

UNIVERSITE PARIS OUEST- NANTERRE LA DEFENSE
ECOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODELISATION

Thèse

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE
PARIS OUEST- NANTERRE LA DEFENSE
Discipline : Neurosciences

Spécialité : Ethologie et Cognition Comparées

Présentée et soutenue publiquement par

Ahmed Belguermi

Le 3 mars 2011

Comment profiter au mieux de l'information?
Étude chez le canari domestique, *Serinus canaria*
et le pigeon biset *Columba livia*

Membres du Jury :

Etienne Danchin	Rapporteur	CNRS - Université Paul Sabatier
Dominique Fresneau	Rapporteur	Université Paris Nord 13
Anne-Caroline Julliard-Prevot	Examinatrice	CNRS - Museum National d'Histoire Naturelle
Michel Kreutzer	Examineur	Université Paris Ouest Nanterre la Défense
Dalila Bovet	Directrice de thèse	Université Paris Ouest Nanterre la Défense
Gérard Leboucher	Directeur de thèse	Université Paris Ouest Nanterre la Défense

**Comment profiter au mieux de
l'information ? Étude chez le canari
domestique, *Serinus canaria* et le pigeon
biset, *Columba livia***

Par Ahmed Belguermi

Sous la direction de :

Dalila Bovet & Gérard Leboucher

Avant propos

Nous avons utilisé pour cette étude deux modèles expérimentaux : le canari domestique (*Serinus canaria*) et le pigeon biset (*Columba livia*). Le canari a été choisi car il s'agit d'une espèce élevée au laboratoire d'Éthologie et Cognition Comparées dans des conditions contrôlées qui nous offrent la possibilité de connaître les relations existantes entre les individus. Le deuxième modèle s'est présenté lors de l'émergence d'un projet multidisciplinaire appelé : le pigeon en ville, écologie de la réconciliation et gestion de la nature dirigé par Anne-Caroline Julliard-Prevot, dans le cadre duquel nous avons étudié le comportement de nourrissage du pigeon dans un milieu urbain.

Etudier un comportement et son fonctionnement dans des situations contrôlées comme un laboratoire (LECC) permet des observations plus précises en dehors des contraintes environnementales qui se présentent dans une étude sur le terrain. Mais il est également intéressant d'observer les comportements dans un milieu « naturel », en l'occurrence la ville de Paris pour notre étude des pigeons. Ceci nous a permis d'avoir une vue d'ensemble et de replacer le comportement d'approvisionnement dans un contexte plus naturel pour mieux interpréter toutes les facettes de son fonctionnement.

Notes aux lecteurs

Les chapitres composant cette thèse ont été rédigés sous la forme d'articles indépendants les uns des autres. Tous les chapitres sont donc des projets d'articles. Un article a été soumis :

Un article relatif au troisième chapitre est présenté en Annexe. Il est en révision à *Animal Cognition*.

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord le Ministère de l'Éducation Nationale de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche pour l'allocation de recherche dont j'ai pu bénéficier pour ces trois années de recherche. Mais également mes directeurs de recherche Dalila Bovet et Gérard Leboucher d'avoir accepté avec bienveillance de m'encadrer durant ces trois années de thèse, pour leurs conseils et leur soutien. Je souhaite également remercier Gérard Leboucher pour m'avoir accueilli dans son laboratoire de recherche et pour avoir accepté de prendre la direction de mes recherches avec Dalila Bovet depuis le Master II.

Je remercie aussi les stagiaires qui m'ont aidé durant toutes ces années de recherche, en particulier : Marie Duquelou, Jacques Chanteloup, Lucie Marie, Betty Hébert, Clément Maréchal, Mathilde Lalot, Virginie Mazurier, Sophie Thiébaud, Justine Phillipon, Fanny Chevalier, Hanifa Chellab, Marie Mercier, Eva Bonandrini, Anouck Pascal.

Je remercie les membres du Laboratoire d'Éthologie et Cognition Comparées pour leurs conseils : Les Professeurs Michel Kreutzer, Laurent Nagle et Éric Vallet, les docteurs Nathalie Béguin, Tudor Draganoiu et Frédérique Hallé. Ainsi que Colette Desaleux, Philippe Groué et Lucie Fouchet d'avoir pris soin de mes canaris!

Merci beaucoup aux doctorants et anciens doctorants du laboratoire pour tous les moments que nous avons partagés durant ces années. Je remercie particulièrement Magali Pasteau, Nicolas Giret et son smash destructeur au badminton, Marie Monbureau et son sourire permanent, Philippe Lenouvel pour les parties de capture de pigeons sur le toit de Jussieu, Violaine Garcia-Fernandez et ses facultés d'improvisation sur la planche, Julie Chébaux pour son sourire et sa bonne humeur, Mathieu Amy et son régime à base de *Lens culinaris*, Alexandre Lerch et son don de phasmes qui a verdoyé mon bureau et envahi tout le labo, Franck Péron et son record en durée de thèse, Lauriane Rat-Fisher pour son aide pour les stats. Je tiens à remercier aussi ceux qui ont fait un passage au labo Syrina, Érick, Marion, Valériane de m'avoir soulagé de quelques phasmes.

Merci aussi aux doctorants actuels Ophélie Bouillet et Davy Ung, et aussi aux M2 actuels Mathild Lalot et Guillaume Heut de Saunay.

Un grand remerciement est adressé à nos partenaires du projet pigeon : l'équipe de Jussieu, Lisa Jacquin, Julien Gasparini, Claudy Hauset et Adrien Frantz. l'équipe du Museum Anne-Caroline Julliard et Romain Julliard ainsi que Pierre Fiquet, bagueur au CRBPO.

J'adresse aussi un remerciement à M. Éric Joly directeur du Jardin des Plantes, à M. Jaques Rigoulet ancien directeur de la Ménagerie et à M. Michel Saint-Jalme directeur actuel de la Ménagerie, ainsi que tous les soigneurs de la Ménagerie. Un grand merci aux jardiniers du Jardin Ecologique de m'avoir supporté durant mes tests. Je remercie aussi Phillippe, Abdel, Aziz et Mustapha pour l'aide qu'ils m'ont apporté pour transporter les sacs de graines.

Je tiens à remercier mes parents, mon frère Hakim et mes deux sœurs Siham et ses enfants Zahra et Mehdi, Zineb et sa fille Safya ainsi que ma grand-mère, mes oncles et mes tantes de m'avoir soutenu durant tout ce temps à des milliers de kilomètres.

Enfin, je dédie cette thèse à Aurore Boussier, paix à son âme.

Avant propos	5
Notes aux lecteurs	7
Remerciements	8
Introduction générale	17
1. L'information et ses différentes formes utilisées par les animaux	18
1.1. L'information sociale	18
1.1.1 L'information privée.....	19
1.1.2. Le recrutement locale	20
1.1.3. L'information publique.....	21
2. Exemples de l'utilisation de l'information sociale chez quelques taxons	23
3. L'utilisation de l'information sociale chez les oiseaux	24
3.1. La sélection du site de reproduction	24
3.2. La recherche de nourriture.....	25
3.2.1. L'ordre de départ de parcelle de nourrissage.....	26
3.2.2. L'approvisionnement en groupe	27
4. Relations dans un groupe et recherche de nourriture	30
5. Le repos collectif	31
6. La vie dans un milieu urbain	32
7. Présentation des modèles d'étude.....	34
7.1. Le canari domestique, <i>Serinus canaria</i>	34
7.1. Le pigeon biset, <i>Columba livia</i>	41
8. Organisation de l'étude	46

1-Etude de l'information sociale : étude en milieu contrôlé

Chapitre I : Etude de l'information sociale dans la recherche de nourriture chez le canari domestique (*Serinus canaria*) et effets de la quantité d'informations disponible

Introduction	51
Matériel et méthode.....	55
Expérience 1 : Utilisation de l'information sociale dans la recherche de nourriture	56
Sujets.....	56
Formation des triades	56
Dispositif expérimental.....	57
Chronologie de l'expérience	59
Phase de familiarisation au dispositif	59
Entraînement des oiseaux démonstrateurs	59
Phase de test	60
Inversion observateurs-contrôles	61

Expérience 2 : Effet de la quantité de l'information dans la recherche de nourriture	
.....	62
Sujets	62
Formation des triades	63
Dispositif expérimental	63
Déroulement de l'expérience	65
Test avec une seule démonstration	65
Test avec six démonstrations	66
Inversion observateurs - contrôles	66
Analyses statistiques	68
Résultats et Discussion.....	69
Phase d'entraînement des démonstrateurs.....	70
Expérience 1	71
Latence du premier accès à la mangeoire approvisionnée en fonction de la série	71
Nombre moyen d'accès à la mangeoire approvisionnée en fonction de l'ordre de passage des oiseaux.....	71
Nombre moyen d'accès aux mangeoires vides en fonction de l'ordre de passage des oiseaux	72
Expérience 2.....	74
Latence du premier accès à la mangeoire approvisionnée en fonction du nombre de démonstrations	74
Nombre moyen d'accès à la mangeoire approvisionnée en fonction du nombre de démonstrations.....	74
Nombre moyen d'accès aux mangeoires vides en fonction du nombre de démonstrations.....	74
Discussion	75
Conclusion.....	79

Chapitre II : Discrimination et utilisation de l'information sociale dans le comportement d'approvisionnement chez le canaris domestique..... 83

Introduction	84
Matériel et méthode	89
Expérience 1 : Utilisation de l'information sonore, effet de la hiérarchie et de la familiarité.....	90
Sujets	90
Procédure	90

Statut social et construction des séquences de diffusion	90
Test	92
Expérience 2 : Rejoindre un groupe : informations ambiguës et effet de la familiarité.....	94
Sujets	94
Procédure	94
Analyses statistiques	97
Résultats et discussion.....	98
Expérience 1 : Utilisation de l'information sonore, effet de la hiérarchie et de la familiarité	99
Expérience 2 : Rejoindre un groupe : informations ambiguës et effet de la familiarité.....	101
Discussion.....	104
Conclusion.....	107

2- Discrimination et utilisation de l'information sociale : étude en milieu partiellement contrôlé

Chapitre III : Le pigeon biset peut apprendre facilement à discriminer entre les nourrisseurs	111
Introduction	112
Matériels et méthodes.....	116
Sujets et zone d'étude.....	117
Procédure	117
Phase d'entraînement	118
Phase de test	119
Analyses statistiques	121
Résultats et discussion	122
Phase d'entraînement	123
Phase de test	123
Discussion.....	125
Conclusion.....	129

Chapitre IV : Stratégies d’approvisionnement chez les pigeons biset (*Columba livia*) dans un parc zoologique « Réguliers vs. Occasionnels : Deux stratégies de nourrissage ? »..... 132

Introduction.....	133
Matériel et méthode	138
Zone d’étude.....	139
Sujets	139
Capture et marquage des pigeons	139
Procédure	141
Analyses statistiques	144
Résultats & discussion	146
Déplacement vers une source habituelle de nourriture	147
Latence d’arrivée, fidélité et temps de présence des pigeons.....	149
Profil comportemental et lien avec les caractéristiques morphologique et physiologique	151
Morphe et la charge parasitaire	151
Condition corporelle, morphe et taux de testostérone	153
Chez les femelles.....	153
Chez les mâles	155
Discussion	156
Conclusion.....	162

Chapitre V : Comportement d’approvisionnement du pigeon biset (*Columba livia*) en situation incertaine : adaptation de la réponse à différents signaux

.....	16
6	
Introduction.....	167
Matériels et méthodes	172
Populations étudiées	173
Capture et bagage des pigeons	173
Signaux de dangers utilisés	173
Procédure	174
Dans la ménagerie du jardin des plantes	174
Effet de la diffusion de cris de prédateurs	174
Effet de la diffusion de bruits d’envol et de cris de prédateurs	176
Dans le Jardin Ecologique.....	178
Effet de la diffusion de bruits d’envol en présence ou en absence de congénères	179
Effet de la diffusion de bruits d’envol et de cris de prédateurs	179

Effet de la diffusion de cris d’alarme du merle noir	180
Analyses statistiques	182
Résultats et Discussion	183
Dans la Ménagerie	184
Effet de la diffusion de cris de prédateurs sur la présence de pigeons dans un lieu habituel de nourrissage	184
Effet de la diffusion de bruits d’envol et de cris de prédateurs sur la présence de pigeons dans un lieu habituel de nourrissage	184
Effet des diffusions sur la fidélité	186
Dans le Jardin Ecologique	188
Effet de la diffusion de bruits d’envol et de cris de prédateurs sur la présence de pigeons dans un nouveau lieu de nourrissage	188
Effet de la diffusion de bruits d’envol en présence ou en absence de congénères naturalisés	189
Effet de la diffusion de cris d’alarme hétérospécifiques sur la présence des pigeons	190
Discussion	193
Les réponses aux cris de prédateurs sur la présence des pigeons dans un lieu habituel de nourrissage	193
Effet du bruit d’envol sur la présence des pigeons dans un lieu habituel de nourrissage	193
Effet des diffusions sur la fidélité des pigeons dans un lieu habituel de nourrissage	194
Effet de la diffusion de cris de prédateur et des bruits d’envol sur la présence des pigeons dans un nouveau lieu de nourrissage.....	195
Effet de bruit d’envol et la présence de congénères sur la présence des pigeons dans nouveau lieu de nourrissage	195
Effet de la diffusion de cris d’alarme hétérospécifiques sur la présence des pigeons dans un nouveau lieu de nourrissage	196
Utilisation de l’information sur la présence de prédateurs.....	197
Conclusion	200
Chapitre IV : Adaptation des pigeons à la modification quantitative de la nourriture disponible	204
Introduction	205
Matériel et méthode.....	209
Sujets, lieu d’étude et procédure.....	210
Analyses statistiques	212
Résultats & discussion	213
Discussion	221
Conclusion.....	224

Discussion générale	228
Rappel des principaux résultats	229
L'utilisation de l'information.....	235
Rejoindre un groupe.....	237
Différences individuelles	238
Utilisation de l'information et prédation.....	239
Conclusion générale & Perspectives	242
Bibliographie.....	249
Annexes	267
Sommaire des figures.....	268
Sommaire des Tables	272
Noms latins des espèces.....	273
Technique de dosage de la testostérone	274
Technique de sexage des pigeons	276
Article concernant l'expérience sur le pigeon du chapitre III	278
Article hors thèse	287

Introduction Générale

1. *L'information et ses différentes formes utilisées par les animaux :*

La grande majorité des organismes vivants doivent s'adapter aux conditions de leur environnement, qu'il soit naturel ou bien modifié par les humains. La sélection naturelle a favorisé l'apparition chez les animaux de différents types de stratégies adaptatives afin de répondre aux contraintes des modifications environnementales. Une stratégie comportementale est un acte ou une séquence d'actes qu'un animal réalise en présence d'une situation donnée (Harvey, 1994). Utiliser l'information est un élément clé du comportement adaptatif et ainsi est au centre de l'organisation biologique (Danchin et al., 2004) (Figure In.1) : pour s'adapter aux changements des conditions écologiques, la plupart des animaux doivent continuellement tenter de réduire l'incertitude en recueillant des informations quand elles sont disponibles (Dall et al., 2002).

Les organismes peuvent tenter de réduire l'incertitude associée aux principales caractéristiques de leur environnement par la collecte et le stockage des informations. Par échantillonnage régulier de chacun de ces indices, les animaux peuvent être capables d'exploiter un environnement profitable et de l'éviter quand il ne l'est pas. De cette manière, la collecte d'informations peut être considérée comme une solution au problème de l'incertitude qui maximise les opportunités potentielles (Stephens, 1989; Mangel, 1990).

1-1- *L'information sociale :*

La vie sociale peut permettre l'accès à une source d'informations sur l'environnement qui n'est pas disponible aux individus solitaires : le comportement ou la simple présence d'autres individus (Giraldeau et al., 2002) constituent des informations. Certaines informations peuvent être fournies par des congénères. Ces informations sociales peuvent être de plusieurs ordres ; il peut s'agir de signaux de communication émis intentionnellement vers un récepteur, ou d'indices émis par inadvertance c'est-à-dire d'informations sociales involontaires (Danchin et al., 2004). Cette information sociale peut être utilisée dans différentes situations (Galef & Giraldeau, 2001), telles que la reconnaissance de nouveaux

types de proies, aussi bien que l'apprentissage individuel de nouveaux traits comportementaux impliqués dans l'obtention des proies ou l'apprentissage de nouvelles techniques d'alimentation (Cadieu & Cadieu, 1995). L'apprentissage des nouvelles compétences sociales a été bien étudié chez des espèces variées, que ce soit dans des études sur le terrain ou bien en laboratoire (Zentall & Galef, 1988), etc.

1-1-1- L'information privée

Les individus solitaires peuvent évaluer la qualité des parcelles de nourrissage par leurs connaissances acquises lors de précédents passages à la parcelle, un processus appelé information avant la récolte (*pre-harvest information*) ou directement pendant l'exploration de celle-ci : l'échantillonnage d'un site (*patch-sample information*) (Valone, 1989) ; l'exactitude des évaluations des parcelles tend à augmenter avec la quantité d'information récoltée.

Kohlmann et Risenhoover (1998) ont étudié comment des colins de Virginie (*Colinus virginianus*) évaluent des parcelles de nourrissage dans une arène expérimentale où la distribution des ressources dans les parcelles de nourrissage, l'information avant la récolte sur ces parcelles et l'espacement des parcelles étaient variables. Kohlmann et Risenhoover (1998) ont constaté que quand l'information avant la récolte sur la qualité des parcelles de nourrissage était disponible, les oiseaux ont exploité sélectivement les parcelles les plus fournies ; en revanche, les oiseaux n'ont pas été sélectifs en l'absence de l'information avant la récolte.

L'information avant la récolte englobe plusieurs paramètres, comme la mémorisation de l'emplacement et le niveau d'épuisement des aires de nourriture déjà visitées, par lesquels les animaux peuvent estimer la qualité de ces aires avant de s'alimenter une autre fois, et ainsi faire des choix par rapport à des alternatives qui se présentent à eux au cours de leurs approvisionnements (Valone & Giraldeau, 1993). Théoriquement, l'information avant la récolte peut être combinée avec l'échantillonnage de la parcelle de nourriture et aussi avec l'information publique pour donner à l'animal une évaluation plus précise de la

qualité de la parcelle (Clark & Mangel, 1984, 1986). Si ces sources additionnées d'information indiquent que la parcelle de nourriture fournit moins ou s'épuise, l'animal peut décider de partir de celle-ci et de s'approvisionner ailleurs.

1-1-2- *Le recrutement local*

Les indices sociaux sont des informations sociales involontaires qui apportent des informations discrètes, de type absence-présence, sur l'environnement. Les oiseaux tendent à se déplacer vers et à se nourrir dans des zones de présence d'autres oiseaux, menant ainsi au phénomène de recrutement local qui est le fruit d'indices sociaux de localisation. Thorpe (1963) a défini le recrutement local comme un phénomène par lequel l'attention de l'observateur est attirée sur un lieu ou un objet particulier vers lequel l'activité est alors dirigée. Cette définition, toutefois, ne tient pas compte de la tendance de deux congénères par exemple à se regrouper, et qui peut également favoriser la transmission sociale ou préculturelle (Cadieu, 1985; Zentall, 1988). En situation d'approvisionnement, les individus peuvent se renseigner sur les lieux où se trouvent des ressources de nourriture simplement en étant attirés par d'autres individus qui s'alimentent (Poysa, 1992), l'information est alors obtenue avant qu'un individu n'entre dans une parcelle de nourrissage. Le recrutement local permet à un individu de détecter la présence ou l'absence d'une parcelle de nourrissage et de s'approcher ou pas de celle-ci (Giraldeau & Templeton, 1996). Le recrutement local est ainsi considéré comme une des méthodes de recherche de nourriture chez les oiseaux s'approvisionnant en groupe (Hinde, 1961).

Il a également été suggéré que les individus de certaines espèces peuvent attirer activement leurs congénères à des sources de nourrissage en émettant des cris (Glück, 1980; Elgar, 1986). Dans une expérience, Avery (1994) a montré que les carouges à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*) naïfs optimisaient leur approvisionnement en se contentant de suivre les individus expérimentés vers les parcelles contenant de la nourriture saine sans apprendre à éviter les parcelles d'aliments nocifs.

Pour Whiten et Ham (1992), le recrutement local est un cas particulier de l'apprentissage social dans lequel l'individu apprend à reconnaître une place particulière. Cadieu et al (1995) ont démontré que le recrutement local aide à l'apprentissage et à la transmission des connaissances dans des situations d'approvisionnement, en particulier entre un oiseau expérimenté (adulte) et un oiseau naïf (juvénile). Ce processus peut également être impliqué au cours d'apprentissages plus complexes impliqués dans l'acquisition d'une nouvelle technique (Palameta & Lefebvre, 1985).

1-1-3- L'information publique

L'information publique a d'abord été définie dans le contexte spécifique de la recherche de nourriture et plus précisément concernant la qualité d'une parcelle de nourrissage, elle est obtenue en observant le succès d'approvisionnement des autres congénères (Valone, 1989). Elle a été initialement utilisée pour décrire comment des individus se nourrissant en groupe obtiennent une information sur la qualité de l'environnement à partir du comportement de leurs congénères (Valone & Giraldeau, 1993).

Selon cette définition, l'acte de recherche de nourriture et le succès de recherche de nourriture des congénères produisent cette information publique, elle se distingue donc de l'apprentissage social essentiellement dans les informations qu'elle fournit sur la qualité d'une ressource environnementale, plutôt que sur la façon de l'obtenir. Par exemple, deux études menées sur l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, se sont intéressées à l'utilisation de l'information publique. Lorsque les étourneaux peuvent observer les succès de leurs congénères dans leur recherche alimentaire, ils utilisent l'information publique pour estimer la qualité de la parcelle et pour décider s'ils la quittent ou non (Templeton & Giraldeau, 1995). Les auteurs constatent aussi que les individus sondent moins la parcelle lorsqu'ils peuvent observer les succès de leurs congénères que lorsqu'ils sont seuls (Templeton & Giraldeau, 1996). L'utilisation de l'information publique est taxonomiquement répandue et peut augmenter le succès des individus (Danchin *et al.*, 2004). La notion d'information publique a aussi été employée pour qualifier

l'information utilisée dans la copie du choix de partenaire (Valone & Templeton, 2002; Ophir & Galef, 2004; Danchin et al., 2004).

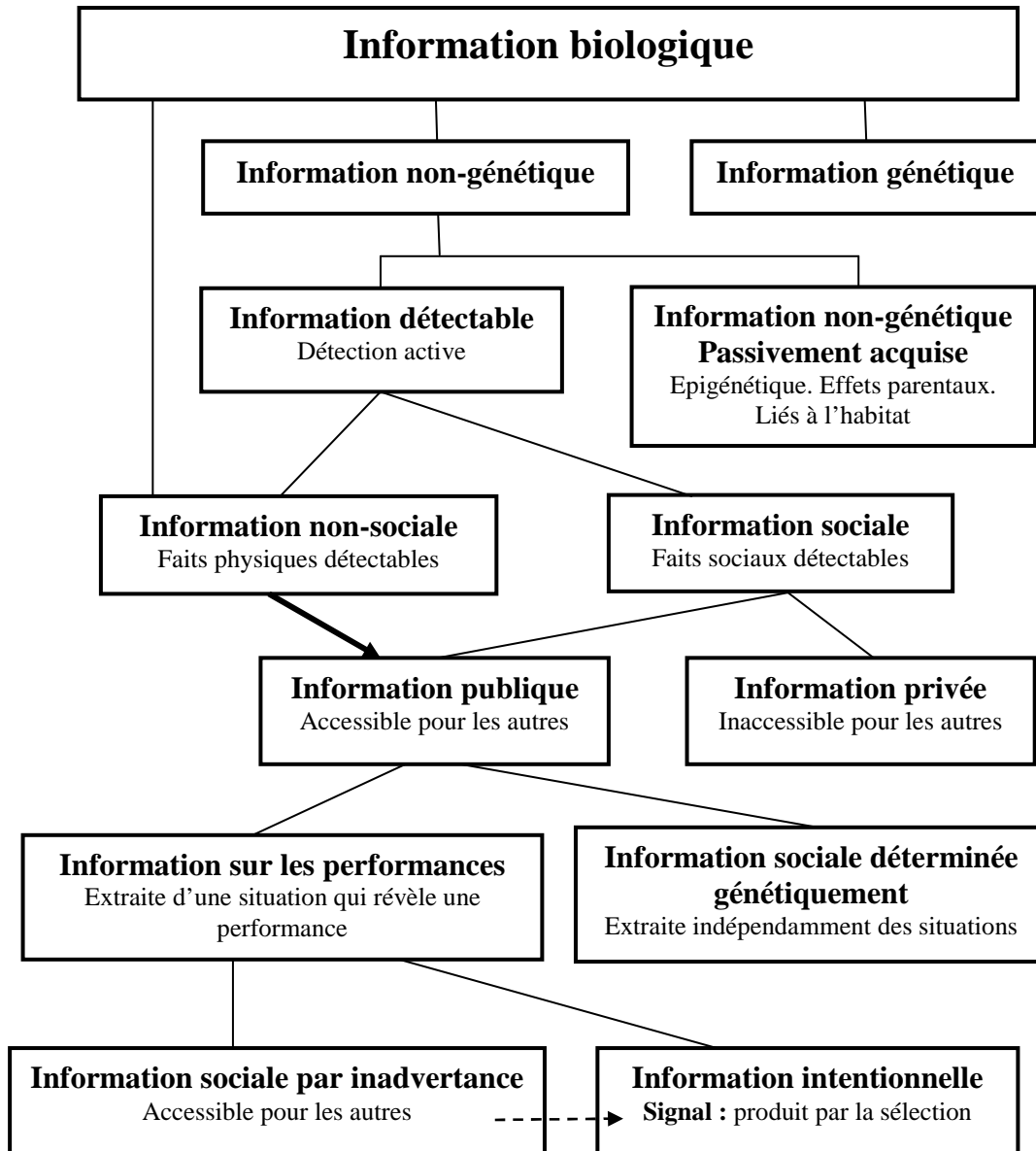


Figure In.1 : Classification des sources potentielles d'information disponibles pour un animal, selon que l'information est obtenue par des interactions directes avec son environnement (informations privées) ou issue de l'observation du comportement des autres individus (informations socialement acquises) (Wagner & Danchin, 2010).

2. Exemples de l'utilisation de l'information parmi quelques taxons:

L'approvisionnement en groupe basé sur l'information sociale a été décrit dans un certain nombre de taxons, y compris les insectes, poissons, oiseaux, mammifères carnivores et primates (Giraldeau & Caraco, 2000). Les exemples les plus remarquables de mise en commun et de partage de l'information entre les individus se trouvent chez les insectes dits eusociaux, par exemple les abeilles à miel et les fourmis, chez lesquels les membres de la colonie ne s'approvisionnent pas seulement pour leur propre consommation, mais stockent la nourriture pour un usage ultérieur par la colonie. Il existe plusieurs systèmes de recrutement permettant aux ouvrières d'acquérir des informations sur des sources profitables d'alimentation, par exemple la danse de recrutement des abeilles à miel (*Apis mellifera*) (Seeley, 1995). Chez les fourmis, une ouvrière mène souvent les autres ouvrières directement à la source de nourriture par les traînées de phéromone (Hölldobler & Wilson, 1990). Les bourdons, pour leur part, utilisent des informations issues des indices olfactifs en évitant les fleurs qui ont l'odeur d'un bourdon fraîchement tué écrasé (Abbott, 2006).

Beaucoup d'études se sont intéressées à l'utilisation de l'information chez les poissons ; dans une étude sur l'épinochette (*Pungitius pungitius*), Coolen et ses collaborateurs (2005) ont démontré l'utilisation de l'information publique dans la recherche de nourriture et ont constaté que, pour faire leur choix de parcelles de nourrissage, les décisions de ces poissons sont préférentiellement basées sur l'observation de congénères qui s'approvisionnent dans une parcelle de nourrissage quand celle-ci est disponible, plutôt que sur la simple présence de poissons qui ne sont pas en train de manger.

Dans une autre étude récente menée sur l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), Webster et Hart (2006) suggèrent qu'en présence des congénères, les individus utilisent en priorité l'information publique plutôt que l'information obtenue à partir de leur propre exploration. Ces études menées sur ces deux espèces de

poissons suggèrent que la disponibilité d'information publique peut aider ces animaux à prendre des décisions adaptées.

Coolen et ses collaborateurs (2003) ont démontré pour la première fois chez deux espèces de poissons : l'épinoche et l'épinochette, l'utilisation de l'information publique obtenue par un individu hétérospécifique. En l'occurrence, l'épinochette se cache derrière la végétation pour observer l'approvisionnement des épinoches. Les auteurs de cette étude suggèrent que l'utilisation de l'information publique serait une adaptation permettant à des animaux vulnérables à la prédation d'acquérir des informations sur leur environnement afin de s'approvisionner avec un moindre risque.

3. L'utilisation de l'information sociale chez les oiseaux :

3.1. La sélection du site de reproduction :

Certains oiseaux migrateurs doivent sélectionner leurs futurs sites de reproduction à la fin de la saison de reproduction (Boulinier et al., 1996; Danchin et al., 1998; Reed et al., 1999; Doligez et al., 2004a). Bien que ces oiseaux soient capables de visiter des sites sur une large zone géographique, l'évaluation de ces sites peut être limitée par le temps et l'énergie (Orians et Wittenberger, 1991; Reed et al., 1999; Giraldeau et al., 2002). Les avantages de la prospection des sites de reproduction sont le gain de temps lors de la prochaine saison de reproduction, et la possibilité d'évaluer la qualité de ces sites lorsque l'information sur le succès reproducteur des congénères est disponible.

Danchin et al. (1998) ont élargi la notion de l'information publique dans le contexte de sélection de l'habitat. Pour choisir leur futur site de nidification, les individus doivent évaluer la qualité de leur habitat afin de permettre à la reproduction de s'effectuer de façon optimale, notamment grâce à l'information publique. Les individus peuvent évaluer la qualité d'un habitat, ce qui va permettre cette optimisation. Leurs choix sont basés sur la qualité intrinsèque de l'habitat, la présence des congénères et le succès reproducteur de leurs congénères l'année précédente. (Doligez et al., 2004b).

Plusieurs études ont montré l'utilisation de l'information publique dans la sélection du site de reproduction chez des espèces dont la qualité des sites de reproduction influence profondément le succès reproducteur. Dans une étude sur l'hirondelle à front blanc (*Petrochelidon pyrrhonota*), Brown et ses collaborateurs (2000) ont montré que les individus de cette espèce coloniale utilisent le succès reproducteur obtenu par leurs congénères dans la colonie la saison précédente pour choisir l'emplacement de leur nouvelle colonie.

Ward (2005) a montré qu'un tel phénomène se produisait aussi chez le carouge à tête jaune (*Xanthocephalus xanthocephalus*). En effet, il a constaté que les individus de cette espèce observent le succès reproducteur de leurs congénères et choisissent pour leur reproduction à la saison suivante les sites où leurs congénères ont eu le meilleur succès reproducteur.

Doligez et al. (2004) ont également démontré que chez le gobe-mouche à collier (*Ficedula albicollis*) les mâles évaluent le succès reproducteur de leurs congénères en allant visiter leurs nids à la fin de la saison de reproduction et que cette évaluation peut être employée pour le choix du site de reproduction l'année suivante. Ce comportement peut aussi être appelé la copie de l'habitat (Danchin et al., 2004). D'autre part, des modèles théoriques proposés explorent les mécanismes comportementaux qui prédisent la distribution d'individus sur des parcelles de nourrissage de qualité hétérogène (Fretwell & Lucas, 1970; Sutherland, 1996). Ils supposent que tous les individus sont de capacité concurrentielle égale, et que chacun des individus a une information parfaite ou « idéale » sur la distribution des congénères et les ressources d'alimentation.

3.2. La recherche de nourriture

Il a été largement démontré que le degré d'abondance de la nourriture et sa distribution sont les principaux déterminants du comportement de recherche de nourriture (Caraco et al., 1980, Pulliam & Caraco, 1984). L'étude de la recherche sociale de nourriture nécessite des hypothèses détaillées sur le processus de recherche de nourriture. Parmi les chercheurs actifs de nourriture, quelques individus peuvent concentrer leurs efforts sur des ressources différentes

(Giraldeau, 1984). Étant donné que la distribution de la nourriture est inégale, le rôle de l'information concernant l'emplacement, la taille et la qualité des sources de nourriture devient primordial. L'utilisation efficace des parcelles de nourrissage a été étudié théoriquement sous l'égide de la théorie de l'approvisionnement optimal (*Optimal Foraging theory*) (Charnov, 1976 ; Pyke et al. 1977 ; Krebs, 1978 ; McNair, 1982). Cette théorie prédit quand un individu décide d'abandonner une parcelle de nourrissage pour une autre. Elle prédit aussi que les individus ont tendance à maximiser leur taux net de gains énergétiques en augmentant le rapport coût/bénéfices. Cette théorie aide à prédire le comportement d'approvisionnement des individus dans leurs habitats (Mac Arthur & Pianka, 1966 ; Emlen, 1966 ; Charnov, 1976).

3.2.1. L'ordre de départ de parcelle de nourrissage

Il est généralement admis que la capacité des animaux à mettre à profit les décisions de recherche de nourriture est limitée par des informations d'approvisionnement incomplètes (Stephens et Krebs, 1986), et ceci est particulièrement vrai pour les décisions de départ des parcelles de nourrissage (Oaten, 1977; Valone & Brown, 1989). Plutôt que d'explorer exhaustivement la qualité d'un patch de ressources (par exemple, Charnov, 1976), des animaux qui en recherche de nourriture doivent souvent compter sur les informations d'échantillonnage, les acquièrent tout en exploitant une parcelle de nourrissage, afin d'estimer la qualité des parcelles et donc décider de continuer à exploiter celle-ci ou de partir (Oaten, 1977; Green, 1980, 1984; McNamara, 1982).

Livoriel & Giraldeau (1997) ont testé en laboratoire les décisions de départ de parcelles de nourrissage de capucins damiers (*Lonchura punctulata*) exploitant des parcelles de nourriture, seuls ou en groupe de plus de trois individus. Ils ont constaté que les individus se nourrissant en groupe ont abandonné la parcelle de nourrissage plus rapidement et ont mangé plus de graines que les individus s'approvisionnant seuls et donc n'ayant pas accès à l'information publique diffusée par leurs congénères.

Dans une autre expérience, cette fois sur des étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) captifs en volière, Templeton et Giraldeau (1996) ont montré que ces oiseaux combinaient l'information publique concernant le succès de leurs congénères et l'information personnelle de leur échantillonnage de la parcelle de nourrissage pour reconnaître et partir d'une parcelle de nourrissage peu profitable plus rapidement. Une autre étude a montré que les becs-croisés des sapins (*Loxia curvirostra*) peuvent identifier le manque de succès d'approvisionnement de leurs congénères en les observant afin d'éviter ou de quitter les parcelles de nourrissage peu profitables (Smith, 1999).

3.2.2. L'approvisionnement en groupe

Le terme d'approvisionnement est défini comme l'ensemble des activités liées à la recherche et à l'exploitation des ressources, mais en général on l'utilise uniquement pour l'exploitation des ressources alimentaires (Giraldeau, 2005).

Le groupe est un élément clef de l'optimisation de l'approvisionnement : même si le nombre d'individus limite la quantité de nourriture disponible par individu sur une parcelle donnée (Lefebvre, 1983), les sites d'alimentation sont trouvés plus vite et leur qualité est estimée plus rapidement grâce aux informations qu'apporte chacun des individus (Clark & Mangel, 1984 ; Galef & Giraldeau, 2001). Pour cela, les individus doivent être capables de reconnaître en premier temps les individus de leur propre espèce en utilisant des indices acoustiques, olfactifs ou visuels (Wilson, 1975), réduisant ainsi les coûts de rentrer en conflit avec des compétiteurs familiaux (Brooks & Falls 1975) tout en maintenant une stabilité dans les liens sociaux (Barnard & Burk, 1979).

Les étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) par exemple, utilisent des stratégies d'échantillonnage collectif pour améliorer l'efficacité de leur approvisionnement (Krebs & Inman, 1992). L'approvisionnement en groupe n'amène pas forcément une augmentation de la prise alimentaire individuelle, mais au moins une baisse de sa variabilité temporelle, et ce mode d'approvisionnement sera d'autant plus avantageux que la ressource est rare ou distribuée de façon morcelée (Clark & Mangel, 1984). L'approvisionnement en groupe peut réduire le risque de

Introduction Générale

prédation ou augmenter les chances de trouver de la nourriture, mais peut réduire la prise alimentaire individuelle, soit par la compétition intensive ou bien par subtilisation directe des découvertes par les congénères (Pulliam & Caraco, 1984; Valone, 1996; Bradbury & Vehrencamp 1998; Di Bitetti & Janson, 2001). L'hypothèse des centres d'informations stipule que le groupe ou la colonie peut être avantageux si les individus partagent l'information sur l'emplacement des parcelles de nourrissages éphémères (Krebs, 1974).

Les individus s'approvisionnant dans des sociétés flexibles, telles que les groupes fission-fusion, peuvent maximiser les avantages et minimiser les coûts à travers les associations sélectives avec les partenaires sociaux préférés. Les individus qui s'approvisionnent peuvent choisir d'éviter de rechercher de la nourriture avec des individus dominants ou agressifs (Chapman & Lefebvre, 1990), ou encore de s'approvisionner avec des membres du groupe qui peuvent contribuer à la défense des ressources (Wilkinson & Boughman, 1998).

Les décisions d'approvisionnement sont affectées non seulement par la détection des sources de nourrissage ou bien du prédateur par les individus, mais aussi par le comportement des congénères (Beauchamp, 2003). Toutefois, les décisions individuelles de recherche de nourriture dépendent principalement de l'efficacité avec laquelle la nourriture peut être exploitée, ce qui à son tour, dépend surtout des circonstances de l'environnement (Pulliam & Caraco, 1984 ; Barnard & Thompson, 1985). Les animaux s'approvisionnant en groupe peuvent augmenter le taux de nourriture consommée en augmentant la diversité des items alimentaires, soit par l'apprentissage de nouveaux types d'aliments soit en trouvant de nouveaux sites de nourrissage en suivant d'autres membres du groupe (Giraldeau, 1984).

Les processus sociaux ont été largement étudiés pour leur rôle en tant que médiateurs du comportement alimentaire chez les oiseaux. Un des avantages du comportement grégaire est de renforcer l'efficacité de l'approvisionnement. Les oiseaux dépendent souvent de leurs congénères pour apprendre de nouvelles sources de nourriture (Mason & Reidinger., 1981; Turner, 1964) ou l'endroit où la

nourriture se trouve (Krebs, 1973; Krebs et al., 1972; Ward & Zahavi, 1973). Ainsi la décision de rejoindre un groupe et de copier le comportement des autres individus peut augmenter le taux de nourriture trouvé comme l'indique la théorie (Thompson et al., 1974 ; Caraco, 1979 ; Clark & Mangel, 1984) et l'observation (Krebs, 1973; Porter & Sealy, 1982).

Les animaux s'approvisionnant en groupe peuvent également augmenter leur efficacité alimentaire en consacrant plus de temps à l'alimentation et moins de temps à l'affût des prédateurs (Caraco, 1979 ; Metcalfe & Furnes, 1984 ; Sullivan, 1984). Rejoindre un groupe permet aussi d'augmenter le taux de prise de proies pour les prédateurs (Pulliam & Millikan, 1982) et procure un effet de dilution pour les proies (Hamilton, 1971). Nombreuses sont les hypothèses théoriques qui ont traité les avantages de se mettre en groupe dans un contexte de réduction de la prédation ; Pulliam (1973) a avancé l'hypothèse de vigilance de groupe (*group vigilance hypothesis*) qui prédit que les animaux tirent des avantages par le fait de se mettre en groupe, car la vigilance des congénères conduit à une augmentation de la probabilité de détection d'un prédateur. Ceci a été également décrit comme un effet de « nombreux yeux » (Powell, 1974), ou un effet de détection collective (*collective detection effect*) (Lima, 1995) ou encore un effet de détection (*detection effect*) (Dehn, 1990). Dans plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères, la vigilance individuelle a tendance à diminuer avec l'augmentation de la taille du groupe (Elgar, 1989; Quenette, 1990; Lima, 1990).

La recherche de nourriture dans un groupe comprend aussi des inconvénients, y compris l'augmentation de visibilité envers les prédateurs (Hamilton, 1971, Bertram, 1978, Caldwell, 1986), la compétition et la dépense énergétique accrue dans les interactions agressives avec les compétiteurs dans un même groupe (Grand & Dill, 1999). Les ressources alimentaires agissent comme le facteur prépondérant qui limite la taille des populations dans la plupart des systèmes (Lack, 1966 ; Martin, 1987 ; Sinclair, 1989 ; revue dans Newton, 1988).

4. Relations dans un groupe et recherche de nourriture

Darwin dans son ouvrage *L'Origine des espèces* (1871) décrit des relations hiérarchiques entre individus. Chez les espèces grégaires, les relations sociales sont en effet souvent hiérarchisées et les individus peuvent alors être caractérisés par un rang social (Chase, 1980). L'organisation de sociétés animales sous forme de hiérarchies procure certains avantages à ses membres comme la diminution du nombre d'interactions agressives (Bernstein, 1981; Chalmers, 1979).

Le temps nécessaire pour trouver une parcelle de nourrissage donnée peut dépendre à la fois du nombre d'individus à la recherche de cette source et de l'efficacité des interactions entre ces individus (Ekman & Rosander 1987; Caraco et al, 1995). Plusieurs études suggèrent que les dominants ont un accès privilégié à la nourriture grâce à leur meilleure capacité compétitive (Smith et al., 2001; Stahl et al., 2001). Les individus dominants font parfois preuve de plus de comportements de recherche (Parisot et al., 2002) et d'une diversification de leur zone de recherche plus importante que celles des subordonnés (Alonso et al., 1995; Alonso et al., 1997; Mönkkönen & Koivula, 1993; Wiley, 1991). Ainsi, les individus ayant de la nourriture abondante et concentrée sont capables d'obtenir un territoire plus large (Arvidsson et al., 1997). Par contre, les individus subordonnés peuvent être contraints, par leur manque d'accès aux ressources de nourrissage, à supporter les coûts et les risques potentiels de l'exploration (Laland & Reader, 1999), les dominants peuvent ensuite chasser les subordonnés si ces derniers trouvent des ressources profitables.

Lorsque les animaux s'approvisionnent en groupes, certains individus peuvent en effet parasiter les découvertes alimentaires des autres. Barnard & Sibly (1981) dans leur modèle théorique décrivent deux types d'individus: les producteurs et les chapardeurs. Les premiers sont des individus qui vont chercher des sources de nourriture nouvelles et être à l'origine de leur découverte. Les chapardeurs, quant à eux, sont des individus qui vont exploiter des sources de nourriture découvertes par d'autres individus. La potentialité à agir comme producteur ou chapardeur pourrait être reliée au statut social (Barta & Giraldeau, 1998; Theimer, 1987). Les

pigeons, *Columba livia*, présentent à la fois ces comportements de producteur ou de chapardeur (Giraldeau & Lefebvre, 1986) en fonction du contexte ; Giraldeau (1984) appelle ce pool de compétences, un système de producteur-chapardeurs à rôles interchangeables. Giraldeau et al. (1994) ont montré que des capucins damiers (*Lonchura punctulata*) ont réduit leur utilisation de la stratégie productrice et ont accru leur utilisation de la stratégie de chapardage lorsque le coût de production a augmenté. Ces résultats suggèrent que les individus de cette espèce peuvent modifier leur allocation à chaque option de recherche de nourriture par l'expérience et que le jeu producteur-chapardeur est un modèle réaliste pour prédire les décisions de recherche de nourriture dans un groupe d'approvisionnement.

L'approvisionnement en groupe nécessite une certaine cohésion du groupe ; ceci est possible en utilisant des signaux interprétables par les autres membres du groupe. Certains animaux émettent des cris d'appel au moment de quitter la colonie ; par exemple, la mouette de Buller (*Chroicocephalus bulleri*) au départ d'un site de repos collectif émet couramment des cris d'appel. Des cris similaires ont été entendus chez des groupes se déplaçant vers ou à partir d'un site de nourrissage, et de nouveau à l'arrivée au site de repos (Evans, 1982). Chez certaines espèces, les individus vocalisent également quand ils trouvent de la nourriture (Tomasello & Call, 1997; Marler, 2004). Ces cris d'appels particuliers sont communément considérés comme cris alimentaires et peuvent attirer les congénères (Heinrich & Marzluff, 1991).

5. Le repos collectif

Le repos collectif (*communal roosting*) est commun chez les oiseaux (Eiserer, 1984). Il présente trois avantages principaux : une réduction de la demande de thermorégulation, une diminution du risque de prédation, et une augmentation de l'efficacité de recherche de nourriture (Eiserer, 1984; Ydenberg & Prins, 1984).

Ward et Zahavi (1973) ont proposé que les sites de repos collectifs agissent comme des centres d'information où les animaux n'ayant pas eu de succès dans leurs approvisionnements pouvaient suivre des congénères ayant eu un plus grand

succès dans leur approvisionnement sur des aires de nourrissages plus profitables. Comme les sites de repos collectifs ne doivent pas être visités régulièrement, cette hypothèse n'explique pas pourquoi les individus ayant un succès d'approvisionnement retournent au site de repos (Richner & Hebb, 1995). Weatherhead (1983) a fait valoir que des individus à fort succès d'approvisionnement retournent sur les sites de repos collectifs pour obtenir de la protection contre la prédation en s'entourant des autres individus. Le retour quotidien des animaux sur le site de repos collectif induit une concentration locale des individus dans l'espace ce qui procure aux individus la façon la plus efficace d'exploiter les découvertes des congénères qui se trouvent à proximité d'eux (Buckley, 1996). Il est aussi possible que les animaux s'approvisionnant en groupe passent la nuit sur des aires de repos collectifs le plus près possible des sites de nourrissages ; les grands rassemblements de repos collectifs seraient rejoints pour réduire les coûts des longs déplacements quotidiens vers les sites de nourrissages (Caccamise et Morrison, 1988; Caccamise et al., 1997).

6. La vie dans un milieu urbain

Plus de la moitié des êtres humains dans le monde vivent dans les milieux urbains (Grimm et al, 2008). La proportion et le nombre total d'êtres humains dans les villes devraient augmenter et influent de plus en plus sur la faune (Miller & Hobbs, 2002; Markovchick-Nicholls et al., 2008). Parmi les perturbations à grande échelle connues pour affecter le sort des communautés biotiques, l'urbanisation est considérée comme la plus sévère (Vitousek et al, 1997; Pauchard et al., 2006). Une des conséquences de l'étalement urbain est le remplacement d'un habitat par des éléments bâtis et le développement des infrastructures liées à l'homme (par exemple, routes, voies ferrées, etc.).

Staniforth (2002) a émis l'hypothèse que le réchauffement climatique joint à l'expansion d'écosystèmes urbains pourrait avoir favorisé chez certains oiseaux le prolongement migratoire. Des oiseaux égarés pourraient être les premiers à coloniser une région qui finit par devenir une extension de leur territoire de reproduction, comme les chercheurs ont pu l'observer chez diverses espèces

comme chez le merle d'Amérique (*Turdus migratorius*) et le bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*).

Il est souvent facile de comprendre pourquoi certaines espèces non domestiquées sont affectées négativement par l'urbanisation ; (par exemple, par la destruction des habitats) (Shochat, 2006; Chace & Walsh, 2006). Beaucoup plus étonnante est la façon dont d'autres espèces ont été en mesure de s'adapter à la présence des humains et de devenir des "exploiteurs urbains" (Marzluff et al., 2001 ; Shochat, 2006, Kark et al., 2007). Cette capacité à vivre dans un tel milieu et à proximité de l'homme amène à penser que ces espèces ont développé des capacités à extraire et à utiliser des informations provenant de leur interaction avec ce milieu. Pour certaines espèces vivant dans les milieux urbains les activités humaines peuvent fournir des sources de nourriture. Bien distinguer entre les individus qui peuvent être des nourrisseurs potentiels ou au contraire représenter un danger serait écologiquement pertinent pour vivre et prospérer dans ce genre de milieu.

7. Présentation des modèles d'étude

7.1. Le canari domestique (*Serinus canaria*)



Introduction Générale

Les canaris domestiques, *Serinus canaria*, sont issus de l'espèce sauvage qui vit dans les îles Canaries ainsi qu'aux Açores et à Madère (figure In.2). Le canari appartient à l'ordre des Passériformes et à la famille des Fringillidés. Il ne montre pas de dimorphisme sexuel et les individus des deux sexes mesurent environ 15 cm de haut, 25 cm d'envergure et pèsent entre 18 et 28 g. La souche sauvage possède un plumage dont la couleur dominante est le vert. Le canari domestique a été sélectionné par l'humain à partir de la souche sauvage. Comme pour beaucoup d'espèces domestiquées, les éleveurs ont sélectionné certaines caractéristiques de l'espèce, les critères de sélection variant d'un pays et d'une époque à l'autre. On compte aujourd'hui plus d'une quarantaine de variétés classées en trois souches : les canaris communs, les canaris de forme et de posture et les canaris chanteurs. Pour notre étude nous avons utilisé la souche commune. Le canari est granivore et varie son alimentation avec des légumes et des fruits. C'est une espèce sociale, monogame, dont le couple dure au moins une saison de reproduction. La femelle construit le nid et couve deux à six œufs, seule, pendant 14 jours (Pomarède, 1992). Elle est parfois nourrie par le mâle pendant la couvaison. Il n'est pas rare de voir le couple réaliser trois cycles reproductifs au cours d'une même saison de reproduction (Voigt & Leitner, 1998).

La domestication des canaris a commencé au XVe siècle. Une étude de l'ADN mitochondrial montre que le canari domestique et le canari sauvage restent extrêmement proches génétiquement (Arnaiz-Villena et al., 1999). Les canaris domestiques présentent une grande variabilité génétique et phénotypique. Les chants des canaris domestiques sont assez proches de ceux de la souche sauvage (Güttinger, 1985). Seuls les mâles chantent chez les canaris comme chez la plupart des oscines (oiseaux chanteurs).



Figure In.2 : Aires de répartition des canaris sauvages. Le canari sauvage vit sur les îles des Açores, de Madère et des Canaries

D'après les études de Voigt & Leitner (1998) et Voigt et al. (2003) sur une population de canaris sauvages vivant sur une petite île de l'archipel de Madère, les couples sont socialement et génétiquement monogames. Les couples se forment avant la saison de reproduction. Les mâles sont non-territoriaux, mais ils défendent tout de même un petit espace autour de leur nid. Les nids des différents couples sont espacés de 15 à 30 m. Les deux parents interviennent dans le nourrissage des jeunes. Les individus se nourrissent en bandes mixtes en période hivernales. Bien que la plupart des oiseaux de cette espèce vivent sur des îles, la variabilité génétique de ces populations reste comparable à celle d'autres espèces d'oiseaux vivant sur les terres.

D'autres études se sont intéressées aux chants des mâles. Les canaris domestiques font partie des espèces dites «open-ended learners», car ils peuvent apprendre de nouvelles syllabes et modifier leurs chants tout au long de leur vie (Nottebohm & Nottebohm, 1978). Ils peuvent ainsi apprendre les chants de nouveaux mâles qu'ils vont rencontrer et avec qui ils vont passer du temps (Güttinger, 1979).

L'organe phonatoire s'appelle la syrinx (figure In.3). Cet organe est situé au fond de la trachée des oiseaux, contrairement à celui des mammifères, le larynx, situé au-dessus de la trachée. La syrinx est entourée des sacs aériens claviculaires, au niveau de la 2e ou 3e vertèbre thoracique et de la bifurcation de la trachée. Le son est produit lors de l'expiration, par la vibration des membranes tympaniformes. La tonalité varie selon la tension des membranes régulée en premier lieu par les muscles sternotrachéaux, puis par les bronchotrachéaux (situés juste à l'extérieur de la syrinx). Les dilatations de la trachée permettent de moduler la voix. Les oiseaux peuvent commander les vibrations des parties droite et gauche de la syrinx indépendamment, ce qui permet à certaines espèces de produire simultanément deux notes. Les mâles de canari sauvage chantent pendant la saison de reproduction, mais aussi en dehors de cette saison. La qualité du chant d'un mâle durant la saison de non-reproduction pourrait être un indicateur de la qualité de son chant durant la saison de reproduction (Voigt et al., 2003).

Introduction Générale

Le chant est constitué de phrases, elles-mêmes constituées de syllabes formées d'une ou de plusieurs notes (figure In.4). Le chant donne des informations sur son producteur : une séquence de plus de trois syllabes issues du chant d'un mâle permet d'individualiser ce mâle (Lehongre et al., 2008). En revanche, les cris sont émis par les deux sexes tout au long de l'année. (Figure In.5). Différents types de cris existent en fonction du contexte dans lequel ils sont émis : des cris de contact, de séparation, d'envol, de quémante, d'agressivité, d'alarme et de détresse (Marler, 2004b). Ils ont des structures acoustiques plus simples que les chants et peuvent être ou non appris par les individus (Marler, 2004a). Les canaris sont sensibles à des fréquences s'étendant de 20 Hz à 20 kHz. Les syllabes qu'ils émettent se situent en général dans des bandes de fréquence comprises entre 0.7 et 8.5 kHz. Appeltants et al. (2005) et Parisot et al. (2002) ont montré que les mâles de canari domestique étaient capables de discriminer les chants de mâles hétérospecifics par rapport à des mâles homospecifics et de discriminer les chants de différents mâles conspecifics.

