Bague RFID	Contrôle du nombre de visites au nid pour chaque individu (nourrissage)
Enregistreur du rythme cardiaque	Mesure du rythme cardiaque (en BPM, battements par minute)
Aiguilles, capillaires	Prise de sang (hématocrites)

Les mesures biométriques de l'adulte consistent à mesurer la longueur du bec, de la « tête-bec », de l'aile, du tarse et de la queue. L'identification au moyen de trois bagues permet de former un combo unique : une bague métal gouvernementale, une couleur et une RFID.

La radio-identification, désignée par l'abréviation RFID, est une technologie développée pour mémoriser et récupérer des données en utilisant des marqueurs appelées radio-étiquettes (Institut national de recherche et de sécurité, 2018). Dans la présente étude, ces marqueurs correspondent aux bagues RFID appliquées aux oiseaux. Le système RFID comprend une station de base fixe comprenant une antenne. Celle-ci est associée à une puce électronique intégrée à la radio-étiquette (INRS, 2018). L'antenne permet à la puce de transmettre des informations.



Figure 5 : Système RFID – FER Macpès, Août 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin



Figure 6 : Pose de bague RFID (rouge) sur *Poecile atricapillus* - FER Macpès, Août 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin

Chaque individu se voit ainsi attribuer une bague RFID, au jour 13 lors de la capture des adultes (Figure 6). Le système peut être installé au préalable dans le cas d'un individu déjà bagué d'une année précédente. Cette bague est associée au système, par l'intermédiaire d'une antenne entourant l'entrée du nichoir (Figure 5). L'individu est enregistré par le système, ainsi que l'heure et la date, à chaque passage. Les systèmes RFID ont une carte SD préalablement programmée dont les données sont extraites quotidiennement. Ce suivi des visites au nid permet d'évaluer l'effort de nourrissage des parents, chaque visite au nid étant associée au nourrissage d'au moins un poussin.

Le rythme cardiaque de l'oiseau est relevé au moyen d'un enregistreur. Les battements par minute (BPM) comptés par la suite renseignent sur la condition physiologique de l'adulte en termes d'effort physique et d'endurance, tout en prenant en compte le contexte de stress lors des manipulations.

L'étape ultime avant de relâcher l'oiseau est la prise de sang. Celle-ci est effectuée dans la veine alaire au moyen d'une aiguille et d'un capillaire (Figure 7).



Figure 7 : Prise de sang, sur *Poecile atricapillus* - Juillet 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin

Généralement, la méthode utilisée consiste à mesurer la proportion d'érythrocytes en centimètres ou en pourcentage, dans un tube contenant un volume sanguin total (Fair, J. *et al*, 2007). Dans la présente étude, au laboratoire, le sang est centrifugé de manière à séparer le plasma des globules rouges. Il est alors possible de relever la valeur d'hématocrites d'un individu, en mesurant la proportion des globules rouges sur le volume total de l'échantillon sanguin (Petit M. et Vézina F, 2014). Cela permet d'évaluer la capacité de transport de l'oxygène dans le sang.

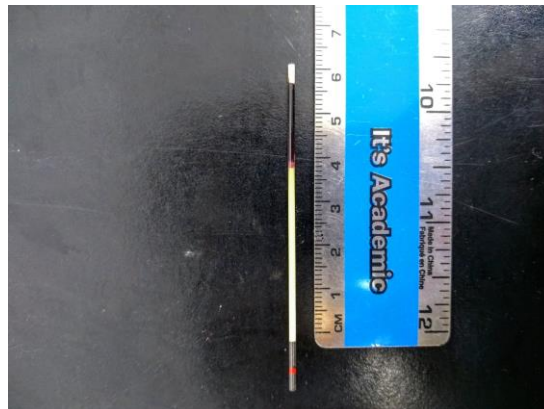


Figure 8 : Mesure d'hématocrites sur un capillaire sanguin - Juin 2019
© Pascaline Dourthe-Sorin

3. Analyses statistiques

a. Traitements des données sous R

Les données sont exploitées en période estivale sur huit années, de 2011 à 2019 (Tableau 4), excluant l'année 2016 qui comportait un protocole expérimental différent.

Le tableau des données comprend 317 observations de 26 variables. L'effort de reproduction, le succès reproducteur et la condition des adultes sont étudiées selon des variables d'études bien spécifiques (Tableau 4).

Tableau 4 : Effectifs des adultes de 2011 à 2019

Année	Femelles (n)	Mâles (n)	Effectifs totaux (n)
2011	7	5	12
2012	11	7	18
2013	22	20	42
2014	29	25	54
2015	29	25	54
2017	23	21	44
2018	25	25	50
2019	26	17	43

Certaines variables ne sont pas disponibles pour chaque année. Les valeurs du taux d'hématocrites sont exploitables à partir de 2013. Les valeurs de RFID, à savoir le nombre de visites au nid des adultes, sont exploitables à partir de 2014. Le rythme cardiaque est exploitable à partir de 2017.

Tableau 5 : Variables de travail

	Variables
Facteurs	Année, Nichoir, Combo, Jour de capture, Jour de ponte, Site, Espèce, Sexe
Conditions de l'adulte	Masse corporelle corrigée, Taille (tarse, tête-bec, queue...), Taux d'hématocrites, Rythme cardiaque.
Effort de reproduction	Visites au nid (RFID), Taille de ponte, Masse des œufs au jour de ponte, Taux de croissance moyen et maximal
Succès reproducteur	Succès d'éclosion et d'envol, Masse corporelle corrigée des poussins au treizième jour

La condition physiologique de l'adulte est évaluée au moyen des relevés biométriques suite à la capture. La valeur de masse corporelle est exploitée, suite à une correction par rapport à la taille squelettique de l'individu (Annexe 3). Elle correspond à la valeur relevée au treizième jour de la couvée, lors de la capture des adultes. Comme vu précédemment, le taux d'hématocrites traduit la capacité de transport de l'oxygène

dans le sang, ce qui permet d'avoir une valeur proxy de condition. Le rythme cardiaque est évalué en battements par minute.

L'effort de reproduction : De la recherche d'un partenaire jusqu'à l'envol des poussins, les adultes dépensent beaucoup d'énergie en vue du bon développement de leur progéniture, notamment lors de l'incubation et du nourrissage des jeunes. Les visites au nid sont évaluées à partir d'un système RFID (Radio-Frequency Identification), installé à chaque nichoir occupé par un couple bagué. Comme exposé précédemment, chaque installation est reliée à la bague RFID des adultes occupant ce nichoir. Cela permet de décompter le nombre de fois par jour que les individus se rendent au nichoir pour nourrir leur progéniture. Dans la présente étude, les données RFID sont relevées au quotidien à chaque nichoir, renseignant sur le nombre de visites quotidiennes pour chaque individu. La période de relevés s'étend du quatorzième jour, suite à la pose de bague RFID, à l'envol des poussins. De manière à exploiter ces données de manière expérimentale, une moyenne est effectuée sur l'ensemble des données relevées sur cette période. Les valeurs sont ensuite ramenées à un nombre de visites par heure.

La taille de ponte correspond au nombre d'œufs pondus par la femelle. C'est un effort reproducteur propre à cette dernière. C'est également le cas pour la masse totale de la couvée (somme de tous les œufs) et la masse moyenne des œufs au jour de ponte. La masse totale de la couvée excède généralement la masse de la femelle (Williams, D. T., 2012), ce qui nécessite une énergie conséquente.