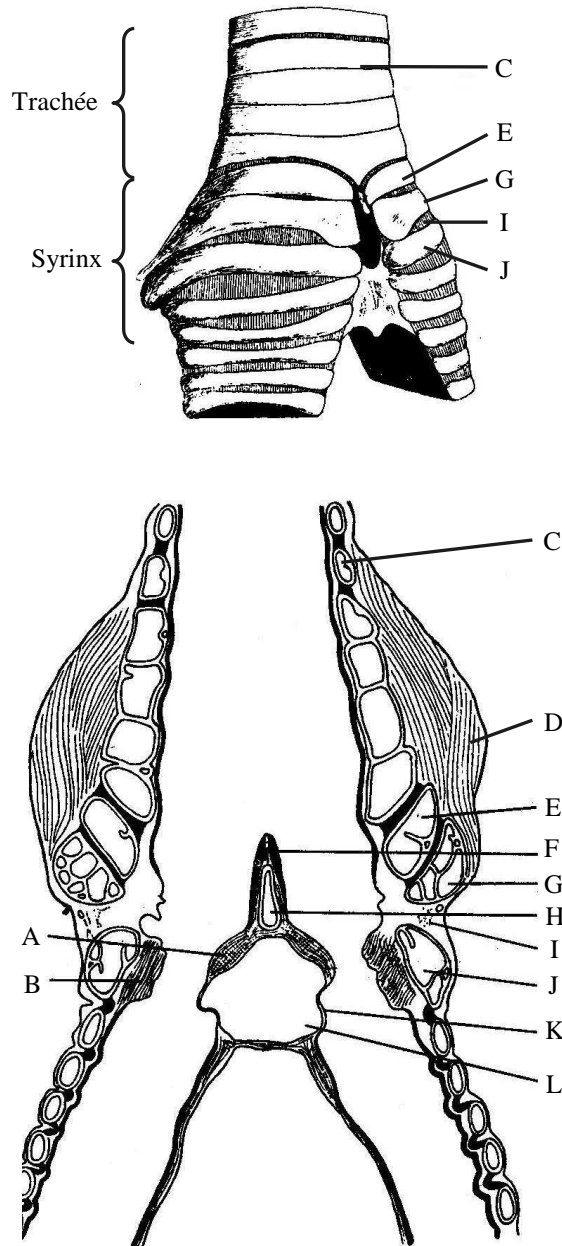


Figure In.3 : Schéma de l'organe phonatoire des oiseaux, la syrinx.

- | | |
|--|----------------------------------|
| A- Membrane tympanique interne bronchique | G- 2e anneau cartilagineux |
| B- Membrane tympanique externe | H- Pessulus (membrane) |
| C- Anneau cartilagineux trachéen | I- Membrane tympaniforme externe |
| D- Muscle sternotrachéaux bronchique | J- 3e anneau cartilagineux |
| E- 1 ^{er} anneau cartilagineux bronchique | K- Membrane tympaniforme interne |
| F- Membrane semilunaire | L- Sac aérien interclaviculaire |

Adapté de Pettingall, 1956

Introduction Générale

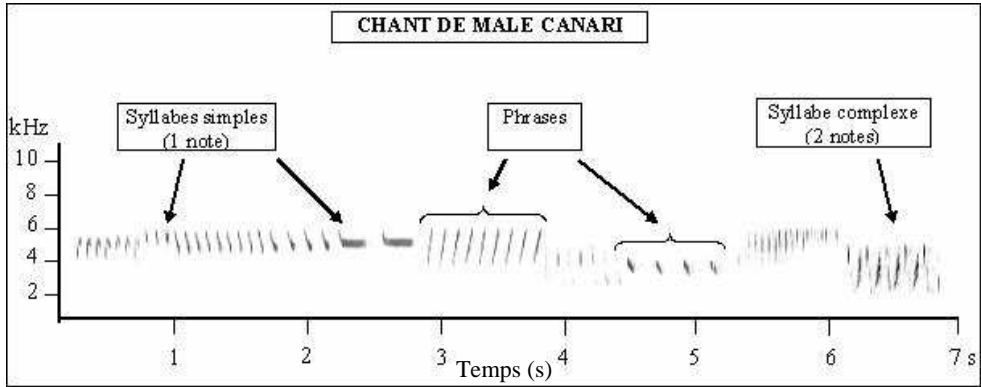


Figure In.4 : Sonagramme d'un chant de canari domestique constitué de syllabes simples composées d'une seule note et des phrases complexes composées de deux notes

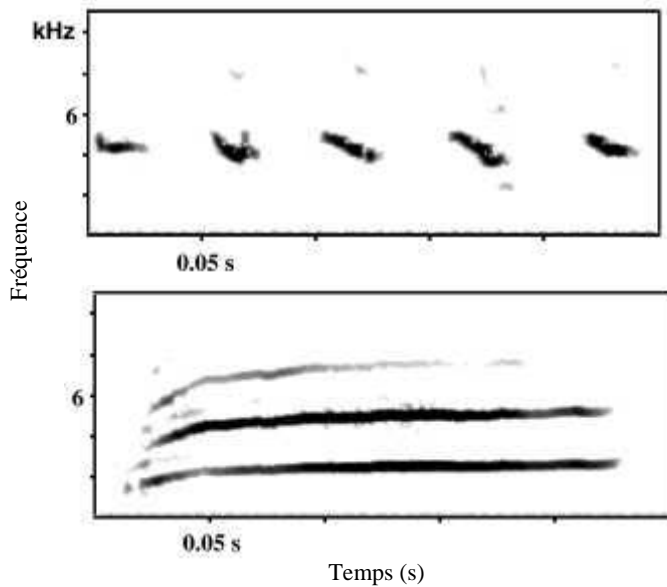


Figure In.5 : (a) Sonagramme d'un trille
(b) sonagramme d'un cri de contact

7.2. Le pigeon biset (Columba livia)



Introduction Générale

Le pigeon biset (*Columba livia*) est un oiseau de la famille des Columbidae, présent à travers le monde (Périquet, 1998 ; Ciminari et al., 2005). Il est domestiqué depuis l'Antiquité (Périquet, 1998). En France, la forme sauvage a pratiquement disparu, mais il reste encore quelques spécimens en Corse. En ville, on trouve la forme semi-domestique, *Columba livia forma domestica* (Périquet, 1998). En effet, le pigeon des villes est le descendant du pigeon biset domestiqué retourné à l'état sauvage (phénomène de marronnage) (Williams et Corrigan, 1994 ; Johnston et Janiga 1995 ; Ciminari et al., 2005). Le pigeon natif de l'Ancien Monde a été introduit dans le Nouveau Monde sous forme de pigeons domestiques échappés d'élevages il y a 400 ans (Schorger, 1952).

Depuis au moins 5 000 ans, il existe des traces de la domestication du pigeon par l'Homme (Sossinka, 1982). L'Homme a utilisé le pigeon pour ses remarquables facultés d'orientation et de retour à son site de nidification (utilisation du pigeon voyageur pour les messages notamment en période de guerre). Les premières observations des pigeons sauvages dans les villes datent de 1385 (Londres) (Johnston & Janiga, 1995).

Cet animal est la cible d'enjeux grandissants : en effet, les pigeons sont souvent décriés par la population, car leurs fientes acides dégradent les bâtiments (notamment historiques où ils nichent) et salissent la voie publique. La taille de la population est principalement déterminée par la disponibilité de nourriture liée à l'activité humaine (Murton et al 1972a, 1972b; Haag, 1987, 1993; Ortega-Alvarez & McGregor-Fors, 2009), le nombre de pigeons dans un habitat urbain peut être lié au nombre de personnes vivant dans la ville (Barbieri & De Andreis, 1991; Jokimaki & Suhonen, 1998 ; Buijs & Van Wijnen, 2003).

Bien qu'aujourd'hui mis au rang des nuisibles (Murton et al., 1972b ; Jerolmack, 2008), les pigeons ont une importante histoire commune avec les humains. Taxonomiquement, le pigeon biset, *Columba livia*, désigne à la fois les individus sauvages et domestiques, mais aussi les individus marrons, c'est-à-dire issus d'individus retournés à l'état sauvage après une période de domesticité, comme on les observe aujourd'hui dans les populations présentes dans les villes (Johnston &

Janiga, 1995). C'est ce qui explique dans ces populations la présence conjointe du morphe sauvage « blue-bar » qui est caractérisé par deux barres noires sur les ailes d'individus gris-bleutés avec les autres phénotypes qui sont issus de la sélection anthropique (Cole, 1969). Les pigeons bisets présentent ainsi une extrême variation de coloration. Ils se distinguent facilement des pigeons ramiers (*Columba palumbus*) (Figure In.6), souvent présents à leurs côtés, qui sont un peu plus gros et présentent systématiquement des taches blanches sur le cou.

Le dimorphisme sexuel est faible, même s'il existe une certaine variation des tailles (Johnston & Janiga, 1995) ; il n'est pas possible de distinguer les deux sexes par des mesures morphométriques (Burley, 1981 ; Johnston & Johnson, 1989) et il faut donc procéder au sexage par voie génétique ou comportementale (notamment grâce au comportement de parade sexuelle du mâle).

Les pigeons peuvent exploiter un milieu urbain pour se nourrir et nicher ou seulement pour nicher, et aller chercher de la nourriture en campagne (Johnston & Janiga, 1995), mais il y a une forte variabilité géographique et inter-individuelle des modes d'utilisation du milieu (Rose et al., 2006). Leur régime alimentaire va ainsi dépendre de la stratégie adoptée. Leur taille moyenne, $346,9 \pm 38\text{g}$ (Johnston & Johnson, 1989), leur permet d'accéder à une large palette d'aliments (fruits, graines...) (Johnston & Janiga, 1995). Dans cette palette, ils ont des préférences alimentaires individuelles marquées (Giraldeau & Lefebvre, 1985) mais peuvent ajuster leurs choix en réponse à la compétition (Inman et al., 1987). Sol et al. (1995) ont constaté que le retrait d'individus dans un groupe de pigeons entraîne une immigration rapide d'individus extérieurs. Les auteurs s'appuient sur l'hypothèse selon laquelle les stratégies de rechange au cours de la dispersion d'une population, constituent probablement le mécanisme principal de réaction des pigeons à des perturbations externes.

Les pigeons peuvent se trouver dans des unités sociales de différents ordres : agrégats, quand ils sont attirés vers une même ressource, colonies, quand ils se rassemblent dans un même lieu, ou groupes de tailles plus réduites (Johnston & Janiga, 1995). Ils peuvent de plus changer de groupe dans la journée, s'alimentant

par exemple avec certains individus alors qu'ils se perchent pour le repos avec d'autres (Murton et al., 1972*a*). Ils tirent profit des avantages usuellement prêtés à la vie en groupe : protection contre les prédateurs, approvisionnement, reproduction... (Krause & Ruxton, 2002).

À Paris comme dans de nombreuses villes, le nombre de pigeons est difficile à estimer (les troupes de pigeons sont souvent mobiles), néanmoins on suppose que la population parisienne dépasse les 5000 couples (Malher et al., 2010). Le pigeon biset de Paris provient principalement de deux vagues de lâchers : à partir de la Révolution française lorsque les pigeonniers des aristocrates furent détruits, et à la fin du XIX^e siècle (Mahler et al. , 2010). Durant le siège de Paris (1870) et les deux guerres mondiales, la population de pigeon était réduite à son minimum : ils ne trouvaient pas de nourriture et étaient eux-mêmes un mets apprécié en cette période de pénurie (Schnitzler, 1999). Depuis 1945, le nombre de pigeons n'a cessé d'augmenter.

La principale crainte liée à la présence intensive de pigeons en villes est que les pigeons peuvent être porteurs de maladies transmissibles à l'homme (Baptista, Trail & Horblit, 1992; Lack, 2003). Par conséquent, de nombreuses villes tentent de contrôler la population de pigeons en capturant les pigeons afin de les tuer ou de les stériliser (Sol & Senar, 1995; Murton et al., 1972*b*; Kautz & Malecki, 1985). Toutefois, ces techniques n'ont pas été couronnées de succès ; malgré une interdiction stricte de nourrir les pigeons, le public continue de le faire et les pigeons sont encore présents en nombre important à Paris.

Les pigeons bisets montrent une activité d'approvisionnement bimodale dans les mois d'été et un seul pic d'approvisionnement quotidien en hiver (Baldaccini et al., 2000). La même chose est rapportée pour les pigeons vivant dans les zones agricoles (Halvin, 1979 ; Janiga, 1987). Lefebvre et Giraldeau (1984) ont analysé l'utilisation quotidienne des sites d'alimentations des pigeons urbains. Ils ont constaté un horaire d'alimentation quotidienne bimodale avec un pic le matin et un autre l'après-midi. Les pigeons forment des groupes d'approvisionnement très opportunistes (Murton & Westwood, 1966; Murton et al., 1972) et sont donc des

Introduction Générale

candidats idéaux pour l'apprentissage culturel. Palameta & Lefebvre (1985) ont montré que les pigeons logés individuellement en cage peuvent adopter un nouveau comportement alimentaire via l'apprentissage par observation et le recrutement local.

Ainsi, le pigeon est un animal adapté à l'étude du comportement de recherche de nourriture parce que c'est un animal grégaire, généraliste et opportuniste (Inman et al., 1987), une espèce qui est susceptible d'avoir développé des stratégies qui lui permettent de maximiser son apport énergétique dans une variété de situations de recherche de nourriture.

9. Organisation de l'étude

Ma thèse comporte six chapitres indépendants les uns des autres. Ils peuvent être lus dans un autre ordre que celui proposé. L'utilisation de l'information dans la recherche de nourriture, ses mécanismes, dans diverses situations contrôlées ou partiellement contrôlées, ainsi que sa valeur adaptative est très peu étudiée chez le canari et le pigeon biset. C'est l'une des raisons qui m'ont amené à étudier l'utilisation de différents types d'informations dans le laboratoire (LECC) pour les canaris et le Jardin des Plantes pour les pigeons.

Dans le premier chapitre, j'ai mis en évidence l'utilisation de l'information sociale, en l'occurrence le recrutement local différé dans la recherche de nourriture. Des mâles de canaris domestiques ont été entraînés à aller s'approvisionner sur une mangeoire contenant de la nourriture parmi des mangeoires vides, puis ont été relâchés : des oiseaux observateurs avaient la possibilité d'observer le comportement d'approvisionnement des oiseaux démonstrateurs tandis que les oiseaux témoins étaient privés de cette observation. Dans le même chapitre, je présente une deuxième expérience permettant de tester l'effet de la quantité de l'information sur le comportement d'approvisionnement des oiseaux.

Le second chapitre est consacré à l'utilisation des indices sonores dans la recherche de nourriture chez les mâles de canari domestique, j'ai aussi abordé l'effet des relations sociales entre les individus comme le statut hiérarchique et la familiarité.

Ces deux premiers chapitres sont donc consacrés aux canaris, tandis que les quatre autres ont pour modèle d'étude le pigeon, qui est étudié dans la Ménagerie et le Jardin Ecologique situés dans le Jardin des Plantes.

Le troisième chapitre porte sur les capacités de reconnaissance interspécifique des pigeons, et plus particulièrement leur capacité à apprendre rapidement à reconnaître et à discriminer les nourrisseurs, ceci dans un milieu urbain.

Introduction Générale

Le quatrième chapitre est consacré à l'étude des stratégies d'approvisionnement utilisées par les pigeons et leur lien avec leurs caractéristiques comportementales et morpho-physiologiques chez les pigeons qui partagent les sites de nourrissage avec les animaux captifs de la ménagerie du Jardin des Plantes.

Dans le cinquième chapitre j'ai étudié et analysé le comportement d'approvisionnement des pigeons bisets en situation incertaine. Des pigeons ont été testés dans la Ménagerie et dans le Jardin Ecologique et étaient mis face à des indices de présence de prédateurs : cris de prédateurs, bruit d'envol de congénères ou encore cris d'alarme interspécifiques.

Un sixième et dernier chapitre comprenant une expérience qui traite l'effet d'un changement de la disponibilité quantitative de la nourriture chez le pigeon dans le Jardin Ecologique du Jardin des Plantes. Enfin, la thèse se termine par une discussion générale et une conclusion qui essaye de mettre en relation les différents chapitres.

1-Utilisation de l'information sociale : étude en milieu contrôlé



Chapitre I :

*Utilisation de l'information
sociale dans la recherche de
nourriture chez le canari
domestique (*Serinus canaria*) et
effets de la quantité
d'informations disponibles*

Introduction

Introduction

L'étude des avantages de la vie sociale est un thème central dans les études d'écologie comportementale (Krebs & Davies, 1993). De nombreuses études ont mis en avant les avantages liés à la recherche collective de la nourriture (Clark & Mangel, 1984 ; Galef & Giraldeau, 2001). L'un des bénéfices potentiels de la recherche de nourriture en groupe est l'amélioration de l'évaluation des ressources et des parcelles de nourrissage (Clark & Mangel, 1984 ; Ruxton, 1995 ; Valone, 1989). Pour pouvoir comprendre les comportements utilisés par ces animaux face à ces choix, il faut comprendre la façon dont ils prennent des décisions et comment ils acquièrent les informations nécessaires pour prendre ces décisions (Valone & Templeton, 2002). Certains travaux théoriques en écologie comportementale présupposent que les animaux possèdent des informations complètes sur leur environnement (Charnov, 1976). Cependant, actuellement beaucoup d'études portent directement sur l'acquisition de l'information et les processus décisionnels.

Nous allons nous intéresser ici plus particulièrement à l'information sociale, c'est-à-dire obtenue à partir de l'observation de congénères. Si un individu apprend la localisation d'une ressource de nourriture en étant simplement attiré par d'autres individus en train de se nourrir, ce processus est appelé recrutement local. L'information sociale est donc obtenue avant que l'individu n'arrive à la parcelle de nourrissage (Valone & Templeton 2002). Le recrutement local permet simplement de détecter la présence ou l'absence d'une parcelle de nourrissage et ainsi d'approcher ou non (Valone & Templeton, 2002). Chez les oiseaux, le recrutement local facilite la reconnaissance de nouveaux aliments (Cadieu & Cadieu, 1998). Cadieu et al. (1995) ont montré que chez les canaris, *Serinus canaria*, les juvéniles ont besoin de la présence d'un adulte pour décortiquer et ingérer des graines. Ils essaient également de se nourrir au même endroit que le parent et ne se nourrissent pas en son absence. Flemming et al (1992) ont montré que les balbuzards pêcheurs (*Pandion haliaetus*) utilisent le recrutement local pour se nourrir lorsqu'ils se situent dans un estuaire. En effet, ils sont attirés par le regroupement de leurs congénères qui signifie que ceux-ci ont découvert la localisation d'un banc de poissons et se joignent à eux. D'une manière plus

Introduction

générale, les oiseaux présentent une tendance à se diriger vers et à se nourrir dans des endroits où ils peuvent voir d'autres oiseaux en train de se nourrir (Galef & Giraldeau 2001; Silverman et al 2004). Dans la même perspective, Giret & al. 2009 ont démontré que les perroquets gris du Gabon sont capables d'utiliser des informations vocales et non vocales fournies par un congénère afin de trouver une source de nourriture cachée. Cependant, il peut s'agir d'un simple comportement grégaire. Moins nombreuses sont les études portant sur l'utilisation de l'information sociale différée dans le temps. Galef & Giraldeau (2001) montrent que les coqs, *Gallus gallus*, sont attirés par un endroit où ils ont vu d'autres oiseaux se nourrir et que cette attraction persiste jusqu'à 48h après leur observation.

Le but de notre étude est de déterminer si les canaris domestiques, *Serinus canaria*, utilisent non seulement l'information sociale dans un contexte de recherche de nourriture, mais sont capables de le faire de façon différée. Notre hypothèse est que les canaris domestiques sont capables d'utiliser l'information de recrutement local, même lorsque cette information n'est plus présente au moment du test, pour rechercher une source de nourriture. Nous supposons que les canaris ayant accès à de l'information sociale, c'est-à-dire ayant eu l'opportunité d'observer leurs congénères en train de se nourrir, découvriront plus facilement les sources d'approvisionnement que les individus n'ayant pas accès à cette information.

Par ailleurs, la quantité d'information présente (et non pas seulement sa présence ou son absence) peut aussi jouer un rôle. Grűnbaum & Veit (2003) ont ainsi montré que chez l'albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*) le recrutement local est une stratégie très efficace pour se nourrir, et que le temps que cet oiseau marin passe dans un groupe qui se nourrit est fortement corrélé avec la densité des proies et la densité des congénères. D'autre part, Fernández-Juricic & Kacelnik (2004) ont montré que les étourneaux sansonnets, *Sturnus vulgaris*, qui fourragent en groupe ont tendance à imiter leurs congénères pour ce qui est de la recherche de nourriture. Ce comportement est intensifié si le nombre

Introduction

de congénères fourrageant au même endroit augmente et à l'inverse diminué si la distance qui sépare les étourneaux de leurs congénères augmente. Cela montre donc que les décisions de fourragement des étourneaux sont affectées par la qualité et la quantité d'information sociale disponible. Dans notre étude, nous nous sommes aussi demandés si les canaris sont sensibles à la quantité d'information sociale disponible, et s'ils se fient plus à cette information quand elle est disponible en plus grande quantité. L'étude de Fernández-Juricic & Kacelnik (2004) définit la quantité d'information comme le nombre d'oiseaux présents dans une parcelle. Dans notre expérience nous avons défini une quantité d'information différente, qui est le nombre de fois où un oiseau observe un autre individu allant se nourrir à un endroit donné avant d'y accéder lui-même. Nous avons cherché à savoir si cela avait une influence sur la décision de fourragement du sujet observateur.

Matériels & méthodes

Expérience 1 : Utilisation de l'information sociale dans la recherche de nourriture

1. Sujets

Nous avons utilisés des oiseaux âgés de 1 à 4 ans, élevés dans des batteries d'élevage (118x46x48 cm) par groupes de 5 individus et nourris avec des graines (marque Beyers, type Diet pour canari, composition : alpiste 85%, gruau 6%, navette 5%, niger 2% et chanvre 2%), de la pâtée aux œufs (marque Cédé®, type Cédé aux œufs pour canaris et oiseaux exotiques ou indigènes, composition : farine de froment, œufs, miel, chanvre, graines de niger, avoine décortiquée-concassée, pavot bleu, vitamines, minéraux, acides aminés : Lysine, Méthionine, levure) et de l'eau *ad libitum*. Tous les canaris utilisés dans les expériences ont été logés dans des cages individuelles (37x18x22 cm) sauf durant les jours de familiarisation à la volière expérimentale (Figure 1.1). Ils ont été maintenus en photopériode estivale (16 heures de jours/ 8 heures de nuit) deux mois avant et pendant les expériences. Les oiseaux ont été bagués afin de pouvoir les distinguer.

Les vingt-cinq oiseaux ont été répartis en trois groupes: le groupe des démonstrateurs formé de cinq mâles, le groupe des observateurs formé de dix mâles, le groupe des contrôles formé de dix mâles également.

2. Formation des triades

Deux groupes d'oiseaux ont été formés aléatoirement. Chaque groupe est composé des cinq oiseaux démonstrateurs, de cinq oiseaux observateurs et de cinq oiseaux contrôles. Des triades ont ensuite été formées avec un démonstrateur, un observateur et un contrôle (tableau 1.1).

Tableau 1.1 : Répartition des vingt-cinq oiseaux dans les deux groupes de cinq triades formés.

	Démonstrateurs	Observateurs	Contrôles
1 ^{er} groupe de 5 triades	5 mâles	5 mâles	5 mâles
2 ^{ème} groupe de 5 triades		5 mâles	5 mâles

3. Dispositif expérimental

Les tests se sont déroulés dans une grande volière (320x140x300 cm). Sur le grillage de cette volière étaient disposées 5 mangeoires dont quatre vides et une remplie d'un mélange de graines, de pâtée aux œufs et d'un quartier de pomme. Ces mangeoires étaient opaques et un cache était disposé sur chacune d'entre elles de telle manière que les oiseaux cherchant la nourriture ne pouvaient voir leur contenu qu'une fois posés sur la mangeoire. Les 5 mangeoires étaient disposées à égale distance les unes des autres et un perchoir a été mis en place entre deux mangeoires consécutives, les oiseaux disposaient donc de quatre perchoirs. Les trois oiseaux qui formaient une triade ont été maintenus dans des cages individuelles, disposées sur trois tables en face du grillage de la volière (figure 1.1). Le système d'ouverture à distance était composé d'un crochet et d'une ficelle reliant l'expérimentateur, situé hors de la volière, à la porte de la cage individuelle de l'oiseau. Il permettait de lâcher l'oiseau dans la volière sans avoir à y pénétrer, ce qui a réduit le niveau de stress des oiseaux. Ce système d'ouverture a utilisé à la fois durant les phases de démonstrations et de tests.

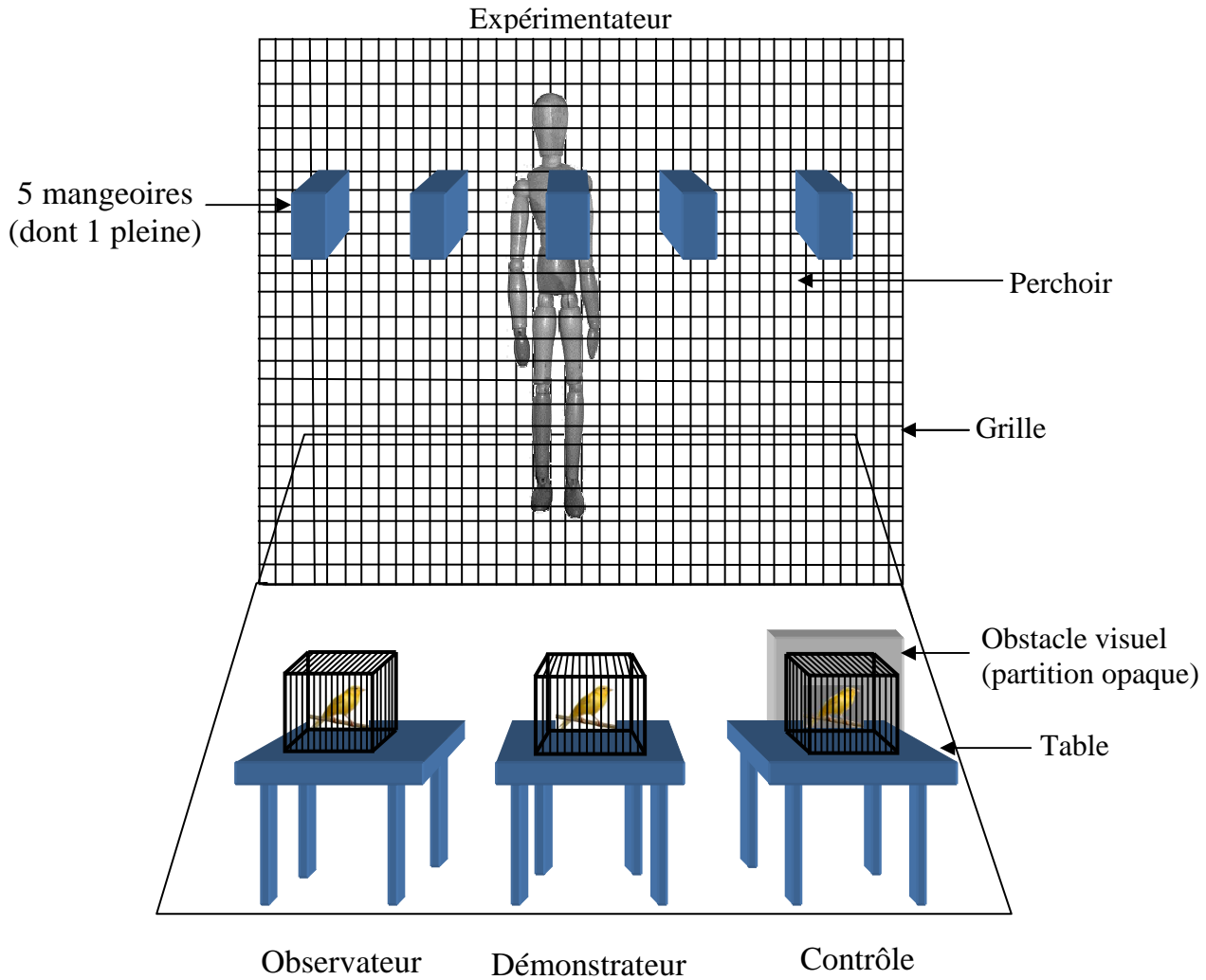


Figure 1.1 : Dispositif expérimental dans la volière (1^{ère} expérience)

4. Chronologie de l'expérience

4.1. Phase de familiarisation au dispositif

Les oiseaux démonstrateurs, observateurs et contrôles ont été placés dans la volière expérimentale durant quatre jours avant le début de l'expérience afin de diminuer l'effet de néophobie (c'est-à-dire l'hésitation des animaux devant de nouvelles situations et opportunités de fourragement ; Greenberg, 1983) durant les phases de test. Durant cette familiarisation, dix mangeoires avec leurs caches ont exceptionnellement été disposées dans la volière. Ces mangeoires ont toutes été fournies avec des graines et de la pâtée aux œufs. Après cette familiarisation et durant les différentes phases de notre expérience (entraînement des démonstrateurs, démonstration et test) tous les oiseaux ont été relogés dans leurs cages individuelles.

4.2. Entraînement des oiseaux démonstrateurs

Cinq oiseaux choisis pour devenir des démonstrateurs ont été entraînés avant le début de l'expérience durant 10 semaines (figure 1.2) à se rendre sur la seule mangeoire contenant de la nourriture parmi les 5 présentes dans la volière expérimentale. Chaque démonstrateur a été entraîné à se nourrir sur une mangeoire donnée (donc à une position donnée), différente pour chacun. Chaque démonstrateur a été entraîné individuellement durant deux sessions quotidiennes. Les oiseaux ont d'abord été privés de nourriture durant deux heures, afin de créer une forte motivation pour la recherche de nourriture, puis leur cage individuelle a été placée dans la volière et ils ont été lâchés à tour de rôle dans la volière durant dix minutes pour chercher la seule mangeoire approvisionnée. A la fin de ces dix minutes, les oiseaux démonstrateurs étaient remis dans leurs cages individuelles et étaient nourris *ad libitum*.

4.3. Phase de test

Le test s'est également déroulé dans la volière. Les trois oiseaux d'une triade ont été placés dans leurs cages individuelles sur trois tables disposées sur un même plan. Une partition opaque a été placée devant la cage de l'oiseau contrôle pour qu'il ne puisse pas avoir accès aux informations visuelles fournies par le canari démonstrateur. Le dispositif était identique à celui retenu lors de la phase précédente : les mangeoires étant opaques, les oiseaux ne pourraient détecter la nourriture qu'une fois posés sur la mangeoire approvisionnée. Les oiseaux étaient auparavant privés de nourriture pendant deux heures. Le test proprement dit était précédé par une phase de démonstration : le canari démonstrateur était relâché durant dix minutes dans la volière et allait visiter la seule mangeoire approvisionnée pour se nourrir, puis il était remis dans sa cage individuelle. Cette démonstration était répétée huit fois, deux fois par jours, avant que l'observateur et le contrôle ne soient lâchés dans la volière pour le test proprement dit. Lors des tests, l'oiseau observateur et le contrôle étaient relâchés dix minutes chacun, l'un après l'autre, avant d'être remis dans leurs cages individuelles. Suivant la triade, l'observateur était relâché aléatoirement avant ou après le contrôle. Une seule mangeoire était remplie de nourriture, celle visitée précédemment par le démonstrateur. Les différents paramètres recueillis étaient : la latence du premier accès à la mangeoire pleine, le nombre de fois où l'oiseau visitait cette mangeoire, le nombre de mangeoires vides visitées. Toutes les triades des deux groupes ont été testées de cette manière. Tous les oiseaux ont effectué deux fois le même test en deux jours consécutifs, ceci afin de tester si l'existence d'un phénomène d'apprentissage améliorerait les performances des oiseaux au cours des tests.

4.4. Inversion observateurs - contrôles

Afin de montrer que les démonstrations par le canari démonstrateur avaient un effet sur le choix du canari observateur quels que soient les oiseaux utilisés, les deux groupes de cinq triades ont ensuite été soumis à une deuxième série de tests. Ces tests sont réalisés suivant le protocole décrit précédemment mais en échangeant les rôles des oiseaux observateurs et contrôles. Les oiseaux observateurs sont alors devenus contrôles et les oiseaux contrôles sont devenus observateurs. D'autre part, les démonstrateurs ont été échangés, chaque paire contrôle-observateur a reçu un nouveau démonstrateur qui s'alimentait donc dans une mangeoire différent de celle du démonstrateur précédent. Les différents paramètres recueillis durant ces tests étaient les mêmes que précédemment (Figure 1.2).

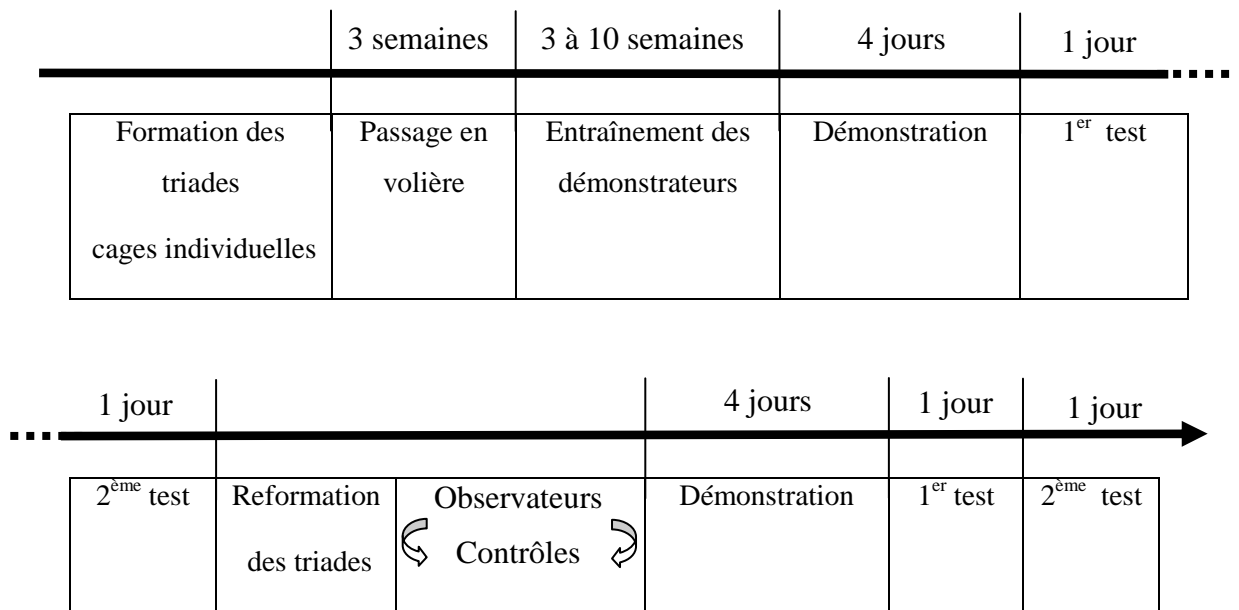


Figure 1.2 : Représentation chronologique du protocole expérimental : Evolution d'un groupe de cinq triades durant la première expérience.

Expérience 2

Effet de la quantité de l'information dans la recherche de nourriture

Dans cette étude nous avons cherché à savoir si la quantité d'information provenant des oiseaux démonstrateurs avait un effet sur le comportement d'approvisionnement des oiseaux, pour cela nous avons réalisé une deuxième expérience en gardant la procédure utilisée lors de l'expérience 1 (entraînement des démonstrateurs, phase de démonstration et test), mais cette fois nous avons fait varier le nombre de démonstrations : les observateurs voyaient une seule démonstration ou 6 démonstrations. Les oiseaux utilisés dans cette expérience étaient des individus différents de ceux utilisés dans la première expérience.

1. Sujets

Nous avons utilisé pour cette expérience un autre groupe formé de 27 canaris, Les oiseaux étaient âgés de 2 à 3 ans, ils ont été élevés dans des batteries d'élevage (118x46x48 cm) par groupe de 6 individus et ont été nourris *ad libitum*. Les vingt-sept oiseaux ont été répartis en trois groupes: le groupe des démonstrateurs formé de trois mâles, le groupe des observateurs formé de douze mâles, le groupe des contrôles formé de douze mâles également. Tous les oiseaux utilisés dans cette deuxième expérience ont subi le même traitement que celui des oiseaux de la première expérience ; même type de cage individuelle, batterie et volière, même type de nourriture, même temps de privation de nourriture avant les tests (2 heures).

2. Formation des triades

Deux groupes d'oiseaux ont été formés aléatoirement. Chaque groupe est composé des trois oiseaux démonstrateurs, de six oiseaux observateurs et de six oiseaux contrôles. Les triades ont ensuite été formées avec un démonstrateur, un observateur et un contrôle (Tableau 1.2).

Tableau 1.2 : Répartition des vingt-sept oiseaux dans les deux groupes de six triades formés.

	Démonstrateurs	Observateurs	Contrôles
1 ^{er} groupe de 6 triades	3 mâles	6 mâles	6 mâles
2 ^{ème} groupe de 6 triades		6 mâles	6 mâles

3. Dispositif expérimental

Les différentes phases de cette expérience se sont déroulées dans la volière utilisée lors de la 1ère expérience, sur le grillage de cette volière étaient cette fois disposées trois mangeoires seulement dont deux vides et une remplie d'un mélange de graines, de pâtée aux œufs et d'un quartier de pomme. Ces trois mangeoires étaient disposées à égales distances les unes des autres et un perchoir était placé entre deux mangeoires consécutives, les oiseaux disposaient donc de deux perchoirs (figure 1.3).

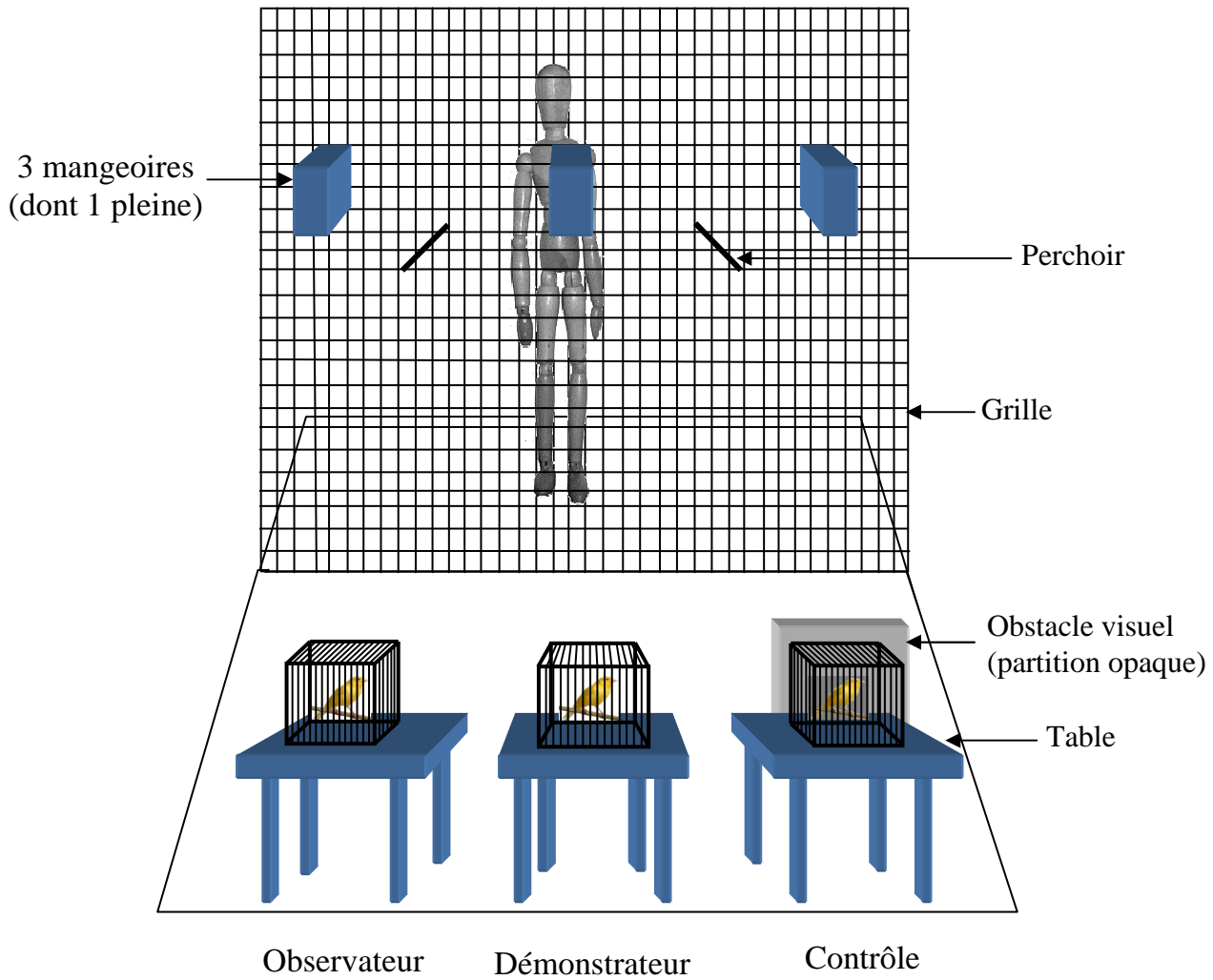


Figure 1.3 : Dispositif expérimental dans la volière (1^{ère} expérience)

4. Déroulement de l'expérience

Les deux groupes de six triades d'oiseaux ont été soumis à une quantité d'information différente : Dans le premier test, le premier groupe de six triades a été soumis à une seule démonstration (réalisée par l'oiseau démonstrateur) puis les oiseaux observateurs et contrôles étaient relâchés aléatoirement, alors que le deuxième groupe recevait six démonstrations consécutives ; les deux groupes étaient ensuite testés de la même façon. Lors du deuxième test nous avons inversé les rôles en commençant d'abord avec six démonstrations pour le premier groupe tandis que le second groupe recevait une seule démonstration.

4.1. Test avec une seule démonstration

Comme dans la première expérience ce test s'est déroulé dans la volière, les trois oiseaux d'une triade ont été maintenus dans leurs cages individuelles, ces cages ont été disposées sur un même plan sur trois tables. Un écran opaque a été placé devant la cage de l'oiseau contrôle, les oiseaux étaient auparavant privés de nourriture pendant deux heures. Le test comportait une démonstration unique : le canari démonstrateur était relâché en premier durant dix minutes dans la volière et allait visiter la mangeoire approvisionnée pour se nourrir, puis il était remis dans sa cage individuelle. Ensuite l'oiseau observateur et le contrôle étaient relâchés dix minutes chacun, l'un après l'autre, puis remis dans leurs cages individuelles. Suivant la triade, l'observateur était relâché aléatoirement avant ou après le contrôle. L'observateur et le contrôle pouvaient choisir entre les trois mangeoires opaques pour se nourrir. Une seule était remplie de nourriture, celle visitée précédemment par le démonstrateur. Les différents paramètres recueillis étaient : la latence du premier accès à la mangeoire pleine, le nombre de fois où l'oiseau visitait cette mangeoire, le nombre de, mangeoires vides visitées.

4. 2. Test avec six démonstrations

Cette expérience s'est déroulée de la même manière que la précédente sauf que, les oiseaux démonstrateurs ont effectué six démonstrations avant que l'on ne teste les oiseaux observateurs et contrôles.

Les cinq démonstrations se déroulaient de la manière suivante : une triade était placée dans la volière de la même manière que dans la première expérience, le démonstrateur était alors lâché dans la volière et allait se nourrir à la mangeoire approvisionnée. Dix minutes plus tard, il était remis dans sa cage individuelle puis on enlevait la triade en place et on passait à la triade suivante. On a répété cela durant cinq démonstrations par triade, à raison de deux démonstrations par jour. Une fois que chaque triade a été soumise à ces cinq démonstrations, on a procédé au test. L'oiseau démonstrateur était relâché dix minutes pour faire une sixième démonstration et ensuite on relâchait le contrôle et l'observateur l'un après l'autre durant dix minutes chacun. Là encore l'ordre de passage des contrôles et observateurs était aléatoire. Les paramètres recueillis durant les démonstrations et le test étaient en plus de la latence du premier accès à la mangeoire pleine, le nombre de fois où l'oiseau visitait cette mangeoire et le nombre de mangeoires vides visitées, ainsi que le temps passé sur la mangeoire approvisionnée.

5. Inversion observateurs - contrôles

Les tests précédents avec une et six démonstrations ont été refaits de manière identique mais en échangeant les rôles des oiseaux observateurs et contrôles. Les oiseaux observateurs sont alors devenus contrôles et les oiseaux contrôles sont devenus observateurs dans la deuxième série de test. Aussi les démonstrateurs ont été une nouvelle fois échangés, chaque paire contrôle-observateur a reçu un nouveau démonstrateur. Les différents paramètres recueillis durant ces tests ont été les mêmes que précédemment (Figure 1.4).

Matériels & méthodes

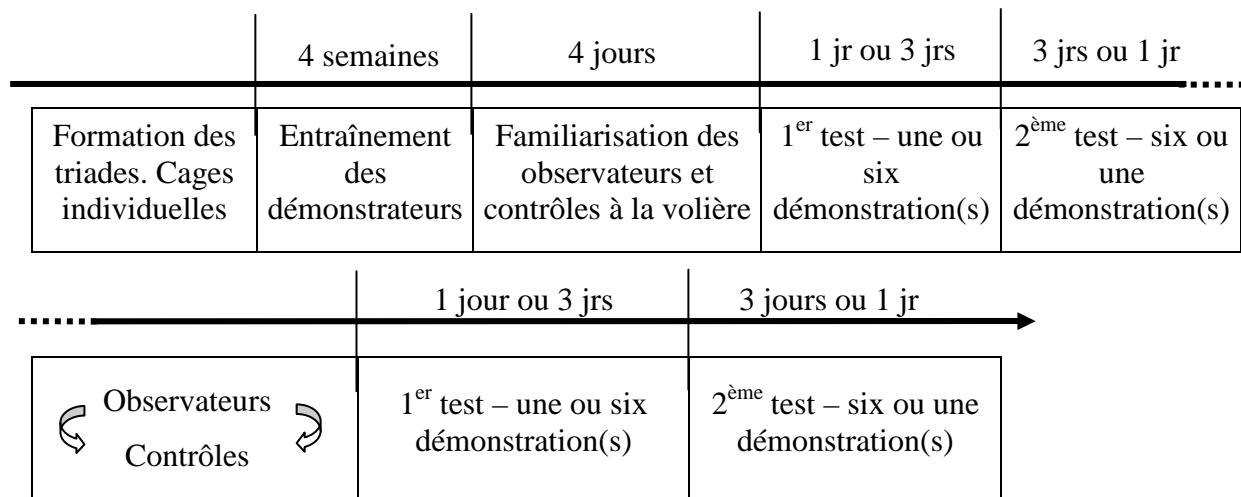


Figure 1.4 : Représentation chronologique du protocole expérimental de la deuxième expérience.

Après chaque session d'entraînement, démonstration et test, tous les oiseaux ont été nourris *ad libitum*, de plus chaque oiseau a été pesé avant et après les deux expériences. Nous n'avons pas trouvé de différence significative dans le poids des canaris avant et après les expériences. (N=25, $t=1.574$, $p=0.120$ pour les oiseaux utilisés pour la première expérience, N=27, $t=1.773$, $p=0.082$ pour les oiseaux utilisés dans la seconde expérience).

6. Analyses statistiques

Pour les deux expériences, nous avons analysé le temps que les oiseaux mettaient avant de trouver la première mangeoire approvisionnée, le nombre d'accès à la mangeoire pleine et le nombre d'accès aux mangeoires vides. Pour la première expérience, nous avons utilisé des analyses de variance afin de vérifier si le fait de commencer le test en étant observateur ou contrôle avait une influence sur les performances des oiseaux, des comparaisons ont aussi été effectuées afin de déterminer l'existence d'un phénomène d'habituation dans les deux tests dans la première expérience.

Dans la seconde expérience, nous avons utilisé des tests de Mann-Whitney, car la plupart de nos données ne suivaient pas la loi de la normalité, ceci pour les tests avec une et ceux avec six démonstrations.

Résultats & Discussion

Résultats

1. Phase d'entraînement des démonstrateurs

Les canaris démonstrateurs ont mis un temps assez important avant d'apprendre sans commettre d'erreurs la position de la mangeoire approvisionnée, l'apprentissage a été acquis en moyenne au bout de 54 sessions de 10 minutes (figure 1.5).

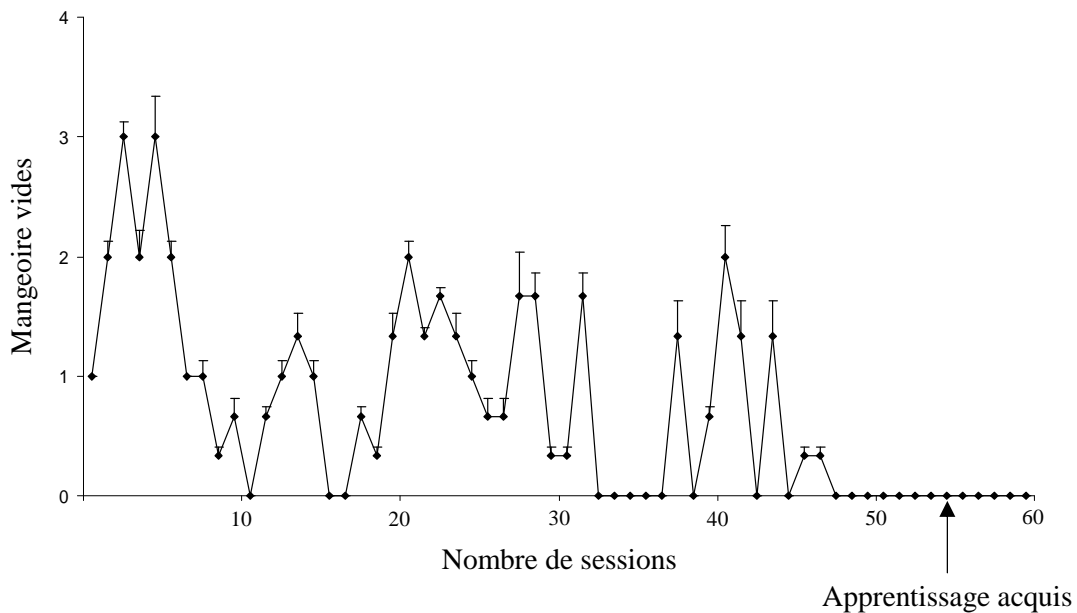


Figure 1.5 : Entraînement du groupe de démonstrateur durant 60 sessions : nous avons considéré que l'apprentissage était acquis si les oiseaux ne visitaient pas les mangeoires vides pendant 6 sessions consécutives. Cet apprentissage a été réalisé après 54 sessions

Expérience 1

1- Latence du premier accès à la mangeoire approvisionnée en fonction de la série

L'analyse de variance montre un effet du statut des oiseaux sur la latence du premier accès à la mangeoire approvisionnée des oiseaux observateurs et celle des oiseaux contrôles ($F_{3,79}=15.060$, $P<0.0001$) (figure 1.6) : les oiseaux contrôles se révèlent moins efficaces pour trouver la mangeoire approvisionnée ; en présence de cinq mangeoires accrochées sur le grillage de la volière, ces oiseaux ont été obligés de visiter plusieurs mangeoires présentes avant de trouver celle qui contient de la nourriture. Comme nous l'avons signalé plus haut, les oiseaux ont été testés en deux séries, les sujets ayant commencé le test en étant observateurs dans la première série devenaient des contrôles dans la deuxième série et inversement ; les tests post-hoc de Tukey montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre les latences des oiseaux dans la première et la deuxième série. Enfin, nous avons testé l'effet du test ; les oiseaux ont été testés deux fois, nous n'avons pas trouvé d'effet de répétition du test sur la performance des oiseaux ($F_{3,79}=0.804$, $P=0,373$).

2- Nombre moyen d'accès à la mangeoire approvisionnée en fonction de l'ordre de passage des oiseaux

L'analyse de variance montre une différence significative entre le nombre de mangeoires pleines trouvées par les oiseaux observateurs et celui trouvé par les oiseaux contrôles ($F_{3,79}=16,432$, $P<0,0001$) (figure 1.7). Les oiseaux contrôles trouvent moins de mangeoires approvisionnées que les oiseaux observateurs. Par ailleurs, à nouveau, l'inversion des statuts dans la deuxième série ne semble pas influencer les performances des canaris.

3- Nombre moyen d'accès aux mangeoires vides en fonction de l'ordre de passage des oiseaux

L'analyse de variance, montre d'une manière générale une différence significative entre le nombre de mangeoires vides visitées par les oiseaux observateurs et contrôles ($F_{3,79}=6.171$, $P<0,001$) (figure 1.8). Les tests post hoc de Tukey, montre que les oiseaux contrôles visitent plus de mangeoires vides que les oiseaux observateurs, essentiellement avant l'inversion des statuts, par contre après l'inversion des statuts, nous ne constatons pas de différence significative entre le nombre de mangeoires vides visitées par les canaris observateurs et contrôles. Dans l'ensemble nous constatons plus de visite des mangeoires vides par les oiseaux contrôles.