Le taux de croissance moyen des poussins correspond à la moyenne des valeurs de masse corporelle quotidienne de la couvée, de leur deuxième à leur quinzième jour. Pour rappel, les manipulations sont proscrites au-delà, afin d'éviter un envol précoce. Le taux de croissance maximal correspond à la moyenne des mesures de masse des poussins, du sixième au huitième jour de la couvée (Annexe 4). La croissance des poussins renseigne sur l'effort de reproduction des adultes, compte tenu de l'apport régulier de nourriture, nécessaire pour une croissance optimale de leur progéniture. Un poussin malnutri présente une croissance ralentie et risque de ne pas survivre.

Le succès reproducteur : Le succès reproducteur découle notamment du nombre de descendants et de leur condition physiologique – à savoir leur masse grasseuse et musculaire – et ainsi leur chance de survie suivant l'envol (Reid *et al*, 2000). Le succès d'éclosion correspond au ratio du nombre d'œufs éclos sur l'ensemble de la couvée. Le succès d'envol correspond au ratio du nombre de poussins à l'envol sur le nombre d'œufs éclos. La biomasse à l'envol correspond à la masse totale des poussins à l'envol. C'est la masse au jour 15 qui est utilisée afin d'évaluer la biomasse à l'envol puisque c'est la dernière mesure prise avant l'envol.

En 2017 et en 2019, une seconde couvée a été observée pour quelques nichoirs. Cela implique un effort de reproduction supplémentaire. L'effet de cet événement sur la condition physiologique des adultes est étudié dans cette étude. Les variables des nichoirs d'une première couvée sont comparées aux valeurs des nichoirs d'une seconde couvée. Cela permet d'évaluer un éventuel effet sur la condition.

b. Modèles de régression

Le package « lme4 » sous R permet d'obtenir des modèles linéaires mixtes à travers l'utilisation de la fonction « lmer ».

Dans le cas de la présente étude, les variables s'étendent sur plusieurs années, comprennent plusieurs nichoirs parfois occupés sur plusieurs années consécutives. Aussi, certains individus reviennent d'une année sur l'autre. Les deux espèces de mésange ont une biologie de reproduction similaire. Dans le cas où l'on souhaite tester une hypothèse tous nichoirs, années, espèces et individus confondus, il est plus pertinent d'évaluer ces variables aléatoirement. À l'inverse, les variables explicatives sont traitées en tant que facteurs fixes.

La condition des adultes est mise en lien avec l'investissement et l'effort mis dans leur reproduction, et avec le succès reproducteur qui en découle. À partir des modèles de régression établis, le retrait progressif des variables non significatives est effectué, afin de parvenir à un modèle final solide et précis. La condition physiologique est testée suivant des modèles de régression, à partir de la masse corporelle corrigée (Annexe 3), du taux d'hématocrites, et du rythme cardiaque de l'individu. Pour l'ensemble de l'étude, le seuil de significativité est choisi à 5%.

Dans les modèles suivants, l'année et le numéro du nichoir ou l'identité de l'individu sont définies en tant que facteurs aléatoires. Cela permet d'établir un modèle qui reprend l'ensemble des données toute année, nichoir et individu confondus, afin d'obtenir des résultats d'ordre généraux. Quant aux variables testées, elles sont définies comme facteurs fixes.

Les modèles A traitent de l'influence de la condition physiologique des adultes sur l'effort reproducteur. Les modèles B traitent de l'influence de cette condition sur le succès reproducteur. Les modèles C traitent de l'effet d'une seconde couvée sur la condition physiologique des adultes concernés.

Modèles A : Influence de la masse corporelle corrigée, du taux d'hématocrites et du rythme cardiaque des adultes sur :

- A-1 : le nombre de visites au nid pour le nourrissage (données RFID, à l'heure).
- A-2 : le taux de croissance moyen des poussins (en grammes, par jour).
- A-3 : le taux de croissance maximal des poussins (en grammes, par jour) (Annexe 4).

Modèles Abis : Influence de la masse corporelle (en grammes) corrigée, le taux d'hématocrites et le rythme cardiaque des femelles sur :

- Abis-1 : la taille de ponte (nombre d'œufs).
- Abis-2 : la masse d'un œuf au jour de ponte (en grammes).

Modèles **B** : Influence de la masse corporelle corrigée, du taux d'hématocrites et du rythme cardiaque des adultes sur le succès reproducteur.

- **B-1** : Influence de la condition des femelles sur la masse moyenne corrigée des poussins (en grammes, par jour).
- **B-2** : Influence de la condition des mâles sur la masse moyenne corrigée des poussins (en grammes, par jour).

La masse corrigée des poussins au treizième jour est traitée dans une base de données indépendante de la base de données globale, suite à la correction par la taille structurelle (Annexe 3). Les données de condition des parents, également relevées au treizième jour de leur couvée, sont intégrées à cette base de données. Dans ce cas précis, les variables de condition des femelles et des mâles ne sont pas traitées dans le même modèle par souci de corrélation.

Modèles **B** (suite) : Influence de la condition des adultes sur :

- **B-3** : le succès d'éclosion (de 0 à 1).
- **B-4** : le succès d'envol (de 0 à 1).

Modèle B-3bis : Influence de la masse corporelle corrigée, le taux d'hématocrites et le rythme cardiaque des femelles sur le succès d'éclosion. Cette variable d'effort est également traitée indépendamment des données des mâles, étant donné que l'incubation est effectuée par la femelle seule (Reid *et al*, 2000). Le développement des embryons et ainsi l'éclosion des œufs dépend de l'investissement de la femelle lors de cette période (Valcu C., *et al*, 2018).

- L'effet d'une seconde couvée sur la condition physiologique des adultes.

Dans la présente étude, 15 observations sur 44 en 2017 et 17 observations sur 43 en 2019, ont été relevées dans un contexte de seconde couvée. Lors d'une saison de reproduction, la notion de seconde couvée est abordée à partir d'une période bien précise. Selon une étude de Nicolaus *et al* en 2015, cette période est à considérer à partir des trente jours suivant la ponte du premier œuf de la saison. Dans la présente étude, la limite est apposée en fonction de la ponte du premier œuf au sein des nichoirs suivis.

Le fait d'effectuer une seconde couvée implique un effort supplémentaire. De plus, après l'envol, les poussins restent avec les parents pendant encore plusieurs semaines (Williams D. T., 2012). Ces derniers continuent à les nourrir tout en leur enseignant la façon de le faire eux-mêmes (Austin, O. fils, 1962). Ainsi, les parents investissent pour deux couvées simultanées jusqu'à l'indépendance de la première. Dans cette étude, l'effet d'une seconde couvée est évalué sur la condition physiologique des adultes.

Modèles **C** : Influence d'une seconde couvée, en 2017 et 2019, sur :

- **C-1** : la masse corrigée des adultes
- **C-2** : le taux d'hématocrites
- **C-3** : le rythme cardiaque

Résultats

1. L'influence de la condition des adultes sur l'effort de reproduction

Les modèles A ont été développés en vue de déterminer si la condition physiologique des adultes a un effet sur l'effort mis dans la reproduction.

Tableau 6 : Influence de la condition des adultes sur l'effort de reproduction, de 2017 à 2019.