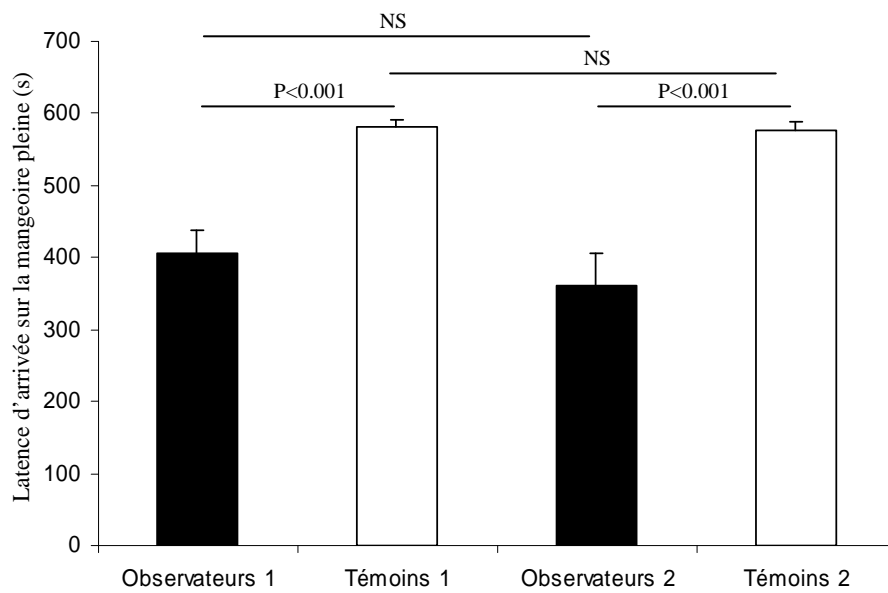


Figure 1.6 : Latence du premier accès la mangeoire approvisionnée des oiseaux observateurs et les oiseaux contrôles en fonction du statut et l'ordre du passage avant et après inversion du statut des oiseaux. Post-hoc de Tukey.

Résultats

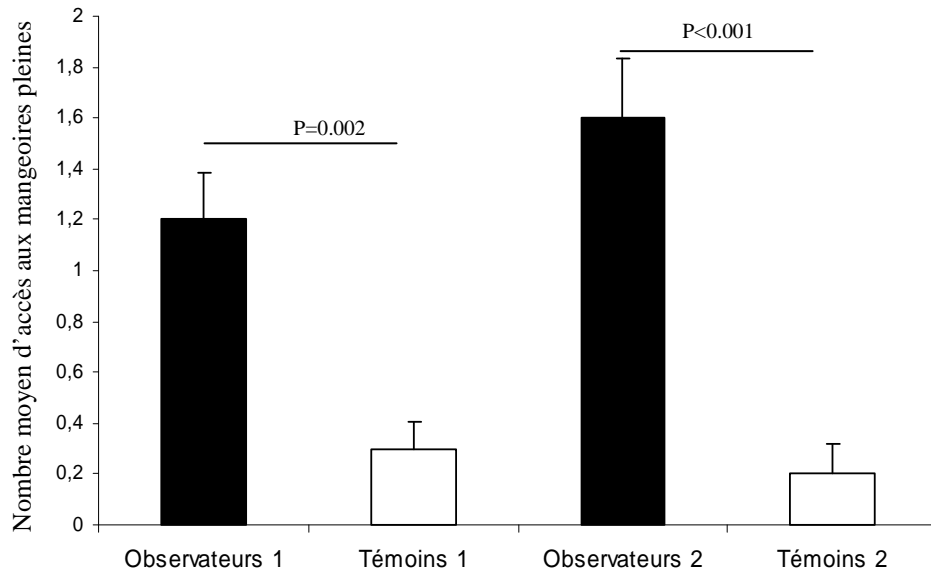


Figure 1.7 : Nombre moyen d'accès à la mangeoire pleine par les oiseaux observateurs et contrôles en fonction de l'ordre de leur passage. Post-hoc de Tukey.

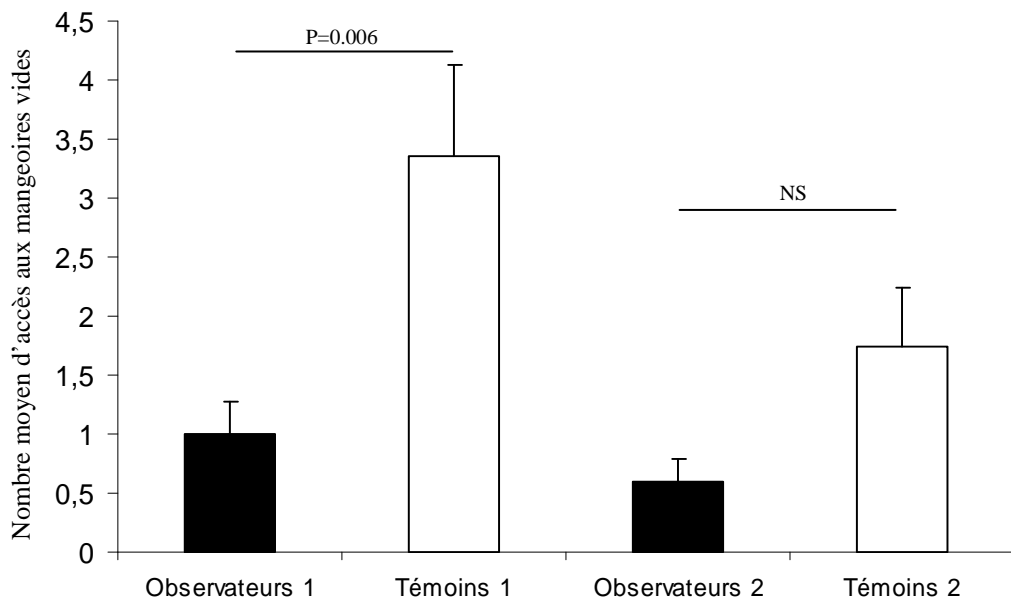


Figure 1.8 : Nombre moyen d'accès aux mangeoires vides par les oiseaux observateurs et contrôles en fonction de l'ordre de leur passage. Post-hoc de Tukey

Expérience 2

1. Latence du premier accès à la mangeoire approvisionnée en fonction du nombre de démonstrations

Nous n'avons pas constaté de différence significative dans la latence du premier accès à la mangeoire approvisionnée entre les canaris observateurs et contrôles (Mann-Whitney, $T=540.5$, $n=24$, $p=0.092$) lors du test avec une seule démonstration, en revanche nous avons constaté que le temps de latence des oiseaux contrôles est significativement plus élevé à celui des oiseaux observateurs lors du test avec six démonstrations (Mann-Whitney, $T=455.5$, $n=24$, $p=0.001$).

3. Nombre moyen d'accès à la mangeoire approvisionnée en fonction du nombre de démonstrations

On ne constate pas de différence significative entre le nombre moyen d'accès à la mangeoire pleine pour les oiseaux observateurs et celui pour les oiseaux contrôles pour le test avec une seule démonstration (Mann-Whitney, $T=633.5$, $n=24$, $p=0.106$). À l'inverse, on constate que le nombre moyen d'accès à la mangeoire approvisionnée pour les oiseaux observateurs est significativement plus grand que celui des oiseaux contrôles pour le test avec six démonstrations (Mann-Whitney, $T=709.5$, $n=24$, $p=0.003$).

4. Nombre moyen d'accès aux mangeoires vides en fonction du nombre de démonstrations

Nous n'avons pas constaté de différence significative entre le nombre moyen d'accès à la mangeoire vides que ce soit lors du test avec une démonstration (Mann-Whitney, $T=600.5$, $n=24$, $p=0.716$), ou bien celui avec six démonstrations (Mann-Whitney, $T=555.5$, $n=24$, $p=0.385$).

Le but de notre étude était de déterminer si les canaris domestiques mâles utilisent l'information sociale et plus particulièrement le recrutement local (car l'oiseau démonstrateur montre la présence de nourriture dans une certaine mangeoire) ici différé dans le temps (car les oiseaux observateurs sont lâchés une fois que les oiseaux démonstrateurs ont été remis dans leur cage) pour localiser l'emplacement d'une mangeoire pleine parmi des mangeoires vides. Comme chez plusieurs espèces d'oiseaux (Galef & Giraldeau 2001; Grünbaum & Veit 2003 ; Silverman et al., 2004), nos résultats ont montré que les canaris domestiques étaient capables d'utiliser l'information sociale lorsqu'elle était disponible, pour localiser l'emplacement de la mangeoire approvisionnée. En plus de l'information d'échantillonnage que les oiseaux obtiennent lors de l'exploration des mangeoires, les oiseaux observateurs ont eu accès à une information additionnelle fournie par les oiseaux démonstrateurs qui est le recrutement local différé.

Nos résultats montrent que la latence avant de trouver la mangeoire approvisionnée est plus importante pour les oiseaux contrôles que pour les oiseaux observateurs. Dans la même perspective, le nombre de mangeoires approvisionnées trouvées par les oiseaux observateurs est supérieur aux nombres de mangeoires approvisionnées trouvées par les oiseaux contrôles. Ceci confirme que le recrutement local différé a permis aux oiseaux observateurs de localiser plus rapidement et plus précisément l'emplacement de la bonne mangeoire. Ce type de recrutement local différé met en évidence un processus de stockage et mémorisation de l'information de la présence de nourriture pour une utilisation ultérieure. Smith et al. (1999) ont montré que les becs-croisés des sapins (*Loxia curvirostra*) utilisent l'information sociale pour choisir quelles parcelles visiter et diminuer le temps nécessaire pour trouver de la nourriture.

Les résultats de latences et du nombre de mangeoires approvisionnées trouvés par les oiseaux observateurs et contrôles avant et après l'inversion des statuts des oiseaux, ne montre pas d'influence du fait que les oiseaux ont commencé les tests en étant observateurs ou contrôles, l'expérience acquise lors de la première série

Discussion

n'a eu aucune influence sur la performance des oiseaux démonstrateurs et contrôles durant la deuxième série.

Tous les oiseaux ont effectué deux fois le test, nous pouvons constater qu'il n'y a pas d'amélioration des performances entre le premier et le deuxième test. Ces résultats ne nous permettent pas de mettre en évidence un phénomène d'apprentissage par essais-erreurs, puisque les temps de latence ainsi que le nombre de mangeoires trouvées par les oiseaux observateurs et contrôles ne sont pas significativement différents. Le nombre de tests (2) est probablement trop faible pour permettre la mise en évidence d'un tel phénomène.

Les observateurs lors de la première expérience avaient l'opportunité d'assister à huit démonstrations avant d'être eux-même testés. Dans la deuxième expérience, notre étude cherchait à montrer les effets de la quantité d'information sociale disponible sur les décisions d'un oiseau observateur dans un contexte de fourragement. Si les sujets extraient de l'information en observant les oiseaux démonstrateurs et qu'ils l'utilisent ultérieurement dans leur propre recherche de la mangeoire approvisionnée, on peut prédire que les sujets se comporteront différemment si la quantité de l'information fournie par les individus démonstrateurs est moins importante (et donc potentiellement moins fiable). Comme dans la première expérience, avec un nouveau groupe d'oiseaux, nos résultats ont montré que les oiseaux observateurs qui ont vu six démonstrations avant d'être lâchés ont trouvé plus rapidement la mangeoire approvisionnée que les contrôles. De plus, nous avons constaté que les oiseaux observateurs ont passé plus de temps sur la mangeoire approvisionnée et ont réalisé plus d'accès à cette mangeoire que les oiseaux contrôles pour les tests avec six démonstrations. Néanmoins, les oiseaux observateurs ayant eu accès à une démonstration comme ceux ayant eu accès à six démonstrations n'ont pas eu un nombre moyen d'accès aux mangeoires vides significativement différent de celui des oiseaux contrôles dans les deux cas. Il n'y a eu aucune différence significative pour tous ces tests entre les oiseaux observateurs qui n'avaient vu qu'une seule démonstration et les oiseaux contrôles.

Ces résultats nous permettent de penser que les oiseaux observateurs ont été capables d'utiliser l'information sociale disponible pour localiser la mangeoire pleine dans le cas où ils ont vu six démonstrations. Six démonstrations leur ont permis de confirmer l'information sociale et ainsi de mieux ajuster leurs comportements pour trouver plus facilement la nourriture disponible. D'autre part, on pourrait penser qu'une seule démonstration n'a pas été suffisante pour permettre aux oiseaux observateurs d'améliorer significativement leur information sur le milieu et qu'ils se sont référés, comme les oiseaux contrôles à leur information personnelle d'échantillonnage. Ces résultats sont en accord avec plusieurs études menées sur des oiseaux, notamment par Valone (1989) qui propose que l'exactitude des évaluations des parcelles de nourrissage tende à augmenter avec la quantité d'information récoltée.

Un autre point intéressant est que nous n'avons pas trouvé de différence significative entre l'exploration des mangeoires vides des oiseaux contrôles et observateurs, ni dans le cas d'une seule démonstration, ni même dans le cas de six démonstrations, malgré une différence de nombre de mangeoires approvisionnées trouvées, et malgré la différence dans l'information disponible pour les deux groupes ; les contrôles ayant uniquement leurs informations personnelles d'échantillonnage devraient pourtant visiter plus de mangeoires vides, tandis que les observateurs ayant accès à une information additionnelle qui est le recrutement local, peuvent trouver plus efficacement la mangeoire approvisionnée. On peut donc penser que les oiseaux observateurs explorent moins de mangeoires (quelles qu'elles soient), car les démonstrations peuvent montrer non seulement où est la nourriture, mais également tout simplement qu'elle existe quelque part, ou augmenter la motivation des observateurs à chercher de la nourriture (effet de facilitation sociale).

On peut donc conclure que la quantité d'information sociale disponible a un effet sur le comportement des oiseaux observateurs. Fernández-Juricic & Kacelnik (2004) ont montré une influence du nombre de congénères fourrageant à un endroit donné sur le comportement d'un oiseau observateur chez les étourneaux sansonnets. Dans ces travaux, la quantité d'information est liée au nombre de

Discussion

congénères présents. Nos résultats viennent compléter cette étude en montrant que la quantité d'information liée au nombre d'observations que fait un individu d'un oiseau allant se nourrir à un endroit avant d'y accéder lui-même à une influence sur son comportement d'approvisionnement.

Conclusion

Conclusion

Dans cette étude, nous avons donc montré que les canaris domestiques mâles utilisent l'information sociale disponible pour s'aider dans la recherche de nourriture. L'utilisation du recrutement local est répandue surtout chez les espèces grégaires, ce type d'information est très utile pour la découverte des nouvelles sources de nourrissage. Être attiré par un congénère qui se nourrit permet de trouver de la nourriture plus rapidement et plus efficacement. Dans notre étude, le recrutement local est différé dans le temps, car les oiseaux ne sont pas relâchés pendant la démonstration, mais après. Ceci révèle un aspect très intéressant dans le fait que les oiseaux peuvent emmagasiner des informations puis les utiliser lorsqu'ils en ont besoin, ici l'intervalle entre la démonstration et la sortie de la cage des oiseaux observateurs et contrôles n'est pas très important (dix minutes pour le second oiseau relâché), mais la notion de l'information obtenue auparavant persiste toujours. Nous avons également montré que la quantité d'information disponible avait une influence sur leur comportement d'approvisionnement des oiseaux testés. Dans notre étude, le recrutement local différé se fait entièrement par la modalité visuelle ; malgré la présence de quelques oiseaux démonstrateurs qui émettaient des cris, nous ne pouvons pas confirmer une utilisation de ces cris afin d'améliorer ou accroître la prise de l'information chez les oiseaux observateurs, et encore moins chez les oiseaux contrôles puisqu'ils n'ont pas réussi à détecter plus rapidement et plus précisément l'emplacement de la mangeoire approvisionnée.

Nous avons néanmoins négligé dans ce chapitre l'importance potentielle de la relation entre les démonstrateurs et les observateurs dans la transmission de l'information (Nicol, 1995). En effet, les relations sociales entretenues par l'observateur avec le démonstrateur peuvent avoir une influence sur son comportement (Nicol, 2006). Un démonstrateur de rang hiérarchique plus élevé ou moins élevé ainsi que la familiarité ou non de ce dernier, pourraient contribuer à améliorer ou non la perception et l'utilisation de l'information par les oiseaux observateurs.

Conclusion

Dans notre étude, les oiseaux démonstrateurs n'ont jamais été en contact physique avec les oiseaux observateurs ni les oiseaux contrôles ; les oiseaux démonstrateurs ont été logés tous dans des cages individuelles ; le seul contact effectif était le contact visuel et acoustique, puisque tous les oiseaux ont été logés dans la même pièce, ce qui rend difficile l'établissement d'une hiérarchie. Toutefois, il nous a paru intéressant de poursuivre nos études sur l'information sociale, et l'influence de sa qualité et de sa quantité, en incluant le paramètre du statut social des oiseaux démonstrateurs afin d'étudier le rôle de la familiarité ou de la hiérarchie sur l'utilisation de l'information sociale. C'est ce que nous avons fait dans les expériences relatées au chapitre 2.

Chapitre II
Discrimination et
utilisation de
l'information sociale dans
le comportement
d'approvisionnement chez
le canari domestique

Introduction

Introduction

Dans la plupart des situations, l'information - qu'elle concerne le choix de partenaire, les sites de nourrissage ou le risque de prédation - est importante pour un individu notamment afin de déterminer les coûts et les avantages d'intégrer ou de quitter un groupe (Beauchamp & Fernandez-Juricic 2005; Jackson & Ruxton 2006). En outre, bon nombre des avantages liés au fait de se joindre à un groupe dépendent du transfert d'information entre les individus. Par exemple, bénéficier de la vigilance des autres membres du groupe exige que ces individus partagent les informations lorsqu'ils détectent un prédateur, que ce soit passivement (flushing) (hausse de la température interne et/ou l'immobilisation) ou activement (cris d'alarme, et l'envol du groupe).

Les décisions d'approvisionnement dans un groupe ne sont pas affectées uniquement par la détection de la source de nourrissage ou par un éventuel prédateur, mais aussi par le comportement des congénères (Beauchamp, 2003 ; Roberts, 1996). Le fait que les oiseaux tendent à se déplacer vers et à se nourrir dans des zones de présence d'autres oiseaux, mène au phénomène de recrutement local (Thorpe, 1963) qui est le fruit d'une utilisation d'indices sociaux de localisation.

Chez certaines espèces, les individus vocalisent quand ils trouvent de la nourriture (Tomasello and Call, 1997; Marler, 2004). Ces cris d'appel particuliers sont communément considérés comme cris alimentaires et peuvent attirer les congénères (Heinrich & Marzluff, 1991 ; Heinrich et al., 1993). Les cris peuvent aussi être porteurs d'une signature permettant aux individus d'être reconnus individuellement (Brittan-Powell et al., 1997). Des individus s'approvisionnant en groupe peuvent bénéficier du recrutement de leurs congénères à des sites de nourrissage (diminution du risque de prédation par exemple), mais doivent mettre en balance le potentiel désavantage d'une concurrence accrue. Les animaux qui peuvent recruter au site du nourrissage en émettant des cris d'appel peuvent réduire le coût relatif de ce comportement de manière sélective en recrutant préférentiellement leurs congénères préférés (Buhrman-Deever et al., 2008). En

Introduction

utilisant une telle perspective, on peut voir que l'émetteur peut fournir des informations pour le bénéfice mutuel de l'émetteur et du récepteur, mais il peut aussi manipuler et/ou tromper le récepteur. Par exemple, le moineau domestique, *Passer domesticus* (Elgar, 1986), et le macaque à toque, *Macaca sinica* (Dittus 1984), sont connus pour émettre des cris d'appel lors de la découverte des parcelles de nourrissage ; mais ces cris d'appel ne sont émis que si la nourriture est suffisamment abondante. De même, les observations dans la nature (Wrangham, 1977) et des données expérimentales (Hauser & Wrangham, 1987) suggèrent que les chimpanzés, *Pan troglodytes*, dissimulent des informations aux autres membres du groupe afin d'éviter le partage des aliments trouvés.

La dominance sociale est une caractéristique commune dans de nombreuses sociétés animales (Gauthreaux, 1978 ; Piper, 1997). Elle est considérée comme un moyen de réduire la compétition intraspécifique coûteuse par des interactions minimales permettant l'utilisation la plus efficace des ressources (Piper, 1997). La création d'une hiérarchie diminue les confrontations dans un groupe ; de cette manière, un individu apprend à évaluer ses chances de gagner les conflits. Des menaces par un individu initiateur suffisent parfois à maintenir les avantages d'être dominant, de ce fait la position relative des individus dans le groupe sera constamment renforcée (Raveling, 1970). Les individus cherchant à s'approvisionner doivent choisir d'éviter de s'alimenter avec des individus dominants ou trop agressifs (Chapman & Lefebvre, 1990), et rechercher les membres d'un même groupe social (les femelles d'une espèce de chauve-souris, *Phyllostomus hastatus*, recrutent par des cris d'appel d'autres femelles du même groupe), ce qui peut aider dans la défense des sources d'alimentation (Wilkinson & Boughman, 1998). Chez les oiseaux, le comportement d'approvisionnement peut être influencé par le statut social : les individus dominants peuvent par exemple utiliser les individus subordonnés comme des découvreurs de nourriture (Stahl et al., 2001 ; Lendvai et al., 2006).

La reconnaissance entre les individus par la vision, l'olfaction ou l'ouïe est un élément crucial des interactions sociales (Bee, 2006). Les vocalisations en particulier ont été décrites comme une importante modalité pour signaler et

Introduction

percevoir l'identité des individus, par exemple chez les anoures (Bee & Gerhardt, 2002), les oiseaux (Falls, 1982) et les mammifères (Rendall et al., 1996). De même, la discrimination acoustique entre individus familiers ou non familiers, aussi connue comme discrimination du « voisin versus étranger » ('neighbour stranger' discrimination) est bien décrite pour diverses espèces animales, notamment chez les oiseaux (Temeles, 1994).

Chez les canaris domestiques, les vocalisations sont constituées de cris et de chants. Les cris sont émis par les deux sexes, ils sont courts, ont une structure temporelle simple et sont émis tout au long de l'année. Sous nos latitudes tempérées, les chants sont surtout émis par les mâles et sont principalement produits durant la saison de reproduction. À l'opposé des cris, les chants sont longs et complexes (Catchpole & Slater, 1995). Les cris peuvent être classés en deux catégories, les cris simples et les trilles. Les cris simples sont composés d'une seule note avec des harmoniques. D'après l'étude de Dooling & Brown (1992), les mâles et les femelles de canari domestique sont capables de discriminer les cris d'appel de leur espèce de ceux des diamants mandarins et des perruches ondulées.

Le but de cette étude était d'analyser la capacité des canaris à rejoindre une source de nourrissage elle-même associée à la présence de différents types d'indices sociaux indiquant la présence de congénères solitaires (émission de cris individuels) ou bien en groupe (bruit ambiant), ceci en discriminant entre ces différents types d'indices sonores.

La première expérience consiste en la diffusion de cris de canaris mâles de deux côtés de la volière, émis par des congénères dominants, dominés ou non familiers. La seconde expérience teste l'effet de l'information sonore représentée par une ambiance sonore familière ou non familière et la présence réelle d'un individu non familier sur le comportement d'approvisionnement des oiseaux testés.

Il n'a pas encore été démontré que les cris d'appel des canaris puissent servir d'indicateur de découverte de nourriture, mais on peut supposer que des cris d'appel associés à une mangeoire peuvent indiquer la présence d'un individu

Introduction

probablement en train de se nourrir (puisque le cri provient d'une source de nourrissage). On peut supposer aussi que des canaris reconnaissant des cris d'appel diffusés comme étant ceux d'un congénère dominant ou subordonné ou encore comme provenant d'un individu étranger, ces cris puissent influencer le choix de ces derniers quant à la mangeoire à visiter pour s'alimenter. Nous faisons aussi l'hypothèse que l'individu testé évitera de rejoindre une mangeoire associée à des cris d'appel d'un congénère dominant au profit d'une mangeoire associée à des cris d'appel d'un congénère subordonné ou non familial, ceci afin d'éviter de s'engager dans des conflits dont l'issue n'est pas en sa faveur. De même, un canari devrait préférer rejoindre une mangeoire associée à une ambiance sonore simulant la présence d'un groupe d'individus familiaux et éviter la mangeoire associée à une ambiance non familière. Dans la même perspective, cet évitement pourra être accentué par la présence réelle d'un individu non familial près de la mangeoire associée à une ambiance sonore non familière. Mais il est également intéressant de d'observer le choix du sujet si les informations sont contradictoires, avec la présence réelle d'un individu non familial associé à une ambiance sonore familière. Accordera-t-il plus d'importance à l'information visuelle ou acoustique ?

Matériels & Méthodes

Expérience 1 : utilisation de l'information sonore, effet de la hiérarchie et de la familiarité

1.1. Sujets

Dans cette première expérience, nous avons testé 12 canaris mâles âgés de 2 à 3 ans, ces canaris ont été maintenus à une photopériode estivale (16h/8h) et logés dans des cages individuelles (37x18x22 cm) ; les cages ont été placées dans une même salle, ceci afin de créer une familiarisation acoustique entre les individus. Les oiseaux ont été nourris avec des graines (marque Beyers, type Diet pour canari, composition : alpiste 85%, gruaux 6%, navette 5%, niger 2% et chanvre 2%), de la pâtée aux œufs (marque Cédé®, type Cédé aux œufs pour canaris et oiseaux exotiques ou indigènes, composition : farine de froment, œufs, miel, chanvre, graines de niger, avoine décortiquée-concassée, pavot bleu, vitamines, minéraux, acides aminés : Lysine, Méthionine, levure) et de l'eau *ad libitum*.

1.2. Procédure

1.2.1. Statut social et construction des séquences de diffusion

Nous avons d'abord déterminé le rang social des oiseaux en effectuant des tests de dominance. Les oiseaux ont été relâchés dans une volière (320x140x300 cm) deux semaines avant le début des tests de hiérarchie (qui ont duré également deux semaines), ceci afin de laisser aux oiseaux le temps de s'habituer à leur nouvel environnement ; cette volière a également servi par la suite aux tests proprement dits.

Les oiseaux ont été d'abord affamés une heure et demie avant chaque test, puis une seule mangeoire (sur laquelle deux individus peuvent se poser) a été accrochée sur le grillage de la volière ; cette mangeoire contenait de la pâtée aux œufs ainsi qu'un quartier de pomme (aliments très prisés par les canaris), ceci pour créer une compétition pour accéder à la mangeoire. Nous avons effectué deux tests par jours, chaque test durait quinze minutes pendant lesquelles deux observateurs notaient les interactions produites entre les oiseaux à savoir : le

nombre d'accès à la mangeoire et le temps passé sur cette mangeoire pour chaque oiseau ainsi que les conflits gagnés ou perdus. Par la suite, nous avons effectué des tests de dominance dyadique (Parisot et al., 2004) dans une grande cage (55x35x30 cm) pour départager les oiseaux qui semblaient avoir un statut hiérarchique proche (d'après le score calculé lors des tests en groupe). Le test en dyade durait 10 minutes, chaque dyade étant également privée de nourriture une heure et demie avant chaque test. À la fin de chaque test, les oiseaux ont été nourris *ad libitum*. Les scores de dominances ont été définis par le pourcentage d'interactions agonistiques gagnées divisé par le nombre total d'interactions agonistiques auxquelles un individu a participé. Ce type d'indice a été utilisé dans la majeure partie des études portant sur la dominance chez les oiseaux (Alonso et al., 1997 ; Gonzales et al., 2001 ; Jones & Mench, 1991). Nous avons également pris en compte le temps passé sur la mangeoire par chaque oiseau et l'identité du premier oiseau accédant à la mangeoire, l'ensemble de tous ces paramètres ont été pris pour déterminer le score de chaque oiseau. Le canari le plus dominant et le plus subordonné n'ont pas été utilisés pour les tests de choix de mangeoires afin que tous les sujets aient au moins un oiseau dominant et un autre oiseau subordonné.

Nous avons enregistré les cris d'appel de chaque oiseau, placé individuellement dans sa cage dans la volière sans autre oiseau présent dans la pièce (Marantz® PMD670 et micro Sennheiser® EMU 4535) pendant 2 h ; ensuite trois séquences de cris de chaque individu ont été composées à l'aide du logiciel Avisoft® SASLab Pro. Chacune des séquences durait 14 minutes et comprenait 200 cris répartis d'une manière régulière (toutes les quatre secondes). De ce fait, nous disposions pour chaque oiseau de trois séquences qui ont été utilisées aléatoirement, ceci pour éviter la pseudoréplication. Ces séquences ont été classées en fonction du statut social des oiseaux. Dix oiseaux mâles n'ayant eu aucun contact physique ou auditif avec nos sujets ont été enregistrés individuellement dans les mêmes conditions et dans la même volière afin d'obtenir pour chacun 3 séquences de 14 minutes formant les cris non familiers.

1.4. Test

Le test lui-même consistait en la diffusion simultanée de deux séquences différentes de cris à l'aide de deux haut-parleurs (Sony SRS-A202), ces deux haut-parleurs ont été accrochés sur le grillage de la volière au même niveau que les deux mangeoires, mais de l'autre côté du grillage (figure 2.1). Un seul perchoir était accroché entre les deux mangeoires pour permettre à l'oiseau testé de s'y percher et de choisir ensuite d'aller sur l'une des deux mangeoires. Les deux mangeoires étaient approvisionnées. Un seul oiseau était testé à la fois ; nous avons diffusé soit des séquences de congénères familiers dominant et subordonné, soit une séquence d'un congénère familier dominant et une séquence d'un oiseau non familier ou enfin une séquence d'un congénère familier subordonné et une séquence d'un oiseau non familier, ceci d'une façon aléatoire en alternant les côtés. Avant chaque test, les oiseaux étaient affamés une heure et demie pour créer une grande motivation pour rejoindre une mangeoire et s'approvisionner. Chaque oiseau testé était maintenu dans une cage individuelle placée sur une table en face du grillage de la volière, chaque test durait 14 minutes (la durée des séquences). Un expérimentateur situé à l'extérieur de la volière déclenchait la diffusion des deux séquences simultanément, puis, après quatre minutes de diffusion, l'oiseau testé était relâché à l'aide d'un système d'ouverture à distance de la porte de la cage. L'expérimentateur notait le temps passé sur chaque mangeoire par chaque oiseau testé.

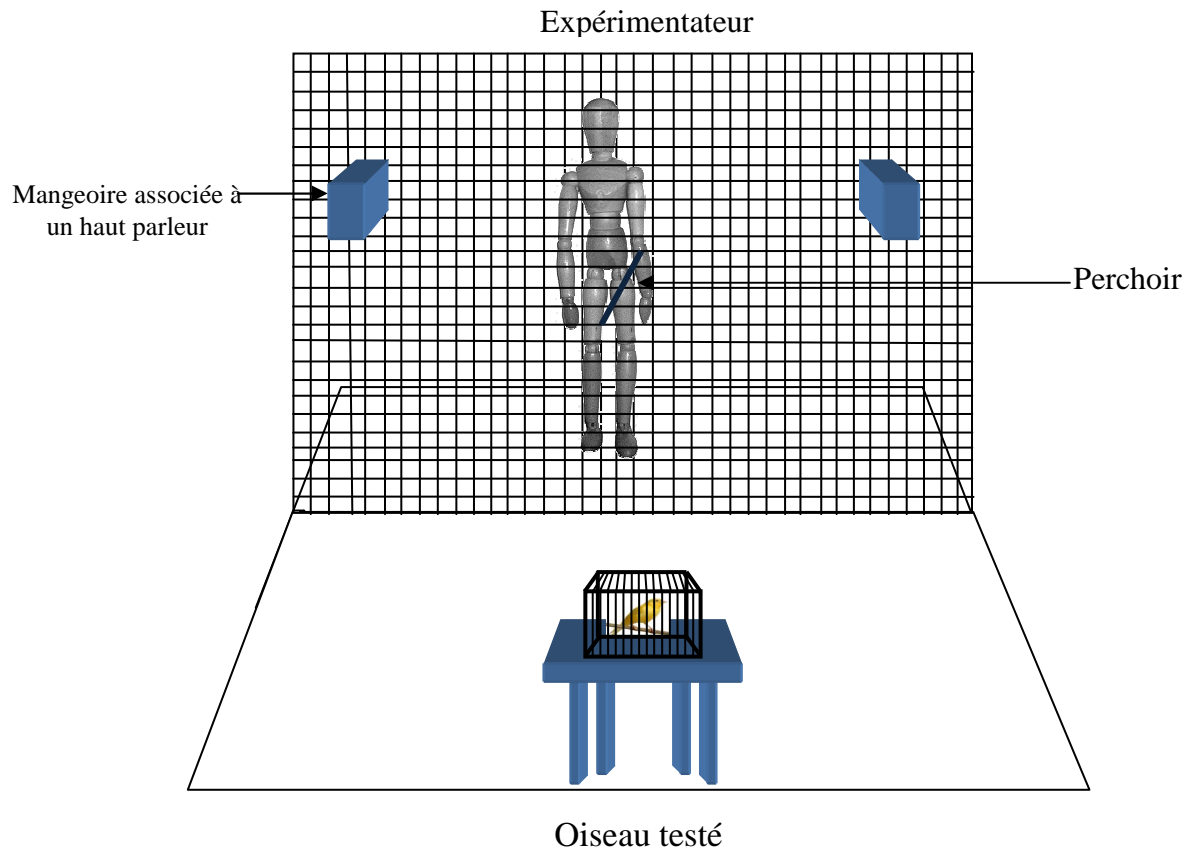


Figure 2.1 : Dispositif expérimental de la 1^{ère} expérience : un canari est maintenu dans une cage individuelle et lorsqu'il est libéré peut choisir entre deux mangeoires approvisionnées et associées aux haut-parleurs qui diffusent chacun des séquences de cris de congénère dominant ou subordonné ou encore non familier.

2. Expérience 2 : Rejoindre un groupe : informations ambiguës et effet de la familiarité

2.1. Sujets

Nous avons utilisé 27 canaris âgés de 2 à 3 ans, maintenus dans les mêmes conditions que ceux de la première expérience (photopériode, régime alimentaire, type de cage, et de volière). Tous les oiseaux ont été logés dans la même salle de stabulation.

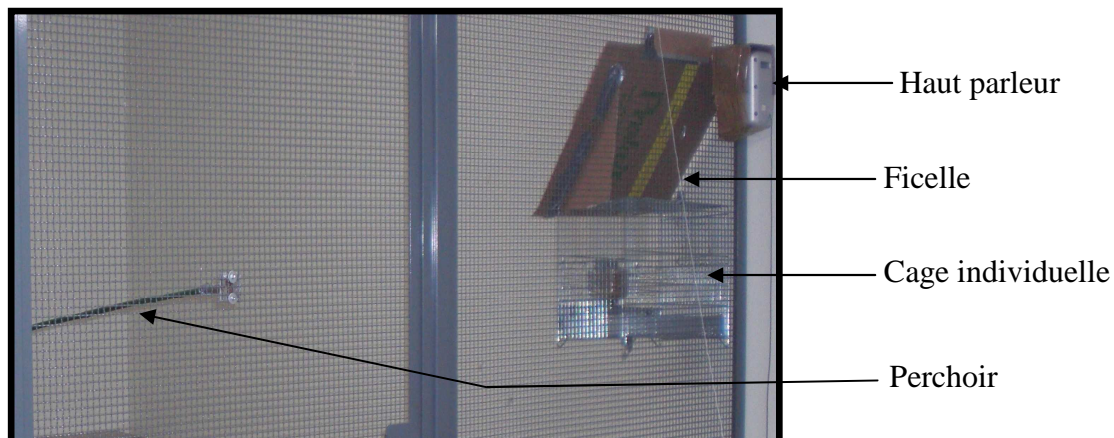
2.3. Procédure

Le bruit ambiant (cris et chants de plusieurs oiseaux à la fois) généré par nos canaris a été enregistré à différents moments de la journée afin d'avoir un bruit ambiant assez représentatif du groupe (Marantz® PMD670 et micro Sennheiser® EMU 4535), au total 5 h de bruit ont été enregistrées, puis analysées pour en retenir aléatoirement 3 x 27 séquences de douze minutes. De même, le bruit ambiant de 27 canaris n'ayant eu aucun contact visuel ou acoustique avec nos sujets a été enregistré dans une autre salle de stabulation. Chaque oiseau du groupe expérimental a été testé individuellement avec six séquences différentes de bruit ambiant ; trois séquences de bruit ambiant familier et trois autres de bruit ambiant non familier dans la première phase de l'expérience. Deux cages individuelles ont été placées de part et d'autre du grillage à l'intérieur de la volière et ont été équipées d'une mangeoire contenant de la nourriture que les oiseaux pouvaient obtenir depuis l'intérieur ou l'extérieur de la cage. Les deux cages ont été associées à deux haut-parleurs accrochés sur le grillage au même niveau que ces cages, mais de l'autre côté du grillage (Figure 2.2).

Dans la première phase de l'expérience, deux séquences de bruit ambiant étaient diffusées simultanément, l'une de bruit ambiant familier et l'autre de bruit ambiant non familier, ceci en alternant le côté de diffusion d'une façon aléatoire. L'oiseau testé était placé sur une table face au grillage de la volière, il était relâché pour aller s'approvisionner dans l'une des deux mangeoires, deux minutes après le début de la diffusion commandée par l'expérimentateur qui notait le temps passé par les oiseaux sur les mangeoires.

Matériels & Méthodes

Lors de la deuxième phase de l'expérience, 27 oiseaux non familiers ont été utilisés en plus des 27 oiseaux testés durant la première phase, un seul oiseau était utilisé à la fois. L'oiseau testé était placé sur une table face au grillage de la volière, un oiseau non familier était placé dans l'une des deux cages accrochées sur le grillage. L'expérimentateur commençait par diffuser simultanément des deux côtés de la volière les deux séquences de bruit ambiant familier et non familier. Deux minutes après, il tirait sur la ficelle pour permettre l'ouverture de la porte de la cage placée sur la table afin de libérer le canari testé et en même temps il tirait sur une autre ficelle pour ôter le cache sur la mangeoire accrochée dans la cage abritant un oiseau non familier, ceci pour permettre aux deux oiseaux d'accéder à la nourriture en même temps. L'individu testé pouvait choisir de rejoindre l'une des deux mangeoires accrochées aux cages individuelles. Nous avons diffusé les séquences d'ambiance et placé l'oiseau non familier dans l'une des deux cages individuelles de façon aléatoire, ainsi chaque oiseau a été testé avec : une ambiance familière et non familière diffusée des deux côtés de la volière en présence d'un oiseau non familier dans une cage, soit du côté de la diffusion de l'ambiance familière ou bien du côté de l'ambiance non familière. L'expérimentateur notait pour chaque sujet le temps passé chaque mangeoire. À la fin des tests, les oiseaux testés et les oiseaux non familiers étaient remis dans leurs cages individuelles dans leurs salles respectives.



(b)

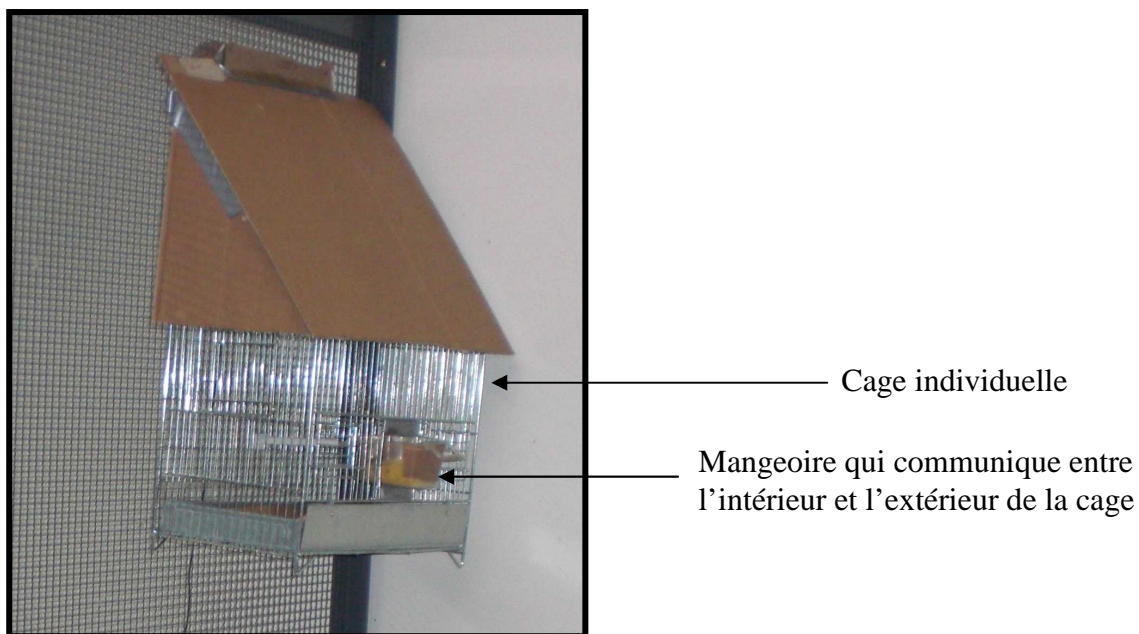


Figure 2.2 : Dispositif expérimental de la seconde expérience : Deux cages sont accrochées sur le grillage des deux côtés de la volière, un perchoir est accroché entre elles. (a) Vue de l'extérieur de la volière avec la cage de gauche accrochée à l'intérieur du grillage, les haut-parleurs sont accrochés sur le grillage, mais à l'extérieur de la volière, une ficelle est accrochée sur un cache qui empêche l'accès à la nourriture de l'oiseau non familier. (b) Vue de l'intérieur de la volière de la cage de droite. Les deux cages sont munies d'une mangeoire approvisionnée qui donne accès à la nourriture de l'intérieur et l'extérieur de la cage.

3. Analyses statistiques:

Nous avons utilisé le Paired t-test puisque toutes nos données de la première expérience satisfaisaient les conditions de normalité, ceci pour comparer le temps passé par les oiseaux sur une mangeoire associée à des cris de congénères familiers dominants, subordonnés ou non familiers.

Dans la seconde expérience, nous avons utilisé le test de Wilcoxon car toutes nos données ne suivaient pas la loi de la normalité, ceci pour comparer le temps passé par les oiseaux sur les mangeoires associées à une ambiance sonore familière ou non familière dans la première phase de l'expérience. Nous avons aussi comparé le temps passé par les oiseaux sur les mangeoires proches des ambiances sonores familières ou non familières associées ou pas à des individus non familiers.

Résultats & Discussion

Expérience 1 : Utilisation de l'information sonore, effet de la hiérarchie et de la familiarité

Nous n'avons trouvé aucune différence significative entre le temps passé par les oiseaux sur les mangeoires associées à des cris d'appel de congénères dominants vs. subordonnés (Paired t-test, $t=-0,538$, $p=0,597$) (figure 2.3). De même, les canaris ne montrent pas de différences significatives de temps passé sur les mangeoires associées à des cris de congénères dominants vs. non familiers (Paired t-test, $t=-0,152$, $p=0,458$) (figure 2.4). Enfin, aucune différence significative n'a été trouvée pour le temps passé par les oiseaux sur les mangeoires associées aux cris d'appel de congénères subordonnés ou des individus non familiers (Paired t-test, $t=-0,030$, $p=0,976$) (figure 2.5).

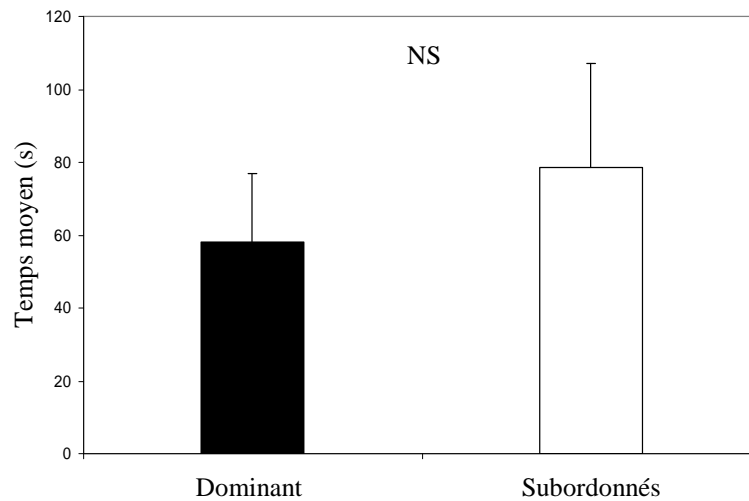
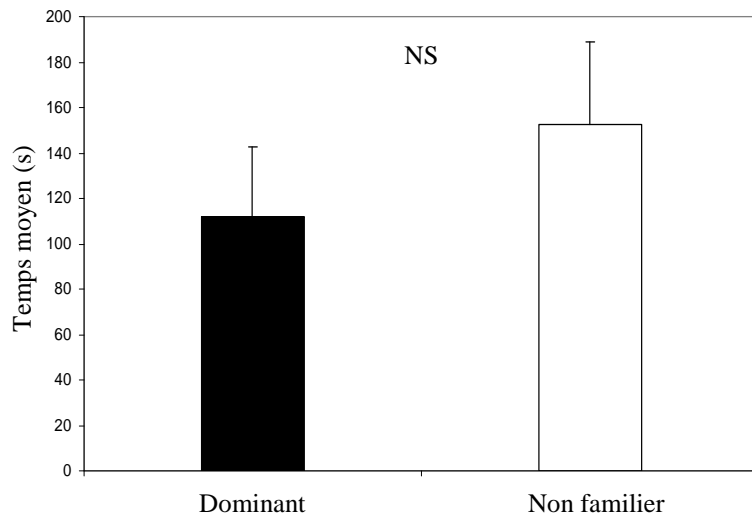


Figure. 2.3 : Comparaison entre le temps passé par les oiseaux sur la mangeoire associée aux cris de congénères familiers dominants ou subordonnés (Paired t-test).

Résultats



Figures 2.4 : Comparaison entre le temps passé par les oiseaux sur la mangeoire associée aux cris de congénères dominants ou des cris d'individus non familiers (Paired t-test).

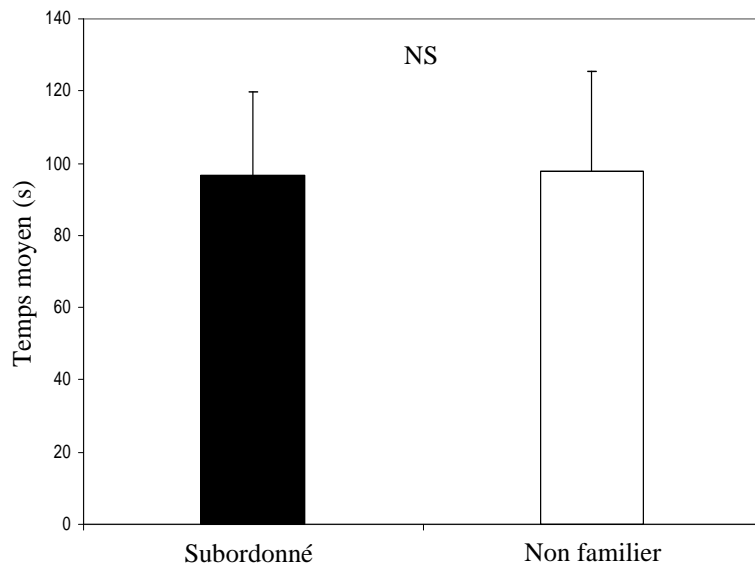


Figure 2.5 : Comparaison entre le temps passé par les oiseaux sur la mangeoire associée aux cris de congénères subordonnés ou des cris d'individus non familiers (Paired t-test).

Expérience 2 : Rejoindre un groupe : informations ambigües et effet de la familiarité

Lors de la première phase de l'expérience le test de Wilcoxon indique que les oiseaux testés ont montré une nette préférence pour s'alimenter dans une mangeoire associée à une ambiance familière plutôt que dans la mangeoire associée au bruit ambiant non familier (Wilcoxon, $ddl=1$, $P = 0,036$) (figure 2.6).

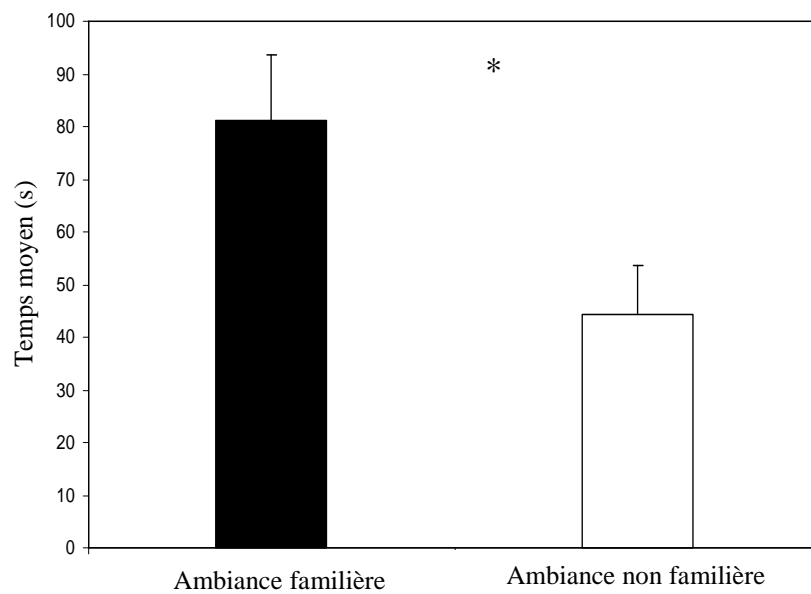


Figure 2.6 : Temps moyen passé par les oiseaux testés sur la mangeoire associée à une ambiance familière ou non familière. (Wilcoxon).

Résultats

En ce qui concerne la seconde phase de l'expérience, le test de Wilcoxon indique la présence d'un effet significatif de la position de l'oiseau non familier sur le temps passé par les oiseaux testé sur la mangeoire ; les oiseaux évitent significativement de s'approvisionner dans les mangeoires accrochées sur des cages contenant un oiseau non familier et associé à une ambiance sonore non familière et préfèrent s'approvisionner dans la mangeoire associée à une ambiance sonore familière (Wilcoxon, $ddl=1$, $P < 0.001$) (figure 2.7). De même, les canaris évitent de s'approvisionner dans la mangeoire accrochée dans la cage contenant un canari non familier même associé à une ambiance sonore familière et choisissent de s'approvisionner plutôt dans la mangeoire de la cage ne contenant pas d'individu non familier bien qu'elle soit associée à une ambiance sonore non familière (Wilcoxon, $ddl=1$, $P < 0.001$) (figure 2.8)

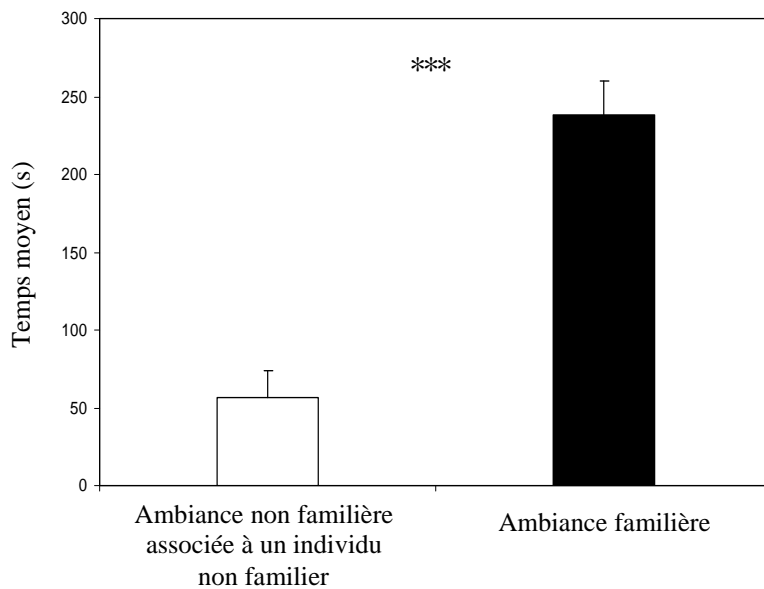


Figure 2.7 : Temps moyen passé par les oiseaux sur les mangeoires associées à une ambiance familière ou non familière en fonction de la présence de l'individu non familier dans la cage associée à l'ambiance non familière. (Wilcoxon).