Effets fixes	Estimate			p-value		
	RFID_heure	TC_moyen	TC_maximal	RFID_heure	TC_moyen	TC_maximal
Masse corrigée (g)	0,40	-0,0003	-0,0004	0,66	0,76	0,66
Hématocrites (%)	0,07	0,00003	0,00003	0,52	0,80	0,84
Rythme cardiaque (BPM)	0,00	-0,00001	-0,00001	0,97	0,15	0,17
Effets aléatoires	Variance			p-value		
	RFID_heure	TC_moyen	TC_maximal	RFID_heure	TC_moyen	TC_maximal
Année	8,25	0,00	6.072e-04	0,006 **	1,00	0.4373
Combo	16,81	-	-	0,06	-	-
Nichoir	-	0,01	1.481e-02	-	<2e-16 ***	<2e-16 ***
Résidus	6,80	0,00	2.118e-05	-	-	-

Les valeurs de masse corporelle corrigée, du taux d'hématocrites et du rythme cardiaque des individus étudiés ne présentent pas d'effet significatif sur les valeurs traduisant un effort reproducteur (Tableau 6), à savoir les visites au nid (RFID_heure), le taux de croissance moyen (TC_moyen) et maximal (TC_max) des poussins. Concernant les effets aléatoires, l'effet du nichoir a un fort effet individuel quant au taux de croissance des poussins.

Tableau 7 : Influence de la condition physiologique des femelles sur la taille de ponte et la masse des œufs, de 2017 à 2019.

Effets fixes	Estimate		p-value	
	Taille de ponte	Masse des œufs	Taille de ponte	Masse des œufs
Masse corrigée (g)	0,00	0,02	0,99	0,4
Correction de la masse	0,05	-0,01	0,65	0,27
Hématocrites (%)	-0,01	0,00	0,66	0,36
Rythme cardiaque (BPM)	0,0006	0,0002	0,67	0,22
Effets aléatoires	Variance		p-value	
	Taille de ponte	Masse des œufs	Taille de ponte	Masse des œufs
Combo	0,21	0,008	0,31	0,01 *
Année	0,0	0	1	1
Résidus	0,56	0,003		

L'effort lié à la ponte des œufs ne concerne que les femelles, développé au sein des modèles Abis. Le modèle obtenu ne met en évidence aucun effet de la condition des physiologique des femelles sur la taille de ponte, ni sur la masse des œufs au jour de ponte (Tableau 7). Par ailleurs, un effet individuel des femelles est observé quant à la masse des œufs.

2. L'influence de la condition des adultes sur le succès reproducteur

Les précédents modèles ne mettent pas en évidence un effet de la condition physiologique des adultes. L'intérêt de l'étude porte également sur l'effet de cette condition sur le succès reproducteur. Ainsi, les modèles B ont été développés en vue de déterminer un effet de la condition physiologique des adultes sur le succès de reproduction. Le cas d'étude développé dans le modèle B-1 se centre sur l'effet de la condition des femelles sur la masse corrigée des poussins.

Tableau 8 Influence de la condition des femelles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019.

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Masse corrigée femelle	0,47	0,24	0,7	0,001	**
Correction masse femelle	0,04	-0,08	0,16	0,562	
Correction masse poussin	0,27	0,21	0,34	0,000	***
Taille couvée J13	-0,12	-0,21	-0,05	0,023	*
Hématocrites femelle	0,02	0,005	0,04	0,037	*
Rythme cardiaque femelle	0,00	-0,004	-0,001	0,002	**
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Année	0,09	0,01	0,32	5.512e-07	***
Nichoir	0,17	0,13	0,22	0,02	
Résidus	0,51				

Ce modèle met en évidence un effet positif de la condition générale des femelles, à travers leur masse corrigée, leur rythme cardiaque, et leur taux d'hématocrites, sur la masse corrigée des poussins (Tableau 8). Les variables de condition sont traitées individuellement afin d'évaluer leur effet de manière plus précise.

Tableau 9 : Influence de la masse corrigée des femelles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019.

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Masse corrigée femelle	0,44	0,23	0,67	0,001	**
Correction masse femelle	0,01	-0,1	0,13	0,851	
Correction masse poussin	0,31	0,25	0,37	0,000	***
Taille couvée J13	-0,09	-0,17	0	0,111	
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Année	0,06	0,01	0,16	0,000001	
Nichoir	0,26	0,21	0,67	0,002	
Résidus	0,49				

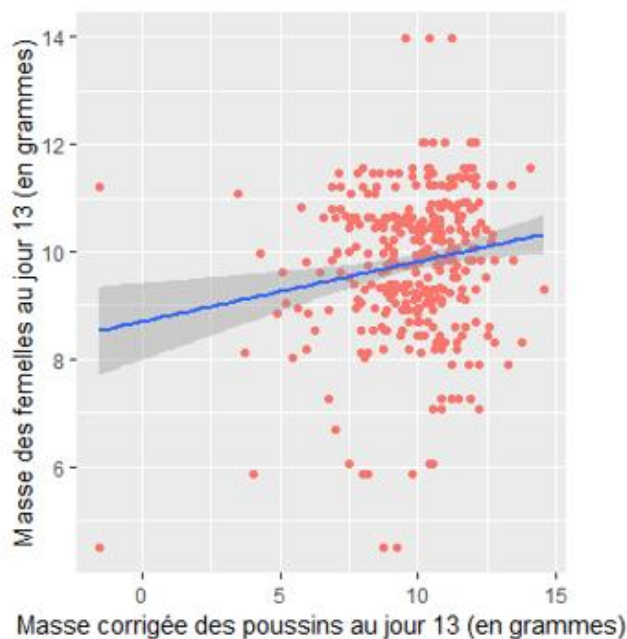


Figure 9 : Influence de la masse corrigée des femelles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019

La masse corrigée des femelles a un effet positif sur la masse corrigée de ses poussins. (Figure 9, Tableau 9). La masse corrigée des poussins augmente d'autant plus que la masse corrigée de leur mère est importante. Pour ce modèle, l'effet du nichoir est très significatif, cela met en évidence un fort effet individuel pour la masse corrigée des femelles.

Tableau 10 : Influence du taux d'hématocrites des femelles sur la masse corrigée des poussins.

Effets fixes	Estimate	p-value
Hématocrites (%)	0,07	0,0674
Effets aléatoires	Variance	
Année	0,00	1
Nichoir	0,30	1.367e-13 ***
Résidus	0,50	

Le taux d'hématocrites des femelles n'a pas d'effet sur la masse corrigée des poussins (Tableau 10).

Tableau 11 : Influence du rythme cardiaque des femelles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019.

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Rythme cardiaque	0,00	-0,005	-0,002	0,0001	***
Correction masse poussin	0,29	0,23	0,35	0,0000	***
Taille couvée J13	-0,05	-0,14	0,03	0,3120	***
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Année	0,05	0,006	0,17	0,059	
Nichoir	0,24	0,19	0,29	1.942e-11	
Residual	0,70				

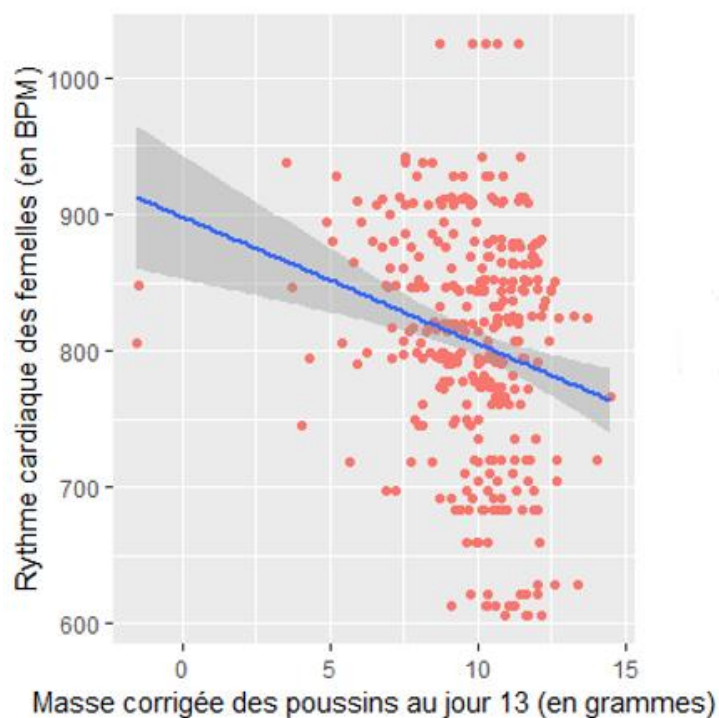


Figure 10 : Influence du rythme cardiaque des femelles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019

Le rythme cardiaque des femelles a un effet négatif sur la masse corrigée de ses poussins (Tableau 11, Figure 10). L'effet du nichoir, couplé à une valeur d'estimate élevée, indique un très fort effet individuel du rythme cardiaque.