Résultats

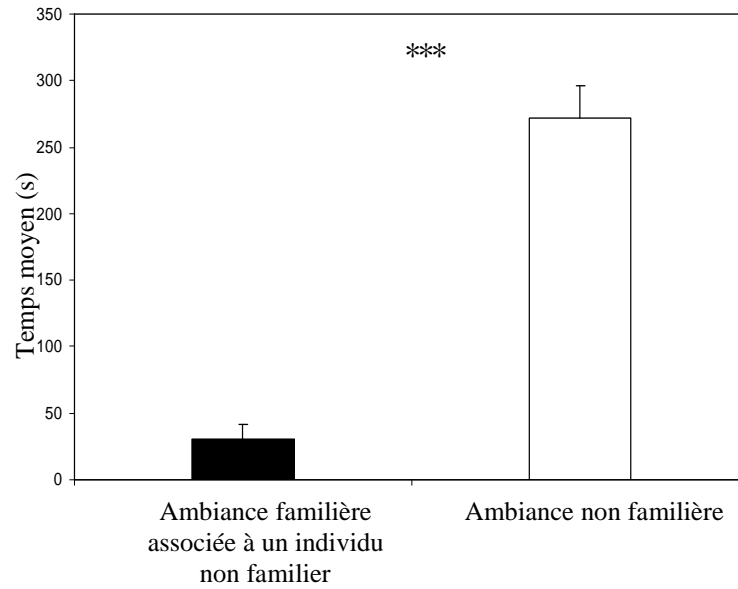


Figure 2.8 : Temps moyen passé par les oiseaux sur les mangeoires associées à une ambiance familière ou non-familière en fonction de la présence de l'individu non familier dans la cage associée à l'ambiance familière. (Wilcoxon).

Discussion

L'un des mécanismes par lesquels l'information peut être transférée est le recrutement local (Thorpe, 1956 ; Galef, 1988), où le comportement d'un individu s'approvisionnant attire l'attention d'un autre. Dans notre étude, le recrutement local se faisait par le biais d'indices sonores ou visuels, sociaux ou personnels.

Le canari est un oiseau social chez lequel l'approvisionnement en groupe est très fréquent ; rejoindre un groupe de congénères peut être bénéfique, car les chances de découverte de nourriture par un groupe sont plus importantes que celle d'un individu solitaire tandis que les risques de prédation sont moindres. D'après les études de Voigt & Leitner (1998) et Voigt et al. (2003) sur une population de canaris sauvage vivant sur une petite île de l'archipel de Madère, les individus se nourrissent en bandes mixtes en période hivernale. Nos oiseaux dans la plupart des cas où ils ont été relâchés ont rejoint une mangeoire pour se nourrir, mais la diffusion de différents types de cris, qu'il s'agisse de cris de congénères familiers dominants ou subordonnés ou encore des cris d'individus non familiers n'a pas significativement influencé leurs préférences. Ceci est peut-être dû au type de signal diffusé ; il est possible que nos oiseaux n'aient pas pu discriminer entre les différents cris d'appel, ou n'aient pas pu les associer à l'identité de l'émetteur (afin de savoir s'il s'agissait d'un congénère familier ou non familier, dominant ou non). Il est possible aussi que la tendance à éviter l'individu dominant n'ait pas été significative en raison d'un trop faible nombre d'individus testés.

Lors de la deuxième expérience, les canaris testés semblent être sensibles au contexte social lors de leur approvisionnement, ceci pendant la première phase de l'expérience où deux séquences de bruit ambiant de deux groupes différents de canaris étaient diffusées. Les canaris ont passé plus de temps dans la mangeoire associée aux bruits ambiants familiers que dans la mangeoire associée aux bruits ambiants non familiers, ce résultat semble confirmer le fait que les oiseaux ont bien distingué les deux ambiances sonores en choisissant de s'approvisionner dans la mangeoire qui semblait plus proche du contexte social auquel ils étaient habitués. Cette préférence montre une utilisation de l'information sonore disponible indiquant une opportunité potentielle de nourrissage avec des congénères. Nos oiseaux vivaient ensemble (dans la même pièce) depuis une

longue période (plus d'un an) ; ceci à probablement permis aux oiseaux de partager leurs chants ; les uns apprennent le chant des autres et *vice versa* ce qui permet à ce groupe d'avoir quelques phrases en commun, puisque les canaris font partie des espèces dites « open-ended learners » ou à apprentissage « ouvert », c'est-à-dire qu'ils peuvent apprendre de nouvelles syllabes et modifier leurs chants même à l'âge adulte et tout au long de leur vie (Nottebohm & Nottebohm, 1978). Ils peuvent ainsi apprendre les chants de nouveaux mâles (Güttinger, 1979). Il a été démontré que les membres d'un même groupe social partagent certaines syllabes (signature du groupe) (Lehongre et al., 2009), ce qui peut expliquer la capacité de nos oiseaux à discriminer entre les deux ambiances sonores familières et non familières et à choisir la mangeoire pour s'approvisionner en conséquence. Ceci dans un but probable d'éviter les conflits avec des individus non familiers avec lesquels la hiérarchie n'a pas encore été établie et qui peuvent se montrer plus agressifs que des congénères familiers ; dans la même perspective, rejoindre un groupe de congénère peut avoir un avantage dans les comportements anti prédation dans la détection des prédateurs car les signaux d'alarme peuvent être partagés avec ces individus familiers.

Lors de la deuxième phase de l'expérience, les canaris ont continué à éviter d'une façon encore plus significative de s'approvisionner dans une mangeoire associée à une ambiance sonore non familière et en présence d'un individu non familier associé à cette mangeoire, l'information sonore indiquant la présence d'un groupe d'oiseaux non familier a été probablement renforcée par la présence dans la cage d'un individu non familier. Lorsqu'un canari non familier était placé dans la cage associée à une ambiance sonore familière, nos sujets continuaient à éviter cet oiseau non familier, en préférant cette fois s'approvisionner dans la mangeoire associée à une ambiance non familière. Cette situation était ambiguë pour nos oiseaux : les deux informations présentées aux oiseaux testés avaient une valeur contradictoire lorsqu'ils provenaient de la même cage. Par voie de conséquence, on peut supposer un effet plus important de la présence réelle d'un canari non familier sur le contexte sonore diffusé, ce qui suggère que les effets d'un contexte

Discussion

social sonore peuvent être modifiés radicalement (voire annulés) si ce dernier est perturbé par une autre information fournissant des indices contradictoires.

Dans la deuxième expérience nos oiseaux ont pu discriminer les ambiances familière et non familière, contrairement aux séquences de cris de la première expérience, ceci probablement à cause de la présence de séquences de chant dont la signature individuelle (Lehongre et al, 2008) de plusieurs individus semble plus facile à discriminer qu'une séquence de cris dont la présence d'une signature individuelle n'a pas encore été démontrée chez le canari domestique. En outre, certains chants, ont pu être partagés durant la longue période de vie dans la même salle d'élevage du même groupe social. Par le même processus nos sujets ont pu discriminer l'ambiance non familière (qui comporte aussi des séquences de chants de plusieurs individus non familiers) et par la suite un évitement de la mangeoire associée à cette ambiance sonore.

La présence d'un vrai canari a provoqué plus d'effet qu'un contexte sonore, cette présence d'un oiseau non familier dans la cage et même sur la mangeoire signifie peut-être pour les oiseaux testés que s'approcher de cet oiseau en se perchait sur la même mangeoire est une intrusion dans son territoire et peut provoquer en conséquence des conflits que les oiseaux semblent éviter le plus souvent. Néanmoins, un test avec un vrai canari familier associé aux deux types d'ambiance sonore aurait pu être intéressant, surtout dans le cas où cet oiseau familier serait associé à une ambiance sonore non familière.

Conclusion

Conclusion

Nous avons pu montrer l'importance du groupe social et de la familiarité dans le comportement d'approvisionnement chez les canaris. Cependant, en utilisant les cris d'appel comme indice de présence d'un congénère, l'effet du statut social n'a pas pu être démontré. Plusieurs études montrent l'importance du rôle joué par la hiérarchie dans l'organisation sociale d'un groupe ainsi que dans l'évaluation et l'obtention de l'accès aux sources de nourriture (Smith et al., 2001 ; Stahl et al., 2001). Chez les oiseaux, le comportement d'approvisionnement peut être influencé par le statut social : un individu dominant peut, par exemple, utiliser les individus subordonnés comme des indicateurs de source de nourrissage (Stahl et al., 2001 ; Lendvai et al., 2006). D'autre part, un individu subordonné a plutôt intérêt à se tenir à l'écart d'un dominant lors de la recherche de nourriture, puisque celui-ci risquerait de l'écarter de la ressource alimentaire. La discrimination des congénères est essentielle dans ce cas.

Par ailleurs, Lehongre et al. (2008) ont mis en évidence la présence d'une signature individuelle dans les chants des canaris domestiques. Cette signature individuelle correspond à la répétition d'un même enchaînement de cinq phrases dans le répertoire de chant des mâles. Appeltants et al. (2005) et Parisot et al. (2002) ont montré que les mâles de canari domestique étaient capables de discriminer les chants de mâles hétérospécifiques par rapport à des mâles homosécifiques et de discriminer les chants de différents mâles consécifiques. De même, les canaris domestiques mâles sont capables d'écouter clandestinement les interactions de chants d'autres mâles et de discriminer les chants de mâles « gagnants » des chants de mâles « perdants » au cours de ces interactions (Amy & Leboucher, 2010). À partir de ceci nous pouvons envisager qu'une étude basée sur le même protocole que celui de notre première expérience serait plus intéressante et plus concluante si les cris de congénère dominant et subordonné ou d'individus non familiers étaient remplacés par des séquences de chant de ces oiseaux.

II

Discrimination et utilisation de l'information sociale : étude en milieu partiellement contrôlé



Chapitre III

*Le pigeon biset peut
apprendre facilement à
discriminer entre les
nourrisseurs*

Introduction

Introduction

Le pigeon biset (*Columba livia*), bien qu'étant l'une des espèces d'oiseaux les plus étudiées dans les sciences du comportement (en particulier dans les expériences cognitives), a été plutôt négligé dans les études écologiques. Présents dans la plupart des villes européennes et américaines, parfois dans de fortes densités (Jokimaki & Suhonen, 1998), les pigeons des villes sont des descendants des pigeons bisets domestiques (*Columba livia*) (Jonston & Janiga, 1995). Le succès démographique des pigeons dans les villes peut être attribué au faible niveau de prédation (Sol et al., 1998) et à la présence de ressources alimentaires et de sites de reproduction toute l'année (Jokimaki & Suhonen, 1998 ; Sol et al., 1998).

La majorité des habitants des villes sont hostiles aux pigeons, les considérant comme des « rats volants » (Jerolmack, 2008). De nombreuses villes tentent de contrôler les populations de pigeons en faisant régulièrement des captures afin d'euthanasier des pigeons pour contrôler leur population, l'environnement urbain peut ainsi devenir dangereux pour ces oiseaux dans certaines situations. Cependant, certains citadins sont également des fournisseurs potentiels de nourriture pour les pigeons : dans les jardins et parcs urbains, certaines personnes partagent leurs sandwiches avec les pigeons, tandis que d'autres personnes leur fournissent régulièrement des graines en dépit des interdictions.

À la suite de ces pratiques, les pigeons ont progressivement adopté de nouvelles habitudes de recherche de nourriture basées sur la nourriture jetée ou fournie directement par l'homme (Johnston & Janiga, 1995). La majeure partie de l'alimentation des pigeons se trouve dans les rues et les squares (Gompertz, 1956 ; Sol & Senar, 1995). Beaucoup de pigeons sont presque entièrement dépendants de l'activité humaine pour trouver de la nourriture (Miklósi & Sopron, 2006).

De nombreuses études ont montré chez les pigeons de remarquables capacités de perception, mémorisation et de traitement mental (Cook, 2001). Parmi les études de discrimination et catégorisation chez les pigeons, certains chercheurs ont étudié la capacité des pigeons à reconnaître les stimuli en relation avec les humains

Introduction

comme les photos de visages ou des parties de corps d'humain (Herrnstein & Loveland, 1964 ; Huber, 2001 ; Aust & Huber, 2003). Mais très peu d'études ont montré ceci pour des entités réelles (Dittrich et al., 2010). De plus, cette capacité de reconnaissance n'a jamais été démontrée chez les pigeons urbains qui n'ont pas été entraînés auparavant (contrairement aux pigeons de laboratoire qui reçoivent un entraînement intense dans les différentes tâches tout au long de leur vie) et sont testés dans leurs environnements « naturels » (zone urbaine).

Le comportement social des animaux est lié à leurs capacités à discriminer entre les individus, elle-même basée sur la reconnaissance des caractéristiques distinctives des individus. Beaucoup d'animaux reconnaissent les membres de leur propre espèce en utilisant des indices acoustiques, olfactifs et visuels bien développés (Wilson, 1975). Par exemple, on observe une reconnaissance entre les parents et les juvéniles chez les oiseaux vivant en colonies (Halpin, 1991). Des signaux d'espèces différentes peuvent aussi être discriminés, par exemple l'utilisation des cris d'alarme d'individus d'une autre espèce pour la détection des prédateurs (Burger, 1984; Goodale & Kotagama, 2005). Cette capacité peut être étendue à une reconnaissance individuelle interspécifique. Par exemple, il a été rapporté que des corbeaux vivant dans la ville de Seattle ont été capables de reconnaître une personne qui avait l'habitude de les nourrir régulièrement (Singer, 2003). Certains animaux non domestiques sont capables d'interpréter des signaux hétérosppécifiques, notamment des changements dans le comportement humain, et de répondre à ces changements par un ajustement de leurs comportements (Levey et al., 2009). Le pionnier éthologue, Konrad Lorenz (1952), a signalé que les corneilles mantelées (*Corvus cornix*) reconnaissaient et attaquaient un homme qui, souvent, marchait avec une corneille apprivoisée perchée sur son épaule.

Dans une récente étude dans un milieu urbain, Marzluff et al. (2010) ont montré que la corneille d'Amérique (*Corvus brachyrhynchos*) était capable de reconnaître des humains portant des masques « dangereux » (masque porté par des expérimentateurs pendant la capture des corneilles) : les corneilles ignoraient les masques neutres et poursuivaient et attaquaient les personnes portant les masques

Introduction

dangereux. Nous pouvons émettre l'hypothèse que les pigeons vivant en milieu urbain ont aussi adapté leurs comportements afin de distinguer rapidement les humains « amicaux » des humains « hostiles » (par exemple lors du nourrissage). Une détection rapide d'un nourrisseur humain pourrait être un facteur important pour se nourrir efficacement, en diminuant le temps de recherche de nourriture et en augmentant la quantité de nourriture ingérée quotidiennement. Par conséquent, l'étude de la capacité des individus à reconnaître et à répondre adéquatement aux différents types de signaux hétérospécifiques, en particulier dans une nouvelle situation d'approvisionnement, peut aider à expliquer pourquoi certaines espèces sont capables de prospérer avec succès dans des milieux modifiés par l'homme tandis que d'autres espèces s'en révèlent incapables. Les pigeons vivants dans les milieux urbains pourraient donc utiliser leurs compétences de mémorisation et de catégorisation dans leurs activités de recherche quotidienne de nourriture.

Dans la présente étude, nous avons testé expérimentalement l'hypothèse selon laquelle les pigeons des villes pourraient rapidement apprendre à reconnaître les humains qui les nourrissent, et pourraient adapter leur comportement selon que le nourrisseur soit « amical » ou « hostile » à leur égard. Nous n'avons pas utilisé de masques ou de chapeaux pour uniformiser l'apparence des nourrisseurs expérimentaux, car nous voulions reproduire les conditions naturelles et nous souhaitons étudier la reconnaissance des pigeons à partir des caractéristiques générales des nourrisseurs : couleurs des vêtements et traits du visage.

Matériels et Méthodes

1. Sujets et zone d'étude

Une population de pigeons bisets (*Columba livia*) a été étudiée d'avril à mai dans un parc urbain, la Ménagerie du Jardin des Plantes, située dans le centre de Paris. Les expériences ont été menées dans une partie privée du parc dans laquelle le public n'est pas autorisé à accéder. Cet endroit nous a donc permis de nourrir les pigeons sans violer l'interdiction de nourrir les pigeons dans les parties publiques. Cette zone se situait également près d'un bâtiment dont le toit représentait un site privilégié de repos de la population de pigeons étudiés ; environ 80 à 100 pigeons venaient quotidiennement se percher sur ce toit. De ce toit, les pigeons pouvaient détecter et reconnaître des soigneurs se dirigeant et entrant dans les enclos des animaux captifs, qui représentent le signal de disponibilité de la nourriture dans les enclos. Nous avons effectué l'expérience au moment du passage des soigneurs dans les enclos pour nourrir les animaux captifs, mais nous avons créé une nouvelle opportunité de nourrissage pour les pigeons.

Nous avons choisi une zone avec un sol en béton qui rendait très visible des graines déposées par deux expérimentateurs. Deux parcelles ont été délimitées avec de la craie de couleur (figure 3.1), séparées par 2,5 m d'intervalle ; chaque surface de nourrissage était de (2.5X2.5m) et 1300 g de mélange de graines (blé, petit pois et maïs) ont été déposés tous les jours de façon homogène sur toute la surface par les nourrisseurs dans chaque parcelle.

2. Procédure

Nous avons effectué deux expériences, l'une avec des nourrisseurs de sexe différent, et la seconde avec deux nourrisseurs du même sexe (féminin). La deuxième expérience a commencé 10 jours après la fin de la première ; les nourrisseurs étaient à peu près du même âge et de même couleur de peau. Chaque expérience a débuté par une période d'entraînement au cours de laquelle les pigeons étaient attirés par la nouvelle opportunité de nourrissage et pouvaient apprendre à distinguer les deux nourrisseurs. Au cours de la période d'entraînement, l'un des nourrisseurs essayant systématiquement d'effaroucher les pigeons qui se nourrissaient sur sa parcelle en remuant les bras (nourrisseur

hostile) tandis que l'autre n'effectuait aucun mouvement (nourrisseur neutre). La période d'entraînement a duré neuf jours au cours de la première expérience et seulement six au cours de la seconde, une période d'entraînement de six jours semblait être suffisante pour induire une discrimination claire entre le nourrisseur neutre et le nourrisseur hostile (voir la section des résultats).

L'emplacement des deux parcelles de nourrissages était échangé aléatoirement entre les nourrisseurs, de sorte que chaque emplacement représentait aléatoirement un lieu sûr ou incertain en fonction du nourrisseur associé à cet emplacement. À la fin de la période d'entraînement, deux sessions de test ont été effectuées au cours desquelles les deux nourrisseurs adoptaient un comportement neutre. Chaque session d'entraînement et de test durant 30 minutes, durant lesquelles les deux expérimentateurs réalisaient 16 scans (Altmann, 1974), un scan toutes les deux minutes en prenant une photo de leurs parcelles respectives avec un appareil photo numérique (Casio Exilim EX-Z80 8,1 Mega pixels) afin de dénombrer les pigeons qui s'alimentaient dans chacune des deux parcelles.

3. Phase d'entraînement

Au début de chaque session d'entraînement, les deux nourrisseurs déposaient une quantité identique de graines (voir ci-dessus) sur le sol préalablement délimité. Les nourrisseurs expérimentaux affichaient des comportements différents : l'un d'eux faisait preuve d'un comportement neutre (il ou elle ne bougeait pas), l'autre faisait preuve d'un comportement hostile : une fois par minute, elle chassait systématiquement les pigeons de la parcelle de nourrissage en agitant vigoureusement les bras.

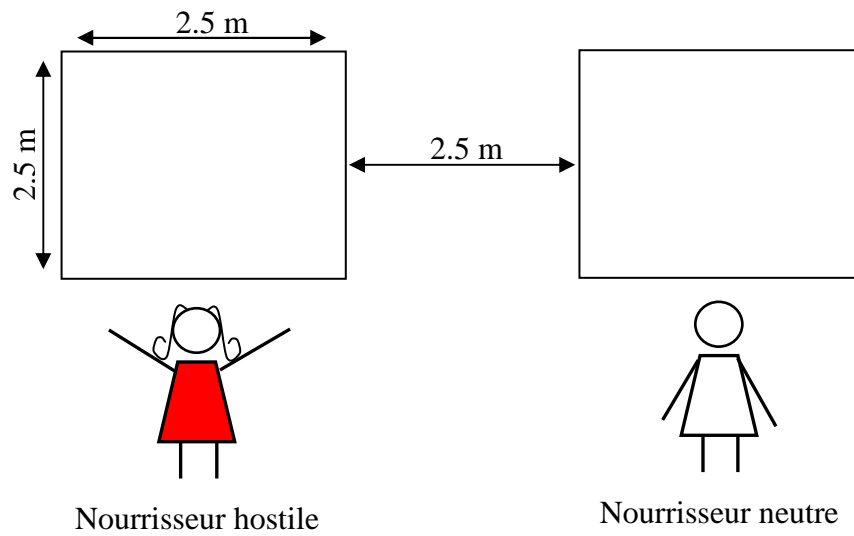
Les nourrisseurs étaient habillés différemment : au cours de la première expérience, pendant toutes les sessions d'entraînement, le nourrisseur hostile était vêtu d'une blouse rouge et le neutre, avec une blouse blanche ; dans la seconde expérience le nourrisseur hostile portait une blouse orange et le nourrisseur neutre une blouse jaune. Les blouses utilisées couvraient près de 90 % du corps.

4. Phase de test

Afin d'explorer les critères que les pigeons utilisaient pour reconnaître les nourrisseurs : couleur des blouses ou autres caractéristiques plus subtiles, deux tests ont été effectués à la fin des sessions d'entraînement pour chaque expérience (un test par jour). Durant le premier test, appelé "test sans échange de blouses", les nourrisseurs portaient les mêmes blouses que lors de la session d'entraînement. En revanche, au cours du second test, appelée "test avec échange de blouses" les nourrisseurs échangeaient leurs blouses : le nourrisseur autrefois hostile portait la blouse qui était celle du nourrisseur neutre (blanche ou jaune en fonction de l'expérience) alors que le nourrisseur neutre portait celle du nourrisseur hostile (rouge ou orange).

Durant chaque test, les deux nourrisseurs étaient neutres et restaient immobiles pendant 30 minutes afin d'éviter de perturber les oiseaux. En outre, les nourrisseurs échangeaient leurs places entre les deux tests.

(a). Expérience 1



(b). Expérience 2

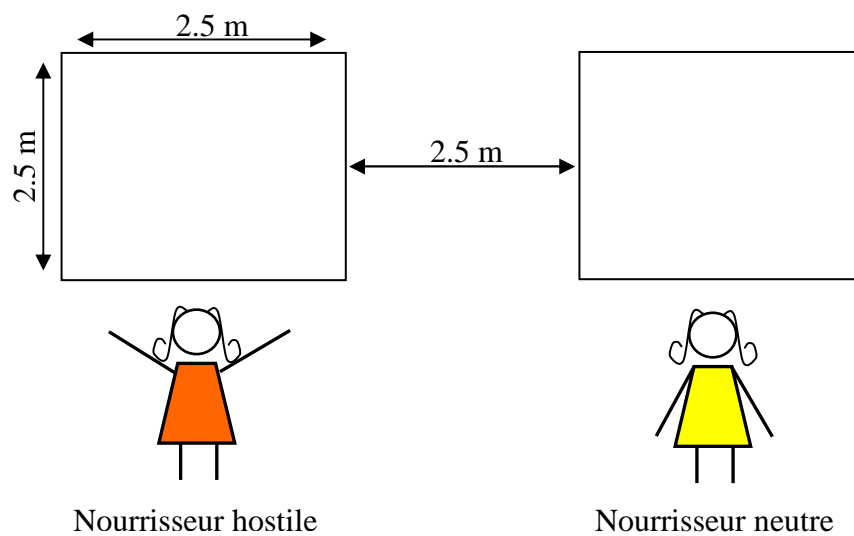


Figure 3.1 : Deux parcelles de (2.5x2.5m) fournissaient tous les jours la même qualité et la même quantité de graines, à travers deux nourrisseurs expérimentaux ; les deux parcelles étaient espacées de 2,5 m l'une de l'autre. Les nourrisseurs expérimentaux étaient habillés différemment et prenaient place à (1 m) de leurs parcelles respectives. Le nourrisseur hostile effectuait des gestes brusques, en agitant les bras chaque minute dans le but d'effaroucher les pigeons présents dans sa parcelle. (a). Expérience 1. Les deux nourrisseurs étaient de sexe différent et portaient de longues blouses de couleurs différentes. (b). Expérience 2. Les deux nourrisseurs étaient du même sexe et elles étaient habillées avec des blouses de couleurs différentes.

5. Analyses statistiques

Le nombre de pigeons par parcelle de nourrissage pour chaque scan a été comptabilisé à partir d'images collectées pendant les expériences. Afin d'évaluer l'efficacité de l'entraînement des pigeons à apprendre à reconnaître les deux types de nourrisseurs (hostile et neutre), nous avons considéré que l'apprentissage a été acquis lorsque les animaux évitaient complètement la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur hostile pendant deux jours consécutifs, tout en continuant à visiter la parcelle de nourrissage du nourrisseur neutre.

Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM ; McCullagh & Nelder, 1983). Nous avons analysé l'ensemble des données avec une distribution de Poisson, en prenant le nombre de pigeons comme variable dépendante, en testant l'effet de (1) le nourrisseur hostile versus neutre (2) l'expérience : expérimentateurs de même sexe ou expérimentateurs de sexe différent et (3) la blouse : avec ou sans échange de blouses. Les variables explicatives et leurs interactions ont été ajustées aux données en exécutant une procédure pas à pas.

Résultats et Discussion

1. Phase d'entraînement

Les pigeons ont évité durant deux jours consécutifs la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur hostile dans la première expérience au bout de trois jours, tout en continuant à visiter la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur neutre. Pendant le dernier jour de l'entraînement, entre 20 et 47 pigeons ont visité uniquement la parcelle de nourrissage du nourrisseur neutre.

Dans la seconde expérience, les pigeons ont appris à éviter la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur hostile après quatre jours d'entraînement, un nombre maximum de 43 et de 57 pigeons a été atteint au cours des deux derniers jours respectivement pour la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur neutre.

2. Phase de test

Le modèle choisi par la procédure « stepwise » a inclus deux facteurs : les expérimentateurs neutres versus hostile et expérience même sexe versus sexe différent. Aucune interaction n'a été significative. Le nombre de pigeons différait significativement entre les expérimentateurs, il y avait beaucoup plus de pigeons dans la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur neutre que dans la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur hostile de. (GLM, $t = 3,11$, $P = 0,002$). Le facteur expérience n'est pas significatif (GLM, $t = 1,77$, $p = 0,077$) le tableau 3.1, figure 3.2.

Résultats

Tableau 3.1 : Résultats des l'analyses final du GLM qui explique le nombre de pigeons dans l'aire de nourrissage, les variables ont été sélectionnées avec la « stepwise » procédure.

	Estimation	Err.Std	t value	Pr(> t)
Intercept	0.582	1.079	0.540	0.58998
Expérimentateur (neutre)	3.883	1.246	3.117	0.00204
Expérimentateur (même sexe)	2.211	1.246	1.775	0.07710

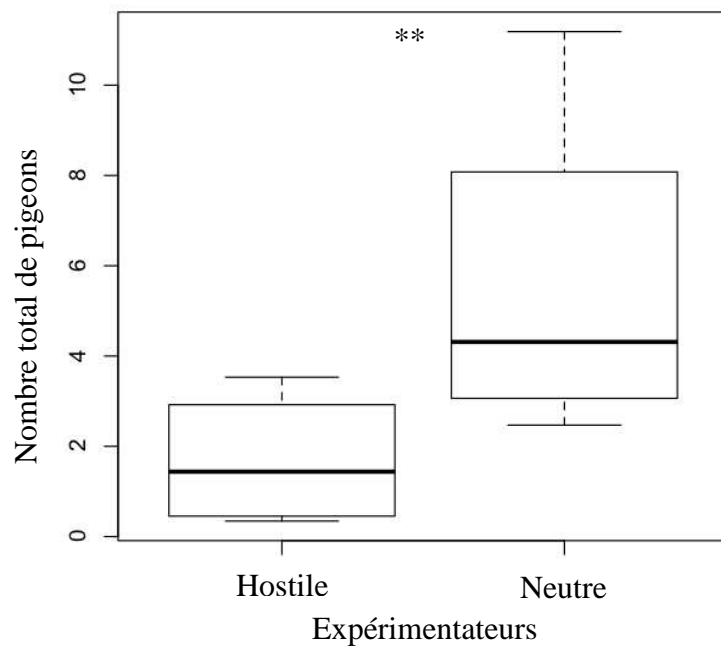


Figure 3.2 : les prédictions du modèle GLM pour le nombre de pigeons en fonction de l'expérimentateur (hostile ou neutre). Les lignes noires horizontales réfèrent à la médiane.

Dans cette étude nous avons mis en évidence la capacité des pigeons vivant dans une zone urbaine à utiliser leurs capacités de perception, mémorisation, et de processus mental pour distinguer entre des nourrisseurs humains qui différaient dans leurs allures, les traits du visage, le sexe et en particulier dans leurs comportements. Les pigeons ont été capables de distinguer entre ces deux types de nourrisseurs humains : nourrisseur neutre et hostile. En utilisant une approche expérimentale comme la nôtre, ceci peut indiquer la capacité réelle des pigeons dans une tâche de reconnaissance et de discrimination dans leur milieu « naturel ».

Le nombre de pigeons dans la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur hostile a diminué jusqu'à ce qu'aucun pigeon ne fût présent sur cette parcelle de nourrissage durant les sessions d'entraînement. Les pigeons ne se sont jamais habitués au nourrisseur hostile agitant ses bras et discernaient les traits physiques des nourrisseurs en associant ces traits avec les traits comportementaux en seulement trois à quatre sessions de 30 minutes. Les résultats des sessions d'entraînement indiquent que les pigeons apprennent facilement à discriminer entre le nourrisseur neutre et hostile.

Les nourrisseurs portaient des blouses de différentes couleurs : blanc ou jaune pour le neutre vs rouge ou orange pour les nourrisseurs hostiles, ce qui pourrait faciliter la discrimination. Plusieurs études (Cook et al., 1997; Aust & Huber, 2001) ont souligné l'importance de la couleur dans la discrimination et la reconnaissance des stimuli. Dittrich et al. (2009) ont montré que des pigeons en captivité au laboratoire ont été en mesure d'identifier des individus humains. Cette discrimination dépendait principalement d'indices visuels de la tête des personnes testées.

Pendant les phases de tests, le nourrisseur hostile est devenu neutre, ceci n'a pas modifié le comportement des pigeons. Malgré ce changement dans le comportement de l'un des nourrisseurs, les pigeons ont continué à éviter la parcelle associée au nourrisseur hostile. Le GLM montre que la variable « expérience » n'est pas significative. Les pigeons étaient capables de reconnaître les nourrisseurs du même sexe et aussi ceux de sexes différents en utilisant

Discussion

l'allure générale et/ou les traits de visage comme critères inchangés. La variable « expérimentateur » est très significative : le nombre de pigeons est plus élevé dans la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur neutre que dans celle du nourrisseur hostile. cf. Graphique montrant les prédictions du modèle. Aucun autre effet et interaction d'autres variables n'ont été trouvés.

Nous avons essayé de rendre la tâche de discrimination beaucoup plus difficile par le test d'échange de blouses ; la discrimination a été maintenue malgré que les nourrisseurs aient échangé leurs blouses, par conséquent, les oiseaux ont été capables de reconnaître la personne elle-même et ont utilisé spontanément ce critère au lieu de la couleur plus visible de la blouse. Les blouses couvraient environ 90% du corps des nourrisseurs, laissant seulement la tête, les mains et les chaussures visibles, on peut donc supposer que les pigeons ont discriminé les caractéristiques du visage ou du corps ou encore du mouvement et qu'ils les ont utilisés pour reconnaître et éviter le nourrisseur hostile.

Plus généralement, les compétences visuelles et cognitives des pigeons ont été largement reconnues (voir Bovet & Vauclair, 2000; Watanabe, 2000; Delius et al., 2000), mais il serait intéressant de vérifier si les pigeons en milieu rural (qui comptent moins sur les humains pour trouver de la nourriture) peuvent accomplir les mêmes performances que les pigeons urbains. Bien que les pigeons urbains et pigeons ruraux partagent sans doute les mêmes capacités de perception et de mémorisation, seuls les pigeons urbains ont des contacts réguliers avec l'homme et les approchent spontanément. La néophobie peut empêcher les pigeons qui vivent dans un milieu rural d'approcher les nourrisseurs, en outre ces pigeons sont non familiers avec les humains, de ce fait ils peuvent accorder plus d'attention à des indices plus saillants, mais moins pertinents comme des vêtements. Ceci pourrait ralentir l'apprentissage des pigeons ruraux.

Dans la vie quotidienne, les informations sur la présence ou l'absence d'un nourrisseur ne sont pas les seules informations que les individus peuvent obtenir ; la qualité du nourrisseur peut également être utilisée pour une meilleure exploitation de l'environnement urbain et peut augmenter le taux d'approvisionnement journalier en nourriture. Malgré la présence en permanence

de grandes quantités de graines dans la parcelle de nourrissage associée au nourrisseur hostile au cours de la période des tests, et alors que la disponibilité des graines a considérablement diminué, jusqu'à la disparition totale, dans la parcelle de nourrissage du nourrisseur neutre, les pigeons n'ont pas redirigé leurs comportements d'approvisionnement vers la parcelle de nourrissage du nourrisseur hostile et l'évitaient toujours, en dépit de la rentabilité visible de cette parcelle.

Parce que les humains varient dans leur degré d'acceptation des pigeons, le comportement des nourrisseurs humains est très important pour les pigeons dans leur recherche de nourritures. De plus, comme les humains changent régulièrement de vêtements, reconnaître rapidement le visage d'un nourrisseur humain peut permettre d'obtenir des fournisseurs de nourriture efficaces. Des choix appropriés des pigeons induisent un gain de temps et d'énergie pendant l'activité de la recherche de nourriture et seraient écologiquement pertinents pour une utilisation optimale de la ressource en milieu urbain. Dans les environnements à risque, les animaux sont confrontés à des situations au cours desquelles il est très important de prendre des décisions rapides : se nourrir ou à l'inverse fuir, se défendre, ou se cacher.

Levey et al. (2009) a montré que des moqueurs polyglottes (*Mimus polyglottos*) nichant sur le campus d'une grande université ont rapidement appris à estimer le niveau de menace imposée par des individus humains différents, et réagir en conséquence. Dans une autre étude récente Marzluff et al (2010) ont constaté que la corneille d'Amérique (*Corvus brachyrhynchos*) a appris rapidement et avec précision le visage d'une personne dangereuse et a continué à s'en souvenir pour au moins deux ans et demi. Nos données indiquent que les pigeons, comme d'autres espèces urbaines, ont utilisé leurs compétences naturelles afin de repérer rapidement et de discriminer les nourrisseurs humains dans les zones urbaines.

Dans les villes, la majeure partie de la nourriture trouvée par les pigeons est soit directement fournie par les nourrisseurs ou bien indirectement à travers l'activité humaine (détritus alimentaire) (Sol et al., 1998). Dans les deux cas, les sources de

Discussion

nourrissage sont reliées à l'homme, par conséquent, dans les zones urbaines les pigeons sont dépendants de l'homme pour trouver de la nourriture et chaque être humain peut être un potentiel nourrisseur. Les pigeons seront avantagés s'ils arrivent à reconnaître les meilleurs nourrisseurs. Dans notre étude, cette discrimination des nourrisseurs expérimentaux peut être écologiquement pertinente pour les pigeons, car elle implique une reconnaissance rapide du nourrisseur le plus sûr, et donc un gain de temps et d'énergie dans la recherche de la nourriture.

Conclusion

Conclusion

Les étapes par lesquelles nos pigeons ont passé pour reconnaître et discriminer les nourrisseurs expérimentaux peuvent être similaires à celles démontrées lors des tâches de discrimination des pigeons largement étudiées dans des expériences au laboratoire. Avec un seul entraînement quotidien dans les conditions naturelles du milieu de vie de notre population, la phase d'entraînement - même si la durée de celle-ci était assez brève - a permis aux pigeons de construire une « appréciation » positive ou négative selon le comportement des nourrisseurs, et à partir de cela, une orientation de leurs propres comportements envers ces nourrisseurs.

Les pigeons des milieux urbains vivent en proximité étroite avec des activités humaines et de ce fait exploitent cette proximité afin de trouver de la nourriture. Trouver un moyen pour que les pigeons évitent les nourrisseurs, pourrait être la meilleure solution pour réduire le nombre de pigeons dans les villes, au moins dans les places et parcs publics. En outre, notre expérience a montré que nous pouvons temporairement déplacer une population de pigeon qui a l'habitude de se nourrir dans une zone de nourrissage habituelle (enclos des animaux captifs) en créant une nouvelle opportunité de nourrissage dont nous pouvons contrôler le lieu et l'heure. À l'avenir, il sera intéressant d'établir s'il existe des changements dans le comportement de nourrissage des pigeons, quand un nourrisseur réel qui nourrit les pigeons régulièrement depuis plusieurs années, change de comportement et devient un nourrisseur hostile. Les caractéristiques du comportement des nourrisseurs expérimentaux s'avèrent très importantes, les pigeons ont basé leurs reconnaissances et leurs adaptations comportementales sur cet aspect par rapport aux comportements des nourrisseurs appris auparavant lors des sessions d'entraînement, de sorte que nous pouvons dire que les pigeons utilisent des informations collectées lors de leurs interactions actuelles et précédentes avec l'homme et se comportent en fonction de cette interaction.

Chapitre IV

*Stratégies d'approvisionnement
chez les pigeons bisets (Columba
livia) dans un parc zoologique
«Réguliers vs. Occasionnels :
Deux stratégies de nourrissage?»*

Introduction

Introduction

Certaines espèces d'oiseaux se sont adaptées à la vie dans les zones urbaines, ces zones sont caractérisées par des perturbations et des modifications environnementales à de multiples niveaux d'organisation biologique (Gilbert, 1989 ; Rebele, 1994). L'urbanisation modifie la composition des communautés biologiques en diminuant le nombre d'espèces indigènes et en augmentant le nombre d'espèces dites "exploiteurs urbains" (Marzluff, 2001; Turner et al., 2004). Il est clair que le pigeon biset (*Columba livia*) est l'un de ces exploiters urbains. Le pigeon offre donc un modèle adapté à la mise en place d'investigations sur plusieurs aspects du comportement alimentaire d'oiseaux en milieu urbain. Étant presque omnivores (mais avec une partie considérable de leur alimentation composée de céréales), les pigeons n'ont pas besoin de compétences complexes pour trouver leur nourriture; ils peuvent se nourrir dans différents lieux. Deux stratégies d'alimentation s'observent en général : s'alimenter directement dans les rues des villes, ou bien s'alimenter dans les champs et les exploitations agricoles entourant les villes (Johnston et Janiga, 1995). La densité de l'espèce *Columba livia* est positivement liée à la densité de la population humaine, l'alimentation variée de cette espèce contribue certainement à son succès en milieu urbain (Jokimaki & Suhonen, 1998).

La recherche de nourriture chez une majorité d'oiseaux est sociale (Beauchamp, 2002) ; c'est le cas dans les zones urbaines tempérées des pigeons bisets qui se nourrissent habituellement en groupes (Goodwin, 1970). Lefebvre (1985) suggère que les groupes de pigeons vivant dans ces zones urbaines tempérées peuvent être considérés comme des populations ouvertes ; les pigeons effectuent leurs recherches quotidiennes de nourriture au sein des groupes qui peuvent changer dans leur composition (Lefebvre, 1985 ; Sol & Senar, 1995) et restent rarement solitaires, ceci même en dehors de situations de recherche de nourriture. Cependant, Murton et al. (1972), ont suggéré que la composition de larges groupes de pigeon se nourrissant de grains déversés dans le port de Manchester était stable.

Introduction

Ward et Zahavi (1973) ont mis l'accent sur l'avantage représenté par l'occupation des sites de repos collectif par les pigeons, car les informations sur l'emplacement des sources de nourriture difficiles à trouver sont utiles dans la recherche de nourriture, du moins si les sources de nourrissages sont assez importantes pour minimiser les coûts du partage de l'information.

D'autre part, la prolifération excessive des pigeons dans certaines zones urbaines peut s'expliquer par leurs capacités à exploiter efficacement les sources de nourriture disponibles dans les villes, apportées soit par le public ou obtenues par les déversements dans les dépôts de graines principalement dans les villes portuaires (Murton et al., 1972 ; Haag, 1993 ; Johnston & Janiga, 1995). Cette prolifération est également favorisée par la disponibilité des sites de nidification et d'alimentation même en hiver, les pigeons pouvant se reproduire presque toute l'année (Jokimaki & Suhonen 1998 ; Sol et al. 1998). Des études sur le comportement de nourrissage de pigeons peuvent être utiles pour une meilleure compréhension de leurs stratégies alimentaires ; cette connaissance est une condition préalable au contrôle de leur prolifération, en particulier en vue d'utilisation de méthodes non invasives de contrôle des populations de pigeons.

Face à un environnement urbain différent de leur environnement d'origine, les pigeons se sont morphologiquement adaptés à cet environnement (augmentation de la longueur du tarse), par rapport au pigeon biset sauvage (Johnston, 1992 ; Johnston & Janiga, 1995). On peut imaginer que ce type de changement morphologique va de pair avec des changements comportementaux, en particulier concernant les stratégies de recherche de nourriture. Théoriquement, à l'instar de nombreuses espèces d'oiseaux, les pigeons peuvent utiliser de nombreux types d'informations dans leur quête de nourriture : l'information personnelle d'échantillonnage pendant la recherche et l'exploitation des sources de nourrissages (Valone, 1991) et l'information de prérecolte dans leurs recherches solitaires de nourriture dans des zones déjà visitées. En plus de ces informations, les pigeons peuvent également utiliser le recrutement local ; ils découvrent alors les sources alimentaires en étant attirés par d'autres individus qui se nourrissent

Introduction

(Thorpe, 1963; Pöysä, 1992). Les pigeons peuvent également utiliser l'information publique en observant le comportement de leurs congénères, ce qui leur permet d'estimer la qualité des sources de nourrissages.

Le comportement alimentaire des animaux dépend aussi de la distribution et de la prédictibilité des ressources alimentaires. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés aux pigeons vivant dans la Ménagerie du Jardin des Plantes à Paris. Cette population de pigeons est un cas particulier : ils vivent dans une zone urbaine, mais dans un zoo où il existe des animaux captifs dont les pigeons chapardent la nourriture. Lors du nourrissage, les pigeons partagent les sites de nourrissage avec les animaux captifs vivant dans les enclos, la nourriture est distribuée par des soigneurs et souvent disponible pour une courte période dans une zone bien définie. Bien que les pigeons représentent un coût économique non négligeable pour la Ménagerie du Jardin des Plantes, les stratégies de recherche alimentaire qu'ils utilisent dans ce zoo ne sont pas vraiment connues. L'objectif de cette étude est donc d'étudier (1) la relation entre les pigeons et les soigneurs dans un lieu particulier, (2) Les différentes stratégies utilisées par les pigeons et leur lien avec les caractéristiques comportementales et morpho-physiologiques des individus, en particulier leur coloration.

Comme les mammifères et les autres espèces d'oiseaux, les pigeons ont deux types de mélanine : l'eumélanine et la phaeomélanine (Durrer, 1986), qui donnent aux pigeons différents morphes de couleurs (Johnston & Janiga, 1995). En effet, la coloration du plumage des oiseaux est causée par la structure physique des plumes ou par les pigments présents dans ces plumes (Gill, 1995). Il a été démontré l'existence d'une relation entre le degré de coloration en eumélanine et l'allocation des ressources pour les réponses immunitaires ; cette couleur peut constituer un signal honnête qui révèle des informations concernant la charge parasitaire des oiseaux (Jawor et Breitwisch, 2003) ou l'état de leur système immunitaire (Roulin et al., 2000, 2001), nous pouvons supposer que des oiseaux ayant des morphes différents (degré d'eumélanisme) peuvent utiliser des stratégies d'approvisionnement différentes en conséquence de cette différence de morphe.

Matériels & méthodes

1. Zone d'étude

Nos données ont été récoltées de février à mai 2008, à partir d'une seule population de pigeons vivant dans la Ménagerie du Jardin des Plantes de Paris. Pendant la journée, en dehors des périodes de nourrissage ou de recherche de nourriture cette population est principalement située sur le toit d'un bâtiment du laboratoire de la Ménagerie. Des observations préalables ont montré que les pigeons présentent une très forte densité sur ce toit, probablement à cause de la position de ce bâtiment qui domine cinq enclos situés autour. L'eau et la nourriture sont disponibles dans les enclos des animaux captifs ; la nourriture est de bonne qualité, en outre les soigneurs rajoutent à cette nourriture des vitamines et des antibiotiques. Les pigeons se nourrissent quotidiennement en petits groupes au sein des enclos, principalement à deux moments : le matin et le soir, lors des distributions quotidiennes de nourriture aux animaux par les soigneurs. Nous avons choisi pour cette étude l'enclos des capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) qui sont les plus gros rongeurs du monde, cet enclos abritait aussi des cygnes à cou noir (*Cygnus melancoryphus*). Ceci, pour sa proximité du bâtiment du laboratoire (40 mètres), ce qui a facilité nos observations en ayant une vue d'ensemble sur l'enclos et le toit en même temps (figure 4.1).

2. Sujets

2.1. Capture et marquage des pigeons

Cent trente-deux pigeons bisets (*Columba livia*) ont été capturés dans une volière équipée de portes à fermeture à distance, à proximité du bâtiment du laboratoire dans une partie privée de la Ménagerie ; deux captures en deux jours successifs ont été effectuées, la première les 24 et 25 janvier 2008, la seconde les 6 et 7 février 2008. Les pigeons capturés ont été individuellement bagués par M. Fiquet (bagueur au CRBPO) et marqués à l'aile. Nous avons utilisé deux modèles de bagues, des bagues métalliques avec un numéro gravé dessus et des bagues de couleurs en plastique, ainsi chaque pigeon a été bagué avec une bague en métal et trois bagues en plastique de différentes couleurs. Ceci a permis de réaliser des combinaisons de bagues en plastique de couleurs différentes pour chaque pigeon

Matériels & Méthodes

capturé. Les pigeons ont été marqués ensuite au niveau de leurs ailes à l'aide de décolorants capillaires de la marque EUGENE PERMA®, et de colorants pour porcs et bovins de la marque CHEVIMARK®, de la sorte que les pigeons étaient individuellement reconnaissable à distance, même si les bagues n'étaient pas visibles.

Nous avons effectué également une série de mesures morphométriques de chaque pigeon à savoir : mesure du poids corporel, taille du sternum et longueur du tarse. Nous avons pris des photos (Casio® 8Mpx) de chaque pigeon pour des analyses de la couleur et du type de morphe, à partir de ces photos nous avons classé les morphes des pigeons en nous référant à la classification dans la littérature. Les morphes repérés sont : «grizzle» : oiseaux ayant très peu ou pas de mélanine, le type sauvage «blue-bar» : oiseaux gris bleuâtre dans l'ensemble, avec deux barres sombres sur l'aile, «blue-checker» : oiseaux dont les barres alaires sont disposées dans un pattern en échiquier sur les ailes, «blue T-pattern» qui ont un pattern en échiquier très dense, «spread» : oiseaux noirs et enfin le morphe «roux» pour lequel les oiseaux ont une teinte rougeâtre (Haase et al., 1992 ; Johnston & Janiga, 1995) (Figure 4.2). Seuls deux pigeons mâles avec un morphe roux ont été capturés et bagués ; la couleur de ce morphe étant issue de la phéomélanine et non pas de l'eumélanine, ces deux individus n'ont pas été pris en compte dans nos analyses. Nous avons classé nos individus selon leur degré de eumélanisme (Johnsson et Janiga, 1995), du moins mélanique au plus mélanique : grizzle, blue-bar, blue checker, blue T-pattern et spread, de 0 à 4 respectivement.

Enfin, nous avons effectué un prélèvement sanguin pour les dosages hormonaux et pour le sexage. Les pigeons ont été relâchés dans la Ménagerie à la fin de chaque jour de capture. Les frottis des 122 pigeons ont été examinés par le laboratoire de parasitologie évolutive de l'UPMC, pour déterminer la densité et la prévalence d'*Haemoproteus sp.*, responsable de la malaria aviaire, ceci au microscope photonique. Dans ce contexte, 10 000 cellules d'hématies ont été examinées pour déterminer si elles étaient infectées ou non.

3. Procédure

Les soigneurs nourrissent les capybaras deux fois par jour, le matin et en fin d'après-midi. Les pigeons visitent l'enclos au même moment pour se nourrir. Pour mettre en évidence la dynamique et le comportement d'approvisionnement des pigeons en ces périodes d'alimentation, nous avons effectué des scans de l'enclos des capybaras le matin pendant 49 jours. L'observateur se tenait près de l'enclos des capybaras, et à l'aide de jumelles (Swarovski EL 10X42 6.3 °) effectuait deux séries de scans pendant trente minutes, sept avant et sept autres après le passage des soigneurs, à raison d'un scan (durant une minute) toutes les cinq minutes. Au total, 14 scans ont été effectués chaque jour. Deux observateurs notaient l'identité d'un maximum de pigeons, l'heure de leurs arrivées dans l'enclos, et l'heure de leurs départs. Au début de chaque scan, une photo a été prise, les photos collectées ont été dépouillées ultérieurement au laboratoire afin de compléter les scans. Bien que l'heure exacte du nourrissage par les soigneurs varie tous les jours, il était possible d'anticiper le passage des soigneurs parce que les animaux étaient nourris dans le même ordre de façon permanente. Nous avons pris en compte les interactions se produisant (en particulier les interactions agonistiques) entre les pigeons dans l'enclos des capybaras quand ils s'alimentaient ou sur le toit pendant leur temps de repos.

Pour étudier la fidélité des pigeons pour le zoo, en particulier de ceux qui se nourrissaient dans l'enclos des capybaras, nous avons agrainé une demi-heure avant le passage des soigneurs, et durant tous les jours de l'étude c'est-à-dire de février à mai 2008 la même quantité de graines (1300 g) à l'extérieur de la Ménagerie, dans une zone appelée le Jardin Ecologique située à 170 mètres à vol d'oiseau du toit du laboratoire. L'observateur qui effectuait l'agrainage quotidien dans cette zone notait aussi l'heure et l'identité (pour les oiseaux bagués) des pigeons posés sur cette parcelle de nourrissage nouvellement créée pour se nourrir.



Figure 4.1 : La zone d'étude : au premier plan l'enclos dans lequel vivent les capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), régulièrement visité par les pigeons le, au second plan le toit du bâtiment du laboratoire de la Ménagerie sur lequel se regroupent les pigeons.

(a)



0- Grizzle



1- Blue bar



2- Blue-checker



3- Blue T-pattern



4- Spread

(b)



Roux

Figure 4.2 : (a) Les différents types de morphes et leurs classements selon le degré d'eumélanisme de 0 à 4. (b) Le morphe roux est dépendant de la phéomélanine

4. Analyses statistiques

L'analyse des données repose sur le déplacement des pigeons vers et dans l'enclos des capybaras, nous avons utilisé une ANOVA à deux facteurs pour mesure répétée pour comparer le nombre de pigeons présents dans l'enclos des capybaras à chaque scan, ceci avant et après le passage des soigneurs, et l'évolution de ce nombre durant les 14 scans afin d'estimer la taille du groupe s'approvisionnant dans cet enclos, des analyses post-hoc de Tukey ont été utilisées pour comparer les scans deux à deux. Après avoir déterminé le profil comportemental des pigeons qui visitaient l'enclos des capybaras en nous basant sur le nombre de visites dans l'enclos, nous avons analysé la relation entre la latence d'arrivée, la fidélité et le temps passé dans l'enclos des pigeons réguliers, pour cela une régression linéaire multiple a été utilisée.

L'état sanitaire des oiseaux a été étudié en fonction de leurs morphes, par le laboratoire Ecologie et Évolution de Jussieu (dans le cadre d'un travail de coopération entre plusieurs laboratoires étudiant le pigeon en ville). Une régression logistique a été effectuée pour étudier la prévalence, puis une régression de Poisson a été réalisée pour une estimation de la densité des cellules contaminées, ceci pour mettre en évidence l'effet des morphes (la charge en eumélanine) sur l'état sanitaire des oiseaux.

Enfin des modèles linéaires généralisés mixtes GLM ont été utilisés pour estimer si le fait d'adopter une stratégie de visite régulière ou occasionnelle avait une relation avec la condition corporelle des oiseaux et sa relation avec le morphe des pigeons et le taux de testostérone (variables explicatives). Le profil comportemental des pigeons a été représenté dans le modèle par une variable dépendante continue qui est le nombre de fois où les pigeons ont été observés dans l'enclos des capybaras. La condition corporelle a été obtenue grâce à un indice corporel calculé en rapportant la longueur du tarse au poids (Jakob et al., 1996). Nous avons commencé les GLM en incluant toutes les variables explicatives dans le modèle général, ensuite nous avons fait tourner le modèle en sélectionnant les paramètres à mettre en évidence et leur possible interaction.

Matériels & Méthodes

Nous avons effectué les analyses GLM pour les mâles et pour les femelles séparément afin d'estimer l'effet du profil au sein de chaque sexe ; ceci afin d'éviter les biais dus aux différences naturelles existant entre les mâles et les femelles (poids, taille et taux de testostérone).

Résultats & Discussion

1. Déplacement vers une source habituelle de nourriture

Parmi les 132 pigeons bagués et marqués, 120 ont été observés au moins une fois dans l'enclos des capybaras durant les 49 jours de nos observations. L'analyse de variance ANOVA à deux facteurs pour mesures répétées révèle un effet significatif du passage des soigneurs ($F_{1,119}=186,30$, $p<0,001$) ; l'enclos des capybaras a attiré un nombre plus important de pigeons après le passage des soigneurs qu'avant le passage de ces derniers, ceci durant tous les scans. Nous avons noté également qu'avant le passage des soigneurs, le nombre moyen de pigeons présents dans l'enclos des capybaras pour tous les scans durant les 49 jours d'observation est très faible, et que l'on n'observe pas de différence significative entre ces sept scans. Juste après le passage des soigneurs, les pigeons arrivent par petits groupes et se nourrissent avec les capybaras. Nous remarquons aussi l'existence d'une interaction entre les scans effectués et le passage des soigneurs ($F_{1,119}=199,61$, $p<0,001$). Le test post-hoc (Tukey) indique que les pigeons commencent à arriver juste après le départ des soigneurs, puis leur nombre augmente au fil des scans, suggérant un effet de recrutement local (Pöysä, 1992; Buckley, 1996) : les pigeons arrivés les premiers attirent d'autres pigeons. Le nombre maximum de pigeons a été observé dans le cinquième scan $14,14 \pm 7,57$ (moyenne \pm SE), le déclin dans les deux derniers scans est probablement dû à la diminution de la quantité de nourriture disponible dans l'enclos (figure 4.3).

Résultats

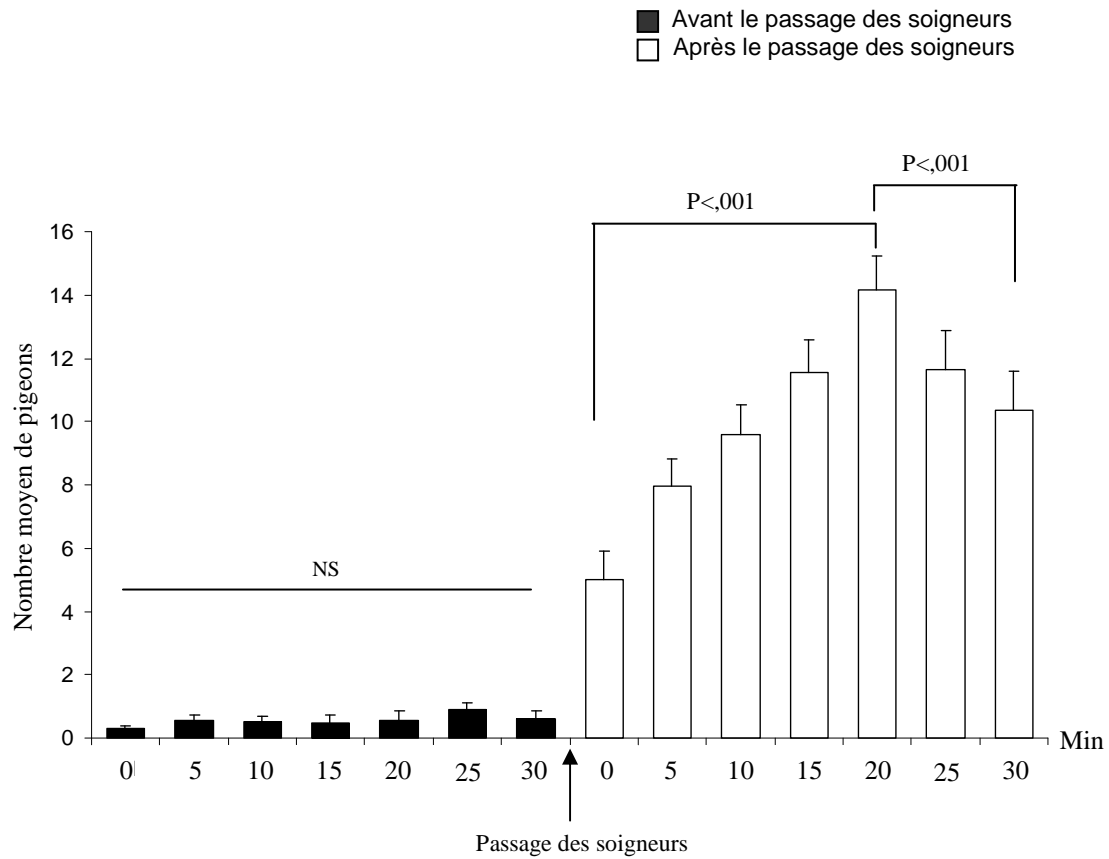


Figure 4.3 : Évolution de la taille du groupe de pigeons qui se nourrissent dans l'enclos des capybaras durant les 14 scans effectués toutes les cinq minutes avant et après le passage des soigneurs, Moy \pm SE sont représenté. Post hoc test Tukey

2. Latence d'arrivée, fidélité et temps de présence des pigeons

Le groupe de pigeons qui se nourrissait dans l'enclos des capybaras variait dans sa composition, tous les pigeons n'ont pas été présents avec la même fréquence lors de nos observations quotidiennes : ainsi, certains individus ont été présents seulement un jour, tandis que d'autres ont été observés 37 jours sur les 49 jours possibles.

Une régression linéaire multiple montre que la latence d'arrivée est corrélée négativement à la fidélité de pigeons (mesurée en nombre de jours où ils ont été observés dans l'enclos) et au temps passé dans l'enclos ($R = -0,740$, $N = 32$, $P < 0,001$) (figure 4.4). En d'autres termes, les individus arrivant les premiers dans l'enclos sont ceux qui y viennent le plus souvent et ce sont également ceux qui le quittent en dernier. Il semble que les pigeons « fidèles » arrivent en groupe de quelque individus, et que ce groupe « initiateur » donne le signal pour aller visiter l'enclos, contrairement aux visiteurs occasionnels qui arrivent plus tard dans l'enclos des capybaras, ce qui suggère que ces pigeons sont arrivés individuellement.

Résultats

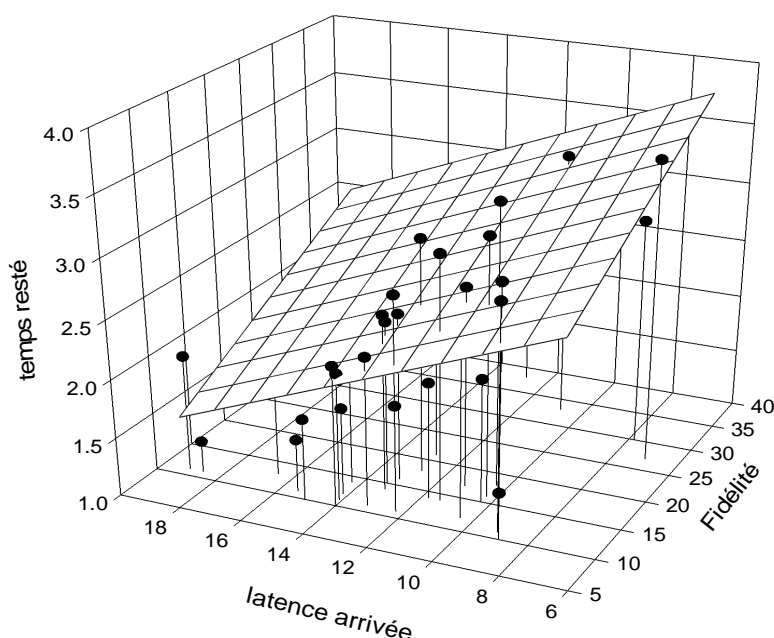


Figure 4.4 : Régression linéaire multiple entre la latence d'arrivée, la fidélité et le temps de présence des individus dans l'enclos des capybaras. N= 32. La fidélité des pigeons est représentée en jours de présence dans l'enclos des capybaras.

Au cours des 49 jours de l'étude, nous avons essayé d'attirer à l'extérieur de la Ménagerie les pigeons qui se nourrissaient dans l'enclos des capybaras, ceci en agrainant une parcelle située dans le Jardin Ecologique avant le passage des soigneurs dans l'enclos des capybaras. Peu de pigeons bagués ont été observés se nourrissant dans la nouvelle parcelle agrainée : seulement 7 individus sur les 132 oiseaux bagués ont été observés dans cette partie du Jardin des Plantes de la Ménagerie, dont 5 femelles. Nous pouvons noter que parmi ces sept pigeons, deux n'avaient jamais été vus ni sur le toit ni dans l'enclos des capybaras, et les cinq autres ne faisaient pas partie des 32 individus observés au moins 10 jours dans l'enclos des capybaras.

3. Profil comportemental et lien avec les caractères morphologiques et physiologiques

Nous avons effectué deux types d'analyses, la première s'intéresse au morphe des pigeons en relation avec l'état sanitaire des oiseaux (la charge parasitaire). La deuxième étudie la condition corporelle des pigeons et sa relation avec le morphe et le taux de testostérone circulant. Ces deux analyses sont aussi mises en relation avec les profils comportementaux indiqués par le nombre de jours de présence de ces pigeons durant les 49 jours de l'étude.

3.1. Morphe et charge parasitaire

L'analyse des échantillons sanguins révèle que notre population est infectée par *Haemoproteus sp.*, mais à différents degrés ; la charge parasitaire est très variable selon les individus ; nous avons donc étudié le lien entre cette charge parasitaire et le morphe des oiseaux, car il a été démontré que la mélanine jouait un rôle dans l'immunité des oiseaux (Roulin et al., 2000, 2001).

Les résultats montrent une association significative entre le degré de mélanisme et l'infection par *Haemoproteus sp.*, les individus plus mélaniques avaient une plus faible prévalence (régression logistique : $\chi^2 = 4.55$; $P = 0.03$, Figure 4.6) et un nombre plus faible également d'hématies infectées (régression de Poisson : $F_{1,120} = 7.27$; $P = 0.007$) (Figure 4.5) que les individus moins mélaniques.

Résultats

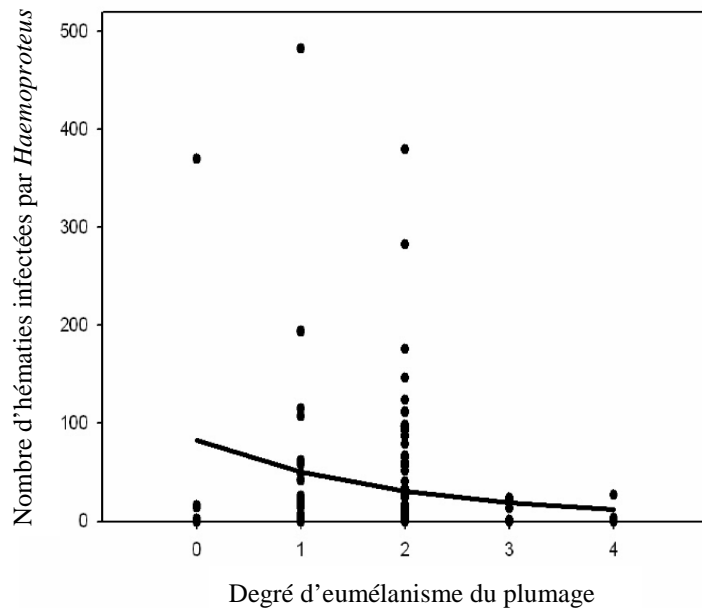


Figure 4.5 : Relation entre le degré de mélanisme et le nombre d'hématies infectées par *Haemoproteus* (densité).

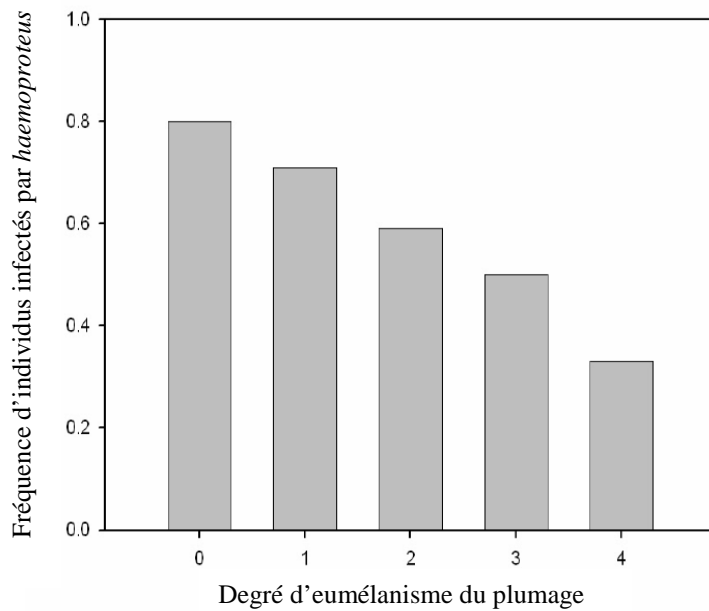


Figure 4.6 : Relation entre le degré de mélanisme et la fréquence d'individus infectés par *Haemoproteus* (prévalence).

Résultats

La variable dépendante utilisée pour estimer le profil comportemental des pigeons était le nombre de jours de présence des oiseaux dans l'enclos des capybaras, soit de 1 à 37 jours. Afin d'éviter les biais dus à la différence naturelle qui existe entre les mâles et les femelles (poids, taille, taux de testostérone) nous avons effectué des analyses séparément pour chaque sexe. En outre, nous avons constaté que les pigeons mâles visitaient plus l'enclos des capybaras que les femelles : ($F_{1,119} = 9.95$; $P = 0.002$), ceci malgré l'absence de différence significative de fréquence de présence des mâles et des femelles sur le toit du bâtiment du laboratoire ($F_{1,119} = 1.74$; $P = 0.189$).

Nous avons inclus dans le modèle général les trois paramètres étudiés à savoir : la condition corporelle, le morphe des oiseaux et le taux de testostérone, en cherchant à savoir s'il y avait une interaction entre le morphe et l'état de santé (infection par *Haemoproteus*) des pigeons pour chaque sexe.

3.2.1. Chez les femelles

D'une manière générale, le test GLM indique que les variables retenues expliquent significativement la présence de deux profils comportementaux chez les femelles ($F_{5,42}=24,127$, $P<0.0001$). Le profil comportemental des oiseaux femelles semble affecté par la condition corporelle, le morphe et la concentration de testostérone, une interaction significative est présente entre le morphe des oiseaux et l'état sanitaire des oiseaux (taux d'*Haemoprotéus*), par contre le GLM ne montre pas d'effet direct de la condition sanitaire de ces oiseaux sur leur profile comportemental. (Table 4.1). On constate également que la concentration de la testostérone moyenne chez les femelles régulières est plus élevée que celle des femelles occasionnelles Mann-Whitney test ($U=92$, $p=0.020$) Figure 4.7.

Résultats

Table 4.1 : Les paramètres affectés par le profil comportemental chez les pigeons femelles qui se nourrissent dans l'enclos des capybaras. Est \pm Et réfère à l'estimation et l'écart type. GLMM N=63

Profil comportemental	Est \pm Et	χ^2	P
Condition corporelle	-38,1248 \pm 6.7903	32,750	0,0001
Morphe	- 0,1926 \pm 0,0752	6,725	0,009
Testostérone	0,0247 \pm 0,0069	10,116	0,001
<i>Haemoproteus</i>	-0,0022 \pm 0,0022	0,993	0,318
<i>Haemoproteus</i> x Morphe	-0,0053 \pm 0,0024	4,901	0,026

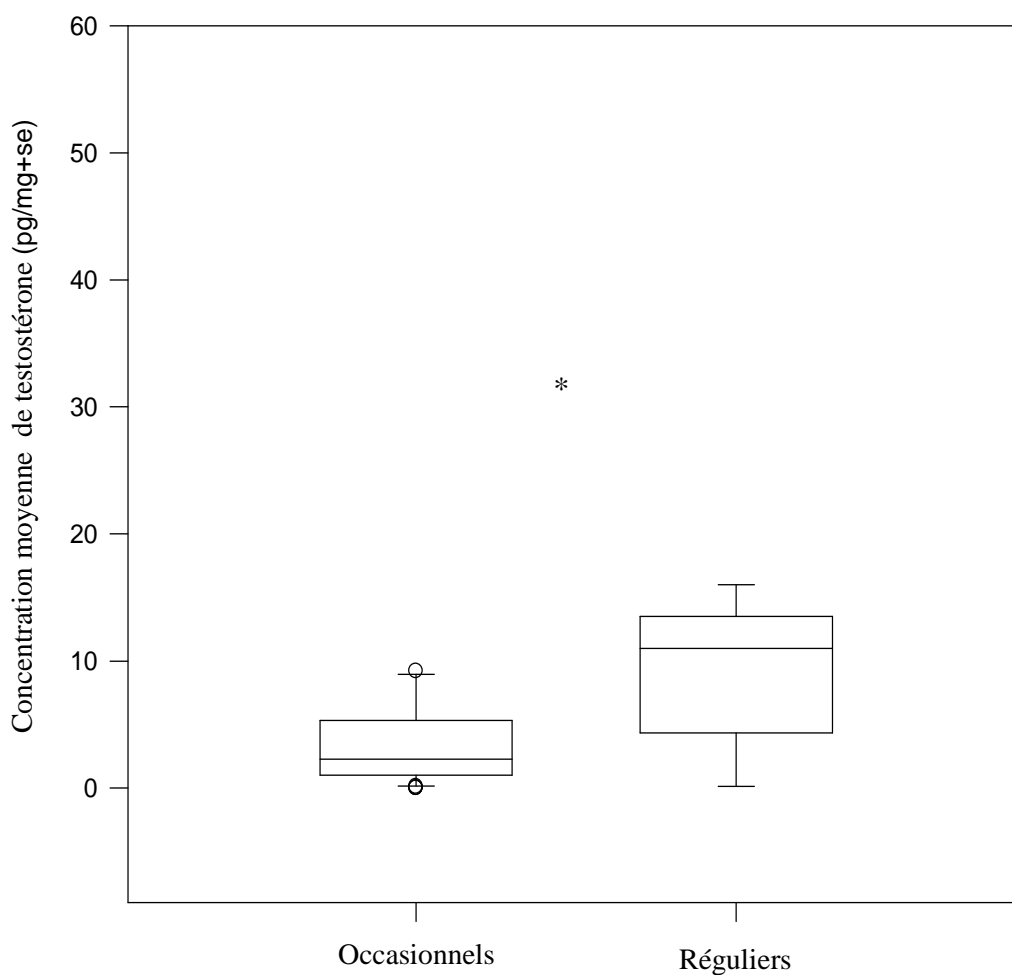


Figure 4.7 : Concentration moyenne de la testostérone des pigeons femelles en fonction de leurs profils comportementaux : régulières et occasionnelles. (Mann-Whitney).

3.2.2. Chez les mâles

Les GLM révèlent que les variables retenues du modèle expliquent significativement la présence de deux profils comportementaux chez les pigeons mâles ($F_{5,50}=48,255$, $P<0.0001$). La condition corporelle et le morphe ont un effet sur le profil comportemental des oiseaux mâles, une interaction significative est présente entre le morphe des oiseaux et leur état sanitaire (taux de *Haemoprotéus*). Par contre, les GLM ne montrent aucun effet de la condition sanitaire et de la concentration de testostérone sur le profil comportemental des oiseaux (Table 4.2).

Table 4.2 : Les paramètres affectés par le profil comportemental des pigeons mâles qui se nourrissent dans l’enclos des capybaras. Est ± Et réfère à l’estimation et l’écart type. GLMM N=55

Profil comportemental	Est ± Et	χ^2	P
Condition corporelle	14,170 ± 5,1163	7,401	0,006
Morphe	-0,1581 ± 0,0504	9,778	0,001
Testostérone	-0,0001 ± 0,0016	0,007	0,929
Haemoproteus	-0,0003 ± 0,0007	0,186	0,666
Haemoproteus x Morphe	0,0019 ± 0,0008	6,081	0,013

Discussion

Les résultats de cette étude suggèrent que la population de pigeon observée a élaboré des stratégies de recherche de nourriture différentes selon les individus, ce qui correspond à des résultats obtenus chez cette espèce (Rose et al., 2006). Perchés sur le toit du bâtiment voisin, les pigeons utilisent l'information visuelle pour détecter l'accès des soigneurs à l'intérieur de l'enclos des capybaras, qui représente le signal de disponibilité de la nourriture. Certains pigeons savent quand visiter l'enclos des capybaras pour se nourrir, bien que leur environnement ne soit pas totalement prévisible, puisque le passage quotidien des soigneurs était variable dans la matinée. Pour ces oiseaux, la nourriture se présente dans une zone localisée, donc ces pigeons peuvent bénéficier du double avantage d'accroître l'utilisation des ressources tout en réduisant les risques de prédation en étant moins exposés vu la réduction du temps de recherche de nourriture (Bertram, 1978).

Les ressources sont généralement réparties de manière hétérogène dans le temps et l'espace. Dans la Ménagerie, les ressources sont distribuées à certains moments de la journée, dans des endroits spécifiques (différents enclos des animaux), et les pigeons semblent connaître l'emplacement exact de ces ressources ainsi que le moment de disponibilité de celle-ci, qui est induit par le passage des soigneurs. Si les animaux peuvent apercevoir les différences dans la disponibilité des ressources, ils peuvent dans ce cas tirer parti de cette hétérogénéité en passant plus de temps dans les parcelles de nourrissage les plus profitables (Morgan et al., 1997 ; Thompson et al., 2001).

Les pigeons arrivés les premiers dans l'enclos des capybaras ont probablement attiré d'autres pigeons, ce qui pourrait être considéré comme une information sur l'emplacement des ressources alimentaires obtenues simplement en voyant d'autres individus en train de s'alimenter à l'intérieur de cet enclos (Thorpe, 1963; Pöysä, 1992). Dans la plupart des situations, le recrutement local est présumé être une indication involontaire, mais inévitable sur l'emplacement des parcelles de nourrissages : l'endroit où se trouve de la nourriture est révélé aux autres congénères par le comportement d'approvisionnement des individus recruteurs

(Buckley, 1996). Ces pigeons arrivant les premiers sont essentiellement des visiteurs réguliers de l'enclos. Les pigeons passent la majeure partie du temps qui précède l'entrée des soigneurs dans l'enclos des capybaras, perchés sur le toit du bâtiment du laboratoire voisin et observant ce qui se passe autour. Des visites fréquentes de l'enclos des capybaras avant le passage des soigneurs ont été observées, la plupart du temps réalisées par les visiteurs réguliers, apparemment en vue de vérifier le passage des soigneurs, ou de l'anticiper. Les visiteurs occasionnels peuvent être considérés comme des individus opportunistes ; Lefebvre & Giraldeau (1984) ont montré que des individus de groupe d'approvisionnement différents ont des zones de nourrissage en commun.

La latence d'arrivée des pigeons étant corrélée négativement à la fidélité des individus, nous pouvons présumer que les pigeons qui sont venus le plus souvent savent à quel moment il fallait arriver dans l'enclos (dès le départ du soigneur) et peuvent ainsi profiter au mieux de la ressource. Ceci est renforcé par la corrélation négative entre la latence d'arrivée et le temps de présence dans l'enclos, qui montre que les premiers individus arrivés restent plus longtemps sur place. Ces visiteurs réguliers de l'enclos des capybaras peuvent être considérés comme des spécialistes de ce lieu de nourrissage, par contre les autres individus semblent être des visiteurs occasionnels qui peuvent se nourrir dans différents enclos ; Lefebvre (1985) dans son étude a constaté qu'un tiers des pigeons étudiés étaient des visiteurs occasionnels du site de nourrissage.

Les pigeons mâles et femelles s'alimentent dans l'enclos des capybaras, mais leurs fréquentations de cet enclos sont différentes. Les pigeons mâles ont été plus présents sur ce site que les femelles, ce qui peut signifier que les femelles s'approvisionnent loin de leurs lieux de repos étant donné que l'enclos des capybaras est le site de nourrissage le plus près du site de repos et que la fréquence des mâles est des femelles sur le site de repos a été similaire. Ceci a été montré dans une étude de Rose et al. (2006) dans laquelle les pigeons femelles couvraient des distances significativement plus élevées que les mâles, préférant se rendre à des sources de nourriture plus abondantes et plus prévisibles ; ici l'enclos des capybaras représentait une source d'alimentation prévisible, mais l'on ne peut

Discussion

exclure que la nourriture dans d'autres enclos ait été plus abondante ou plus intéressante d'un point de vue nutritif. Certains pigeons juvéniles ont été observés sur ce même toit, mais rarement dans l'enclos des capybaras après le passage des soigneurs. Un seul pigeon juvénile a été observé dans l'enclos au cours de notre étude. Sol et al. (1998) suggèrent que les pigeons juvéniles ont tendance à être sous-représentés dans des grands groupes d'individus où l'effet de compétition est plus intense. Dans l'enclos des capybaras, la nourriture est distribuée dans une seule mangeoire ce qui augmente l'intensité de la compétition entre les pigeons et peut donc expliquer le nombre réduit de pigeons juvéniles qui visitaient cet enclos.

La population de pigeon étudiée dans la Ménagerie avait accès à une source de nourrissage limitée dans le temps : les soigneurs effectuent seulement deux passages dans l'enclos des capybaras, l'un le matin et le deuxième l'après-midi. La compétition était intense entre les pigeons et les capybaras et entre les pigeons eux-mêmes, après 30 minutes la nourriture était presque totalement consommée. Par conséquent, une détection rapide de l'arrivée des soigneurs dans l'enclos est décisive, certains pigeons ont utilisé une stratégie de visites régulières, ainsi que des arrivées rapides (juste après le passage des soigneurs dans l'enclos) et des départs tardifs. Cette stratégie de visites régulières implique des conflits engagés afin de s'alimenter dans l'enclos, mais elle fournit un accès à cette ressource pour un temps plus important. La stratégie de visite occasionnelle permet d'être le moins possible confronté à la compétition intense de cet enclos, mais les individus ne peuvent pas rester aussi longtemps ; l'animal quitte rapidement l'enclos pour chercher une autre opportunité de nourrissage dans un autre enclos ou à l'extérieur de la Ménagerie. De ce fait, les individus tentent d'optimiser leur apport alimentaire selon des stratégies différentes.

Le développement de techniques alimentaires et la capacité des pigeons à apprendre des stratégies comportementales ont été démontrés par Palamete & Lefebvre (1985). L'hypothèse selon laquelle les pigeons développent des stratégies d'alimentation tenant compte de la présence de compétiteurs a été mise

Discussion

en exergue par les expériences de Plowright et Landry (2000), qui ont montré que lorsque les pigeons sont devant un choix de types d'aliments, leurs préférences alimentaires sont modifiées par la présence d'un compétiteur ; dans cette étude, les pigeons commencent à s'alimenter avec leurs graines préférées (maïs) en présence de compétiteurs, mais non en leur absence. De ce fait, l'apparition de ces stratégies pourrait être une réponse à l'intensité de la compétition que subissent les pigeons dans ce site de nourrissage, ceci en relation avec leur condition physique qui leur permet ou non de rester et d'affronter une compétition intense ; la condition corporelle peut expliquer cette différence du profil comportemental entre les pigeons que ce soit chez les mâles ou chez les femelles. Être régulier dans la visite de cet enclos augmente les chances de trouver de la nourriture de meilleure qualité en un temps réduit en dépensant peu d'énergie dans la recherche de nourriture, étant donné la proximité de ce site de nourrissage du lieu de repos des oiseaux (toit du bâtiment voisin). Charnov (1976) prédit que la décision de quitter un site de nourrissage a lieu lorsque le gain net attendu en se déplaçant ailleurs contrebalance le gain obtenu en restant sur le site de nourrissage.

Le terme «profil comportemental» est communément utilisé dans l'étude des animaux non humains pour désigner les différences comportementales interindividuelles, telles que par exemple dans le comportement de fuite et d'exploration de nouveaux objets ou environnements (Benus et al., 1991; Hessing et al., 1994 ; Verbeek et al., 1994 ; Reale et al., 2000). Traiter la question des stratégies employées par les pigeons en terme de profils comportementaux permet de s'intéresser aux différences interindividuelles au-delà de la simple notion de stratégies d'animaux s'approvisionnant en groupe, en recherchant par exemple le lien entre l'utilisation de l'une ou l'autre de ces stratégies alimentaires et la présence de différents caractères physio-morphologique des pigeons, que ce soit chez les mâles ou chez les femelles.

La testostérone est une hormone stéroïdienne qui joue un rôle à la fois dans les caractères sexuels secondaires et l'agressivité, par exemple (Adkins-Regan, 1999 ; Arnold, 1975). La différence notée dans la concentration de la testostérone chez

Discussion

les pigeons, surtout les femelles (les femelles ayant plutôt une stratégie régulière ont une concentration de testostérone plus élevée que celles ayant un profil comportemental qui tend plus vers la stratégie occasionnelle) suggère que la testostérone joue ici aussi un rôle dans le maintien d'un niveau d'agressivité chez les visiteurs réguliers qui se reflète par une défense plus importante de leur présence sur ce site de nourrissage. Chez les mâles, cet effet n'apparaît pas statistiquement, mais la concentration de la testostérone chez les mâles est naturellement supérieure à celle des femelles. Les conditions d'alimentation dans l'enclos sont particulières, car le temps de disponibilité de la nourriture était très réduit et les capybaras ont montré des comportements hostiles envers les pigeons. Nous avons observé quelques comportements agonistiques entre les pigeons présents dans l'enclos et un peu moins entre les individus perchés sur le toit voisin, sans doute à cause de la présence de la nourriture que les pigeons se disputent dans l'enclos. Cependant, un nombre assez réduit d'interactions agonistiques entre les pigeons a été observé, probablement parce que le statut hiérarchique était déjà établi. La plupart des interactions agonistiques observées dans l'enclos au moment du nourrissage ont lieu entre les individus réguliers et essentiellement chez les mâles.

Le lien entre le degré de mélanisme et la charge parasitaire en *Haemoproteus* de notre population suggère que la mélanine a un effet sur la charge parasitaire des oiseaux, le morphe le plus mélanique semble avoir un impact bénéfique sur les pigeons, de ce fait la mélanine peut être une forme de défense directe contre les parasites (Roulin et al., 2000, 2001 ; Gasparini et al., 2009). En outre, la mélanine augmente la dureté des plumes (Bonser, 1995) et la résistance à l'abrasion (Burt, 1979, 1986; Barrowclough et Sibley, 1980). Les GLM ont montré la présence d'un lien entre profil comportemental et morphe des oiseaux : les pigeons occasionnels sont les plus mélaniques. Nous n'avons pas trouvé de relation directe entre le profil comportemental et l'état sanitaire que ce soit chez les mâles ou chez les femelles. Nous avons trouvé tout de même une interaction entre le morphe des oiseaux et leur charge parasitaire, donc on peut supposer qu'une telle relation n'est pas impossible. Il est possible que le fait d'avoir un plumage plus mélanique

Discussion

permette un accès plus étendu à différents sites de nourrissage potentiellement contaminés, puisqu'il aurait un effet protecteur contre des agents pathogènes. Il a été démontré aussi que les bactéries dégradant les plumes sont moins capables de dégrader les plumes riches en mélanine (Goldstein et al., 2004). La coloration mélanique des pigeons pourrait donc être l'un des facteurs favorisant l'étendue de la zone d'alimentation des pigeons occasionnels.

Nous observons donc globalement un lien entre profil comportemental et caractères physio-morphologiques des pigeons ; les pigeons ayant le plus de testostérone auraient tendance à devenir des visiteurs réguliers d'un site de nourrissage donné et à le défendre, tandis que les pigeons les plus mélaniques, ayant des plumes en meilleur état et un système immunitaire plus efficace auraient un comportement de recherche de nourriture plus opportuniste. Ce ne sont bien entendu à ce stade que des suppositions pour expliquer les interactions trouvées, puisque nous n'avons pas mis en évidence de lien de cause à effet.

Conclusion

Conclusion

La présence de stratégies d'approvisionnement variées selon les individus reflète une certaine fidélité au site de nourrissage pour une partie de la population étudiée. Quelques pigeons bagués ont été observés à l'extérieur de la Ménagerie : la présence des promeneurs qui distribuent (volontairement ou non) de la nourriture lorsqu'ils mangent leurs sandwiches dans le Jardin des Plantes attire les pigeons, mais principalement des visiteurs occasionnels de notre enclos. Nous pouvons donc supposer que les pigeons qui utilisent la stratégie opportuniste peuvent s'aventurer dans différents enclos et rues autour de la Ménagerie, tandis que les pigeons dits réguliers montrent une plus grande fidélité pour un enclos voire plusieurs. La fidélité à cette zone de nourrissage indique que les pigeons apprennent et se souviennent quand et où se nourrir et donc peuvent acquérir des informations complètes sur leur aire d'alimentation locale (Clark & Mangel, 1986).

On peut constater que la fidélité à la Ménagerie est importante, car la découverte d'un nouveau site de nourrissage (la parcelle du jardin écologique) n'a entraîné le recrutement que de quelques individus dans ce dernier. La Ménagerie est en effet un lieu où les ressources sont prédictibles spatialement et temporellement, deux facteurs essentiels dans l'établissement d'une stratégie d'approvisionnement à importante fidélité spatiale (Irons, 1998). Ce sont donc ces caractéristiques intrinsèques au site qui pourraient amener la stratégie « régulier » à émerger. La présence de deux profils comportementaux au sein d'une même population montre la complexité qui conduit à faire le choix entre ces deux stratégies, en lien avec des prédispositions qui peuvent rendre certains choix de stratégies plus adéquats.

Les pigeons sont contraints à des adaptations afin de continuer à prospérer dans un milieu modifié en permanence par les humains, certaines adaptations sont liées à des caractéristiques physio-morphologiques des individus ; ainsi, le fait que certains oiseaux ont opté pour une stratégie de visite régulière et que ces mêmes oiseaux aient un morphe assez différent (moins mélanique) de celui des oiseaux occasionnels. Il serait intéressant de voir si une modification dans le mode de

Conclusion

nourrissage dans l'enclos des capybaras (quantité, répartition et qualité de nourriture fournie) amènerait les pigeons à répondre à cette modification par une adaptation de leurs stratégies de visite ; par exemple, les oiseaux réguliers pourraient l'être moins et vice versa. Ceci pourrait confirmer la plasticité comportementale des pigeons pour adapter leurs comportements, notamment celui de l'approvisionnement dans un milieu urbain.

Chapitre V
Comportement
d'approvisionnement du
pigeon biset (Columba
livia) en situation
incertaine : Adaptation de
la réponse à différents
signaux.

Introduction

Introduction

La vie dans un milieu urbain n'est pas sans risques ; parmi ceux-ci figure la prédation. En effet, bien que les espèces prédatrices soient probablement moins nombreuses en ville, certaines sont bien adaptées en milieu urbain, soit parce qu'elles ont un régime varié et bénéficient des restes laissés par les humains (cas des corneilles et des goélands), soit parce qu'elles se nourrissent d'animaux fréquents en ville (cas de certains oiseaux de proie).

Il existe plusieurs adaptations comportementales chez les animaux pour tenter d'évaluer le risque de prédation. Certaines adaptations incluent l'utilisation des indices auditifs, olfactifs et visuels afin de détecter la présence d'un prédateur. Les bourdons, par exemple, utilisent des indices olfactifs en évitant les fleurs qui ont l'odeur d'un bourdon fraîchement tué (Abbott, 2006). Les animaux sont capables de détecter et de répondre à la variation temporelle dans le risque de prédation (Kats & Dill, 1998). Chez les oiseaux, les indices visuels sont souvent utilisés pour détecter les prédateurs. De nombreuses espèces sont grégaires, et forment des groupes compacts pour réduire le risque de prédation. La vie en groupe permet en effet de diminuer ce risque, notamment car elle augmente la probabilité qu'un individu au moins, à un moment donné, soit en train d'observer ce qui l'entoure pour détecter la présence de prédateurs en utilisant des indices visuels (Pulliam, 1973 ; Kenward, 1978). Ainsi, les oiseaux qui ont une recherche de nourriture solitaire ne peuvent pas compter sur un tel mécanisme de vigilance « yeux nombreux » et par conséquent, doivent utiliser également d'autres indices pour détecter la présence de prédateurs. Les proies qui rencontrent souvent des prédateurs peuvent être mieux capables de détecter ces prédateurs et peuvent être plus efficaces dans la réalisation des comportements d'évitement que les proies qui sont moins en contact avec des prédateurs (Magurran, 1990).

Le pigeon biset (*Columba livia*) recherche souvent sa nourriture en groupe (Sol et al., 1995). Les pigeons peuvent donc utiliser des indices fournis par leurs congénères afin de déterminer si l'approvisionnement est sûr ou non. Quand il s'agit de danger et en particulier de prédation, l'information devient un élément vital et les animaux ont donc évolué de façon à la capter le plus efficacement

Introduction

possible (Danchin et al., 2004). Les animaux répondent ainsi au stress et à la fuite de leurs congénères ; chez le pigeon, l'envol d'un individu n'entraîne pas systématiquement l'envol des autres, les caractéristiques de cet envol sont très importantes, il faut ainsi qu'il soit précipité pour entraîner tout le groupe (Davis, 1975). L'envol est donc dans certains cas un signal de danger.

Le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) se développe de plus en plus en ville (Kübler & Zeller, 2005) et dans les zones les plus urbanisées, les oiseaux forment la plus grande partie de son régime alimentaire, parmi lesquels les pigeons figurent occasionnellement (Kübler et al., 2005). Il fait partie avec la corneille (*Corvus corone*), des quinze prédateurs aviaires du pigeon les plus importants (Johnston & Janiga, 1995). Les goélands (*Larus sp*), font aussi partie des rares prédateurs à s'attaquer au pigeon en milieu urbain (Sol et al., 1998). Les cris de ces oiseaux pourraient donc être des signaux de danger pour les pigeons, qui, si tel était le cas, réagiraient par un envol du groupe.

Chez plusieurs espèces d'oiseaux, les cris d'alarme aérienne semblent provoquer l'immobilité ou la fuite des congénères (Evans et al. 1993; Leavesley et Magrath 2005) d'où le terme « alarme de fuite » à la différence de « l'alarme de harcèlement », qui invite les autres congénères à s'approcher et à harceler un prédateur (Klump & Shalter, 1984). En plus d'indiquer la disponibilité de nourriture (Thorp, 1963) et la profitabilité des sites de nourrissage (Templeton & Giraldeau, 1995), la présence de congénères peut aussi donner une indication sur la sécurité d'un site de nourrissage. Les réponses aux cris d'alarme aérienne interspécifique sont assez communes (Haftorn, 2000), et les groupes d'espèces mixtes ou en colonies pourraient même se former de sorte que certaines espèces puissent profiter des cris d'alarme des autres (Burger, 1984; Goodale et Kotagama, 2005).

L'optimisation de l'utilisation de la ressource dépend de la justesse de son estimation et donc des informations disponibles pour l'individu (Dall et al., 2005). Différentes sources d'information existent. L'individu peut lui-même se procurer ces informations en interagissant avec le milieu, c'est l'information personnelle,

Introduction

mais il peut aussi passer par le biais de ses congénères et c'est alors des informations sociales qu'il acquiert (Danchin et al., 2004). L'information sociale involontaire (Danchin et al., 2004), peut jouer un rôle majeur dans les comportements d'approvisionnement et dans les comportements anti-prédateurs, on peut se demander quelle est la réaction d'un animal face à des informations « contradictoires » (c.-à-d. qui prises séparément devraient amener des décisions opposées). Nous avons, dans cette étude, opposé des informations en termes de risque de prédation et en termes de disponibilité alimentaire, et de présence de congénères. L'information de disponibilité alimentaire est donnée par le passage des soigneurs lors de la distribution quotidienne de nourriture dans les enclos de la Ménagerie du Jardin des Plantes de Paris, dans la première expérience et par l'agrainage de l'expérimentateur et la présence de congénères empaillés (qui restent sur place même en présence d'un signal de danger) dans le Jardin Ecologique situé à l'extérieur de la Ménagerie dans la seconde expérience, alors que l'information de danger consistait soit en la diffusion de cris de prédateurs, soit en une diffusion de bruits d'envol d'un groupe de pigeons ou bien des cris d'alarme d'une autre espèce d'oiseau. Les pigeons sont dans un mécanisme de prise de décision, aller sur une parcelle où il y a de la nourriture et des congénères (recrutement local) ou ne pas y aller à cause du risque de prédation. Pour les oiseaux qui sont déjà présents sur la parcelle, la décision est de rester ou partir (en suivant une information de danger : l'envol du groupe, ou une information privée : l'audition des cris de prédateurs et les cris d'alarme du merle noir). Les décisions prises vont permettre de voir quelle information a été privilégiée. Pour la seconde expérience une parcelle de nourrissage a été établie au Jardin Ecologique qui représente une nouvelle source de nourrissage, afin de tester (1) l'effet de cris de prédateurs sur des pigeons s'alimentant dans la nouvelle parcelle de nourrissage (2) l'effet de la présence ou l'absence de congénères naturalisés sur la réponse des pigeons à des bruits d'envols de leurs congénères et enfin (3) l'utilisation de cris d'alarme interspécifiques pour détecter la présence de prédateurs.

L'objectif de cette étude est d'analyser le comportement d'approvisionnement des pigeons bisets en situation incertaine. Nous avons dans ce cadre testé l'utilisation

Introduction

d'information sociale grâce à la réaction des oiseaux face à des indices de présence de prédateurs qui sont représentés par des cris de prédateur, des bruits d'envol de congénères ou encore des cris d'alarme hétérospécifiques. Ces résultats pourraient avoir une application pratique dans le cadre de la mise en place d'un effarouchement des pigeons lors du nourrissage des animaux de la Ménagerie du Jardin des Plantes de Paris, afin de réduire l'impact des pigeons sur la prise alimentaire de ces derniers. Ceci en accord avec la direction de la Ménagerie du Jardin des Plantes.

Matériels & Méthodes

1. Populations étudiées

Les observations ont été effectuées en avril et en juin 2009 au Jardin des Plantes de Paris. Des observations précédentes ont pu montrer que deux populations de pigeons différentes étaient présentes sur ce lieu (observation personnelle). La première vit dans la Ménagerie et une part importante de ses membres a été baguée en 2008 et en 2009. La deuxième population vit en périphérie de la ménagerie et n'est pas baguée.

2. Capture et bagage des pigeons

Pour une partie des observations se déroulant dans la Ménagerie une reconnaissance individuelle s'avérait nécessaire. Nous avons effectué 3 nouvelles séries de captures en 2009 qui ont permis la pose d'une bague aluminium et d'une combinaison de trois bagues en plastique coloré sur 122 pigeons, ce qui a amené le nombre global de pigeons bagués à 254 individus. Ceci permet leur identification à distance grâce à l'utilisation de jumelles (Swarowski 10x42) et d'une longue vue (Optolyth 20x60). Nous n'avons pas effectué de marquage alaire comme c'était le cas dans les captures de 2008, nous avons en effet constaté que l'expérience aidant, nous pouvions identifier les pigeons en nous basant exclusivement sur le morphe et la couleur des bagues ; les pigeons capturés en 2009 ont subi les mêmes séries de mesure et prélèvements que l'année précédente (Cf. page 139). Les observations se sont déroulées à 5-10 m des mangeoires présentes dans les enclos choisis pour les observations dans la Ménagerie. Dans le Jardin Ecologique, nous avons défini une parcelle de nourrissage (3,5 x 3,5 m) qui a été agrainée tous les jours pendant les quinze jours qui précédaient le début de l'expérience. L'observation cette fois se tenait à seulement 3 m de la parcelle de nourrissage établie dans le Jardin Ecologique.

3. Signaux de dangers utilisés

Le choix du signal a été effectué en nous basant sur les observations effectuées en 2008 dans la Ménagerie et le Jardin Ecologique. Les corneilles (*Corvus corone*) sont les prédateurs les plus présents dans le Jardin des Plantes que ce soit à

l'intérieur ou à l'extérieur de la Ménagerie, le goéland argenté (*Larus argentatus*) à été observé émettant des cris quelquefois dans la Ménagerie, mais jamais dans le Jardin Ecologique, par contre le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) n'a jamais été observé ni dans la Ménagerie ni dans le Jardin Ecologique mais constitue une espèce prédatrice importante des pigeons (Plesnik, 1988). Des merles noirs (*Turdus merula*) ont été quelquefois observés émettant des cris d'alarme dans le Jardin Ecologique.

Un Multimètre numérique (Multimetrix® DMM107) a été utilisé pour mesurer le bruit ambiant dans la Ménagerie et le Jardin des Plantes afin de déterminer une intensité optimale de diffusion des signaux, étant donné que le Jardin des Plantes se situe en plein centre de Paris et reçoit notamment des visites quotidiennes de groupes d'écoliers qui peuvent générer du bruit. Le bruit ambiant mesuré dans le jardin des Plantes varie entre 75.2 et 79.6 db dans la Ménagerie est entre 67.1 et 71.2 et dans le Jardin Ecologique. Tous les signaux ont été calibrés à une intensité de 77.4 db dans la Ménagerie 69 dans le Jardin Ecologique.

4. Procédure

4.1. Dans la Ménagerie du Jardin des Planes

4.1.1. Effet de la diffusion de cris de prédateurs

L'effet de la diffusion de cris de prédateurs du pigeon a été testé en alternance dans deux enclos adjacents de la Ménagerie du Jardin des Plantes (figure 5.1). Les deux enclos étudiés disposaient d'une surface couverte d'herbe, d'un abri et d'une petite mare. Les deux enclos étaient facilement observables depuis le toit du laboratoire de la Ménagerie, lieu stratégique d'observation pour les pigeons (observation personnelle) et ces derniers y chapardaient des aliments (en particulier les graines et granulés). Le premier enclos était celui des capybaras qui abritait aussi des cygnes à cou noir et des Kamichi à collier (*Chauna torquata*). Dans cet enclos, l'alimentation était répartie dans 3 mangeoires et dans la mare. Le deuxième enclos accueillait les kangourous géants (*Macropus giganteus*) et les bernaches de Magellan (*Chloephaga picta*), les aliments étaient ici généralement

répartis dans une mangeoire dans l'abri et dans la mare, cet enclos dispose de plus de plantes sous lesquelles il était possible de se mettre à couvert.

La phase de diffusion a commencé le 21/04/2009 et s'est terminée le 22/05/2009. Un haut-parleur (Ibiza Pro T8 MINI 40W max), contrôlé par un expérimentateur à distance à l'aide d'une télécommande, était placé à proximité des zones de nourrissage des enclos. Trois types de séquences de cris étaient alternés selon les jours : goéland, corneille, et faucon crécerelle. Les séquences de cris duraient 30 secondes et étaient composées de quatre différents types de cris émis aléatoirement, chaque cri durant 7s. Les séquences de cris ont été composées à l'aide du logiciel Avisoft® SASLab Pro (Avisoft Bioacoustics). La séquence des cris de goélands comportait des cris de deux espèces de goéland répertoriées à Paris : le goéland argenté, *Larus argentatus*, et le goéland leucopnée, *Larus michahellis* (Le Maréchal & Lesaffre, 2000). Les deux autres séquences (corneille et faucon crécerelle) étaient monospécifiques. Huit séquences de cris d'un même prédateur étaient émises aléatoirement dans une période d'une demi-heure. Trois diffusions (une par jour) de chaque type de séquence avaient lieu dans chaque enclos avec ainsi 9 jours de diffusion par enclos.

Les données ont été collectées à partir de scans (Altmann, 1974) effectués juste avant et juste après les diffusions, ceci afin d'estimer le nombre de pigeons restés ou envolés. En plus de cela nous avons effectué des scans toutes les cinq minutes, ceci afin de suivre le mouvement des pigeons dans les deux enclos et l'éventuel impact sur leur fidélité. Ces scans étaient complétés par une prise de photographies systématiquement avant et après la diffusion des séquences (Casio Exilim EX –Z80 8.1 Mega pixels).

4.1.2. Effet de la diffusion de bruits d'envol et de cris de prédateurs sur la présence de pigeons

L'expérience précédente permettait de choisir le prédateur dont les cris étaient les plus efficaces en termes d'effarouchement afin comparer leur effet à celui de bruits d'envol de pigeons et de voir si la combinaison des deux amplifiait la réaction des oiseaux. Pour ce faire, des diffusions étaient effectuées dans les mêmes conditions que l'expérience précédente.

Des bruits d'envols ont été enregistrés dans la Ménagerie lors de l'effarouchement par l'approche de l'expérimentateur des pigeons attirés par le dépôt de graines (Marantz® PMD670 et micro Sennheiser® EMU 4535). Ils ont permis de créer trois sortes de séquences : envol (5s), cri+envol (7s), cri (7s). La première ne contenait que des bruits d'envols, la dernière était composée de cris du prédateur choisi à la suite de la première expérience (le plus efficace des trois types de cris), et la séquence cri+envol comprenait ces cris suivis d'un bruit d'envol. Chaque séquence était répétée trois fois à 3 minutes d'intervalle dans une plage de 10 minutes. Ces plages étaient diffusées successivement dans un ordre différent chaque jour, d'abord pendant 3 jours dans l'enclos des capybaras, puis pendant 3 autres dans l'enclos des kangourous.



Figure 5.1 : Zone d'étude dans la première expérience : en haut l'enclos des capybaras, en bas l'enclos des kangourous dans la Ménagerie du Jardin des Plantes.

4.2. Dans le Jardin Ecologique

Contrairement à la situation des pigeons dans la Ménagerie, le Jardin Ecologique représentait pour les pigeons une nouvelle situation de nourrissage. Durant les deux semaines précédant le début des expériences, les pigeons ont été nourris avec la même quantité de graines (1300 g de mélange de blé, petit pois et maïs) régulièrement à la même heure (10h) dans une parcelle de nourrissage préalablement définie (3.5 X 3.5 m), la parcelle de nourrissage était couverte d'herbes et de feuilles mortes ce qui rajoutait une contrainte : les pigeons étaient obligés de remuer l'herbe avec leurs becs afin d'atteindre les graines cachées sur le sol (figure 5.2). Après avoir atteint un effectif de plus de 50 pigeons à chaque agrainage, nous avons entamé les expériences en diffusant différents types de signaux de danger. Nous avons remarqué la présence de quelques pigeons bagués lors de cette expérience, qui provenaient donc de la population baguée à l'intérieur de la Ménagerie, mais le nombre de ces pigeons bagués présents dans cette zone n'a jamais atteint 5 pigeons à la fois.

Nous avons effectué trois expériences, après chacune de ces expériences les pigeons étaient nourris régulièrement toujours à la même heure pendant une semaine sans être perturbés. Lors des expériences, un seul test était effectué chaque jour, tous les tests duraient 30 minutes pendant lesquelles l'expérimentateur effectuait 16 scans (Altmann, 1974) de la parcelle agrainée à raison de 1 scan toutes les deux minutes en tenant compte du nombre de pigeons envolés et restés sur la parcelle de nourrissage observations confirmées par une prise de photos systématiquement avant et après la diffusion des séquences (Casio Exilim EX -Z80 8.1 Mega pixels).

4.2.1. Effet de la diffusion de bruits d'envol en présence ou en absence de congénères

Quatre pigeons achetés chez un éleveur ont été naturalisés par M. Voisin, taxidermiste du Muséum National d'Histoire Naturelle du Jardin des Plantes : trois pigeons en posture de nourrissage (tête vers le sol) et un pigeon en posture de vigilance (tête levée). La qualité du travail de l'empaillleur était telle que nous avons observé des comportements de cour envers nos pigeons empaillés et même des tentatives d'accouplements de quatre pigeons vivants avec trois de nos pigeons empaillés. Des bruits d'envol ont été enregistrés à partir de l'envol des pigeons s'approvisionnant dans la parcelle durant la phase d'habituation, ces envols ont été provoqués en effectuant une intrusion brusque dans la parcelle de nourrissage par l'expérimentateur (Marantz® PMD670 et micro Sennheiser® EMU 4535).

Afin de tester le comportement des pigeons devant deux informations sociales contradictoires (bruit d'envol et présence de pigeons ne s'envolant pas), nous avons effectué des diffusions des bruits d'envols (5 sec) durant 3 jours. Les séquences ont été diffusées d'une manière aléatoire, à raison de 4 diffusions chaque jour, ceci en présence et en absence des pigeons empaillés.

4.2.2. Effet de la diffusion de bruits d'envol et de cris de prédateurs

Le choix du signal diffusé a été basé sur les résultats des tests dans la Ménagerie et aussi sur les observations effectuées dans le Jardin Ecologique avant et pendant la familiarisation des pigeons à la parcelle de nourrissage. Nous avons choisi d'utiliser les cris de goélands et de corneilles. La fréquence d'observation et l'efficacité du signal dans les expériences dans la Ménagerie de ces deux espèces a déterminé le choix des cris utilisés.

Une semaine après la première expérience dans le Jardin Ecologique, nous avons effectué la seconde expérience qui consistait en la diffusion de quatre types de signaux: cris de goéland argenté (7 sec), cris de corneille (7 sec), bruit d'envol (5 sec) de cette population dans la parcelle de nourrissage et enfin les cris de

corneille combinés avec le bruit d'envol (7 sec). Huit séquences ont été diffusées d'une manière aléatoire chaque jour pendant deux jours non consécutifs, à raison de deux séquences de chaque signal.

4.2.3. Effet de la diffusion de cris d'alarme du merle noir

L'idée de cette expérience est venue suite à des observations personnelles dans le Jardin Ecologique d'envols brusques et précipités des pigeons, précédés par des cris d'alarme de merles noirs se trouvant dans les sous-bois du Jardin Ecologique. Ce phénomène s'est reproduit seulement deux fois durant la phase de familiarisation des pigeons à la parcelle de nourrissage avant le début des expériences. En plus des cris d'alarme, nous avons choisi de confronter les pigeons à des chants de merle noir afin de comparer les deux signaux, le chant jouant le rôle de signal contrôle, puisqu'il ne devrait pas être considéré comme un signal de danger par les pigeons.