L'influence de la condition physiologique des mâles sur la masse corrigée des poussins au treizième jour, est développée dans le modèle B-2.

Tableau 12 : Influence de la condition des mâles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019.

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Masse corrigée mâle	0,14	-0,01	0,29	0,14	
Correction masse mâle	-0,06	-0,17	0,06	0,38	
Correction masse poussin	0,27	0,20	0,33	0,00	***
Taille couvée J13	-0,05	-0,15	0,05	0,42	
Hématocrites mâle	0,06	0,02	0,1	0,02	*
Rythme cardiaque mâle	-0,0002	-0,001	0,001	0,80	
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Nichoir	0,23	0,18	0,30	1,40E-09	***
Année	0,00	0,00	0,00	1,00	
Résidus	0,70				

Le modèle B-2 met en évidence un effet du taux d'hématocrites des mâles sur la masse corrigée au treizième jour des poussins (Tableau 12). La valeur élevée de *p-value* du rythme cardiaque d'une valeur de 0,80 pourrait biaiser l'effet des autres variables de condition. Les variables de condition sont traitées individuellement afin d'évaluer leur effet de manière plus précise.

Tableau 13 : Influence de la masse corrigée des mâles sur masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Masse corrigée mâle	0,21	0,06	0,35	0,02	*
Correction masse mâle	-0,10	0,06	0,35	0,14	
Correction masse poussin	0,26	-0,2	0,33	0,00	***
Taille couvée J13	-0,02	-0,11	0,08	0,73	
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Année	0	0	0	1	
Nichoir	0,25	0,20	0,31	1,05E-11	***
Résidus	0,49				

La masse corrigée des mâles a un effet positif sur la masse corrigée des poussins (Tableau 13). Celle-ci est d'autant plus élevée que la masse corrigée du mâle est importante. Ainsi, la masse corrigée des deux parents a un effet sur celle de leur progéniture.

Tableau 14: : Influence du taux d'hématocrites des mâles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Hématocrites mâle	0,07	0,03	0,11	0,003	**
Correction masse poussin	0,27	0,2	0,33	0,000	***
Taille couvée J13	-0,06171	-0,16	0,02	0,328	
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Nichoir	0,2308	0,19	0,3	1,05E-11	
Année	0	0	0	1	
Résidus	0,50				

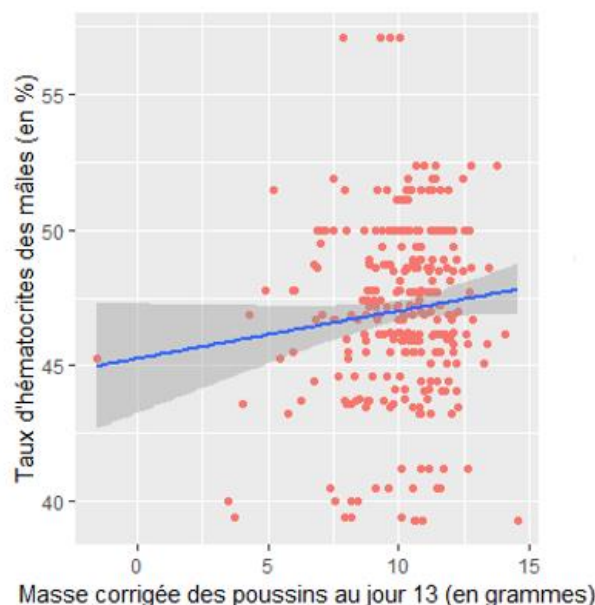


Figure 11 : Influence du taux d'hématocrites des mâles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019.

Le taux d'hématocrites des mâles a un effet positif sur la masse corrigée au treizième jour de ses poussins (Tableau 14, Figure 11). La masse corrigée des poussins est d'autant plus importante que le taux d'hématocrites du mâle est élevé.

Tableau 15 : Influence du rythme cardiaque des mâles sur la masse corrigée des poussins, de 2017 à 2019.

Effets fixes	Estimate	p-value	
Rythme cardiaque mâles	0,00	0,81	
Correction masse poussin	0,26	0,00	***
Taille couvée J13	-0,03	0,59	
Effets aléatoires	Variance		
Nichoir	0,28	7,13E-13	***
Année	0,00	1	
Résidus	0,48		

Le rythme cardiaque des mâles n'a pas d'effet sur la masse corrigée des poussins (Tableau 15). La *p-value* du nichoir met en évidence un fort effet individuel du rythme cardiaque.

Tableau 16 : Influence de la condition des adultes et des femelles sur le succès d'éclosion, de 2017 à 2019

Effets fixes	Estimate		p-value	
	Adultes	Femelles	Adultes	Femelles
Masse corrigée (g)	0,01	0,08	0,48	0,07
Correction masse mâle	0,02	0,03	0,23	0,196
Hématocrites (%)	-0,0002	0,0002	0,94	0,944
Rythme cardiaque (BPM)	0,0001	0,0003	0,39	0,234
Effets aléatoires	Variance		p-value	
	Adultes	Femelles	Adultes	Femelles
Nichoir	0,001	0,13	0,84	0,02
Année	0,000	0,00	1,00	1,00
Résidus	0,03	0,012		

Les modèles B-3 et B-3bis ne mettent en évidence aucun effet de la condition physiologique des adultes sur le succès d'éclosion (Tableau 16).

Tableau 17: Influence de la condition sur le succès d'envol, de 2017 à 2019

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Masse corrigée (g)	-0,02	-0,08	0,04	0,57	
Correction masse	0,00	-0,04	0,04	0,88	
Taille couvée J13	0,03	-0,001	0,06	0,13	
Hématocrites (%)	0,01	0,004	0,02	0,02	*
Rythme cardiaque (%)	-0,00003	-0,001	0,0005	0,92	
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Combo	0,00	0	0	1,00	
Année	0,002	0,0001	0,006	0,530	
Résidus	0,08				

Par ailleurs, le modèle B-4 met en évidence un effet positif du taux d'hématocrites des adultes sur le succès d'envol (Tableau 17). Le développement du modèle B-4 se poursuit en enlevant la variable de rythme cardiaque du modèle initial.

Tableau 18 : Influence de la condition sur le succès d'envol (2), de 2013 à 2019

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Masse corrigée (g)	-0,02	-0,07	0,90	0,39	
Correction masse	0,001	-0,03	0,04	0,96	
Taille couvée J13	0,05	0,03	0,07	0,01	***
Hématocrites (%)	0,01	0,005	0,02	0,0001	**
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Combo	0,02	0,01	0,02	0,15	
Année	0,003	0,01	0,007	0,070	
Résidus	0,05				

L'effet positif du taux d'hématocrites est toujours mis en évidence (Tableau 18).

Tableau 19 : Influence du taux d'hématocrites sur le succès d'envol, de 2013 à 2019

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Taille couvée J13	0,01	0,004	0,02	0,0001	***
Hématocrites (en %)	0,05	0,03	0,06	0,01	*
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Combo	0,02	0,01	0,02	0,17	
Année	0,00	0,00	0,01	0,04	*
Résidus	0,05				

Le développement du modèle B-4 s'achève en enlevant la variable de masse corporelle corrigée, confirmant l'effet positif du taux d'hématocrites sur le succès d'envol (L'effet positif du taux d'hématocrites est toujours mis en évidence (Tableau 18).

Tableau 19).

3. La condition influée lors d'une seconde couvée

Lors de la seconde couvée, en 2017 et en 2019, le fait d'effectuer une seconde couvée opère un effet négatif sur le taux d'hématocrites des adultes.

Tableau 20 : Effet d'une seconde couvée sur le taux d'hématocrites des adultes en 2017 et 2019

Effets fixes	Estimate	Intervalle 5%	Intervalle 95%	p-value	
Seconde couvée	-3, 01	-4,3	-1,73	0,0001	***
Effets aléatoires	Variance	Intervalle 5%	Intervalle 95%		
Combo	0,23	0,17	0,27	0,87	
Nichoir	1,64	1,45	2,27	0,11	
Résidus	11,28				

Les valeurs d'hématocrites des adultes étaient significativement plus basses lors de la seconde couvée en 2017 et en 2019. (Figure 12).

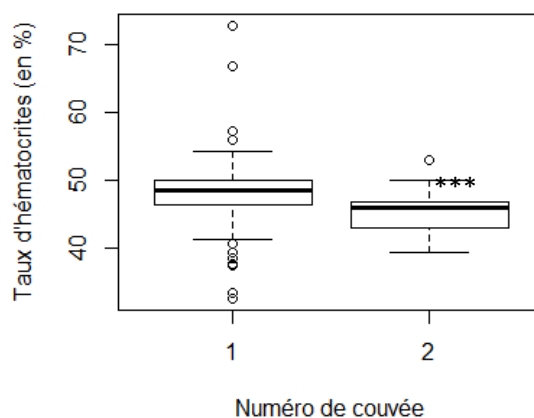


Figure 12: Effet d'une seconde couvée sur le taux d'hématocrites des adultes en 2017 et 2019

Discussion

Lors de la saison de reproduction, l'investissement des femelles a toute son importance, notamment à travers la ponte des œufs et l'incubation. La masse totale de la couvée excède généralement la masse de la femelle (Williams, D. T., 2012), ce qui nécessite une énergie conséquente. Seule la femelle couve les œufs. Lorsqu'elle est au nid, le mâle se charge de la nourrir, mais il arrive qu'elle quitte le nid pour se délecter par ses propres moyens. Cela implique que chez les mésanges, le nid est inoccupé par les parents de manière régulière (Reid *et al*, 2000). L'énergie requise pour maintenir une température optimale au sein du nid dépend de la vitesse à laquelle la chaleur est perdue, ce qui est directement influencé par la température extérieure (Rouag-Ziane N. et Chably Y., 2008). Toutefois, pour maintenir une température optimale des œufs, directement corrélée à la température extérieure (Reid *et al*, 2000), la femelle endure des contraintes nutritionnelles élevées et peut se voir effectuer des périodes de jeûne. Cela a des conséquences sur la condition physiologique en ces périodes de demande énergétiques accrues (Rouag-Ziane N. et Chably Y., 2008). Cependant, la présente étude n'a mis en évidence aucun effet de la condition physiologique des femelles sur l'effort de reproduction à travers la taille de ponte et la masse des œufs au jour de ponte. Une femelle plus ou moins massive, avec un taux d'hématocrites plus ou moins important et un rythme cardiaque plus ou moins élevé peut présenter une même taille de couvée et une même biomasse totale. Ces paramètres de condition ne seraient pas des facteurs déterminants quant à ces caractères de reproduction.

D'autre part, il apparaît que la condition physiologique des femelles n'a pas d'influence sur le succès d'éclosion, compte tenu des résultats de la présente étude. Une étude de Reid *et al*. (2000) a permis de conclure que le succès d'éclosion est déterminé par les conditions d'incubation et non par les contraintes énergétiques et nutritionnelles de la femelle. En effet, plus la couvée est grande, plus les œufs ont tendance à perdre de la masse durant l'incubation, sans doute causé par une altération du microclimat au sein du nid, causant une perte d'eau plus importante (Rouag-Ziane N. et Chably Y., 2008). Aussi, selon une étude de Valcu *et al*., les chances de survie et d'éclosion des œufs sont également liées à leur composition en protéines, lipides et caroténoïdes, dépendant en premier lieu de l'ordre de ponte et de l'âge de la femelle. L'investissement de la mère lors de la couvaison a une influence directe sur le bon développement des embryons (Valcu C. *et al*, 2018). Quant au développement de l'embryon, une incubation au plus tôt est le mieux, ce qui est influé par l'implication maternelle prénatale (Valcu C. *et al*, 2018). Ainsi, une femelle robuste pondant des œufs massifs et riches peut engendrer un faible succès d'éclosion face à une femelle plus faible, mais investissant dans l'incubation. Là encore, les paramètres de condition étudiés ne seraient pas des déterminants sur le succès d'éclosion. Une étude menée par Krist *et al*. (2010) s'est intéressée à la corrélation entre la taille de l'œuf et les autres paramètres de reproduction. Une corrélation s'observe avec la morphologie du poussin, le succès d'éclosion, sa survie et le taux de croissance. Cela met une nouvelle fois en évidence l'importance de l'incubation et des conditions optimales pour le poussin, avant même qu'il ne sorte de l'œuf.

La présente étude met en évidence un effet de la masse corporelle des adultes, notamment des femelles, sur la corpulence de leurs poussins. Une condition physique

optimale suite à l'envol permettra aux jeunes d'avoir l'énergie nécessaire pour évoluer dans un milieu nouveau, apprendre à se nourrir par ses propres moyens en prévision du prochain hiver auquel il devra survivre avant sa première saison de reproduction. La masse à l'envol et le nombre de poussins à l'envol sont des indicateurs de succès reproducteur tandis que l'envol est considéré comme marquant la fin de la période des soins parentaux au sein du nid (Reid *et al.*, 2000). Cette variable reflète le lien entre la croissance et l'effort de nourrissage des parents. Cela indique que des adultes plus robustes et massifs que la moyenne, ont tendance à engendrer des poussins particulièrement robustes et massifs. Ce paramètre de condition physiologique est donc déterminant lors de la saison de reproduction. Les poussins bénéficiant d'une masse corrigée élevée, grâce à la bien portance de leurs parents, pourraient aspirer à une descendance robuste les années suivantes et transmettre ce paramètre de condition optimale.

Dans le cas de la présente étude, les poussins ont une masse corrigée d'autant plus importante que les mâles ont un taux d'hématocrites élevé, qui indique une capacité d'oxygénation sanguine optimale. Un taux d'hématocrite élevé indique une oxygénation du sang importante, pouvant être liée à la pratique d'un effort physique (Krause, J. S., *et al*, 2016). Le taux d'hématocrites élevé des mâles pourrait ainsi être expliqué par un effort physique intense. En période de reproduction, il serait probable que ce soit directement lié à l'effort de nourrissage. C'est l'inverse pour un hématocrite faible qui peut indiquer un comportement de repos. Une valeur trop faible est liée à un mauvais transport de l'oxygène. Dans la même logique, les mâles moins investis dans le nourrissage des poussins pourraient avoir à effectuer un effort physique plus faible et ainsi présenter un taux d'hématocrites plus faible. La qualité et la quantité de jeunes produits dépendent de la capacité des parents à apporter suffisamment de ressource alimentaire au nid (Leclercq B., 1977). Un mâle aux bonnes conditions physiques peut apporter une endurance efficace dans sa recherche de nourriture et son abondance de visite au nid. Tandis que la femelle investit de l'énergie lors de la ponte et de l'incubation, on pourrait supposer que son endurance est plus limitée. Cela pourrait expliquer que l'effet du taux d'hématocrites des femelles n'est pas observé car elles auraient une capacité d'oxygénation sanguine moins performante.