Cette dernière expérience a débuté une semaine après la fin de la seconde. Deux types de signaux ont été utilisés : des séquences de différents chants (3,7 sec) et des cris d'alarme différents (3,5 sec) du merle noir ont été diffusées aléatoirement. En tout, six séquences ont été diffusées, trois de chaque type. Afin de déterminer la présence d'un effet d'habituation à ces signaux, nous avons effectué ces diffusions durant quatre jours successifs.



Figure 5.2 : Zone d'étude dans la seconde expérience : en premier plan les pigeons habitués à venir s'approvisionner dans une parcelle au Jardin Ecologique, en arrière plan la Ménagerie du Jardin des Plantes.

5. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SigmaStat 3.1. Nous avons utilisé des tests de chi-deux, pour comparer les effectifs de pigeons envolés et restés selon le type de signal diffusé dans la Ménagerie au niveau des deux enclos étudiés ou dans le jardin écologique. Les moyennes de latences et d'effectifs ont été comparées par des ANOVA, mais les données ne satisfaisant pas les conditions de normalité le test de Kruskal-Wallis a été utilisé. Quand une différence était détectée, des comparaisons 2 à 2 étaient effectuées grâce au test de Tukey pour les expériences dans la Ménagerie. Enfin un test de Wilcoxon a été utilisé pour comparer la latence du retour des pigeons en présence et en absence des pigeons empaillés dans la première expérience dans le Jardin Ecologique.

Résultats et Discussion

1. Dans la Ménagerie

1.1. Effet de la diffusion de cris de prédateurs sur la présence de pigeons dans un lieu habituel de nourrissage

Les diffusions de signaux acoustiques de présence de prédateurs entraînent des envols, le nombre de pigeons envolés diffère en fonction de la nature des cris diffusés. La diffusion des cris de prédateurs a entraîné des effets comparables dans les deux enclos, les diffusions aboutissant au maximum d'envol sont celles des cris de corneilles dans les deux enclos, ensuite les cris de goéland et en dernier lieu les cris de faucon crécerelle qui ont provoqué peu d'envols (figure 5.3). Les cris de corneilles sont donc choisis pour mener l'expérience suivante.

1.2. Effet de la diffusion de bruits d'envol et de cris de prédateurs sur la présence de pigeons dans un lieu habituel de nourrissage

Des différences apparaissent quand on compare la proportion d'individus s'étant envolés dans les quatre conditions. Les cris de corneilles provoquent toujours des envols, mais moins que ceux provoqués par la diffusion des bruits d'envol. La condition où les cris et les envols sont combinés est celle qui provoque l'envol de la plus grande proportion de pigeons présents (figure 5.4).

Résultats

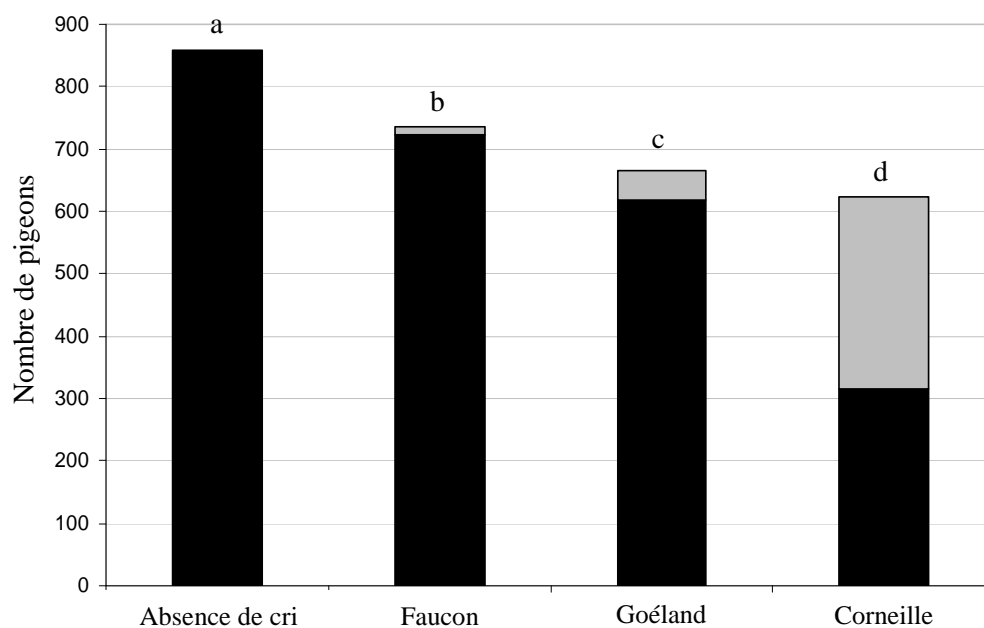


Figure 5.3 : Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions dans les deux enclos dans la première expérience. Des lettres différentes au dessus des histogrammes indiquent des différences significatives dans les proportions des deux réponses entre les diffusions (Chi-deux).

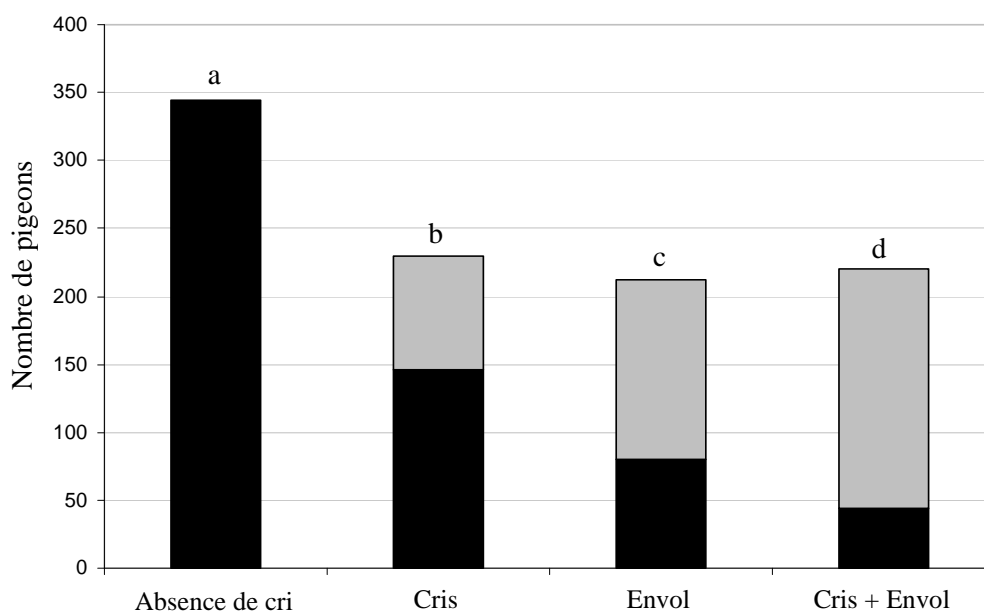


Figure 5.4 : Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions dans les deux enclos dans la seconde expérience. Des lettres différentes au dessus des histogrammes indiquent des différences significatives dans les proportions des deux réponses entre les diffusions (Chi deux).

Résultats

Aucune différence significative n'apparaît entre les temps de latence de retour après envol entre les conditions dans l'enclos des kangourous (Kruskal-Wallis, $ddl=2$, $p=0.267$). Dans l'enclos capybaras, une différence apparaît (Kruskal-Wallis, $ddl=2$, $p=0.029$), les individus reviennent dans l'enclos plus rapidement après la diffusion de cris seuls ($9 \pm 6s$) que celle des cris+envol ($54 \pm 23s$) (test de Tukey, $N=3$ $q=3.55$, $p<0.05$). Même si ces latences tendent à être supérieures dans l'enclos des kangourous ($99 \pm 34s$) par comparaison avec l'enclos des capybaras ($31 \pm 9s$), les différences entre les deux enclos ne sont pas significatives (Kruskal-Wallis, $ddl=5$, $p=0.073$).

3. Effet des diffusions sur la fidélité

Nous avons vu que les diffusions menaient à l'envol des individus, face à cette gêne, certains individus pourraient choisir de moins fréquenter ce site de nourrissage. De nombreux individus optaient effectivement pour cette option et évitaient l'enclos où ont lieu des diffusions. Parmi ces individus, une certaine part réorientait son activité vers l'autre enclos, cette réorientation s'effectue plus facilement dans le sens enclos kangourous vers enclos capybaras (figure 5.5).

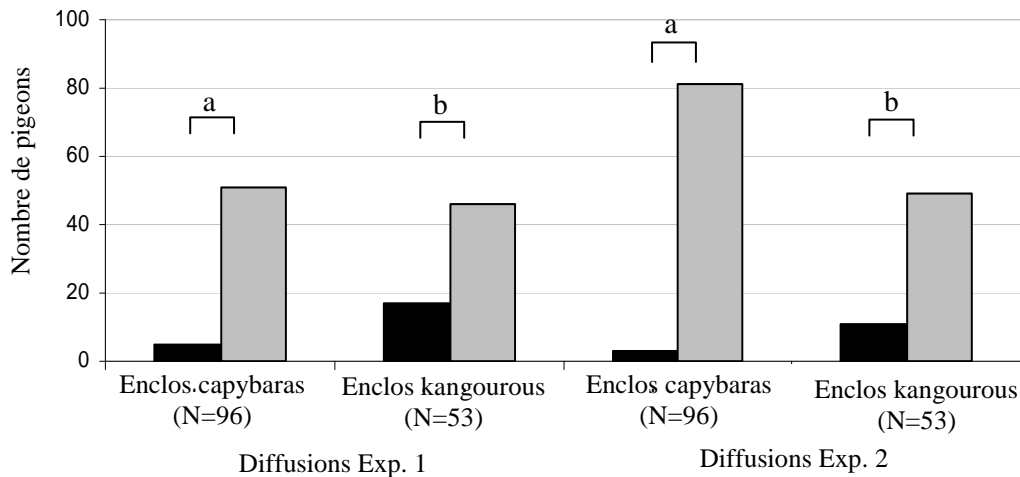


Figure 5.5 : Nombre d'individus dont la fréquentation de l'enclos où a lieu la diffusion diminue (en gris) et nombre d'individus qui en réponse aux diffusions transfèrent leur activité vers l'autre enclos (en noir), sur les 53 individus fréquentant l'enclos kangourous et les 96 individus fréquentant l'enclos capybaras. Des lettres différentes au dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre les proportions d'individus transférant leur activité (Chi-deux).

Résultats

Pour savoir si les individus les plus fidèles à chaque enclos (c'est-à-dire ceux qui y sont au moins 70% des jours) sont particulièrement affectés par les diffusions, on peut regarder comment évolue leur fréquentation de l'enclos lors des diffusions (Tableau 5.1). En comparant les deux enclos, on s'aperçoit que la tendance au départ définitif est moindre et que la tendance au maintien est plus élevée dans l'enclos capybaras (Chi-deux). De manière générale ces individus très fidèles le sont spécifiquement à un enclos (sauf deux des individus très fidèles à l'enclos kangourous qui sont présents plus de 40% des jours d'observations sur l'enclos capybaras).

Tableau 5.1 : Évolution de la fréquentation de chaque enclos lors des deux périodes de diffusion par les individus très fidèles (plus de 70% des jours) qui le fréquentent.

fréquentation de l'enclos :	Enclos des kangourous (N=5)			Enclos des capybaras (N=8)		
	Exp. 1.	Exp. 2.	Total	Exp. 1.	Exp. 2.	% total
augmentation ou maintien	0	0	0	2	3	5
diminution	5	2	7	6	5	11
arrêt	0	3	3	0	0	0

2. Dans le Jardin Ecologique

2.1. Effet de la diffusion de bruits d'envol et de cris de prédateurs sur la présence de pigeons dans un nouveau lieu de nourrissage

Les cris de goéland n'ont entraîné aucun envol, contrairement aux autres diffusions qui ont provoqué des envols plus ou moins importants; nous n'avons constaté aucune différence entre l'effet de la diffusion de bruit d'envol seul par rapport aux cris de corneille combinés aux bruits d'envol. La diffusion du bruit d'envol et les cris de corneilles combinés au bruit d'envol ont entraîné plus d'envols que les cris de corneilles seuls (figure 5.6)

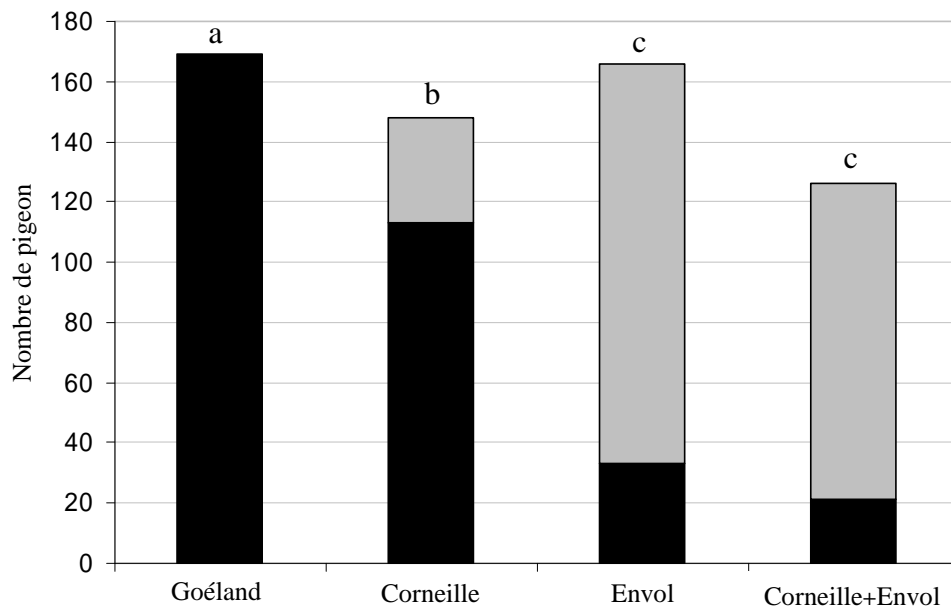


Figure 5.6 : Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions des cris de prédateur (corneille et goéland) et bruit d'envol seul et combiné avec les cris de corneille. Des lettres différentes au dessus des histogrammes indiquent des différences significatives dans les proportions des deux réponses entre les diffusions (Chi deux).

2.2. Effet de la diffusion de bruits d'envol en présence ou en absence de congénères naturalisés

Lors de la diffusion des bruits d'envols, les pigeons s'envolent systématiquement à chaque diffusion, que ce soit avec ou sans la présence congénères naturalisés. Nous n'avons pas trouvé de différence significative entre la proportion des pigeons envolés et restés avec ou sans la présence des congénères naturalisés ($X^2 = 0.9818$ d.l. = 1, $P = 0.3218$) (figure 5.7).

Après leurs envols, les pigeons reviennent sur la parcelle de nourrissage pour s'alimenter, le retour des pigeons en présence de congénères naturalisés a été plus rapide ($W = -21$; $p = 0,031$, test de Wilcoxon, $n = 6$) (figure 5.8).

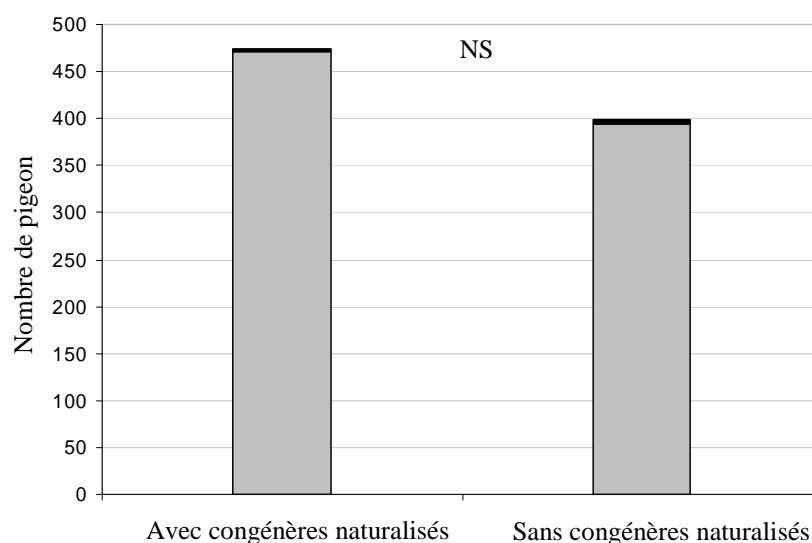


Figure 5.7. Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions du bruit d'envol seul en présence ou en l'absence des pigeons empaillés. (Chi deux).

Résultats

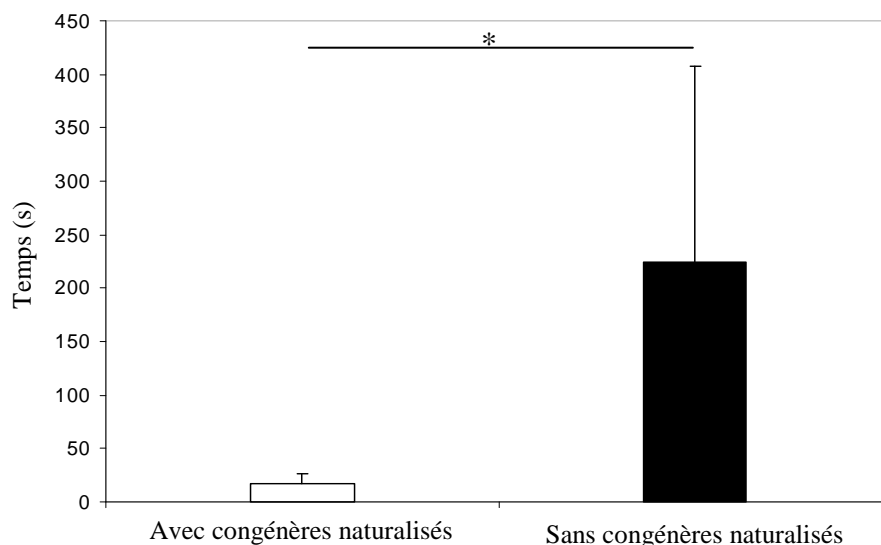


Figure 5.8. Comparaison du temps de latence du retour des pigeons après la diffusion des bruits d’envol en présence ou en l’absence des pigeons naturalisés (Wilcoxon).

2.3. Effet de la diffusion de cris d’alarme hétérosécifiques sur la présence des pigeons

On remarque un effet du signal diffusé (GLM : Est=-10.1722±0.5227, z=-16.16, $p < 2e-16$ ***) la diffusion des cris d’alarme de merle noir a provoqué plus d’envols que la diffusion de chants de cette espèce (figure 5.9). On constate aussi un effet du jour de diffusion sur la proportion de pigeons envolés de la parcelle de nourrissage (GLM : Est=-2.5279±0.1566, z=-16.14, $p < 2e-16$ ***) (Figure 5.10), ainsi qu’une interaction entre le signal diffusé et le jour de diffusion (GLM : Est=-2.1441±0.2006, z=-10.69, $p < 2e-16$ ***). Dans la plupart des diffusions le chant de merle noir a provoqué peu ou pas d’envol. Durant les deux premiers jours, les cris d’alarme ont provoqué cent pour cent d’envols, mais puisque les diffusions se sont déroulées durant 4 jours à raison de trois diffusions pour chaque signal, nous avons constaté un effet d’habituation à partir du troisième jour, les cris d’alarme de merle provoquaient de moins en moins d’envols (figure 5.11).

Résultats

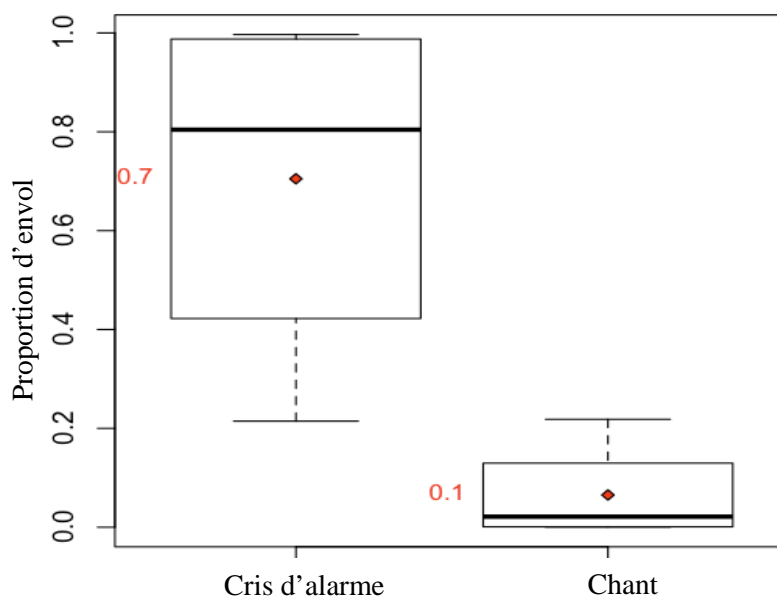


Figure 5.9 : Comparaison de la proportion d'individus envolés au moment des diffusions de cris d'alarme et de chant du merle noir. La barre noire correspond à la médiane, le point rouge à la moyenne (GLM).

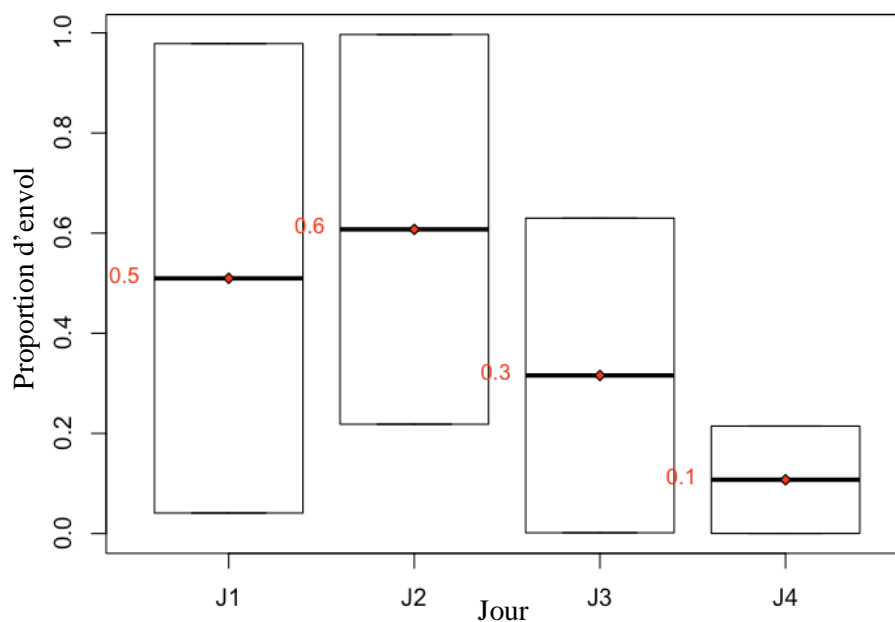


Figure 5.10 : Évolution dans le temps des proportions d'individus envolés au moment des diffusions des deux signaux (cris d'alarme et chant du merle noir) durant les quatre jours de l'expérience. La barre noire correspond à la médiane, le point rouge à la moyenne (GLM).

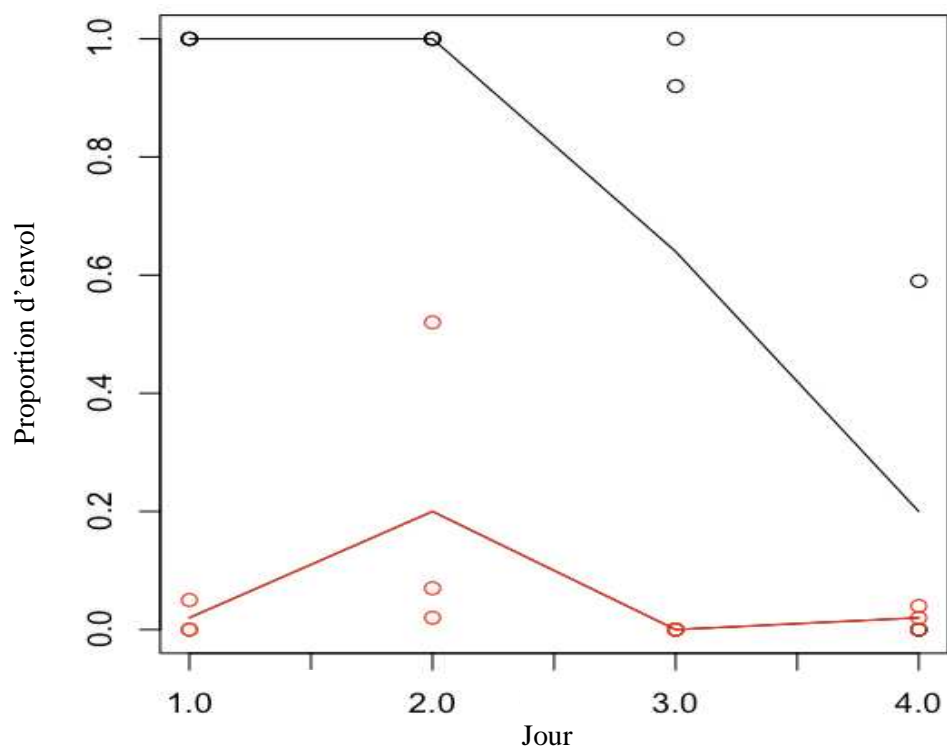


Figure 5.11 : Comparaison de l'évolution des proportions de pigeons envolés de la parcelle de nourrissage au moment de la diffusion de cris d'alarme et de chant de merle noir durant les 4 jours de diffusion (en rouge le chant et en noir les cris d'alarme). (GLM).

1. *Les réponses aux cris de prédateurs sur la présence des pigeons dans un lieu habituel de nourrissage*

Les différents cris entraînent l'envol d'un nombre variable d'individus, ce qui montre que les pigeons ont bien distingué ces cris et que ces derniers n'agissent pas simplement comme une stimulation sonore neutre.

Le cri de corneille est le plus efficace en termes d'effarouchement, par rapport aux deux autres cris testés. Ceci pourrait être lié à la fréquence de cette espèce dans l'entourage des pigeons (plusieurs couples nichent en effet dans le Jardin des Plantes), ils y sont ainsi régulièrement confrontés. Des attaques des corneilles contre les pigeons ont été observées régulièrement (observations personnelles). On peut aussi penser que les indices signalant la présence d'un prédateur ont une valeur qui augmente avec sa fréquence (et sa dangerosité). Ce type de phénomène a en effet déjà été montré chez le merle d'Amérique (*Turdus migratorius*) dont les comportements de protection du nid augmentent avec la fréquence de rencontre avec l'intrus (Knight & Temple, 1986).

2. *Effet du bruit d'envol sur la présence des pigeons dans un lieu habituel de nourrissage*

Le bruit d'envol est plus efficace (il provoque le départ de plus d'individus) que les cris seuls dans les deux enclos, ce qui semble montrer qu'il est bien reconnu en tant que tel, car au sein d'un groupe qui n'utilise pas de cris d'alarme vocaux (ce qui est le cas chez le pigeon biset), seul le départ des congénères peut signaler la présence d'une menace (Cresswell, 1994). Cette utilisation de bruit d'envol en un vrai signal d'alarme a été montré chez la Colombine longup (*Ocyphaps lophotes*) dont les plumes de vol sont modifiées, produisant ainsi des «sifflets» distinct pendant leur envol alarmé. Ces oiseaux s'envolent seulement après la diffusion de ces sifflets d'alarme, mais non après la diffusion d'un bruit d'envol sans alarme (Hingee & Magrath, 2009). Cette utilisation de bruit d'envol comme un signal d'alarme pourrait être une solution de substitution à l'absence de cris d'alarme chez les pigeons.

L'effet de la combinaison des deux types de signaux amène une réaction encore plus importante. L'association des deux signaux amène de plus un allongement

des latences de retour après envol ce qui indique la perception d'un risque plus important par rapport aux autres situations (Roth et al., 2008). Ceci pourrait être lié au fait que ce signal combine deux types d'informations, l'une personnelle représentée par les cris de corneille que chaque individu perçoit et la deuxième sociale, représentée par le bruit d'envol du groupe que chaque individu perçoit, mais aussi peut produire en même temps.

3. Effet des diffusions sur la fidélité des pigeons dans un lieu habituel de nourrissage

Les diffusions amènent la diminution de la fréquentation d'une part importante des utilisateurs de l'enclos. Mais ces individus ne réorientent pas tous leurs comportements de la même manière, on remarque ainsi que les transferts de fréquentation ont plus facilement eu lieu vers l'enclos capybaras et que les individus les plus fidèles à l'enclos capybaras ont eu une plus grande tendance à y rester, ce qui semble révéler une plus grande attractivité de cet enclos. Ceci pourrait être lié à la quantité plus élevée de nourriture qu'il contient (4 mangeoires contre 2 pour l'enclos des kangourous), mais d'autres facteurs influencent sûrement ce phénomène. Ainsi, l'enclos kangourous contient une large zone de sous-bois qui permet aux animaux de s'abriter d'un éventuel prédateur aérien, ce qui pourrait réduire le taux de réponse des pigeons aux diffusions de cris, mais aussi limiter le recrutement local par manque de visibilité. L'enclos kangourous est de plus à proximité du lieu de dépôt de litière usagée et de débris alimentaires où de nombreux pigeons viennent s'alimenter et s'envolent très régulièrement à cause du passage de véhicules et de soigneurs, cette confrontation plus régulière avec les sons d'envols signalant une menace pourrait en partie expliquer l'efficacité supérieure des diffusions de bruits d'envols seuls sur les autres dans cet enclos. Ces deux enclos présentent donc des contraintes et des opportunités distinctes, et les pigeons ajustent leurs comportements à ces éléments environnementaux. Dans la comparaison de ces deux enclos, il ne faut pas non plus négliger la forte différence d'effectifs qui peut influencer les comportements. Elles auraient notamment pu causer des différences de latences de retour après

envol dans les deux enclos, car les plus grands groupes, grâce à la dilution du risque, sont supposés retourner plus rapidement sur le lieu d'approvisionnement après une alerte (Cresswell, 2000). Si cet effet n'apparaît pas ici c'est sans doute aussi à cause des fortes dissemblances entre enclos.

4. Effet de la diffusion de cris de prédateur et des bruits d'envol sur la présence des pigeons dans un nouveau lieu de nourrissage

Les résultats obtenus sur l'effet des signaux diffusés ont montré une grande similitude avec celles obtenues dans la Ménagerie, le bruit d'envol et les cris de corneilles combinés avec le bruit d'envol ont donnés des réponses importantes, ceci en générant un maximum d'envols de pigeons, les cris de corneille seuls ont également provoqué des envols, bien que moins nombreux ; la présence d'un couple de corneilles en permanence dans le jardin écologique a peut-être maintenu cette sensibilité envers ce type de cri bien qu'il ne soit pas forcément suivi par une attaque réelle. Les cris de goélands n'ont quasiment pas provoqué d'envol contrairement aux diffusions dans la Ménagerie ; les goélands n'étant pas observés dans le jardin écologique durant la totalité de l'expérience, ceci peut expliquer la réponse négative des pigeons à ce signal.

5. Effet de bruit d'envol et la présence de congénères sur la présence des pigeons dans nouveau lieu de nourrissage

Dans la première expérience, les deux informations présentées aux pigeons ont été exclusivement sociales (bruit d'envol et présence de congénères naturalisés) ; la présence simultanée de ces deux informations créait une situation contradictoire. Nous avons constaté que les bruits d'envols diffusés ont provoqué un envol quasi total des pigeons à chaque diffusion que ce soit avec ou sans la présence des pigeons naturalisés ; la valeur informative du bruit d'envol, qui peut être fourni par l'ensemble du groupe, peut expliquer l'efficacité de ce signal dans l'envol des pigeons. Le faible effet des pigeons naturalisés peut être expliqué par le fait que ces pigeons naturalisés sont en minorité par rapport aux autres et pourraient être considérés comme des pigeons retardataires. Par contre, la présence de ces congénères naturalisés qui ne s'envolaient pas après la diffusion des bruits

d'envol a accéléré le retour des pigeons sur la parcelle de nourrissage par rapport à leur retour sans la présence des pigeons empaillés (figure 5.8). On peut supposer un effet de recrutement local : les pigeons quand ils quittent la parcelle de nourrissage après la diffusion, se perchent sur les arbres de la Ménagerie en ayant toujours un accès visuel à la parcelle de nourrissage, qui redevient attrayante avec la présence des pigeons empaillés en train de «se nourrir». Ces pigeons empaillés peuvent aussi avoir un effet rassurant : leur présence rend plus probable une absence de prédateur.

6. Effet de la diffusion de cris d'alarme hétérospécifiques sur la présence des pigeons dans un nouveau lieu de nourrissage

L'environnement des pigeons dans le Jardin des Plantes abrite une variété de passereaux qui partagent l'espace avec les pigeons, les oiseaux sont amenés à utiliser toutes sortes d'information pouvant aider à détecter toutes formes de prédation. Plusieurs études ont suggéré la possibilité d'une utilisation interspécifique des cris d'alarme chez les oiseaux (Marler 1957; Haftorn, 2000; Caro, 2005). La suggestion de Marler (1957) était basée sur l'étonnante similitude des cris d'alarmes aériennes entre plusieurs passereaux européens, ce qui pourrait faciliter la communication entre les espèces. Dans une expérience dans laquelle des cris d'alarme ont été diffusés, Møller (1988) a constaté que les moineaux (*Passer spp.*) fuient à l'écoute des cris d'alarme de mésange charbonnière (*Parus major*).

Les résultats de l'expérience de diffusion de cris d'alarme de merle noir suggèrent que les pigeons du Jardin des Plantes, bien que n'appartenant pas au même ordre, peuvent néanmoins utiliser ces cris d'alarme afin de détecter la présence de prédateurs potentiels, alors que les pigeons eux-mêmes n'émettent aucun cri d'alarme. L'échange d'information semble donc être à sens unique, seuls les pigeons en sont bénéficiaires, mais les merles à leur tour peuvent utiliser le bruit d'envol des pigeons comme un indice de présence d'un prédateur. En même temps, les chants des merles noir n'ont pas cet effet, les séquences de chant diffusé ont provoqué très peu ou pas du tout d'envols. On peut se demander

comment les pigeons arrivent à reconnaître les cris d'alarme des merles. Il est probable peut supposer que ceci serait probablement dû à un apprentissage associatif.

Constatant que ces cris d'alarme ne sont pas suivis par l'apparition ou l'attaque d'un prédateur à proximité (tels que les corneilles), les pigeons réagissent de moins en moins après le deuxième jour de diffusion de ces cris d'alarme, pouvant être considérés comme de faux cris d'alarme. Beauchamp & Ruxton (2007) ont montré que lorsque des erreurs d'appréciation de prédation par des détecteurs se produisent, la vigilance contre les prédateurs peut diminuer avec une moindre dépendance à la détection collective ; dans de tels cas, la diminution de la vigilance est nécessaire pour s'assurer que les individus peuvent obtenir de la nourriture à un taux suffisamment élevé pour compenser le temps et l'énergie gaspillés lors des fausses alarmes.

Les fausses alarmes peuvent être un événement ordinaire, comparativement avec des attaques réelles: par exemple, Kahlert (2006) dans son étude sur les oies cendrées (*Anser anser*) a signalé que plus de 40% des envols étaient dus à des fausses alarmes, ce chiffre était de plus de 75% dans une étude sur les chevaliers gambettes (*Tringa totanus*), dans une étude réalisée par Cresswell et al. (2000).

7. Utilisation de l'information sur la présence de prédateurs

Lors de la première expérience dans la Ménagerie il n'est pas possible de déterminer quels individus prennent leur décision de départ en fonction de leur information personnelle (en entendant le cri) ou en fonction de l'information sociale fournie par l'envol. Pour Cresswell et al. (2000), dans les groupes de chevaliers gambette (*Tringa totanus*), on peut opposer au cours d'une attaque donnée les « détecteurs » de la menace aux « suiveurs » qui ne répondent pas à la présence du prédateur, mais à l'envol des congénères. On pourrait ainsi dire que les « détecteurs » utilisent leur information personnelle alors que les suiveurs utilisent l'information sociale involontaire. En confrontant tous les individus directement à l'information sociale, comme nous l'avons fait en diffusant directement des bruits d'envol, on s'affranchit de la distinction entre ces deux

Discussion

classes. La supériorité de l'envol en termes d'effarouchement semble indiquer que l'impact de l'information sociale dépasse celui de l'indice direct de présence de prédateur. Néanmoins cet effet n'est pas absolu (pas de réponse de tous les individus à chaque fois). Le fait que la combinaison des deux signaux amène une réponse encore plus forte pourrait signifier que certains individus répondent plutôt à un type d'information plutôt qu'à l'autre (et donc qu'un maximum d'individus répondent quand les deux signaux sont diffusés). Mais ceci pourrait aussi s'expliquer en termes de niveau de menace, les deux informations se cumulant alors. Lima (1994) suggère que pour limiter le risque et donc le coût de suivre un individu qui s'envole sans lien avec un danger potentiel, les individus ne prennent la décision de s'envoler que quand plusieurs congénères l'ont fait consécutivement. Il est possible qu'au-dessus d'un certain nombre d'envols, les envols supplémentaires n'aient pas d'impact et que la perception du risque nécessite une information de nature différente.

Acquérir un nouveau type d'information est surtout pertinent dans le cas où l'information initiale est ambiguë, ce qui peut-être le cas avec certains envols, comme l'a prouvé Davis (1975) en montrant que seuls des envols brusques étaient porteurs d'une information de danger. Cette hypothèse semble confortée par le fait que les pigeons ont régulièrement adopté des postures de vigilance pendant les diffusions, postures dont l'objectif est justement de faciliter la prise d'information dans le milieu. Ceci serait cohérent avec l'idée qu'un individu ne copiera la décision de son congénère (en l'occurrence l'envol) que s'il juge que les indications se prêtent à cette décision (Giraldeau et al., 2002). L'envol d'un individu en bas de la hiérarchie sociale pourrait ne pas être un indicateur fiable de danger. Pour vérifier ces hypothèses, il apparaît ainsi important de se pencher non seulement sur les envols, mais aussi sur la prise de posture de vigilance et éventuellement sur la hiérarchie.

L'efficacité du bruit d'envol seul ou combiné laisse à suggérer que ce type de signal peut être considéré comme un indice fiable vu qu'il a provoqué un maximum d'envols à chaque fois dans toutes les situations où il a été utilisé. La situation de nourrissage a été intrinsèquement différente dans le Jardin

Discussion

Ecologique, cette partie du Jardin des Plantes est une nouvelle situation de nourrissage que les pigeons ont intégré très rapidement comme un site à visiter régulièrement. Au-delà de cette différence, les pigeons dans les expériences ont répondu presque de la même manière surtout en ce qui concerne les signaux de danger issus d'une information sociale (bruit d'envol), ce qui permet de suggérer que dans une situation de nourrissage habituelle ou non la valeur informative d'un indice fiable et son impact restent inchangés.

Bien que le milieu devienne de plus en plus risqué avec l'apparition des signaux indiquant la présence de danger, que ces informations soient personnelles ou bien sociales, les pigeons reviennent à chaque fois afin de s'alimenter. En termes de coût et bénéfice, on peut supposer que dans la Ménagerie, il existe un effet majeur de fidélisation des pigeons à certains enclos (voir chapitre III). La présence de différents signaux de danger n'a pas amené les pigeons à quitter totalement cette zone, mais plutôt à effectuer des vols précipités, pour ensuite revenir après s'être assurés que le site de nourrissage était de nouveau sûr. Nous avons constaté le même effet dans le Jardin Ecologique malgré que la parcelle de nourrissage représente une nouvelle situation d'approvisionnement. Ceci peut indiquer une forme d'adaptation rapide des pigeons afin de répondre avec des stratégies anti prédation en se basant sur une détection efficace des prédateurs en utilisant différents types d'informations.

Conclusion

Conclusion

Nous avons dans ces expériences provoqué artificiellement des signaux de dangers (cris de prédateurs, bruit d'envol et cris d'alarme), auxquels les pigeons ont répondu de façon variable. Les pigeons adaptent leur réponse aux signaux de danger selon l'occurrence du prédateur dans l'environnement, sa dangerosité et la nature du signal qui peut être issu d'une information personnelle ou sociale. La présence permanente des corneilles dans le Jardin des Plantes amène une réponse systématique à la diffusion de ces cris, ceci est accentué par la combinaison de ces cris avec le bruit d'envol.

Dans une perspective d'effarouchement, il faudrait donc considérer un cumul de signaux variés, car les oiseaux semblent rechercher des informations complémentaires suite à la perception de signaux ambigus. Si cette hypothèse s'avérait exacte, des protocoles alliant des signaux comportant deux types d'informations (personnelle et sociale) et deux types de modalités sensorielles (l'ouïe et la vision) pourraient être particulièrement efficaces, avec par exemple un leurre visuel de prédateur associé à son cri suivi par un bruit d'envol brusque. Afin de maximiser l'efficacité d'un effarouchement, des indices variés de présence de prédateurs en modifiant l'aspect, le type, la modalité, la durée et la fréquence des indices peuvent pallier le fait que les pigeons s'habituent très rapidement et reviennent se nourrir dans les enclos des animaux captifs.

Si un individu se comporte par erreur comme si une menace était réelle, cela pourrait déclencher un comportement similaire d'autres congénères. Tout départ d'une parcelle de nourrissage causé par les fausses alarmes est susceptible d'être coûteux en termes de dépense énergétique et de perte de temps à se nourrir. Les fausses alarmes ont été étudiées chez plusieurs espèces et représentent une proportion étonnamment élevée de toutes les alarmes. Des alarmes attribuées à des signaux non menaçants, telles que les espèces non prédatrices, ou à une cause inconnue ont été répertoriées chez des groupes d'oiseaux formés par des espèces insectivores mixtes (Morse, 1970 ; Munn, 1986), et chez d'autres espèces d'oiseaux (Gyger et al., 1987; Cresswell et al., 2000 ; Kahler, 2006 ; Rogers et al.,

Conclusion

2006). Il demeure incertain si le fait de se mettre en groupe provient à l'origine principalement d'une adaptation d'alimentation (Murton, 1971), ou si la protection contre la prédation a été impliquée dans son évolution (Lazarus, 1972). Les décisions adaptatives d'approvisionnement fournissent des informations sur la façon dont un animal perçoit son environnement (Stephens & Krebs, 1986). Ces décisions permettent ainsi de comprendre comment les individus s'approvisionnant font le compromis entre l'alimentation et la sécurité.

Chapitre VI
Adaptation des pigeons à
la modification
quantitative de la
nourriture disponible

Introduction

Introduction

Les écologistes formalisent les différents comportements d'approvisionnement en utilisant des modèles mathématiques qui décrivent les comportements en terme de coûts et de bénéfices des différentes décisions. Ils peuvent alors prédire quelle est « la meilleure » décision pour des animaux s'approvisionnant en groupe, basée sur une combinaison de gros bénéfices et de coûts minimes. Cette approche est généralement connue sous le nom de « optimal foraging theory », ou théorie de l'approvisionnement optimal qui tente de déterminer les comportements optimaux d'approvisionnement, autrement dit, elle prédit ce que les individus devraient faire pour optimiser leurs taux de prises alimentaires (Charnov, 1976).

La distribution idéale libre « ideal free distribution » exprime le nombre relatif des individus qui s'approvisionnent dans chaque parcelle de nourrissage ; ce nombre devrait correspondre à la quantité relative de ressources obtenues. Elle exprime aussi l'idée que les individus tendent à optimiser l'apport énergétique en se rendant ou en restant dans une parcelle de nourrissage où ils peuvent atteindre le plus haut gain possible en nourriture, qui, si deux parcelles de nourrissage offrent le même type de nourriture, désigne le plus haut taux de prélèvement possible offert par l'une des deux parcelles de nourrissage.

Fretwell et Lucas (1970) expliquent la distribution idéale libre par la sélection de l'individu de son habitat selon des critères de « qualité » dans le but d'optimiser son succès. Comme chaque individu fait pareil, la « qualité » d'un habitat dépend du nombre d'individus qui l'habite. La théorie de la idéale distribution libre prédit qu'une diminution de la quantité de nourriture entraîne typiquement une diminution de la taille du groupe (Pulliam & Caraco, 1984). Cependant, bien que ces théories soient largement acceptées, les expériences sur ce sujet sont bien rares, à l'exception de quelques études qui ont été menées sur des groupes d'individus de petite taille et/ou en captivité (Feare & Inglis, 1979; Barnard, 1980; Theimer, 1987), et ont rarement inclus les effets combinés de la quantité de la nourriture et sa distribution (Schluter, 1982; Pulliam & Caraco, 1984).

L'approvisionnement en groupe peut influencer le taux de découverte des parcelles de nourrissage dans des environnements temporellement et spatialement

Introduction

incertains (Krebs et al., 1972), mais peut aussi conduire à augmenter la compétition intraspécifique, en particulier lorsque la nourriture est limitée (Baker et al., 1981; Milinski & Parker, 1991). Les membres d'un groupe sont susceptibles de réagir différemment aux variations des conditions de l'approvisionnement alimentaire. Dans les situations les plus compétitives, par exemple, regroupement en masse ou sources de nourriture éphémère, le coût de se mettre en groupe doit être élevé pour les individus subordonnés, qui sont moins efficaces que les dominants dans ce genre de situation (Hogstad, 1988; Milinski & Parker, 1991).

L'approvisionnement en groupe peut cependant améliorer l'efficacité de la recherche de nourriture. Les oiseaux dépendent souvent de leurs congénères pour apprendre des informations sur les nouvelles sources de nourriture (Mason & Reidinger, 1981; Turner, 1964) ou sur les sites où la nourriture se trouve (Krebs, 1973; Krebs, MacRoberts & Cullen, 1973; Ward & Zahavi, 1973); ceci dans les situations où la nourriture est assez disponible pour l'ensemble du groupe. La compétition pour la nourriture est essentiellement liée à l'abondance et/ou à la distribution des ressources (Wrangham 1980; Schluter 1982; Pulliam & Caraco 1984). De même, une source de nourrissage offrant une nourriture groupée permet à moins d'individus d'exploiter cette source qu'une source de nourrissage fournissant de la nourriture dispersée (Goss-Custard et al. 1992).

On suppose que les organismes préfèrent des tâches qui demandent moins d'effort à celles qui demandent beaucoup d'effort (Hull, 1943). La décision de rejoindre un groupe d'individus se ferait donc par rapport à la taille du groupe à rejoindre et à la quantité de nourriture disponible pour l'ensemble du groupe, car l'effort fourni lors d'un approvisionnement en présence d'une compétition n'est pas le même selon la taille du groupe et la qualité de la parcelle de nourrissage visitée. Bien que les animaux préfèrent généralement exercer moins d'effort pour obtenir de la nourriture.

Nous avons créé artificiellement des situations d'approvisionnement fluctuantes. Les expériences menées ont été basées sur l'hétérogénéité du site de nourrissage pour déterminer l'effet des variations de la disponibilité quantitative de la

Introduction

nourriture sur le comportement de recherche de nourriture d'un groupe de pigeons. Plus précisément, nous avons étudié le comportement d'approvisionnement des pigeons dans une parcelle de nourrissage fournissant une quantité variable de nourriture, ceci pour voir si les pigeons s'adaptaient à cette situation ; dans ce cas, la quantité de nourriture devrait influencer le nombre d'individus présents ainsi que leur tendance à y rester plus ou moins longtemps.

Matériels & méthodes

1. Sujets, lieu de l'étude et procédure

Nous avons étudié le comportement d'approvisionnement d'une population vivant en périphérie de la Ménagerie du Jardin des Plantes sur une parcelle de 3x3m (figure 6.1) sur laquelle les pigeons étaient régulièrement nourris à la même heure (9h30) avec des grains de maïs (*Zea mays*). D'abord, les pigeons étaient habitués à venir s'approvisionner dans la parcelle de nourrissage pendant 18 jours, en agrainant toujours à la même heure avec la même quantité de nourriture : 1 volume de graines dans une bouteille en plastique d'un litre et demi qui contenait environ 3600 graines ($\approx 1116\text{g}$), les besoins journaliers des pigeons étant d'environ 30 g de céréales par individu (Murton *et al.* 1972a). À plusieurs reprises, ce lieu a servi de parcelle de nourrissage pour tester les pigeons, ceci avec des périodes où elle n'était pas agrainée avoisinant 6 mois. Nous avons choisi de nourrir les pigeons exclusivement avec des graines de maïs pour faciliter le comptage des graines restantes sur la parcelle de nourrissage lors des tests. La parcelle de nourrissage était couverte d'herbe et de feuilles mortes, ceci rendait l'obtention des graines plus difficile et nécessitait beaucoup d'effort, les pigeons devant chercher les graines cachées sous les feuillages en remuant le sol avec leur bec.

Après avoir habitué plus de quarante pigeons à la fois à venir régulièrement sur la parcelle de nourrissage pour se nourrir, nous avons commencé les tests en répandant aléatoirement une quantité variable de graines sur la parcelle de nourrissage ; soit $\frac{1}{2}$ volume (7 jours), soit 1 volume (7 jours), soit 2 volumes de graines (7 jours), sachant un volume devrait fournir assez de nourriture pour environ 36 pigeons.

Le nombre de pigeons présents dans la parcelle est noté toutes les 2 minutes pendant $\frac{1}{2}$ heure. La vitesse de consommation des graines est estimée grâce au nombre de graines restant sur la parcelle (approché par le comptage des graines sur 1m^2), après deux minutes de présence des pigeons suite au dépôt, puis après quatre minutes de présence supplémentaires. Ces comptages nécessitent de repousser les pigeons de la parcelle afin d'y accéder. Le temps de retour des individus après cette perturbation, ainsi que tous les temps d'envol et de retour du

Matériels & Méthodes

groupe dans la parcelle sont notés. La présence éventuelle d'individus bagués est elle aussi consignée.

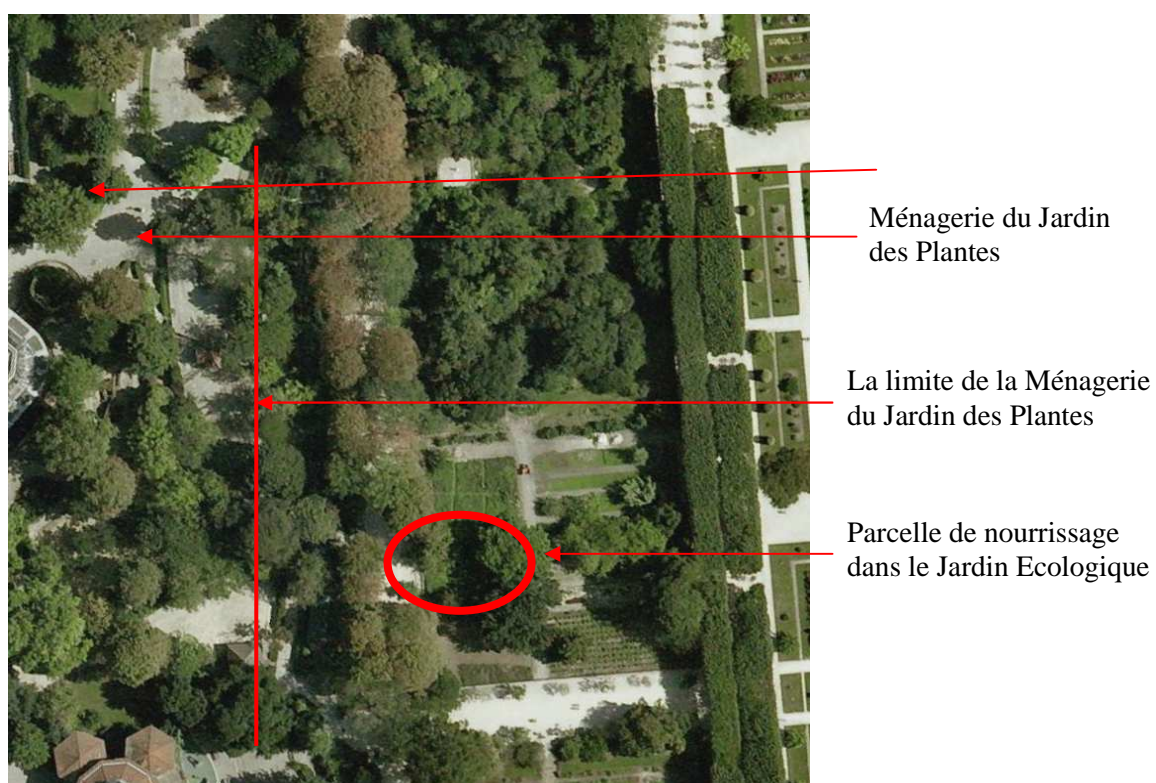


Figure 6.1 : Photographie aérienne de la parcelle de nourrissage utilisé pour l'étude dans le Jardin Ecologique du Jardin des Plantes (Google Earth)

2. Analyses statistiques

Nous avons utilisé une analyse de variance ANOVA à deux facteurs pour des mesures répétées pour comparer le nombre de pigeons présents sur la parcelle de nourrissage pour les trois traitements (agrainage de deux, un ou un demi-volume(s) de graines) lors des différents scans, ceci en utilisant des tests de Tukey pour les comparaisons deux à deux.

Des tests d'ANOVA pour des mesures répétées à un facteur et des tests de Friedman lorsque les données ne suivaient pas la loi de la normalité ont été utilisés pour comparer le temps de latence de retour des pigeons sur la parcelle de nourrissage des trois traitements après les deux comptages (qui nécessitaient l'intrusion de l'expérimentateur afin de compter le nombre de graines restées sur le sol) en utilisant aussi des tests de Tukey pour les comparaisons deux à deux.

De même, des tests d'ANOVA pour des mesures répétées à un facteur ont été effectués pour comparer le nombre de graines restées sur la parcelle de nourrissage lors des comptages des trois traitements.

Résultats & discussion

Résultats

L'analyse de variance ANOVA à deux facteurs pour des mesures répétées montre un effet du volume de graines livré aux pigeons ($F_{2,335}=21.089$, $p<0.001$). L'ANOVA révèle aussi un effet significatif des scans ($F_{15,335}=31.288$, $p<0.001$), et une interaction significative entre le volume de graines livré et les scans ($F_{30,335}=1.860$, $p=0.007$).

Le test post-hoc de Tukey montre que le fait de varier aléatoirement la quantité journalière de graines a influencé la présence des pigeons se nourrissant sur la parcelle de nourrissage durant la demi-heure du test ; on note une diminution du nombre moyen de pigeons présents sur la parcelle de nourrissage lorsque nous avons livré deux volumes de graines, ceci par rapport à la quantité standard c'est-à-dire un volume (Test de Tuckey, $q=7.806$, $p<0.05$), et aussi par rapport à un demi-volume de graines livré (Test de Tuckey, $q=8.095$, $p<0.05$). Par contre, nous n'avons pas noté de différences significatives entre le nombre moyen de pigeons s'approvisionnant sur la parcelle de nourrissage lorsqu'un demi-volume et un volume de graine étaient livré aux pigeons (Test de Tuckey, $q=0.286$, $p<0.977$). (Figure.6.2).

Les comparaisons deux à deux du test de Tukey montrent une baisse significative à deux reprises du nombre de pigeons présents sur la parcelle de nourrissage après la deuxième et la sixième minute après agrainage (c.-à-d. après les deux intrusions nécessitées par le comptage des graines) pour la situation « deux volumes » par rapport aux deux autres situations. Les pigeons quittent quasi-définitivement la parcelle de nourrissage après 14 minutes de l'agrainage dans la situation deux volumes, par contre ils restait toujours quelques pigeons sur la parcelle de nourrissage dans la situation « un volume » et « demi-volume », aucune différence significative dans le nombre de pigeons entre le traitement « un volume » et celui de « demi-volume » n'est notée au cours des différents scans (voir la Figure 6.3 pour les comparaisons détaillées durant les 16 scans).

L'expérimentateur avait effectué deux comptages qui nécessitaient son intrusion à l'intérieur de la parcelle de nourrissage, les pigeons s'envolaient donc à chaque comptage. Pendant le premier comptage, nous avons trouvé une différence

Résultats

significative dans la latence du retour des pigeons entre les trois types d'agraining (Friedman, $\chi^2=9.333$, $p=0.006$), le test de Tukey montre une seule différence significative entre le temps de latence du traitement avec $\frac{1}{2}$ volume et celui avec 2 volumes. (Tukey, $q=4.082$, $p<0.05$) (Figure 6.4a).

Durant le second comptage, l'ANOVA à un facteur pour des mesures répétées indique un effet du type de l'agraining sur le temps de retours des pigeons sur la parcelle de nourrissage ($F_{2,12}=10.056$, $p=0.018$). Le test de Tukey montre qu'il n'y a pas de différences significatives dans le temps de latence entre l'agraining avec un volume et celui de demi-volume (Tukey, $q=0.0117$, $p>0.05$). Par contre, le temps de latence du retour des pigeons sur la parcelle de nourrissage a été supérieur lors de l'agraining de deux volumes à celui d'un seul volume (Tukey, $q=6.246$, $p=0.016$) et aussi à celui d'un demi-volume de graine (Tukey, $q=5.621$, $p=0.024$) (Figure 6.4b).

Lors du premier comptage, nous avons constaté un effet du type de d'agraining sur le nombre de graines restées sur la parcelle de nourrissage (ANOVA, $F_{2,17}=8.357$, $p=0.007$). Le nombre de graines non consommé par les pigeons était plus important lors de l'agraining avec 2 volumes par rapport à celui d'un volume (Tukey, $q=4.965$, $p=0.014$) et par rapport à celui d'un demi-volume (Tukey, $q=5.048$, $p=0.013$). Par contre, nous n'avons pas constaté de différence significative entre le nombre de graines restantes sur la parcelle de nourrissage lors de l'agraining d'un volume et d'un demi-volume de graines (Tukey, $q=0.0825$, $p>0.05$) (figure 6.5a).

Enfin, lors du second comptage, aucune graine n'a été trouvée sur la parcelle de nourrissage lors de l'agraining d'un ou d'un demi-volume de graine ; contrairement à l'agraining de deux volumes où une quantité assez importante de graines était restée sous l'herbe et les débris végétaux. En effet, la quantité distribuée (2 volumes) permet de remplir les besoins quotidiens d'environ 73 pigeons, soit quasiment le double de l'effectif moyen présent (figure 6.5b).

Enfin, la quantité livrée aux pigeons lors de l'agraining d'un volume ou d'un demi-volume de graine est presque égale ou inférieure au besoin quotidien en

Résultats

graines par pigeon, alors que lors de l'agrainage de deux volumes de graines la consommation moyenne par pigeon est au-dessus de leur besoin quotidien (figure 6.6).

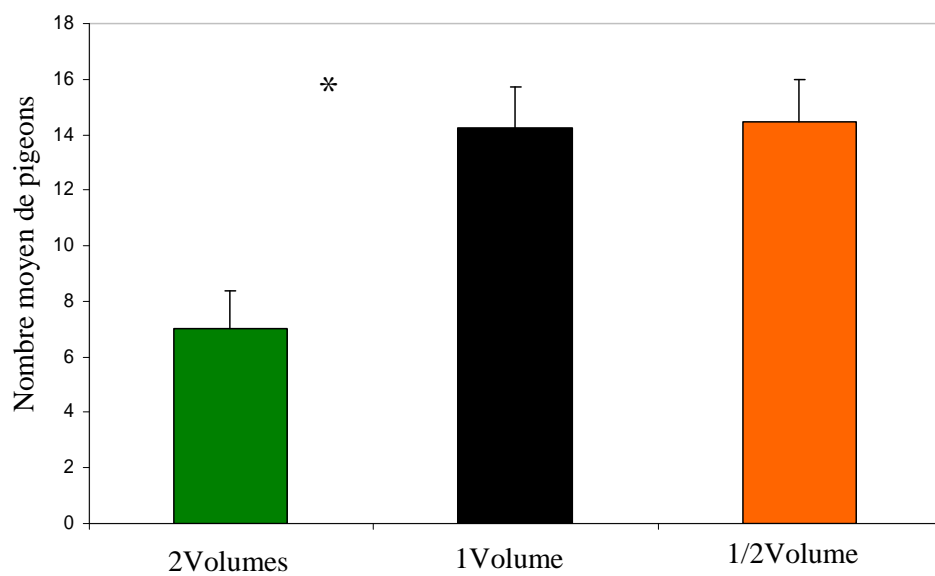


Figure 6.2 : Nombre moyen de pigeons en fonction du volume de graines déposé sur la parcelle de nourrissage.

Résultats

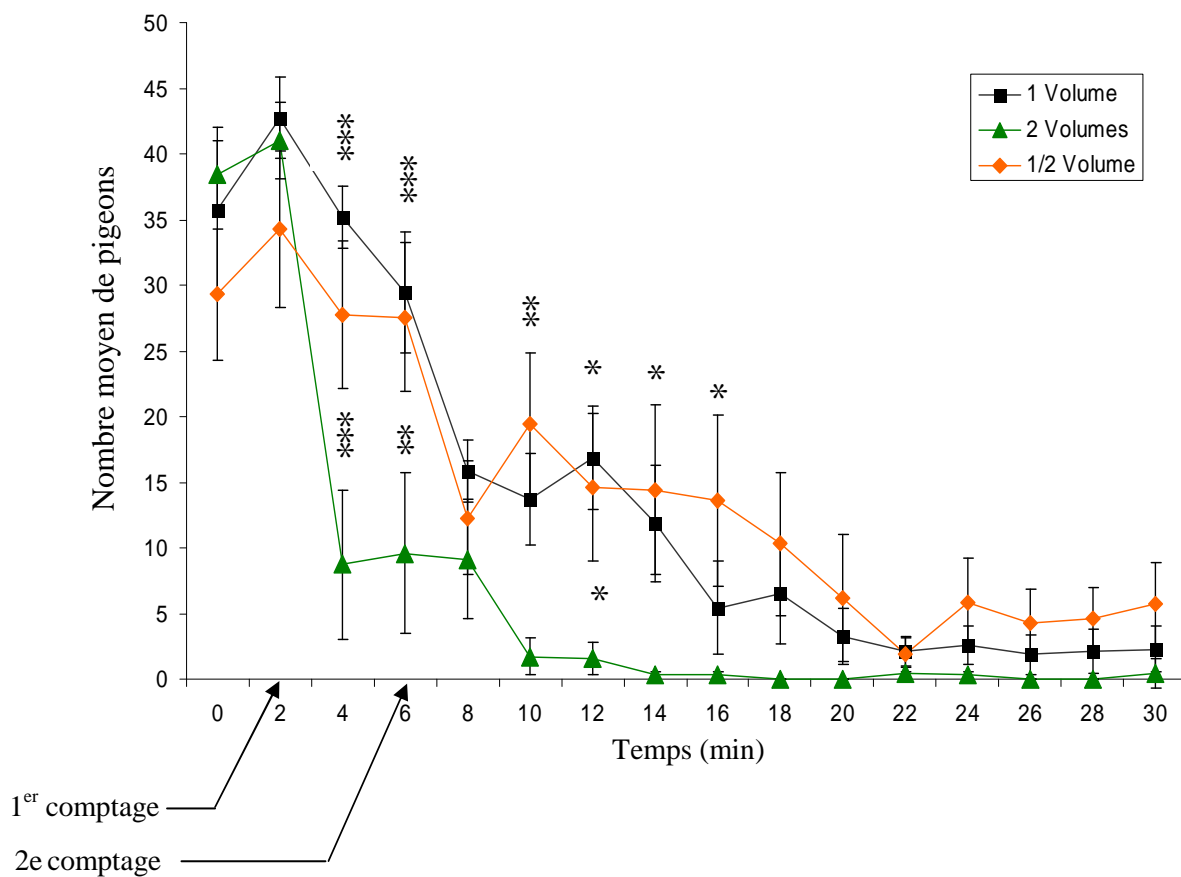


Figure 6.3 : Nombre moyen de pigeons par scan en fonction du volume de graines déposées. Les étoiles sur les trois courbes correspondent à la différence entre 1re et la 3e courbe, les étoiles entre deux courbes correspondent à la différence entre ces deux courbes. (Test de Tukey).

Résultats

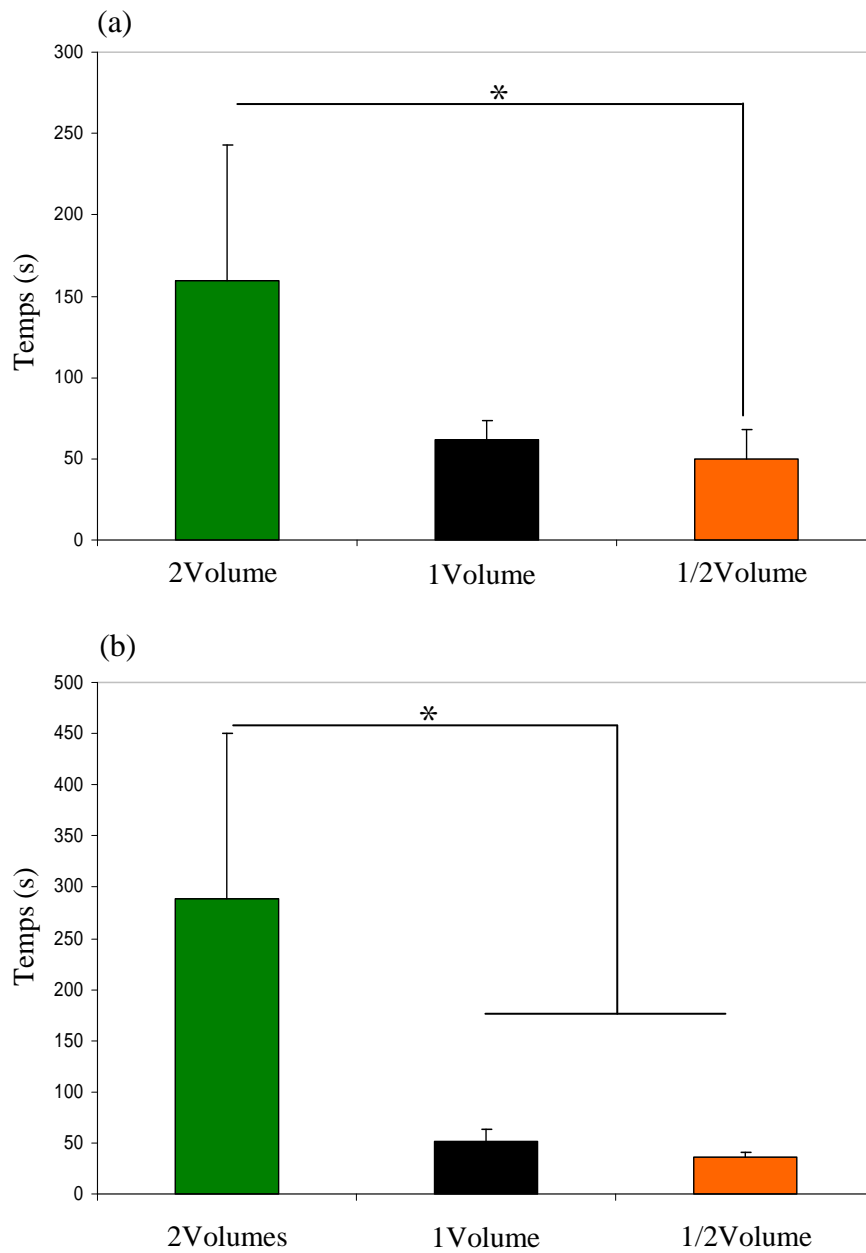


Figure 6.4 : Temps de latence des pigeons avant le retour sur la parcelle de nourrissage après le 1er comptage de l'expérimentateur (a) et après le second comptage (b) lors des trois types d'agrainages.

Résultats

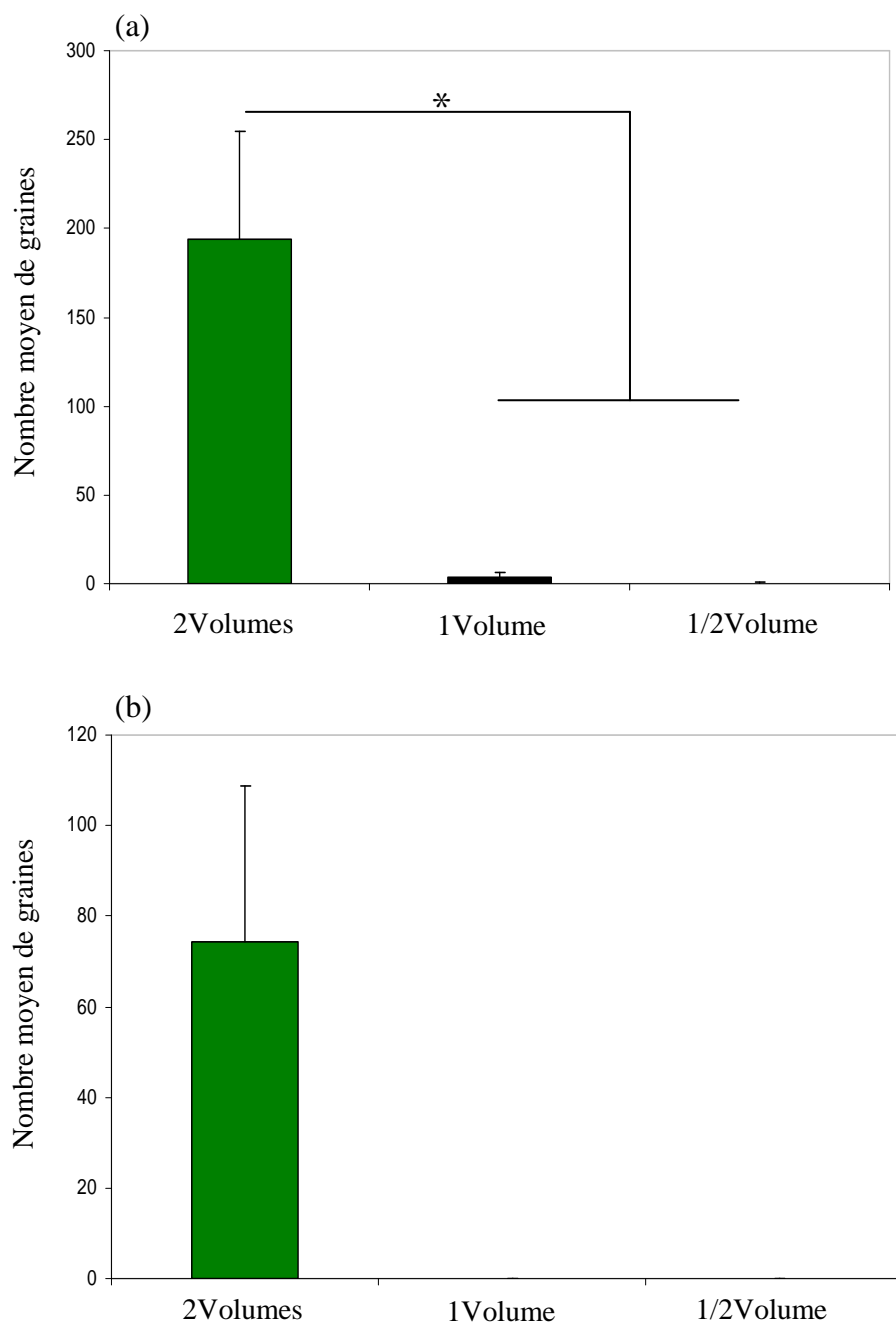


Figure 6.5 : Nombre de graines restantes sur la parcelle de nourrissage, après le 1er comptage de l'expérimentateur (a) et après le second comptage (b) lors des trois types d'agrainages.

Résultats

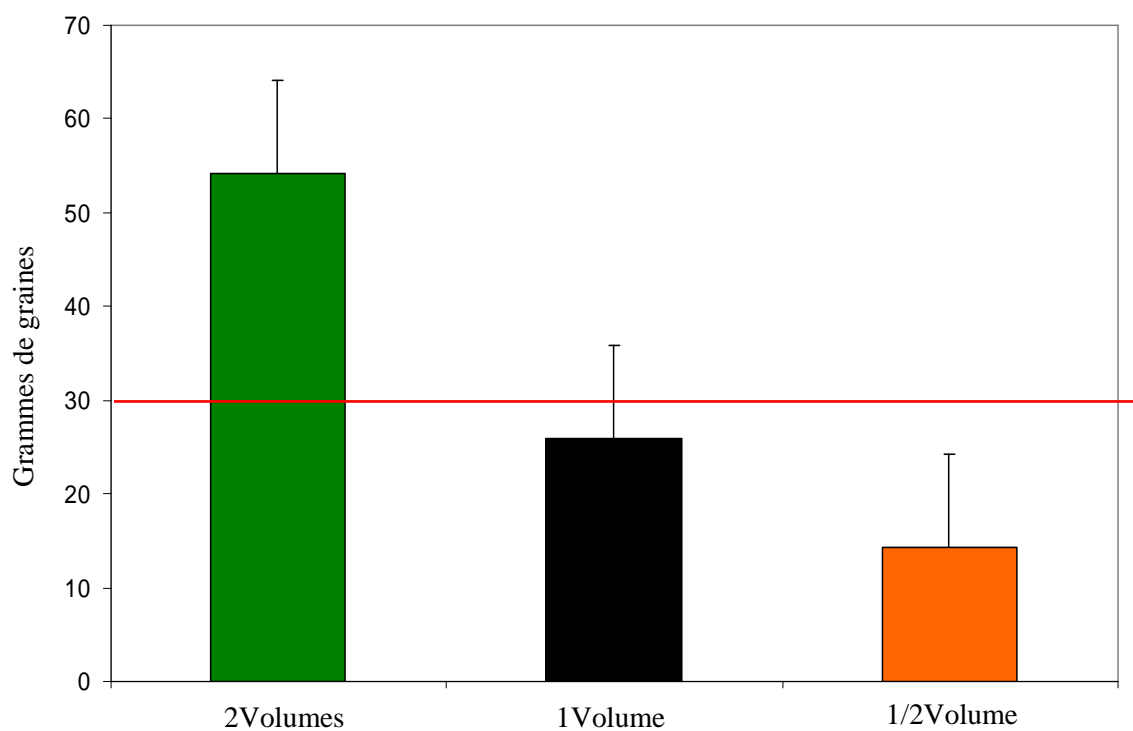


Figure 6.6 : Quantité moyenne de graines consommées par un pigeon sur la parcelle de nourrissage, après le 1er comptage de l'expérimentateur lors des trois types d'agrainages. La ligne rouge correspond à la quantité quotidienne de graine nécessaire pour un pigeon (30g) (Marler et al., 1972a).

Discussion

Le théorème de la valeur marginale (Charnov, 1976) prédit que quand la fréquence des rencontres avec les items alimentaires diminue, la tendance de l'individu à rester dans la parcelle de nourrissage diminue aussi. C'est notamment ce qui a été observé chez les pics mineurs (*Picoides pubescens*) qui restent plus longtemps sur les parcelles de nourrissage contenant de la nourriture que sur les parcelles vides (Lima, 1984). Les résultats de notre expérience montrent une tendance inverse chez les pigeons qui restent plus longtemps sur la parcelle quand elle contient peu ou ne contient plus de nourriture. Clark et Mangel (1984) mettent en avant l'importance de rester dans les parcelles de qualité variable pour les échantillonner, et maximiser ainsi les gains directs de la parcelle de nourrissage (c.-à-d. prise alimentaire), mais aussi les gains à terme de la parcelle (c.-à-d. informations sur sa qualité, pouvant être réutilisée). L'intérêt d'un échantillonnage poussé dans la parcelle d'alimentation du Jardin Ecologique est d'autant plus fort, qu'en plus d'être variable, elle est difficile à explorer à cause de la végétation et des débris végétaux qui la recouvrent ce qui implique chez les oiseaux une recherche active. Dans une étude sur la chocard à bec-jaune (*Pyrrhocorax graculus*) qui vit en grands groupes toute l'année, Delestrade, (1999) a fait varier la quantité de nourriture et le nombre de parcelles de nourrissage à la fois. Elle a constaté qu'une diminution de la quantité de nourriture disponible réduit la taille moyenne du groupe et la proportion d'oiseaux qui avaient accès à la nourriture. Nos résultats semblent contraires à celle de cette étude puisque le nombre moyen de pigeons ne semble pas varier lors de la diminution de moitié de la quantité de graines livrées, ceci durant tous les scans, ce résultat peut être expliqué par une tolérance entre les pigeons, du moins lors de leurs approvisionnements, permettant une certaine cohésion du groupe même en cas d'une diminution des ressources de nourrissage. D'autre part, Delestrade (1999) constata qu'une diminution du nombre de parcelles de nourrissage ne réduit que la proportion d'oiseaux qui avaient accès à la nourriture. Le nombre de chocards recherchant à se nourrir n'a pas été influencé par la compétition alimentaire, mais dépendait uniquement du nombre de visites sur le site.

Discussion

Les pigeons quittent la parcelle de nourrissage plus précocement quand la quantité de nourriture distribuée est élevée, et ceci, alors même qu'il reste des graines sur la parcelle, ce qui est probablement lié à leur satiété. En effet, nous avons pu voir que la capacité alimentaire de la parcelle (nombre d'individus qu'elle peut nourrir) varie de façon plus ample que le nombre d'individus qu'elle accueille effectivement, ainsi lors des plus grandes distributions de nourritures la parcelle est sous-utilisée. Le nombre d'individus à s'approvisionner sur la parcelle semble donc dépendre plus de la richesse moyenne de la parcelle que de sa qualité ponctuelle. On peut supposer aussi que ce nombre dépend du nombre d'individus habitués à fréquenter cette parcelle ; les pigeons s'habituent facilement à un site de nourrissage et peuvent développer une fidélité à un site profitable, d'où l'absence presque totale de pigeons bagués issus de la population de la Ménagerie qui se déplacent très peu vers cette nouvelle parcelle de nourrissage pour s'alimenter. Par conséquent, la taille du groupe arrivant pour manger (juste après l'agrainage) n'a guère changé pour les trois traitements ; les pigeons n'ayant pas encore échantillonné la parcelle de nourrissage ne peuvent pas estimer sa qualité. Après la première intrusion, on constate une différence du nombre de pigeons retournés sur la parcelle de nourrissage entre l'agrainage de 2 volumes et les deux autres types d'agrainages ; la quantité livrée lors de l'agrainage de deux volumes est supérieure aux besoins quotidiens des pigeons, par contre la quantité habituelle livrée (1 volume) est à la limite des besoins quotidiens des pigeons tandis que la moitié de cette quantité habituellement livrée est en dessous des besoins des pigeons.

La totalité des graines a été consommé lors de l'agrainage d'un demi-volume de graine dès la deuxième minute du test, pourtant les pigeons reviennent sur la parcelle de nourrissage après les deux intrusions du nourrisseurs, et cherchent les graines en remuant vigoureusement avec leurs becs l'herbe et les feuilles mortes, espérant découvrir d'éventuelles graines cachées. Leur latence de retour sur la parcelle est similaire par rapport à l'agrainage de base (1 volume) et est plus courte que celle de l'agrainage de 2 volumes, surtout lors du premier comptage où la compétition alimentaire été à son paroxysme.

Discussion

Après les deux intrusions (comptage des graines), le nombre de pigeons diminue, surtout pour l'agrainage avec 2 volumes de graines. Certains pigeons ont préféré ne pas retourner sur la parcelle de nourrissage étant donné qu'ils ont consommé suffisamment de graines, en plus de cela les risques d'une troisième intrusion du nourrisseur sur la parcelle de nourrissage étaient toujours présents, car ce dernier se tenait à proximité de la parcelle de nourrissage. Néanmoins, il aurait été intéressant de savoir si lors de l'agrainage avec 1 volume et celui avec $\frac{1}{2}$ volume, les pigeons qui restaient sur la parcelle de nourrissage jusqu'au dernier scan (c'est-à-dire 30 minutes) étaient toujours les mêmes ; ces pigeons prennent-ils le risque d'une troisième intrusion du nourrisseur ou bien s'agit-il de nouveaux pigeons retardataires ? Toutefois, nous n'avons pas pu identifier les individus qui s'alimentaient sur la parcelle de nourrissage lors des différents types d'agrains, étant donné que les pigeons n'étaient pas bagués ; du coup nous ne pouvons pas dire si les pigeons qui quittaient le groupe précocement lors de l'agrainage de 2 volumes de graines étaient des individus arrivés les premiers ni la proportion des mâles et des femelles dans le groupe qui restait jusqu'au bout des scans.

Conclusion

Conclusion

L'investissement rapide (découverte et exploitation) des pigeons de la situation d'approvisionnement nouvellement créée, indique que ces oiseaux ont une capacité de découverte et d'exploitation de nouvelles sources de nourrissage si ces sources s'avèrent profitables. Le temps de découverte et d'exploitation de la parcelle de nourrissage était approximativement le même, en revanche, nous n'avons pas pu identifier les pigeons découvreurs de cette parcelle de nourrissage et donc savoir s'ils étaient toujours les mêmes.

En comparaison avec la nourriture distribuée dans les enclos par les soigneurs, les graines de maïs ont toujours attiré les pigeons. Le nourrissage des animaux s'effectuait parfois au même moment que les tests ; les pigeons se sont montrés attirés préférentiellement vers la parcelle de nourrissage dans le Jardin Ecologique, ceci malgré une grande fidélité des pigeons au nourrissage à l'intérieur de la Ménagerie. Ce changement d'habitude alimentaire est très intéressant à constater chez les pigeons dans la mesure où il indique une adaptabilité du comportement des pigeons aux changements de leur environnement et plus précisément à l'apparition de nouvelles opportunités de nourrissage plus profitables. Ceci peut aussi s'ajouter aux éléments permettant aux pigeons de prospérer dans un milieu urbain dont l'hétérogénéité de la distribution des ressources alimentaire est l'une de ces caractéristiques.

Il serait intéressant de tester chez les pigeons de la Ménagerie la possibilité de s'approvisionner dans une parcelle de nourrissage qui non seulement est imprévisible dans la quantité, mais aussi dans la qualité de graines qu'elle fournit ; par exemple, présenter aux pigeons des graines peu appétantes, même s'il demeure difficile de trouver de telles graines, car les pigeons sont capables d'avaler toutes sortes de nourriture. Les pigeons seraient peut-être alors obligés de faire des évaluations par un échantillonnage de cette parcelle de nourrissage pour estimer sa qualité.

Les pigeons qui feraient cet échantillonnage seraient-ils toujours les mêmes, si oui quelles seraient leurs particularités sociales ? Serait-ce essentiellement des mâles ou bien des femelles, des dominants ou bien des subordonnés ? Et enfin, comment

Discussion

se ferait le transfert de l'information sur la qualité de cette parcelle de
nourrissage ?

Discussion Générale

Dans ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés à l'utilisation de différents types d'information dans diverses situations, toutes liées au comportement d'approvisionnement, ceci chez les canaris domestiques et le pigeon biset, deux espèces qui diffèrent par leur habitat et leur écologie. L'expérimentation en laboratoire pour le canari - où même la photopériode était choisie - nous a permis d'avoir un maximum de contrôle sur les conditions expérimentales et en particulier sur l'histoire des individus, par contre, les pigeons ont été étudiés dans leur milieu « naturel », où la seule manipulation réalisée était le nourrissage et la diffusion de certains signaux.

Rappel des principaux résultats

Dans le premier chapitre, nous avons réalisé deux expériences afin de tester la capacité des canaris domestiques à utiliser des informations diffusées involontairement et acquises par l'observation du comportement alimentaire des congénères.

Dans la première expérience, nous avons montré que les canaris avaient la capacité d'utiliser une forme de recrutement différé dans le temps ; c'est-à-dire que les canaris rejoignaient la source de nourrissage un certain temps après avoir observé un congénère (démonstrateur) aller s'alimenter dans une mangeoire approvisionnée parmi quatre autres vides. Les canaris « contrôle » qui n'avaient pas accès à la démonstration (privés de l'information du recrutement local), ont eu plus de difficultés à trouver la mangeoire approvisionnée.

Dans la seconde expérience, nous nous sommes intéressés à l'influence de la quantité de l'information disponible sur le succès d'un approvisionnement. Nous avons tenté de lier l'utilisation du recrutement local différé et la notion de la quantité d'information disponible représentée par le nombre de fois où un oiseau avait la possibilité d'observer un autre oiseau se diriger puis s'alimenter dans une mangeoire approvisionnée parmi d'autres mangeoires vides. Les oiseaux qui ont eu accès au recrutement local différé ont réussi à trouver plus de mangeoires approvisionnées, mais seulement dans le cas où ils avaient accès à cette

Discussion Générale

information plusieurs fois. Ceci démontre que non seulement la disponibilité d'une information est importante, mais aussi sa quantité.

Dans le deuxième chapitre, nous avons effectué également deux expériences. Lors de la première expérience, les canaris avaient le choix entre deux mangeoires approvisionnées, elles-mêmes associées à des cris de congénères familiers dominants ou subordonnés ou encore de cris d'individus non familiers. La diffusion de différents types de cris n'a pas influencé leurs préférences pour une mangeoire donnée.

Ces résultats suggèrent que les oiseaux n'utilisent peut-être pas de cris alimentaires pour prévenir les autres congénères de l'existence d'une source de nourriture, du moins quand il s'agit de canaris mâles ; on peut supposer que ce pourrait être différent si des mâles et des femelles appariés étaient testés. Chez certaines espèces ; par exemple chez le poulet (*Gallus gallus domesticus*), le mâle émet un cri d'appel alimentaire qui prévient la femelle qu'il y a de la nourriture (Pizzari, 2003). Il se pourrait aussi que nous ayons utilisés pour tester les oiseaux des cris non liés à la présence de nourriture, mais que ceux-ci existent par ailleurs.

On peut supposer aussi que les canaris testés étaient incapables de discriminer par les cris entre des congénères familiers de différents rangs hiérarchiques d'individus non familiers. Ces cris semblent donc être moins utiles que l'audition d'une ambiance de chant familial qui facilite l'approche des canaris (expérience 2). Les résultats de cette expérience suggèrent que les canaris domestiques sont capables de reconnaître et de discriminer des chants ambiants familiers d'autres non familiers, en préférant s'alimenter dans des mangeoires associées à des ambiances de chant familial qui ont probablement eu pour effet de rassurer les oiseaux. Nous avons aussi montré l'effet des informations ambigües sur les décisions de rejoindre un groupe de congénères : la présence réelle d'individus non familiers près d'une mangeoire associée à une ambiance de chant familial. Cette situation ambigüe a conduit à un évitement des canaris testés de ce type de mangeoires, en préférant s'alimenter dans des mangeoires associées à des

ambiances de chant non familier mais sans la présence réelle d'un individu non familier.

Ces deux premiers chapitres ont été consacrés à l'étude de l'utilisation des indices visuels et sonores dans un contexte d'approvisionnement chez les canaris domestiques, les pigeons quant à eux, étaient étudiés dans les quatre chapitres suivants.

Le troisième chapitre porte sur les capacités des pigeons de reconnaissance et de discrimination interspécifique ; nous avons pu montrer que les pigeons arrivent bien à distinguer entre deux types de nourrisseurs humains, ceci en utilisant des indices visuels portant probablement sur la morphologie générale et/ou les traits de visage de ces nourrisseurs. Lors des phases d'entraînement, les pigeons ont appris très rapidement à reconnaître et à discriminer deux nourrisseurs ayant des blouses de couleurs différentes et se comportant de manière hostile ou neutre. Nous avons effectué une expérience avec deux nourrisseurs de sexe différent et une deuxième avec des nourrisseurs du même sexe. Les pigeons arrivent à discriminer entre les deux nourrisseurs même ayant le même comportement neutre et échangeant leurs blouses entre eux. Le sexe des nourrisseurs n'a pas affecté les critères de discrimination des pigeons. Ces résultats montrent que les pigeons vivant en milieu urbain et côtoyant de près les humains ont pu développer des capacités de discrimination des humains, ceci peut être utilisé par les pigeons afin de maximiser l'efficacité de leur approvisionnement en reconnaissant plus rapidement les nourrisseurs humains.

Dans le quatrième chapitre, nous avons abordé la question de l'approvisionnement de pigeons dans un parc zoologique. Un tel milieu pourrait en effet conduire les pigeons à développer des techniques et des stratégies afin de rentabiliser au maximum leur approvisionnement. Les observations effectuées sur l'enclos des capybaras montrent un effet très marqué du passage des soigneurs dans l'enclos lors de leur dépôt de nourriture pour les capybaras vivant dans cet enclos. Les pigeons investissent cet enclos en masse seulement après le passage des soigneurs, ce qui suggère que les pigeons arrivent à identifier les soigneurs comme des

Discussion Générale

sources de nourriture et que leur passage est considéré comme un signal de disponibilité de la nourriture. Nous avons pu montrer aussi l'existence d'une fidélité de certains individus à cet enclos ; les individus arrivant les premiers dans l'enclos sont ceux qui y viennent le plus souvent et ce sont également ceux qui le quittent en dernier. Nous avons considéré ces individus comme étant des visiteurs réguliers pour cet enclos alors que les autres pigeons semblent être plutôt des visiteurs occasionnels.

Dans notre étude, la mise en évidence de deux profils comportementaux a été rendue possible grâce aux caractéristiques intrinsèques du milieu de vie de notre population, la Ménagerie du Jardin des Plantes comportant des sources de nourrissage qui procurent une profitabilité variable selon l'enclos dans lequel un pigeon se trouve pour s'approvisionner. La présence de différentes espèces animales captives dans les enclos oblige à un approvisionnement de type différent et varié pour ces mêmes animaux (les pigeons deviennent des charpardeurs plus ou moins acharnés selon le type d'enclos et la tolérance de l'animal captif vivant dans l'enclos). De ce fait, les pigeons ont pu visiter les différents enclos dans la Ménagerie afin de choisir celui qui leur convenait le mieux, ceci en adéquation avec les besoins et les capacités de chaque individu à entrer en compétition sur les sources de nourrissages avec les autres congénères et aussi avec les animaux captifs. On peut supposer aussi que les enclos qui procurent le meilleur apport en nourriture sont ceux pour lesquels la compétition est la plus intense. De ce fait les pigeons doivent faire des compromis pour choisir un enclos le plus profitable possible dans son rendement en nourriture tout en ayant à fournir le moins d'effort possible pour obtenir cette nourriture. La Ménagerie est en effet un lieu où les ressources sont prédictibles spatialement et temporellement, deux facteurs essentiels dans l'établissement d'une stratégie d'approvisionnement à importante fidélité spatiale (Irons, 1998). Ceci en adéquation avec la capacité physio-morphologique de chaque individu.

L'étude morpho-physiologique des pigeons s'approvisionnant dans l'enclos des capybaras laisse à supposer des effets de la condition corporelle, le morphe des

Discussion Générale

oiseaux ainsi que la concentration de la testostérone étant liés au profil comportemental des pigeons. Nous avons pu constater que les visiteurs réguliers à cet enclos étaient les plus mélaniques. Nous avons également constaté un lien entre le degré de mélanisme et la charge parasitaire en *Haemoproteus* de notre population ce qui suggère que la mélanine a un effet sur la charge parasitaire des oiseaux. Nous n'avons cependant pas trouvé de lien direct entre le profil comportemental et la charge parasitaire des oiseaux.

Nous avons pu constater aussi des différences dans la concentration de la testostérone plasmatique des femelles ; les femelles visiteurs réguliers avaient une concentration plus élevée de testostérone en comparaison avec les femelles effectuant des visites occasionnelles de l'enclos. Il a été démontré que la testostérone peut jouer un rôle dans l'agressivité (Adkins-Regan, 1999 ; Arnold, 1975). Ainsi on peut supposer que les femelles visiteurs réguliers pouvaient avoir la capacité de défendre plus efficacement leur présence dans cet enclos.

Dans le cinquième chapitre, nous avons effectué deux expériences. À l'intérieur de la Ménagerie, nous avons étudié l'utilisation d'indices acoustiques de présence de danger provenant soit de prédateurs (cris) ou de congénères (bruit d'envol) dans deux enclos, ceci dans un contexte d'approvisionnement. Nous avons pu montrer que les pigeons réagissaient différemment aux différents types de cris de prédateurs ; les pigeons ont réagi par un envol plus important lorsque des cris de corneille étaient diffusés en comparaison avec des cris de goéland ou les cris de faucon crécerelle, probablement parce que les corneilles étaient les plus présentes dans la Ménagerie. Les bruits d'envol se sont avérés plus efficaces que les cris de quelque prédateur que ce soit.

Même si nos diffusions n'ont eu qu'une efficacité relative, en effet aucun type de diffusion n'a entraîné d'envol de tous les individus, on a pu constater que les cris de corneilles ainsi que les bruits d'envol provoquaient des envols, mais que l'information sociale d'envol est peut-être utilisée de façon dépendante du contexte de l'approvisionnement où les pigeons sont le plus exposés aux attaques, ce qui explique l'efficacité supérieure des deux sons associés.

Discussion Générale

À l'extérieur de la Ménagerie, nous avons également testé les réponses des pigeons face à la diffusion de plusieurs types de signaux de danger. Ceci dans une parcelle de nourrissage située dans le Jardin Ecologique, pour la première série de diffusions nous avons obtenu des résultats semblables à celles obtenues à l'intérieur de la Ménagerie. Les cris de corneilles ont provoqué plus d'envols des pigeons que les cris de goéland. Nous avons constaté aussi la supériorité de l'effet d'une information sociale (bruit d'envol) par rapport à l'information personnelle portée par les cris de corneilles, de même la combinaison de ces deux types d'information a provoqué un nombre important d'envols.

Dans la deuxième série de diffusions, nous avons cherché à montrer l'effet de la présence de congénères (naturalisés) sur la réponse de pigeons à des bruits d'envol, la diffusion de ces bruits d'envol a provoqué des envols de l'ensemble des pigeons à chaque diffusion que ce soit en présence ou en absence des pigeons naturalisés. Cependant, la latence de retour des pigeons sur la parcelle de nourrissage était plus importante en absence des congénères naturalisés qu'en leur présence.

Enfin, les dernières diffusions ont permis de mettre en évidence une utilisation des cris d'alarme hétérospécifiques dans la détection de danger. La diffusion des chants de merle noir a provoqué très peu d'envols des pigeons, par contre la diffusion des cris d'alarme du merle a provoqué un maximum d'envols, puis la proportion des pigeons envolés a diminué avec le temps.

Dans le sixième chapitre, nous avons pu montrer une modification de la taille du groupe de pigeons s'approvisionnant dans une parcelle du Jardin Écologique, ceci en réponse aux variations quantitatives de la nourriture disponible. La parcelle de nourrissage était fournie aléatoirement avec le double, la moitié ou bien la même quantité de graines habituellement livrée aux pigeons. En présence d'une très grande quantité de nourriture, les pigeons quittent plus rapidement la parcelle de nourrissage, alors qu'ils restent plus longtemps lorsque la parcelle est fournie d'une quantité égale ou inférieure de moitié à la quantité habituelle. Après l'effarouchement qui avait pour but le comptage des graines, nous avons constaté

que les pigeons revenaient plus rapidement sur la parcelle de nourrissage lorsqu'une quantité égale ou inférieure de moitié à la quantité habituelle était livrée. Ce résultat est très probablement lié à la satiété des pigeons lorsqu'une quantité doublée de graines leur était fournie.

L'utilisation de l'information

L'ensemble des expériences entreprises dans les différents chapitres de cette thèse, que ce soit chez les canaris ou bien chez les pigeons montre une utilisation de l'information et plus souvent du recrutement local considéré comme une des méthodes de recherche alimentaire chez les oiseaux s'approvisionnant en groupe (Hinde, 1961). Ces informations sont issues d'indices visuels et/ou acoustiques.

Les informations sur l'environnement social permettent aux individus de choisir les meilleures alternatives pour leur survie et leur reproduction (Dall et al., 2005). D'autre part, le comportement des congénères est une source d'informations qui peut affecter directement ou indirectement les coûts et les avantages de la recherche sociale de nourriture (Roberts, 1996; Beauchamp, 1998; Giraldeau & Caraco, 2000). Dans le premier chapitre les oiseaux observateurs étaient capables de trouver la mangeoire approvisionnée plus rapidement et plus précisément lorsque cette information était disponible. L'information fournie par les oiseaux démonstrateurs a permis aux canaris un gain de temps de recherche de nourriture et aussi un gain dans le taux de mangeoires approvisionnées trouvées. En utilisant le recrutement local, les canaris ont pu donc s'approvisionner plus efficacement.

Nous n'avons pas pu montrer si les canaris pouvaient utiliser les cris dans leurs activités d'approvisionnement, ni s'ils étaient capables de discriminer d'autres canaris ayant un statut social différent ou même des individus familiers ou étrangers en utilisant seulement des cris. Nous avons supposé que l'information véhiculée dans les cris ne permet pas aux canaris cette discrimination dans notre protocole expérimental. En revanche, les chants des mâles peuvent contenir des informations relatives à la familiarité ; lorsque les mâles passent du temps avec d'autres mâles, ils ont tendance à modifier leur chant afin de partager quelques

Discussion Générale

parties de chant avec ces nouveaux individus (Güttinger, 1979; Hausberger et al., 1995). Les canaris ont aussi pu discriminer entre deux ambiances de chant familières et non familières en préférant aller s’approvisionner dans la mangeoire associée à l’ambiance de chant familière. Nos canaris ont toujours vécu dans la même pièce et donc ont été tout le temps en contact acoustique et visuel. Tout ce temps passé ensemble permet aux oiseaux d’apprendre et de retenir les chants des individus avec lesquels ils vivent. Cet apprentissage a permis à ces individus de choisir préférentiellement de s’approvisionner dans les mangeoires associées aux chants ambiants familiers ; chez certaines espèces, les mâles apprennent le chant de leur voisin, ceci permet de réduire les comportements agonistiques entre ces individus. Il s’agit de la théorie du « cher ennemi » (Fisher, 1954). Néanmoins l’ambiguïté d’une situation (présence d’un individu non familier près d’une mangeoire associée à une ambiance familière), rend la réponse des oiseaux assez atypique ; ceux ci en choisissant de rejoindre une mangeoire associée à une ambiance non familière, évitent d’approcher la mangeoire associée à la présence réelle d’un individu non familier.

Chez les pigeons nous avons remarqué cette utilisation de l’information à plusieurs reprises dans différentes expériences, par exemple dans le chapitre 4 où dès qu’un pigeon détecte l’arrivée du soigneur, il s’envole du toit voisin pour rejoindre l’enclos, ceci déclenche l’arrivée des autres pigeons attirés par l’envol du premier oiseau. Nous avons aussi constaté que les pigeons lors de leur approvisionnement ont pu découvrir et exploiter rapidement de nouveaux sites de nourrissages. La population qui se regroupait sur le toit du laboratoire de la Ménagerie a investi très rapidement la parcelle nouvellement créée pour les expériences du troisième chapitre. De même la population qui vivait dans la périphérie de la ménagerie a su aussi exploiter rapidement l’apparition d’une source de nourrissage dans le Jardin Ecologique nouvellement créée par le nourrisseur expérimental (chapitre 5 et 6). Ceci montre une flexibilité des habitudes alimentaires des pigeons qui permet un comportement opportuniste, c’est-à-dire d’exploitation de toutes les possibilités de nourrissage possible.

Les pigeons bisets non seulement sont capable d'extraire et d'utiliser l'information, mais ils se sont montrés capables de discriminer des individus hétérosécifiques. L'évitement des nourrisseurs hostiles au profit des nourrisseurs neutres indique une capacité des pigeons à reconnaître puis à utiliser l'information extraite de cette discrimination. De plus, tester les pigeons avec des nourrisseurs humains place les pigeons dans des conditions d'approvisionnement fréquentes dans le milieu urbain. En effet, cet approvisionnement se fait souvent par le biais des nourrisseurs humains. Par ailleurs, on peut supposer que les canaris peuvent aussi avoir une discrimination d'individus humains, ceci par le fait du contact permanent avec ces derniers (les animaliers du laboratoire vs des individus étrangers), mais ceci reste à démontrer expérimentalement.

Les pigeons ont bien reconnu des cris de prédateurs, et plus particulièrement celui des corneilles, comme étant des signaux de danger, de même que les bruits d'envol de leurs congénères. Plus surprenant encore, ils ont discriminé des cris d'alarme hétérosécifiques (merle noir). Cette capacité d'extraire de l'information à partir de différents indices acoustiques permet aux pigeons d'élargir leurs sources d'informations, qui par voie de conséquence facilite l'exploration du milieu de vie afin de maximiser le rendement de leur approvisionnement. On peut en déduire qu'une meilleure utilisation des ressources d'un environnement - notamment urbain - nécessite une connaissance la plus complète possible de cet environnement. Les décisions d'alimentation adaptatives fournissent des informations sur la façon dont un animal perçoit son environnement (Stephens & Krebs, 1986).

Rejoindre un groupe

Durant la plupart des expériences menées dans cette thèse, les canaris et les pigeons ont exploité des indices visuels ou acoustiques indiquant la présence d'un ou plusieurs congénères soit proches d'une source de nourrissage soit en train de se nourrir. On peut considérer que le fait que des canaris préfèrent s'approvisionner dans des mangeoires associées à une ambiance de chant de congénère familier est une preuve de la sociabilité des individus étudiés, ce qui est

cohérent avec le fait qu'ils sont issus d'une espèce sauvage dont le comportement d'approvisionnement est social (Voigt et al., 2003). Pour les canaris domestiques, trouver de la nourriture n'est pas un défi quotidien puisqu'ils sont nourris *ad libitum*. Bien que leur comportement de recherche de nourriture soit réduit au minimum, nos oiseaux ont pu utiliser à chaque fois où cela était possible les différents types d'informations. Tout cela devrait nous aider à comprendre les mécanismes d'une utilisation de l'information dans un contexte social d'approvisionnement chez le canari sauvage.

Le comportement grégaire est plus marqué chez les pigeons, étant donné que ces derniers vivent en groupes qui avoisine parfois 100 individus et se regroupent sur leur site de repos (le toit du laboratoire de la Ménagerie). On ne peut cependant pas affirmer à partir de quelle taille le groupe d'approvisionnement est idéalement profitable aux individus, ceci reste étroitement lié aux conditions de l'environnement et même de nature des relations sociales qui sont tissées entre les membres du groupe. Par ailleurs, nous n'avons jamais observé tous les individus qui se regroupent dans le site de repos s'approvisionner à la fois dans le même enclos ; ceci est sans doute lié à la capacité d'accueil des enclos ; de plus, certains enclos sont plus profitables que d'autres, ce qui met en épreuve la capacité concurrentielle et compétitive de chaque individu.

Différences individuelles

Nous avons remarqué tout au long de cette thèse que les oiseaux ne répondaient pas de la même manière, il existait des différences individuelles, que ce soit chez les canaris ou bien chez les pigeons. Le terme d'explorateurs "rapide" et "lent" a été mentionné dans plusieurs études chez les animaux afin d'expliquer les différences inter individuelles au sein du même groupe social (Verbeek et al., 1996, 1999; Marchetti & Drent, 2000). Or, cette différence est constatée par exemple dans le temps de latence des canaris avant de trouver la mangeoire approvisionnée. Au sein des oiseaux observateurs, certains individus arrivent à trouver plus rapidement cette mangeoire approvisionnée. Les pigeons ont montré une très grande diversité dans leur comportement alimentaire, ceci en répondant

tout de même adéquatement à la situation expérimentale à laquelle ils ont été confrontés. On peut donc supposer au vu de ces différences individuelles et de l'existence probable au sein de la population de pigeons d'explorateurs lents et rapides, que le profil comportemental est primordial dans le développement de stratégies alimentaires dans des situations d'approvisionnement particulières comme c'était le cas dans la Ménagerie du Jardin des Plantes. L'existence de différences individuelles dans la stratégie de recherche de nourriture peut être un facteur important influençant la composition des groupes et la décision individuelle de se disperser ou de rester pour les oiseaux suivant des stratégies différentes.

Le comportement d'approvisionnement des animaux dépend en grande partie de la distribution, l'abondance, la mobilité et la prévisibilité de leurs ressources alimentaires (Bell, 1991). On peut constater que la fidélité aux enclos de la Ménagerie a joué un rôle très important dans l'approvisionnement des pigeons, la découverte d'un nouveau site de nourrissage (c.-à-d. la parcelle du Jardin Ecologique) n'a entraîné le recrutement que de quelques individus de la population dans ce dernier, pour la plupart des visiteurs occasionnels. Le profil comportemental des visiteurs occasionnels laisse à suggérer qu'ils sont des explorateurs rapides.

Utilisation de l'information et prédation

Les cris des corneilles ont toujours provoqué l'envol des pigeons, que ce soit à l'intérieur ou bien à l'extérieur de la Ménagerie, ceci malgré la répétition des diffusions. Les pigeons adaptent leur réponse aux signaux de danger selon l'occurrence du prédateur dans l'environnement, sa dangerosité et la nature du signal, qu'il soit issu d'une information personnelle ou publique. La présence permanente des corneilles dans le Jardin des Plantes amène une réponse systématique à la diffusion de ces cris ; cette information personnelle est acquise quotidiennement lors des rencontres entre les pigeons et les corneilles ; lors de cette expérience les pigeons ont su évaluer la dangerosité des cris d'un prédateur donné, ceci est accentué par la combinaison de ces cris avec le bruit d'envol qui a

Discussion Générale

d'ailleurs provoqué des vols plus importants que les cris. L'utilisation des deux d'informations personnelle et publique présentées lors des expériences aide dans la prise de décision d'envol collective et permet en même temps aux pigeons de rester toujours en groupe.

On peut supposer que la vie en groupe pour les pigeons permet en effet de diminuer les risques de prédation, car elle augmente la probabilité qu'un individu au moins, à un moment donné, soit en train d'observer ce qui l'entoure pour détecter la présence de prédateurs (Pulliam, 1973 ; Kenward, 1978). Elle permet donc un transfert rapide de l'information concernant la présence de danger provenant des individus premiers à détecter un prédateur (Elgar, 1989; Krause & Ruxton, 2002). Hingee & Magrath (2009) ont considéré que le bruit d'envol qui est un signal non vocal fonctionne comme une alarme, ils ont suggéré que le bruit au décollage de l'envol pourrait fournir un signal d'alarme dans de nombreuses espèces vivant en groupe.

L'utilisation de cris d'alarme hétérospécifique par les pigeons pour détecter des prédateurs est assez surprenante, surtout dans un milieu urbain ; ce phénomène n'est décrit en général que chez les groupes d'espèces mixtes (Burger, 1984). Nous ne pouvons pas dire comment cette utilisation a pris forme, ni si cette utilisation de ces cris d'alarme est spécifique aux pigeons du Jardin des Plantes. On peut supposer que le fait de partager le même milieu de vie (Jardin des Plantes) et les mêmes prédateurs (corneille) avec le merle noir a permis aux pigeons d'utiliser ces cris d'alarme afin de détecter les attaques des corneilles. Néanmoins, ces faux cris d'alarme se sont avérés inefficaces au bout de quelques jours de répétitions sans avoir été suivis d'attaques réelles.