Certains effets mis en évidence sont liés à des cas particuliers. Il a été mis en évidence que le rythme cardiaque a un effet négatif sur la masse corrigée des poussins. Or, une valeur de rythme cardiaque élevée peut être liée à un effort physique important. Parmi les valeurs les plus importantes de l'étude, certaines correspondent à des femelles seules, autrement dit dont le mâle est absent et ne participe pas à l'élevage et au nourrissage des poussins. C'est le cas d'une femelle en 2018, dont le rythme cardiaque était de 1025 BPM, correspondant à la plus haute valeur de l'étude. La femelle seule devrait tenter d'augmenter son nombre de visites au nid. La condition des poussins, notamment leur croissance, peut ne pas être bonne si elle ne parvient pas à combler l'absence de son partenaire. Cela tend à expliquer la relation entre un faible taux de croissance moyen des poussins pour un rythme cardiaque élevée de la mère. D'autre part, l'effet positif du taux d'hématocrites sur le succès d'envol est influé par un taux d'hématocrites au-dessus de la moyenne, d'une valeur de 66% pour une femelle en 2017, et de 73% pour une autre en 2018. La totalité des poussins de ces deux femelles a pris leur envol. Ces résultats viennent biaiser la notion d'influence du

taux d'hématocrites, dont l'effet ne ressort pas significatif si l'on ne tient pas compte de ces deux individus.

Dans la présente étude, un effet individuel significatif est observé pour le rythme cardiaque des adultes, la masse corporelle corrigée des femelles, ainsi que la masse de leurs œufs, comme précisé précédemment. Ces valeurs sont propres à l'individu, peuvent varier d'un individu à un autre selon différents facteurs internes, tels que d'autres paramètres de condition physiologiques ou externes, telles que les conditions météorologiques et thermiques.

La présente étude a permis de mettre en évidence que l'année de l'étude peut présenter un effet significatif. Cela pourrait s'expliquer par le fait que chaque année comporte des conditions particulières pouvant faire fluctuer les paramètres naturels, telle que la reproduction des espèces. Les températures, les conditions météorologiques, la disponibilité des ressources changent d'une année sur l'autre. Un évènement particulier a pu être observé au cours des années 2017 et 2019, à savoir des observations de secondes couvées chez certains couples. Dans le cas de la présente étude, cet évènement est intéressant car il est directement lié à un effort de reproduction supplémentaire. Tandis que l'effet de la condition physiologique sur l'effort de reproduction a été développé, cet évènement naturel permet d'étudier, à l'inverse, l'effet d'un paramètre d'effort de reproduction sur la condition physiologique. Il est complexe d'appliquer une date certaine à partir de laquelle on considère une période de seconde couvée, ou couvée de remplacement. L'application de cette limite s'appuie sur l'étude de Nicolaus *et al* (2015), comme vu précédemment. Dans le cas de l'étude, la certitude ne s'applique que pour le retour d'individus bagués au préalable. Les individus non bagués peuvent avoir effectué leur première couvée au cœur d'une cavité naturelle. Le fait d'observer un taux d'hématocrites des adultes significativement plus bas lors des secondes couvées peut être lié à plusieurs facteurs. Le ratio des globules rouges sur l'ensemble du volume sanguin peut aussi dépendre de l'état d'hydratation de l'individu. Les secondes couvées sont supposées rares au nord du Québec, tandis que c'est un phénomène courant en Europe, car les étés y sont plus longs et chauds. Dans un actuel contexte de réchauffement climatique (Nelson T. A. *et al*, 2014), la saison de reproduction en Amérique du Nord voit ses températures augmenter et les oiseaux pourraient suivre une adaptation. Le fait d'œuvrer pour une seconde couvée peut avoir un impact négatif sur la condition des adultes, pour une couvée qui a peu de chances de succès. Les risques sont de perdre des forces avant l'hiver et ne pas survivre pour la prochaine saison de reproduction.

L'idéal serait de comprendre quels autres paramètres de condition physiologique viennent influencer sur les paramètres d'effort et de succès reproducteur, notamment concernant les paramètres dont l'effet n'est pas ressorti dans la présente étude. Par exemple, il serait bon de déterminer si d'autres facteurs de condition physiologique chez la femelle viennent influencer sur la masse des œufs et la taille de ponte, et pouvoir se centrer plus en détails sur l'impact énergétique que lui demandent ces paramètres d'effort. Aussi, l'effort mis dans la reproduction pourrait dépendre d'autres paramètres de la condition physiologique comme d'autres paramètres propres à l'individu, telle que la génétique, la personnalité ou encore l'expérience.

Quant au cas particulier d'une seconde couvée, il serait pertinent de porter une attention particulière à une éventuelle répétition de cet événement ces prochaines années, de manière à évaluer une éventuelle adaptation croissante des individus, ou un déclin de population dû à un manque de résistance à l'hiver suite à un effort trop intense.

Bibliographie

Apol C. A., Sturdy C. B., Proppe D. S., 2017. Seasonal variability in habitat structure may have shaped acoustic signals and repertoires in the black-capped and boreal chickadees. *Evolutionary Ecology*, Vol. 32, pp 57-74.

Austin, O. fils, 1962. *Oiseaux* (Les éditions du Livre d'Or). Flammarion : Paris. Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, 2015. Paramètres d'exposition chez les oiseaux – Mésange à tête noire. Fiche descriptive. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec, 15 p.

Branch C., Pitera M. A., Kozlovsky D., Bridge S. E., Pravosudov V., 2019. Smart is the new sexy: female mountain chickadees increase reproductive investment when mated to males with better spatial cognition. *Ecology letters*.

Fair J., Whitaker S. et Pearson B., 2007. Sources of variation in haematocrit in birds. *Ibis*, Vol 149, 535 :552.

Hohtola, E., 2004. Shivering Thermogenesis in Birds and Mammals.

Hurly, T. A., 1992. *Energetic reserves of marsh tits (Parus palustris): food and fat storage in response to variable food supply. Behavioral Ecology*, 3(2), 181–188. doi:10.1093/beheco/3.2.181

Institut National de Recherche et de sécurité, groupe RNI Carsat-Cramif (2018). La RFID (Radio Frequency Identification). *Champs électromagnétiques ED4217*, deuxième édition.

Joyce, W., 2019. Parenting is hot work for blue tits. *The Journal of Experimental Biology*, 222(5), jeb192708. doi:10.1242/jeb.192708

Krause J. S., Németh Z., Pérez J. H., Chmura H. E., Ramenofsky M., Wingfield J. C., 2016. Annual Hematocrit Profiles in Two Subspecies of White-Crowned Sparrow: A Migrant and a Resident Comparison. *Physiological and Biochemical Zoology*, 89(1):51-60.

Krist M., 2011. Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biological Reviews* 86, 692-716.

Lait L. A et BURG T. M, 2013. *When east meets west: population structure of a high-latitude resident species, the boreal chickadee (Poecile hudsonicus)*. *Heredity* 111, 321-329. The Genetics Society.

Laplanche M-P., McKinnon E. A., Love O. P. et Vézina F., 2019. *Flexible response to short-term weather in a cold-adapted songbird*. *Journal of Avian Biology*. 50. 10.1111/jav.01766.

Leclercq B, 1977. Etude phénologique des paramètres liés à la reproduction des mésanges en futaie de chêne. *La Terre et la Vie*, vol 31, 1977.

Likoff L. E., 2007. *The Encyclopedia of Birds*. International Masters Publishing.

- [27] MANDIN C. et VEZINA F. (2012) Daily variations in markers of nutritional condition in wintering Black-Capped Chickadee *Poecile atricapillus*. Université du Québec à Rimouski. Ibis. 154. 791-802
- Nelson T. A., Coops N. C., Wulder M. A., Perez L., Fitterer J., Powers R., et Fontana F., 2014. Predicting Climate Change Impacts to the Canadian Boreal Forest. Diversity. 6. 133-157. 10.3390/d6010133.
- Nicolaus M, Mathot KJ, Araya-Ajoy YG, Mutzel A, Wijmenga JJ, Kempenaers B, Dingemanse NJ. (2015). Does coping style predict optimization? An experimental test in a wild passerine bird. Proc. R. Soc. B 282: 20142405.
- Noboru M. et Yoshiyuki A. (2001). Electrocardiography, heart rates, and heart weights of free-living birds. J. of Zoo and Wildlife Medicine, 32(1):47-54.
- Otter K., 2007. *The Ecology and Behavior of Chickadees and Titmice* (Oxford University Press).
- Peterson, C. C., Nagy, K. A., & Diamond J. (1990). Sustained metabolic scope. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87(6), 2324-8.
- Petit M., Lewden. A., et Vézina F., 2010. Ajustements à court-terme de la performance métabolique hivernale chez la mésange à tête noire: la flexibilité phénotypique leur permet-elle de suivre les variations climatiques quotidiennes ?
- Petit M., Lewden. A., et Vézina F., 2013. *Intra-Seasonal Flexibility in Avian Metabolic Performance Highlights the Uncoupling of Basal Metabolic Rate and Thermogenic Capacity*. PLoS ONE 8(6): e68292. doi:10.1371/journal.pone.0068292.
- Petit M. et Vézina F., 2014. Phenotype manipulations confirm the role of pectoral muscles and haematocrit in avian maximal thermogenic capacity. The Company of Biologists Ltd. *The Journal of Experimental Biology* (217), 824-830.
- Reid et al, 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *The Royal Society*.
- Rouag-Ziane N. et Chably Y., 2008. Ecologie de la reproduction de la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus ultramarinus*) dans un habitat caducifolié : Caractérisation du régime alimentaire et inventaire des ectoparasites. Revue Synthèse N°17.
- Smith S. M., 1997. *Wild Bird Guides – Black-capped Chickadee*. Stackpole books.
- Swanson L. D., 1990. Seasonal Variation of Vascular Oxygen Transport in the Dark-Eyed Junco. Oxford University Press. *The Condor*, Vol. 92, No. 1 (Feb., 1990), pp. 62-66
- Tremblay I., Effets des variations d'abondance de nourriture sur la reproduction de la Mésange bleue en Corse, Thèse de doctorat, Univ. Montpellier II, 2003, 114p.
- Urquiza et al., 2000. *Ecological Assessment of the Boreal Shield ecozone*. Minisitre des Travaux publics et des Services gouvernementaux du Canada.

(Valcu C., Scheltema R. A., Schweiggert R. M., Valcu M., Teltscher K., Walther D. M., Carle R., Kempenaers B., 2018. Life history shapes variation in egg composition in the blue tit *Cyanistes caeruleus*. *Communications biology* 2:6.

Williams, D. T. (2012). *Physiological Adaptations for Breeding in Birds* (Princeton University Press). Chapitres 6 et 7 (p. 198-292).

Annexes

Annexe 1 - Localisation du lieu d'études

La Forêt d'Enseignement et de Recherche (FER) de Macpès, appartenant à la forêt boréale québécoise.



Figure 13: Localisation du lieu d'études - Google Maps



Figure 14 : Localisation du lieu d'études (2) - Google Maps

Le suivi de reproduction des mésanges se situe au sein de la FER de Macpès, au cœur de la forêt boréale québécoise.

Annexe 2 – Carte de répartition des niochirs au sein de la FER Macpès

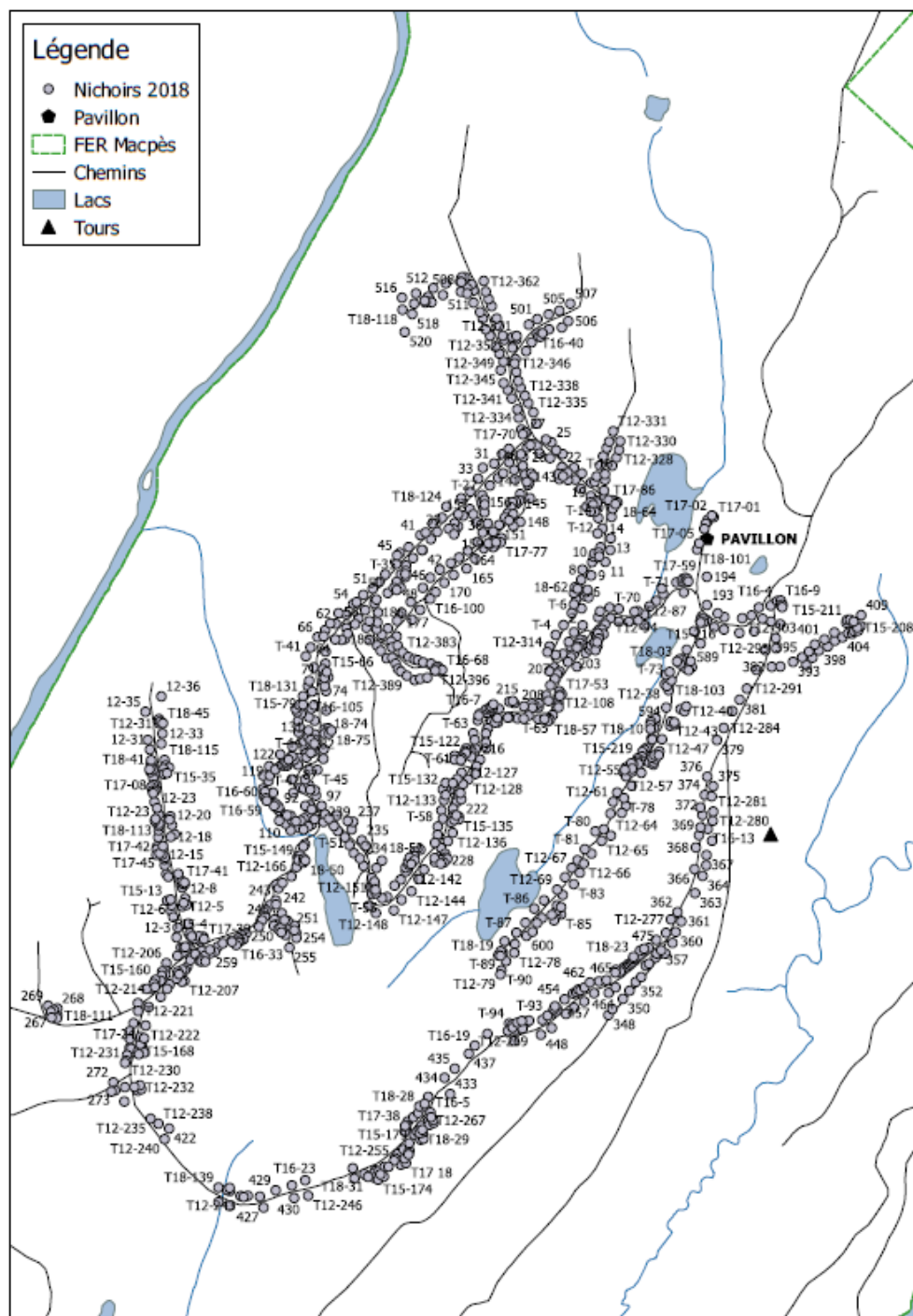


Figure 15 : Localisation des 1300 niochirs au sein de la FER de Macpès, 2019

Annexe 3 – Variables de correction

Correction de la masse corporelle (adultes et poussins)

La masse corporelle est une variable indicatrice de la condition physique. Elle varie d'un individu à l'autre. La taille et le volume graisseux peuvent faire fluctuer cette variable. Un individu massif et maigre peut présenter la même masse corporelle qu'un petit individu gras. Afin d'utiliser cette variable en écartant ce biais, une correction est effectuée sous R. Cela consiste en une ACP (Analyse en Composante Principale), en exploitant la longueur du tarse, la longueur de l'aile droite et la longueur « tête-bec » dans un fichier distinct de la base de données. Cela permet ainsi de corriger masse en fonction de la taille squelettique. Cette correction favorise la prise en compte du côté écologique plutôt que génétique.

Evaluation de la masse d'un œuf au jour de ponte

La masse d'un œuf au jour de ponte est une variable indicatrice de l'effort de la femelle. Tandis que l'embryon se développe, il se nourrit du vitellus et effectue des échanges gazeux avec l'extérieur en rejetant ses déchets carboniques. Ainsi, la masse d'un œuf diminue au cours du temps, de la ponte à l'éclosion. Lorsqu'un œuf est découvert sur le tard, une régression sous R est effectuée pour obtenir sa masse initiale.

Annexe 4 – Taux de croissance maximal des poussins

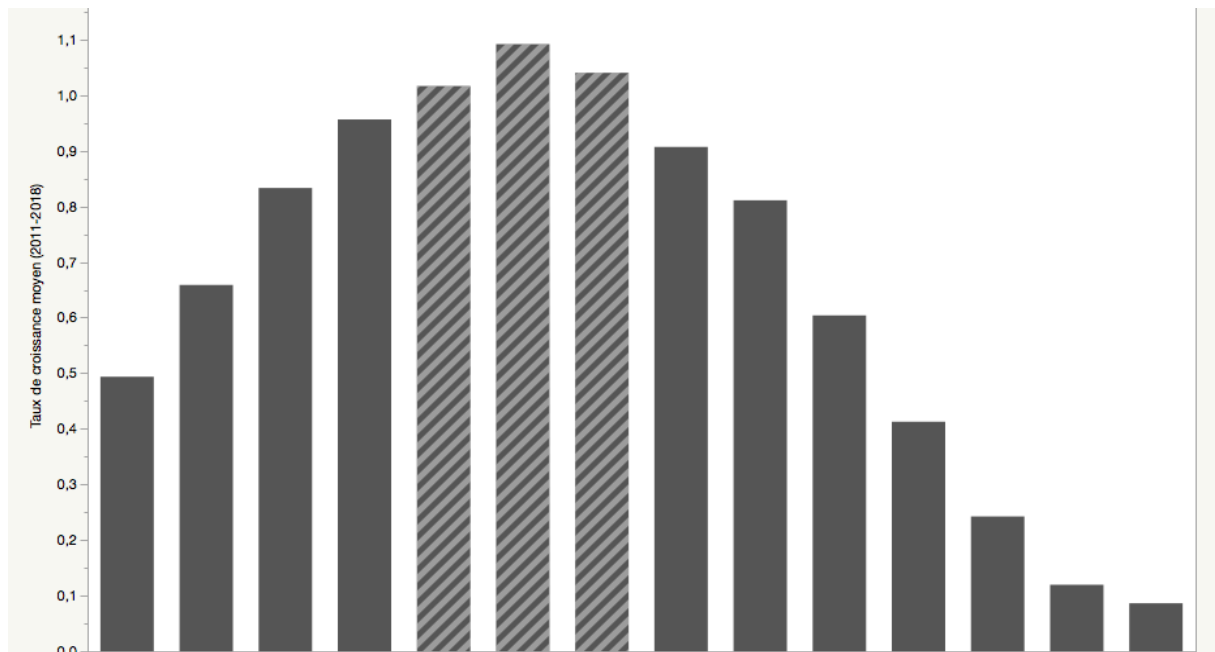


Figure 16 : Taux de croissance maximal des poussins – Séminaire de recherche, 2019- Sarah Sénécal

Le taux de croissance maximal des poussins est fixé aux jours 6, 7 et 8 de la couvée. Cela correspond aux valeurs de taux de croissance (en grammes) les plus importantes sur l'ensemble de la croissance des poussins (Figure 16).

Annexe 4 – Tableau des tâches

Tableau 21 : Tableau de répartition des tâches du suivi

Intervenants	Idée originale	Bibliographie	Mise en place du protocole	Collecte des données
Principaux	FV	PDS	SS	PDS, SS, ML, RD, CF, LP
Secondaires	SS			
Intervenants	Analyses statistiques	Rédaction	Maintenance	
Principaux	PDS	PDS	PDS, ML, RD, CF, LP	
Secondaires	SS, ML		SS	

Tableau 22 : Acteurs du suivi

FV : François Vézina	Référent du stage, Professeur, Ecophysiologiste
SS : Sarah Sénécal	Tutrice du stage, Etudiante en maîtrise
PDS : Pascaline Dourthe-Sorin	Stagiaire
ML : Mathilde Lebbar	Stagiaire
RD : Rachel Demers	Stagiaire
CF : Catherine Fortin	Stagiaire
LP : Léa Paillette	Stagiaire

Résumé

Le Québec est une région présentant une riche diversité confrontée à des longs hivers et de courts étés. Les espèces d'oiseaux résidentes dépensent de l'énergie tout au long de l'année pour survivre, se nourrir et se reproduire. La Mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) est une espèce commune et abondante tandis que la Mésange à tête brune (*Poecile hudsonicus*) est plus discrète, sa population se répartissant au sein de la forêt boréale. Le suivi de la reproduction des deux espèces d'intérêt s'effectue au sein de la Forêt d'études et de recherches (FER) Macpès, par le laboratoire d'écophysiologie aviaire de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR), du mois de mai au mois d'août. La présente étude est centrée sur l'influence de la condition physique des adultes sur l'effort mis dans la reproduction et le succès reproducteur qui en découle. L'étude met en évidence une absence d'effet de la condition physiologique des adultes sur leur effort de reproduction, mais un effet positif de leur masse corrigée et du taux d'hématocrites des mâles sur la masse corrigée des poussins, variable de succès reproducteur. Des individus en santé augmentent leurs chances d'obtenir une progéniture robuste et résistante pour le prochain hiver. Un intérêt est porté sur l'effet d'une seconde couvée sur la condition physiologique des adultes concernés. Le fait d'effectuer une seconde couvée affecte négativement le taux d'hématocrites des individus. Cela met en évidence un risque pour les adultes qui doivent se préparer à la rudesse de l'hiver.

Mots-clés : Flexibilité phénotypique – Ecophysiologie aviaire – Hématocrites – Effort reproducteur – Succès reproducteur