Le danger peut aussi provenir des humains, étant donné que les pigeons vivent en étroite proximité avec l'homme. La capacité des pigeons à discriminer entre les nourrisseurs peut jouer un rôle très important dans la recherche de nourriture. Éviter les humains peu amicaux semble être une stratégie assez efficace pour maximiser le rendement d'une activité d'approvisionnement.

Discussion Générale

Les pigeons doivent décider quand et où se nourrir, ils doivent aussi prendre en compte le contexte et les risques associés. Les animaux répondent de manière adaptative aux changements dans le risque de prédation et montrent plusieurs stratégies pour minimiser leur exposition aux prédateurs (Kotler, 1984 ; Kotler et al., 1992). La valeur d'un signal de danger est conditionnée par sa nature, qu'il soit issu d'une information personnelle ou publique. Les pigeons ont montré une capacité à s'adapter aux changements et aux variations des indices présents dans leur environnement. L'intégration puis l'utilisation de ces informations concernant différents signaux de danger par les pigeons peuvent contribuer à une amélioration des stratégies anti-prédation et ainsi augmenter le succès des individus dans un milieu urbain pouvant être modifié par les humains à tout instant.

*Conclusion Générale &
Perspectives*

Conclusion Générale

Le canari et le pigeon sont des oiseaux sociaux, les expériences menées sur ces deux espèces ont permis d'aborder la question de l'utilisation de l'information avec différentes approches étant donné que ces deux espèces étudiées vivaient dans des conditions différentes. En même temps, cette étude a soulevé beaucoup de questions.

Par ce travail, nous avons voulu tester différentes situations d'utilisation de l'information dans le contexte d'approvisionnement. Or, l'étude en laboratoire réalisée avec les canaris procure certes la possibilité d'avoir un contrôle quasi total des conditions de l'expérience, ceci permet de connaître l'expérience des sujets et donc de faire varier par exemple la quantité d'information ou la relation sociale entre les individus, mais ne permet pas à l'animal testé d'exprimer la totalité de son répertoire comportemental. Pour réaliser des observations dans un contexte plus naturel, nous avons complété notre étude avec l'étude du pigeon biset sur le terrain, ce qui a permis d'aborder d'autres facettes du comportement d'approvisionnement. Donc, le fil conducteur de cette thèse était toujours la mise en évidence d'une utilisation d'informations, tout en s'adaptant aux caractéristiques de nos deux modèles d'étude et à leurs spécificités écologiques respectives et en essayant d'explorer un maximum de types d'informations privées et publiques dans différentes situations.

Cette thèse a essayé notamment de cerner les différents contextes dans lesquels les animaux acquièrent une information, ceci à partir d'indices sociaux visuels ou acoustiques et par la suite comment ils utilisent cette information. Le canari domestique et le pigeon biset se sont révélés être des modèles d'étude extrêmement riches d'enseignements. Leurs caractéristiques écologiques et comportementales ont permis en multipliant les situations expérimentales de mettre ces oiseaux dans diverses situations expérimentales à la fois contrôlées et/ou partiellement contrôlées, mais suffisamment exploitables.

L'étude de l'utilisation de l'information dans la recherche de nourriture chez le canari domestique et les résultats obtenus peuvent nous donner une idée sur les capacités et les mécanismes d'utilisation de l'information chez une espèce très

Conclusion Générale

proche qui est le canari sauvage, oiseau peu étudié notamment dans son comportement d'approvisionnement. La capacité des pigeons à vivre dans des zones urbaines est probablement liée à l'utilisation des stratégies de recherche de nourriture efficaces. Ceci permet de maximiser les avantages et minimiser les coûts de la recherche et la localisation des sites de nourrissages.

Par ailleurs, cette étude a permis d'examiner les stratégies alimentaires des pigeons qui vivent dans le Jardin des plantes ; les résultats de cette étude suggèrent une existence d'une connaissance quasi parfaite des pigeons des ressources et des possibilités d'approvisionnement des enclos de la Ménagerie puisque les pigeons savent à quel moment il faut visiter ces enclos pour se nourrir. En plus de cela, nous avons constaté l'existence de deux types de stratégies d'approvisionnements utilisés par les pigeons, stratégies qui semblent liées à des caractéristiques morpho-physiologiques de ces oiseaux.

Les expériences réalisées avec les canaris et les pigeons nous donnent un aperçu de l'aspect cognitif de l'approvisionnement de ces derniers. Nous avons constaté une capacité des canaris à apprendre avec exactitude l'emplacement de la mangeoire approvisionnée parmi quatre autres vides, cependant cet apprentissage s'avère lent ; mais une fois acquis, il persiste et les canaris ne se trompent plus sur la position de la mangeoire approvisionnée. Les pigeons quant à eux, semblent très habiles dans des tâches d'apprentissage, à plusieurs reprises ils ont montré des capacités à apprendre très rapidement comme lorsqu'ils ont appris à discriminer entre deux nourrisseurs. Il est possible que cette différence soit liée à des différences de motivation. Les canaris étant une espèce domestique et testés en captivité sont habitués à un accès direct et sans interruption aux mangeoires. Nous les avons privés de nourriture avant les tests pour les motiver à chercher de la nourriture, mais leur survie n'est pas, contrairement à celle des pigeons, étroitement liée à l'efficacité de leurs comportements d'approvisionnement.

D'un point de vue évolutif, l'utilisation de différentes formes d'informations suggère que si la domestication a un effet sur le répertoire comportemental des canaris (par exemple modification des caractéristiques du chant), la capacité

Conclusion Générale

d'utilisation des indices sociaux reste tout de même quasi intacte. Par ailleurs, l'installation des pigeons bisets en milieu urbain demeure assez récente. Le pigeon a pu s'adapter à ce milieu rapidement, en intégrant de nouvelles habitudes alimentaires dans son répertoire comportemental, ceci probablement grâce à une utilisation efficace des indices sociaux de son environnement comme nous l'avons pu montrer précédemment dans les différents chapitres de cette thèse.

On peut suggérer que le passage par la domestication et ses effets peut être un point commun entre ces deux espèces. Seulement, le canari demeure toujours une espèce domestiquée, tandis que le pigeon biset est retourné à la vie sauvage, mais tout en restant en proximité de l'humain. En effet, les pigeons ont été étudiés en milieu urbain, on peut supposer que cet oiseau garde toujours des traces de sa domestication. Au cours de la domestication, le comportement des animaux a été modifié par la sélection directe et indirecte, ce qui en général est susceptible d'augmenter leur adaptation à des environnements artificiels (Hale, 1962 ; Price, 1999). Aussi un assouplissement des facteurs de sélection naturelle peut conduire à affaiblir les réponses comportementales qui ont perdu leur signification adaptative en captivité (Kohane et Parsons, 1988). Dans le cas des pigeons on peut supposer que la domestication en réduisant la peur et la néophobie a permis aux pigeons de s'approcher des humains spontanément, ce qui peut les aider dans la recherche quotidienne de nourriture. La néophobie peut en effet être un handicap à la découverte de nouvelles ressources de nourrissage, dans un milieu urbain les modalités de nourrissage peuvent changer à tout moment, par exemple un promeneur dans un parc peut donner à manger aux pigeons, et devenir pour une fois nourrisseur, les pigeons peuvent tirer partie de cette ressource occasionnelle et unique en étant peu néophobiques et en s'approchant de cette personne pour s'alimenter.

Pour gérer la vie de relation, les conflits et les coopérations, il est important pour les individus de reconnaître les congénères et/ou les individus d'une autre espèce qu'ils rencontrent. Cette reconnaissance peut être basée sur des indices visuels ou

Conclusion Générale

acoustiques. Les deux espèces étudiées ont montré une capacité de discrimination de ces indices. Les canaris ont été capables de reconnaître et de discriminer des ambiances familières et non familières tandis que les pigeons ont été capables de reconnaissance et de discrimination interspécifique, ceci en discriminant entre deux types de nourrisseur humains, mais aussi entre chants et cris d'alarme du merle noir.

Étudier les aspects sociaux de l'approvisionnement et la transmission de l'information peut être utile à la gestion intégrée de certaines populations d'oiseaux, une gestion raisonnée de ces populations et des ressources qu'elles utilisent. En effet le contrôle d'espèces aviaires « gênantes » ou « à risques », en milieu urbain, reste encore problématique. La compréhension des modes de vies peut aider dans la résolution des problèmes liés à l'apparition ou bien à la prolifération de ce genre d'animaux.

La présence de diverses espèces d'oiseaux vivant dans un milieu urbain comme la ville de Paris laisse à penser que l'adaptation de ces oiseaux à ce genre de milieu fortement modifié par l'homme s'est déroulé conjointement au développement des grandes villes, laissant le temps à ces espèces de prendre leurs repères et de développer leurs propres manières de vivre et de prospérer dans la ville ; autrement dit de développer des stratégies de survie adaptées et adaptables à la vie dans un milieu urbain.

Perspectives

Les résultats obtenus dans cette thèse peuvent être influencés à la fois par des paramètres liés aux conditions du laboratoire et à celle du terrain. L'élevage des canaris dans le laboratoire a contraint ces derniers à une vie très différente de celle des canaris sauvages. On pourrait supposer que la domestication influence les capacités d'exploration des canaris, mais ceci n'était pas forcément le cas de nos oiseaux ; les canaris ont montré des capacités à utiliser différents types d'information pendant leurs approvisionnements. Par ailleurs, il semblerait que les canaris domestiques ne soient pas très différents de la souche sauvage. En effet, ces deux souches sont génétiquement proches (Arnaiz-Villena et al., 1999). Il serait très intéressant de faire une étude comparative entre les canaris domestiques et les canaris sauvages, afin de déceler les effets de la domestication sur le comportement d'approvisionnement des canaris domestique par exemple.

Lors de nos expériences dans le jardin des plantes et surtout celles effectuées au jardin Ecologique, nous avons remarqué la présence de quelques pigeons ramiers (*Columba palumbus*) qui rejoignaient les pigeons sur la parcelle de nourrissage. Le nombre de pigeons ramiers a été toujours inférieur à celui des pigeons bisets, ceci lors de la totalité des expériences effectuées dans cette partie du jardin des plantes. Clark & Mangel (1986) ont souligné que, pour obtenir une plus grande part des ressources, les individus doivent s'approvisionner plus rapidement que leurs compétiteurs, étant donné que la meilleure réponse à une augmentation de la vitesse d'exploitation par les congénères est une nouvelle augmentation de la vitesse de l'individu lui-même. Les pigeons se nourrissent d'une façon très rapide en ingérant un maximum de graines dans leur jabot, les pigeons ramiers n'ont pas pu rivaliser à cette efficacité de consommation des pigeons bisets, s'envolaient après quelque minute de la parcelle de nourrissage. Malgré cela, on peut se demander si les pigeons ramiers n'empruntent pas actuellement le même schéma adaptatif que celui des pigeons bisets, ceci pour « conquérir » la ville de Paris. On peut supposer que nous sommes en train d'assister à l'installation progressive de cette espèce de columbidé dans un milieu urbain, Tomialoj (1976) pense que les premières nidifications des pigeons ramiers ont eu lieu à Paris probablement vers 1830. Nous pouvons supposer qu'une installation massive prendra plus de temps que celle des pigeons bisets, étant donné que les pigeons ramiers n'ont jamais été domestiqués comme le fut le pigeon biset. Ceci peut expliquer la néophobie des

Perspectives

pigeons ramiers qui hésitaient à s'approcher des nourrisseurs dans le jardin écologique en comparaison avec les pigeons bisets. Il demeure tout de même que la population des pigeons ramiers de la ville de Paris avoisine probablement 3000 couples (Mahler et al., 2010).

Les différents points étudiés dans les quatre derniers chapitres ouvrent des perspectives de recherche qui permettraient de poursuivre le travail effectué au cours de cette thèse. Ceci en réalisant des études dans les rues de Paris dans les endroits à forte concentration de pigeons et d'humains qui se côtoient régulièrement et en intégrant aussi les pigeons ramiers dans ces études afin d'évaluer le comportement et le succès de cette espèce dans un milieu urbain.

Des expériences sur le comportement d'approvisionnement des pigeons dans et à côté des pigeonniers récemment installé dans quelques arrondissements de la capitale peuvent aider à comprendre les mécanismes d'implantation d'une population de pigeons dans une nouvelle situation de vie (le pigeonnier). Ces nouveaux habitats peuvent laisser émerger de nouvelles stratégies de survie, qui permettraient aux pigeons de tirer un maximum de bénéfices de ces nouvelles structures, que ce soit dans l'approvisionnement ou pour la reproduction.

Bibliographies

- Abbott, K. R.** 2006. Bumblebees avoid flowers containing evidence of past predation events. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 1240-1247.
- Adkins-Regan, E.** 1999. Testosterone increases singing and aggression but not male-typical sexual partner preference in early estrogen treated female zebra finches. *Hormones and Behavior*, **35**, 63-70.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Bautista, L. M. & Munoz-Pulido, R.** 1995. Patch use in cranes: a field test of optimal foraging predictions. *Animal Behaviour*, **49**, 1367-1379.
- Alonso, J. C., Bautista, L. M. & Alonso, J. A.** 1997. Dominance and the dynamics of phenotypelimited distribution in common cranes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **40**, 401-408.
- Altmann, J.** 1974. Observational study of behaviour: smapling methods. *Behaviour*, **49**, 227-267.
- Alonso, J. C., Bautista, L. M. & Alonso, J. A.** 1997. Dominance and the dynamics of phenotypelimited distribution in common cranes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **40**, 401-408.
- Amy, M. & Leboucher, G.** 2009. Effects of eavesdropping on subsequent signalling behaviours in male canaries. *Ethology*, **115**, 239-246.
- Appeltants, D., Gentner, T. Q., Hulse, S. H., Balthazart, J. & Ball, G. F.** 2005. The effect of auditory distractors on song discrimination in male canaries (*Serinus canaria*). *Behavioural Processes*, **69**,331-341.
- Arnaiz-Villena, A., Alvarez-Tejado, M., Ruiz-del-Valle, V., Garcia-de-la-Torre, C., Varela, P., Recio, M. J., Ferre, S. & Martinez-Laso, J.** 1999. Rapid radiation of canaries (Genus *Serinus*). *Molecular Biology and Evolution*, **16**,2-11.
- Arnold, A.P.** 1975. Effects of castration and androgen replacement on song, courtship, and aggression in zebra finches (*Poephila guttata*). *Journal of Experimental Zoology*, **191**, 309-325.
- Arvidsson, B.L., Askenmo, C. & Neergaard, R.** 1997. Food supply for settling rock pipit males affects territory size. *Animal Behaviour*, **54**, 67-72.
- Aust, U. & Huber, L.** 2001. The role of item- and category-specific information in the discrimination of people versus non-people images by pigeons. *Animal Learning & Behavior*, **29**, 107-119.
- Aust, U. & Huber, L.** 2003. Elemental versus configural perception in a people-present/people-absent discrimination task by pigeons. *Learning & behavior*, **31**, 213-224.
- Avery, M. L.** 1994. Finding good food and avoid bad food: does it help to associate with experienced flockmates? *Animal Behaviour*, **48**, 1371-1378
- Baker, M. C., Belcher, C. S., Deutsch, L. C., Sherman, G. L. & Thompson, D. B.** 1981. Foraging success in junco flocks and the effects of social hierarchy. *Animal Behaviour*, **29**, 137-142.
- Baldaccini, N. Giunchi, D. Mongini, E. Ragionieri, L.** 2000. Foraging flights of wild rock doves (*Columba livia*): a spatio-temporal analysis. *Monit Zool Ital*, **67**, 371-377
- Baptista, L., P. Trail, H. Horblit.** 1992. Family Columbidae (Pigeons and Doves). Pp. 60-243. Dans : J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, eds. Handbook of the Birds of the World, Vol. 4. Barcelona: Lynx Edicions.
- Barbieri, F. & De Andreis, C.** 1991. Indagine sulla presenza die colombi (*Columba livia forma domestica*) nel centro storico di Pavia e nell'Oltrepò. *Suppl Ric Biol Selvaggina*, **17**, 195-198
- Barnard, C. J.** 1980. Flock feeding and time budget in house sparrows (*Passer domesticus* L.). *Animal Behaviour*, **28**, 295-309.

Bibliographies

- Barnard, C. J. & Burk, T.** 1979. Dominance hierarchies and the evolution of 'Individual recognition'. *Journal of Theoretical Biology*, **8**, 65-73
- Barnard, C. J. & Sibly, R.M.** 1981. Producers and scroungers: A general model and its applications to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, **29**, 543-555.
- Barnard, C. J. & Thompson, D. B. A. 1985. Gulls and Plovers: the Ecology and Behaviour of Mixed-Species Feeding Groups. Beckenham, U.K.: Croom Helm.
- Barrowclough, F. & Sibley, F. C.** 1980. Feather pigmentation and abrasion -test of a hypothesis- *Auk*, **97**, 881-883.
- Barta, Z. & Giraldeau, L.-A.** 1998. The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producer-scrounger game. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 217-22.
- Beauchamp, G.** 1998. The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biol. Rev.*, **73**, 449-472.
- Beauchamp, G.** 2002 Higher-level evolution of intraspecific flock-feeding in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **51**, 480-487.
- Beauchamp, G.** 2003. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes*, **63**, 111-121.
- Beauchamp, G., Fernandez-Juricic E.** 2005. The group-size paradox: effects of learning and patch departure rules. *Behavioural Ecology*, **16**, 352--357.
- Beauchamp, G., Ruxton, G. D.** 2007. False alarms and the evolution of antipredator vigilance. *Animal Behaviour*, **74**, 1199-1206.
- Bee, M. A.** 2006. Individual recognition in animal species. In: The Encyclopedia of Language and Linguistics: Vol. 2 (Ed. par M. Naguib), pp. 617-626. London: Elsevier Science.
- Bee, M. A. & Gerhardt, H. C.** 2002. Individual voice recognition in a territorial frog (*Rana catesbeiana*). *Proceedings of the Royal Society B*, **269**, 1443-1448.
- Bell, W. J.** 1991. *Searching behaviour, the behavioural ecology of finding resources*. Chapman and Hall, London.
- Benus, R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M. & van Oortmerssen, G. A.** 1991. Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*, **47**, 1008-1019.
- Bernstein, I. S.** 1981. Dominance: The baby and the bathwater. *Behavioural and Brain Sciences*, **4**, 419-429.
- Bertram, R. D.** 1978. Living in group: predators and prey. Dans Krebs, J. R., & Davies, N. B. (eds). *Behavioural Ecology: An Evolutionary approach*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Bonser, R. H C.** 1995. Melanin and the abrasion resistance of feathers. *Condor*, **97**, 590-591.
- Boulinier, T., Danchin, E., Monnat, J.-Y., Doutrelant, C. & Cadiou, B.** 1996. Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *Journal of Avian Biology*, **27**, 252-256
- Bovet, D. & Vauclair, J.** 2000. Picture recognition in animals and humans. *Behavioural brain research*, **109**, 143-165.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L.** 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Association, Sunderland, Ma.

Bibliographies

- Brittan-Powell, E. F., Dooling, R. J. & Farabaugh, S. M.** 1997. Vocal Development in Budgerigars (*Melopsittacus Undulatus*): Contact Calls. *Journal of Comparative Psychology*, **111**, 226-241.
- Falls, J. B. & Brooks, R.** 1975. Individual recognition by song in whitethroated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology*, **59**, 2380-2385
- Brown, C., R., Brown, M., B. & Danchin, E.** 2000. Breeding habitat selection in cliff swallows: the effect of conspecific reproductive success on colony choice. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 133-142.
- Buckley, N. J.** 1996. Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *The Auk*, **113**, 473-488.
- Buhrman-Deever, S. C., Hobson, E. A. & Hobson, A. D.** 2008. Individual recognition and selective response to contact calls in foraging brown-throated conures (*Aratinga pertinax*). *Animal Behaviour*, **76**, 1715-1725.
- Buijs, J. A. Van Wijnen, J. H.** 2003. Survey of feral rock doves (*Columba livia*) in Amsterdam, a bird-human association, *Urban Ecosystems*, **5**, 235-241.
- Burley, N.** 1981. Mate choice by multiple criteria in a monogamous species. *American Naturalist*, **117**, 515-528.
- Burt, E. H.** 1979. Tips on wings and other things. Ed. E. H. Burt, *The behavioral significance of color*. Garland STPM Press, New York.
- Burt, E. H.** 1986. An analysis of physical, physiological and optical aspects of avian coloration with emphasis on Wood-Warblers. *Ornithological Monographs*, **38**, 1-126.
- Burger, B.** 1984. Grebes nesting in gull colonies: protective associations and early warning. *American Naturalist*, **123**, 327-337.
- Cadiu, J.C.** 1985. Mise en évidence du rôle du modèle parental dans les processus d'autonomisation des jeunes passereaux: étude chez *Serinus canarius*. *Actes 19th International Ethological Conference, Toulouse*, **2**, 332.
- Cadiu, N. & Cadiu, J.C.** 1998. Is food recognition in an unfamiliar environment a long-term effect of stimulus or local enhancement? A study in the juvenile canary. *Behavioural Processes*, **43**, 183-192.
- Cadiu, J. C., Cadiu N. & Lauga, J.** 1995 Local enhancement and seed choice in the juvenile canary, *Serinus canarius* *Animal Behaviour*, **50**, 793-800
- Accamise, D. F. & Morrison, D. W.** 1988. Avian communal roosting: implications of "diurnal activity centers." *American Naturalist*, **128**, 191-198.
- Accamise, D. F., Reed, L. M., Romanowski, J. & Stouffer, P. C.** 1997. Roosting behaviour and group territoriality in American crows. *Auk*, **114**, 628-637.
- Caldwell, G. S.** 1986. Predation as a selective force on foraging herons: effects of plumage color and flocking. *Auk*, **103**, 494-505.
- Caraco, T.** 1979. Time budgeting and group size: A test of theory. *Ecology*, **60**, 618-627.
- Caraco, T., Martindale, S & Pulliam H.R.** 1980. Avian time budgets and distance to cover, *Auk*, **97**, 872-875.
- Caraco, T., Uetz, G. W., Gillespie, R. G. & Giraldeau, L.-A.** 1995. Resource consumption variance within and among individuals: on coloniality in spiders. *Ethology*, **76**, 196-205.

Bibliographies

- Caro, T.** 2005. *Antipredator defences in birds and mammals*. Chicago (IL): Chicago University Press.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B.** 1995. *Bird Song*. Cambridge University Press.
- Chace, J. F. Walsh, J. J.** 2006. urban effects on native avifauna: A review. *Landscape Urban Plan* , **74**, 46-69.
- Chalmers, N.** 1979. Dominance and subordinacy. In: *Social behaviour in Primates* (Ed. by Barrington, E. J., Willis, A. J. & Sleigh, M. A.), pp. 160-184. London: Edward Arnold.
- Chapman, C.A. & Lefebvre, L.** 1990. Manipulating Foraging Group Size: Spider Monkey Food Calls at Fruiting Trees. *Animal Behaviour*, **39**, 891-896.
- Charnov, E. L.** 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, **9**, 129 – 136.
- Chase, I. D.** 1980. Social process and hierarchy formation in small groups: a comparative perspective. *American Sociological Review*, **45**, 905-924.
- Ciminari, M. E., Moyano, G., Chediack, J. G., Caviede-Vidal E.** 2005. Feral pigeons in urban environments: dietary flexibility and enzymatic digestion ? *Revista Chilena de Historia Natural*, **78**, 267-279.
- Clark, C., W & Mangel, M.** 1984. foraging and flocking strategies : information in an uncertain environment. *American Naturalist*, **123**, 626-641.
- Clark, C.W. & M. Mangel.** 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, **30**, 45-75
- Cole, G.** 1969. Plumage polymorphism in the feral rock pigeons of central Arizona. *The American Midland Naturalist Journal*, **82**, 613-618.
- Cook, R. G.** (Ed.) 2001. *Avian visual cognition*, from www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/.
- Cook, R. G., Cavoto, B. R., Katz, J. S. & Cavoto, K. K.** 1997. Pigeon Perception and Discrimination of Rapidly Changing Texture Stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **23**, 390-400.
- Coolen, I., Bergen, Y. V., Day, R. L. & Laland, K. N.** 2003. Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270**, 2413–2419.
- Coolen, I., Ward, A. J. W., Hart, P., J. B. & Lalanda, K., N.** 2005. Foraging nine-spined sticklebacks prefer to rely on public information over simpler social cues. *Behav Ecol*, **16**, 865-870.
- Cresswell, W.** 1994. The function of alarm calls in redshanks, *Tringa tetanus*. *Animal Behaviour*, **47**, 736-738.
- Cresswell, W. Hilton, G.M. & Ruxton, G.D.** 2000. Evidence for a rule governing the avoidance of superfluous escape flights, *Proceeding of the Royal Society London, Series B*, **267**, 733-737.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W.** 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **20**, 187-193.
- Dall, S. R. X. & Johnstone, R. A.** 2002. Managing uncertainty: information and insurance under the risk of starvation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **357**, 1519-1526.

Bibliographies

- Danchin, É.**, Boulinier, T. & Massot, M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the evolution of coloniality. *Ecology*, **79**, 2415-2428.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J. & Wagner, R. H.** 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, **305**, 487-490.
- Danchin É.**, Wagner, R. H. and Boulinier, T. 1998. The evolution of coloniality: does commodity selection explain it all? a reply. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 75-76.
- Darwin, C.** 1871. *The descent of Man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Davis, J. M.** 1975. Socially induced flight reaction in pigeons. *Animal Behaviour*, **23**, 597-601.
- Dehn, M. M.** 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **26**, 337– 342.
- Delestrade, A.** 1999. Foraging strategy in a social bird, the Alpine Chough: effect of
- Di Bitetti M. S. & Janson, C. H.** 2001. Reproductive socioecology of tufted capuchins (*Cebus apella nigrilus*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, **22**, 127-147.
- Delius JD, Emmerton J, Hörster W, Jäger R, Ostheim J.** 2000. Pictureobject recognition in pigeons. In: *Picture perception in animals* (Ed. by Fagot J), pp. 1-35. Psychology Press Ltd, East, Sussex.
- Dittrich, L., Adam, R., Ünver, E. & Güntürkün, O.** 2009. Pigeons identify individual humans but show no sign of recognizing them in photographs. *Behavioural Processes*, **83**, 82-89.
- Doligez, B., Pärt, T., Danchin É., Clobert, J. and Gustafsson, L.** 2004a. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 75-87.
- Doligez, B., Pärt, T. and Danchin É.** 2004b. Prospecting in the collared flycatcher: gathering public information for future breeding habitat selection? *Animal Behaviour*, **67**, 457-466.
- Dooling, R. J. & Brown, S. D.** 1992. Auditory perception of conspecific and heterospecific vocalizations in birds: evidence for special processes. *Journal of Comparative Psychology*, **106**, 20-28.
- Durrer H**, 1986. The skin of birds: colouration. In: *Biology of the integument: Vol. 2. Vertebrates* (Bereiter- Hahn J, Matoltsy AG, and Richards KS, eds). New York: Springer Verlag.
- Eiserer, L. A.** 1984. Communal roosting in birds. *Bird Behaviour*, **5**, 61-80.
- Ekman, J. & Rosander, B.** 1987. Starvation risk and flock size of the social forager: when there is a flocking cost. *Theoretical Population Biology*, **31**, 167-177.
- Elgar, M. A.** 1986. The establishment of foraging flocks in house sparrows: risk of predation and daily temperature. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 433-438.
- Elgar, M. A.** 1989 Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, **64**, 13–33.
- Emlen, J. M.** 1966. The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist*, **100**, 611-617.
- Evans, R. M.** 1982. Foraging flock recruitment at a black-billed gull colony: implication for the information center hypothesis. *Auk*, **99**, 24-30.

Bibliographies

- Evans, C. S., Evans, L. & Marler, P.** 1993. On the meaning of alarm call: functional in an avian vocal system. *Animal Behaviour*, **46**, 23-38.
- Falls, J. B.** 1982. Individual recognition by sounds in birds. Dans: *Acoustic Communication in Birds* (Ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 237-278. New York: Academic Press.
- Feare, C. J. & Inglis, I. R.** 1979. The effects of reduction of feeding space on the behaviour of captive starlings *Sturnus vulgaris*. *Ornis Scandinavica*, **10**, 42-47.
- Fernández-Juricic, E. & Kacelnik, A.** 2004. Information transfer and gain in flocks: the effects of quality and quantity of social information at different neighbour distances. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**, 502-511.
- Fisher, J.** 1954. Evolution and Bird Sociality. In: *Evolution as a process* (Ed. by Huxley, J., Hardy, A. C. & Ford, E. B.), pp71-83, London: Allen & Unwin
- Flemming, S., P., Smith, P., C., Seymour, N., R. & Bancroft, R., P.** 1992. Ospreys Use Local Enhancement and Flock Foraging to Locate Prey. *The Auk*, **109**, 649-654.
- Fretwell, S.D, Lucas H.J. Jr.** 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor*, **19**, 16-36.
- Galef, B. G.** 1988. Imitation in animals: history, definition, and interpretation of data from the psychological. in *Social Learning: psychological and biological perspectives* (Ed. T. R. Zentall & B. G. Galef). Hillsdale; NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Galef, B. G. JR. & Giraldeau, L.-A.** 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, **61**, 3-15.
- Gasparini J., Piault R., Bize P., Roulin A.** 2009. Synergistic and antagonistic interaction between different branches of the immune system is related to melanin-based coloration in nestling tawny owls. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 2348-2353.
- Gauthreaux, S.A. Jr.** 1978. The ecological significance of behavioral dominance. In Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. (eds) *Perspective in Ecology*, Vol. III: 17-54. New York, Plenum.
- Gilbert, O. L.** 1989. *The Ecology of Urban Habitats*. Chapman & Hall, London.
- Gill, F. B.** 1995. *Ornithology*. New York: W. H. Freeman.
- Giraldeau, L.-A.** 1984. Group foraging: the skill pool effect and frequency dependent learning. *American Naturalist*, **124**, 72-79.
- Giraldeau, L.-A. & Caraco, T.** 2000. *Social foraging theory*. Princeton, New Jersey.
- Giraldeau, L.A., & Lefebvre, L.** 1985. Individual feeding preferences in groups of rock doves. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 1899-190.
- Giraldeau, L.-A., Lefebvre, L.** 1986. Exchangeable producer-scrounger roles in a captive flock of feral pigeons. *Animal Behaviour*, **34**, 797-803.
- Giraldeau, L.A., Valone, T. & Templeton, J.** 2002. Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B*, **357**, 1559-1566
- Giraldeau, L.-A., Soos, C. & Beauchamp, G.** 1994. A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **34**, 251-256
- Giret N., Monbureau M., Kreutzer, M., Bovet, D.** 2009. Conspecific discrimination in an object-choice task in African grey parrots (*Psittacus erithacus*), *Behavioural Processes*, **82**, 75-77

Bibliographies

- Glück, E.** 1980. Ernährung und Nahrungsstrategie des Stieglitzes *Carduelis carduelis* L., *Okol. Vögel*, **2**, 43-91.
- Goldstein, G., Flory, K. R., Browne, B. A., Majid, S., Ichida, J. M., Burt, E. H.** 2004. Bacterial degradation of black and white feathers. *Auk*, **121**, 656-659.
- Gompertz, T.** 1956. Some observation on the feral pigeon in London. *Bird Study*, **4**, 2-13
- Gonzales, G., Soci, G., Smith, L. C. & De Lope, F.** 2001. Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50**, 557-562.
- Goodale, E. & Kotagama, S. W.** 2005. Alarm calling in Sri Lankan mixed-species bird flocks. **122**, 108-120.
- Goodwind, G.** 1970. *Pigeons and doves of the world*. London, British Museum.
- Goss-Custard, J.D., Caldow, R.W.G. & Clarke, R.T.** 1992. Correlates of the density of foraging Oystercatchers *Haematopus ostralegus* at different population sizes. *J. Anim. Ecol.* **61**, 159-174.
- Grand, T.C. & Dill, L.M.** 1999. The effect of group size on the foraging behaviour of juvenile coho salmon: reduction of predation risk or increased competition? *Animal Behaviour*, **58**, 443-451
- Green, R. F.** 1980. Bayesian birds: a simple example of Oaten's stochastic model of optimal foraging. *Theor Popul Biol*, **18**, 244-256.
- Green, R. F.** 1984. Stopping rules for optimal foragers. *American Naturalist*, **123**, 30-40.
- Greenberg, R.** 1983. The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *American Naturalist*, **122**, 444-453.
- Grimm, N. B. Faeth, S. H. Golubiewski, N. E. Redman, C. L. Wu, J. Bai, X. & Briggs, J. M.** 2008. Global change and the ecology of cities. *Science*, **319**, 756-760.
- Grünbaum, D. & Veit, R. R.** 2003. Black-browed albatrosses foraging on Antarctic krill: density-dependence through local enhancement? *Ecology*, **84**, 3265-3275.
- Güttinger, H. R.** 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour*, **94**, 254-278.
- Güttinger, H. R.** 1979. The integration of learnt and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organisation in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **49**, 285-303.
- Gyger, M. Karakashian, S. & Marler, P.** 1987. Semantics of an avian alarm call system: the male domestic fowl, *Behaviour*, **102**, 15-40
- Hafton, S.** 2000. Contexts and possible functions of alarm calling in the willow tit, *Parus montanus*; the principle of 'better safe than sorry'. *Behaviour*, **137**, 437-449.
- Haag-Wackernagel, D.** 1993. Street pigeons in Basel. *Nature*, **361**, 200.
- Haag, D.** 1987. Regulationsmechanismen bei der Strassentaube *Columba livia f domestica* (Gmelin 1789). *Verhandl. Naturf. Gesel. Basel*, **97**, 31-42.
- Haase, E., Ito, S., Sell, A. & Wakamatsu, K.** 1992. Melanin concentrations in feathers from wild and domestic pigeons. *Journal of Heredity*, **83**, 64-67.
- Hafton, S.** 2000. Contexts and possible functions of alarm calling in the willow tit, *Parus montanus*; the principle of 'better safe than sorry'. *Behaviour*, **137**, 437-449.
- Hale, E.B.** 1962. Domestication and the evolution of behaviour. dans: Hafez, E.S.E. (Ed.). *The Behaviour of Domestic Animals*. Baillière, Tindal and Cox, London.

Bibliographies

- Hamilton, W. D.** 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295-311.
- Havlin, J.** 1979. Die Flüge der "Stadttauben" in die Umgebung von Brno. *Zool Listy*, **28**, 125-146
- Halpin, Z. T.** 1991. Kin recognition cues of vertebrates, p 220-258. In: P. G. Hepper, (ed.). Kin recognition. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Harvey, L. F.** 1994) Strategies of behaviour. *Behaviour and Evolution* (eds P. J. B. Slater & T. R. Halliday), pp. 106-149. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Hausberger, M., Richard-Yris, M.-A., Henry, L., Lepage, L. & Schmidt, I.** 1995. Song sharing reflects the social organization in a captive group of European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, **109**, 222-241.
- Hauser, M.D. & Wrangham. R. W.,** 1987. Manipulation of food calls in captive chimpanzees: a preliminary report. *Folia Primatologica*, **48**, 207-210.
- Heinrich, B., Marzluff, J.M. & Marzluff, C. 1993. Common ravens are attracted by appeasement calls of food discoverers when attracted. *Auk*, **110**, 247-254.
- Heinrich, B. & Marzluff, J.M.** 1991. Do common ravens yell because they want to attract others? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 13-21.
- Henderson, I. G. & Hart, P. J. B.** 1995. Dominance, food acquisition and reproductive success in jackdaws *Corvus monedula*. *Ornis Scandinavica*, **24**, 142-148.
- Hinde, R. A.** 1961. Behaviour. In: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. (Ed. by A. J. Marshall). London: Academic Press.
- Herrnstein, R. J. & Loveland, D. H.** 1964. Complex visual concept in the pigeon. *Science*, **146**, 549-551.
- Hessing, M. J. C., Hagelso, A. M., Schouten, W. G. P., Wiepkema, P. R. & van Beek, J. A. M.** 1994. Individual behavioral and physiological strategies in pigeons. *Physiology & Behavior*, **55**, 39-46.
- Hingee, M. Magrath, R. D.** 2009. Flights of fear: a mechanical wing whistle sounds the alarm in a flocking bird. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **276**, 4173-4179.
- Hogstad, O.** 1988. Rank-related resource access in winter flocks of willow tit *Parus montanus*. *Ornis Scandinavica*, **19**, 169-174.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O.** 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Huber, L.** 2001. Visual categorization in pigeons. In R. G. Cook (Ed.), *Avian visual cognition*, dans <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/huber/default.htm>
- Hull, C.L.** 1943. *Principles of Behavior*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Inman, A. J., Lefebvre, L. & Giraldeau, L.-A.** 1987. Individual diet differences in feral pigeons: evidence for resource partitioning. *Animal Behaviour*, **35**, 1902-1903.
- Irons, D.B.** 1998. Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology*, **79**, 647-655.
- Jakob, E. M., Marshall, S. D., & Uetz, G. W.** 1996. Estimation fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*, **77**, 61-67.
- Jackson, A. L. & Ruxton, G. D.** 2006. Toward an individual-level understanding of vigilance: the role of social information. *Behavioral Ecology*, **17**, 532-538.

Bibliographies

- Janiga, M.** 1987. Seasonal aspect of intensity and course of daily translocation of pigeons (*Columba livia f. domestica*) for food from Bratislava to its surroundings. *Acta. Fac. Rurem Nat. Univ. Comeniana*, **33**, 47-59.
- Jerolmack, C.** 2008. How pigeons became rats: the cultural-spatial logic of problem animals. *Social Problems*, **55**, 72-74.
- Jokimaki, J & Suhonen, J.** 1998. Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. *Landscape and Urban Planning*, **39**, 253-263
- Johnston, R. F. & Janiga, M.** 1995. *Feral pigeons*. Oxford University Press.
- Johnston, R.** 1992. Evolution in the Rock dove: skeletal morphology. *Auk*, **109**, 530-542.
- Johnston, A. F. & Johnston, S. G.** 1989. Nonrandom mating in feral pigeons. *Condor*, **91**, 23-29.
- Jones, M. E. & Mench, J. A.** 1991. Behavioral correlates of male mating success in a multisire flock as determined by DNA fingerprinting. *Poult. Sci.*, **70**, 1493-8.
- Jawor, J. M. Breitwisch, R.** 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk*, **120**, 249-265.
- Kahlert, J.** 2006. Factors affecting escape behaviour in moulting greylag geese *Anser anser*, *Journal of Ornithology*, **147**, 569-577.
- 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
- Kats, L. B. & Dill, L. M.** 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, **5**, 361-394.
- Kautz, J.E. & Malecki, R.A.** 1990. Effects of harvest on feral pigeon survival, nest success and population size. *U.S. Department. International. Fish and Wildlife Technical Report*, **31**, 1-16.
- Kenward, R. E.** 1978. Hawks and Doves: Factors Affecting Success and Selection in Goshawk Attacks on Woodpigeons. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 449-460.
- Keys, G. C. & Rothstein, S.I.** 1991. Benefits and costs of dominance and subordination in White crowned sparrows and the paradox of status signalling. *Animal Behaviour*, **42**, 899-912.
- Klump, G. M. & Shalter, M. D.** 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm calls. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Z. Tierpsychol.*, **66**, 189-226.
- Knight, R. L. & Temple, S. A.** 1986. Why does intensity of avian nest defense increase during the nesting cycle? *The Auk*, **103**, 318-327.
- Kohane, M.J. Parsons, P.A.** 1988. Domestication: Evolutionary change under stress. *Evolutionary Ecology*, **23**, 31-48.
- Kohlmann, S., G. & Risenhoover, K., L.** 1998. Effects of resource distribution, patch spacing, and preharvest information on foraging decisions of northern bobwhites. *Behavioural Ecology*, **9**, 177-186.
- Kotler, B. P.,** 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, **65**, 689-701.
- Kotler, B. P., Blaustein, L. & Brown, J. S.** 1992. Predation facilitation: the combined effect of snakes and owls on the foraging behaviour of gerbils. *Annales Zoologici Fennici*, **29**, 199-206.

Bibliographies

- Krebs, J. R.** 1973. Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus spp.*). *Canadian Journal of Zoology*, **51**, 1275-1288.
- Krebs, J. B.** 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, **51**, 99-134.
- Krebs, J. R.** *Optimal foraging*. Dans: Krebs, J. R. & Davies, N.B. Editors, *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, Blackwell, Oxford (1978), pp. 23–63.
- Krebs, J. R. Davies, N. B.** 1993. *An introduction to behavioural ecology*, 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific.
- Krebs, J. R. & Inman, J. A.** 1992. Learning and foraging: Individuals, groups and populations. *American Naturalist*, **140**, S63-S84.
- Krebs, J. R., MacRoberts, M. H., & Cullen, J. M.** 1972. Flocking and feeding in the great tit (*Parus major*). An experimental study. *Ibis*, **114**, 507-530.
- Krause J., Ruxton G. D.** 2002. *Living in groups*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Kübler, S., Kupko, S. & Zeller, U.** 2005. The kestrel (*Falco tinnunculus L.*) in Berlin: investigation of the breeding biology and feeding ecology. *Journal of Ornithology*, **146**, 271-278.
- Kübler, S. & Zeller, U.** 2005. The Kestrel (*Falco tinnunculus L.*) in Berlin: feeding ecology along an urban gradient. *Die Erde*, **136**, 153-164.
- Lack, D.** 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, P.** 2003. Pigeons and Doves. PP. 288-295 in C. Perrins, ed. *The New Encyclopedia of Birds*. Oxford: Oxford University Press.
- Laland, K. N. & Reader, S. M.** 1999. Foraging innovation in the guppy. *Animal Behaviour*, **57**, 331-340.
- Lazarus, J.** 1972. Natural selection and function of flocking in birds. *Ibis*, **114**, 556-558.
- Leavesley, A. J. & Magrath, R.** 2005. Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird. *Animal Behaviour*, **70**, 365-373.
- Lefebvre, L. & Giraldeau, L.-A.** 1984. Daily feeding site use of urban pigeons. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 1425-1428
- Lefebvre, L.** 1985. Stability of flock composition in urban pigeons. *Auk*, **102**, 886-888.
- Lefebvre, L.** 1983. Equilibrium distribution of feral pigeons at multiple food sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**, 11-17.
- Lehongre, K., Aubin, T. & Del Negro, C.** 2009. Influence of social conditions in song sharing in the adult canary. *Animal Cognition*, **12**, 823-832
- Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S. & Del Negro, C.** 2008. Individual Signature in Canary Songs: Contribution of Multiple Levels of Song Structure. *Ethology*, **114**, 425-435.
- Le Marechal, P. & Lesaffre, G.** 2000. *Les oiseaux d'Ile-de-France. L'avifaune de Paris et de sa région*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Lendvai, Á.Z., Liker, A., Barta, Z.,** 2006. The effects of energy reserves and dominance on the use of social-foraging strategies in the house sparrow. *Animal Behaviour*, **72**, 747-752.
- Levey, D. J., Londono, G. A., Ungvari-Martin, J., Hiersoux, M. R., Jankowski, J. E., Poulsen, J. R., Stracey, C. M. & Robinson, S. K.** 2009. Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans. *PNAS*, **106**, 8959-8962.

Bibliographies

- Lima S.L.** 1984. Downy woodpecker foraging behaviour: efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology*, **65**, 166-174.
- Lima, S. L.** 1990. The influence of models on the interpretation of vigilance. In: *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behaviour: Vol. 2. Explanation, Evolution and Adaptation* (Ed. by M. Bekoff & D. Jamieson), pp. 246–267. Boulder, Colorado: Westview Press.
- Lima S.L.** 1994. Collective detection of predatory attack by birds in the absence of alarm signals. *Journal of Avian Biology*, **25**, 319-326.
- Lima, S. L.** 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group size effect. *Animal Behaviour*, **49**, 11–20.
- Livoreil, B., Giraldeau, L.-A.** 1997. Patch departure decisions by spice finches (*Lonchura punctulata*) foraging singly or in groups. *Animal Behaviour*, **54**, 967-977.
- Lorenz, K.Z.** *King Solomon's Ring*, T.Y. Crowell, New York.
- Marler, P.** 1957. Specific distinctiveness in the communication calls of birds. *Behaviour*, **11**, 13-39.
- Marler, P.** 2004. Bird calls: a cornucopia for communication. p. 132-177 dans Marler, P. & Slabbekoorn, H. eds. *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, London.
- Martin, T. E.** 1987. Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 453-487.
- Marzluff, J. M., Walls, J., Cornell, H. N., Withey, J. C. & Craig, D. P.** 2010. Lasting recognition of threatening people by wild American crows. *Animal behaviour*, **79**, 699-707.
- MacArthur, R. H. and E. R. Pianka.** 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, **100**, 603-609.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A.** 1983. *Generalised Linear Modelling*. Chapman & Hall, London
- Mahler, F., Lesaffre, G., Zucca, M., Coatmeur, J.** 2010. *Oiseaux Nicheurs de Paris, Un atlas urbain*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Magurran, A. E.** 1990. The inheritance and development of minnow anti-predator behaviour. *Animal Behaviour*, **39**, 834-842.
- Mangel, M.** 1990. Dynamic information in uncertain and changing worlds. *Journal of Theoretical Biology*, **146**, 317-332.
- Marchetti, C. & Drent, P. J.** 2000. Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, **60**, 131-140.
- Markovchick-Nicholls, L., Regan, H. M., Deutschman, D. H., Widyanata, A., Martin, B., Noreke, L. & Hunt, T. A.** 2008. Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. *Conserv Biol*, **22**, 99-109.
- Marzluff, J. M., Bowman, R., Donnelly, R.** 2001. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Kluwer, Boston.
- Mason, J. R., & Reidinger, R. F.** 1981. Effects of social facilitation and observational learning on feeding behavior of red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Auk*, **98**, 778-784.
- McNair, J. N.** 1982. Optimal giving-up times and the marginal value theorem. *The American Naturalist*, **119**, 511-529.

Bibliographies

- McNamara, J. M.** 1982. Optimal patch use in a stochastic environment. *Theor Popul Biol*, **21**, 269-288.
- Metcalfe, N.B. & Furness, R.W.** 1984. Changing priorities: the effect of pre-migratory fattening on the trade-off between foraging and vigilance, *Behav. Ecol. Sociobiol*, **15**, 203-206.
- Miklósi, Á. & Soproni, K.** 2006. A comparative analysis of animals' understanding of the human pointing gesture. *Animal Cognition*, **9**, 81-93
- Milinski, M. & Parker, G. A.** 1991. Competition for resources. In: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (Ed. by J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 137-168. Oxford: Blackwell Scientific.
- Miller, J. R. & Hobbs, R. J.** 2002. Conservation where people live and work. *Conserv Biol*, **16**, 330-337.
- Møller, A. P.** 1988. False alarm calls as a means of resource usurpation in great tit, *Parus major*. *Ethology*, **79**, 25-30.
- Mönkkönen, M. & Koivula, K.** 1993. Neophobia and social learning of foraging skills in willow tits *Parus montanus*. *Ardea*, **81**, 43-46.
- Morgan, R. A., Brown, J. S. and Thorson, J. M.** 1997. The effect of spatial scale on the functional response of fox squirrels. *Ecology*, **78**, 1087-1097.
- Morse, D.H.** 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds, *Ecological Monographs*, **40**, 119-168
- Munn, C.A.** 1986. Birds that 'cry wolf', *Nature*, **319**, 143-145.
- Murton, R. K.** 1971. Why do some bird species feed in flocks? *Ibis*, **113**, 534-536.
- Murton, R.K., Coombs, C.F.B. & Theatle, R.J.P.** 1972a. Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var. Part II: Flock behaviour and social organisation. *Journal of Applied Ecology*, **9**, 875-889.
- Murton, R.K., Theatle, R.J.P. & Thompson, J.** 1972b. Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var. Part I: Population, Breeding Biology and Methods of Control. *Journal of Applied Ecology*, **9**, 835-874.
- Murton, R. & Westwood, N.** 1966. The foods of the rock dove and feral pigeon. *Bird Study*, **13**, 130-146.
- Newton, I.** 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- Nicol, C., J.** 1995. The social transmission of information and behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, **44**, 79-98.
- Nicol, C.** 2006. How animals learn from each other. *Applied Animal Behaviour Science*, **100**, 58-63.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M. E.** 1978. Relationship between song repertoire and age in the canary. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **46**, 298-305.
- Oaten, A.** 1977. Optimal foraging in patches: a case for stochasticity. *Theor. Pop. Biol.*, **12**, 263-285
- 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.
- Orians, G. H. & Wittenberger, J. F.** 1991 Spatial and temporal scales in habitat selection. *American naturalis*, **137**, S29-S49.

Bibliographies

- Ophir, A. G. & Galef, B. G., Jr.** 2004. Sexual experience can affect use of public information in mate choice. *Animal Behavior*, **68**, 1221-1227.
- Palameta, B. & Lefebvre, L.** 1985. The social transmission of a food-finding technique in pigeons: what is learned? *Animal Behaviour* **33**, 892-896.
- Parisot, M., Vallet, E., Nagle, L. & Kreutzer, M.** 2002. Male canaries discriminate among songs: call rates is a reliable measure. *Behaviour*, **139**,55-63.
- Parisot M. , Nagle L., Vallet E. & Kreutzer. M.** 2004. Dominance-related foraging in female domesticated canaries under laboratory conditions. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 1246-1250.
- Pauchard, A., Aguayo, M., Pena, E. & Urrutia, R.** 2006. Multiple effects of urbanization on the biodiversity of developing countries: the case of a fast-growing metropolitan area (Concepcion, Chile). *Biological Conservation*, **127**, 272-281.
- Périsquet, J. C.** 1998. *Le Pigeon : races, élevage et utilisation, reproduction, hygiène et santé*. Collection Les cahiers de l'élevage, éd. Rustica, Paris.
- Pettingall, O. S. J.** 1956. A laboratory and field manual of ornithology (3rd edition). (Ed. par.: Minneapolis.
- Piper W.H.** 1997. Social dominance in birds: Early findings and new horizons. *Current Ornithology*, **14**, 125-187.
- Pizzari, T.** 2003. Food, vigilance, and sperm: the role of male direct benefits in the evolution of female preference in a polygamous bird. *Behavioral Ecology*, **14**, 593-601.
- Plesnik, J.** 1988. the finding of Columbidea in food of urban population of Kestrel (*Falco tinnunculus*). *Zpávy MOS*, **46**, 129-130.
- Plowright, C.M.S., and Landry, F.** 2000. A direct effect of competition on food choice by pigeons. *Behavioural Processes*, **50**, 59-64.
- Pomarède, M.** 1992. *Le canari. Précis de canariculture, 2ème Edition*. Maison- Alfort: Edition du point vétérinaire.
- Porter, J. M. & Sealy, S. G.** 1982. Dynamics of seabird multispecies feeding flocks: age-related feeding behavior. *Behaviour*, **81**, 91-109.
- Powell, G. V. N.** 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Animal Behaviour*, **22**, 501–505.
- Pöysä, H.** 1992. Group foraging in patchy environments: the importance of coarse-level local enhancement. *Ornis Scand*, **23**, 159-166.
- Price, E.O,** 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*, **65**, 245-271.
- Pulliam, H. R.** 1973. Advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, **38**, 419-422.
- Pulliam, H. R. & Caraco, T.** 1984. Living in groups: is there an optimal group size? Dans : *Behavioural Ecology* (Ed. by J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 122–147. Oxford: Blackwell Scientific.
- Pulliam, H. R. & Mellikan, G. C.** 1982. Social organization in the non- reproductive season. Dans D. S. Farmer and J. R. King, eds., *Avian Biologie*, vol. 6, 117-132. New York: Academic Press.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliman, E.L. Charnov.** 1977. Optimal foraging. *The Quarterly Review of Biology*, **52**, 137-154.
- Quenette, P.-Y.** 1990. Functions of vigilance in mammals: a review. *Acta oecol*, **11**, 801-818.

Bibliographies

- Raveling, D. G.** 1970. Dominance relationships and agonistic behavior of Canada Geese in winter. *Behaviour*, **37**, 291-319.
- Rendall, D., Rodman, P. S. & Emond, R. E.** 1996. Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, **51**, 1007-1015.
- Reale, D., Gallant, B. Y., Leblanc, M. & Festa-Bianchet, M.** 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, **60**, 589-597.
- Rebele, F.**, 1994. Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **4**, 173-187
- Reed, J. M., Boulinier, T., Danchin, E. & Oring, L. W.** 1999. Informed dispersal: prospecting by birds for breeding sites. *Curr. Ornithol.* **15**, 189-259.
- Richner, H. & Hebb, P.** 1995. Is the information centre hypothesis a flop? *Adv Study Behav*, **24**, 1-45.
- Roberts G.** 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, **51**, 1077-1086.
- Rogers, D.I., Piersma, T. & Hassell, C.J.** 2006. Roost availability may constrain shorebird distribution: exploring the energetic costs of roosting and disturbance around a tropical bay, *Biological Conservation*, **133**, 225-235.
- Rose, E., Nagel, P. Haag, D.** 2006. Spatio-temporal use of the urban habitat by feral pigeons (*Columba livia*). *Behav Ecol Sociobiol*, **60**, 242-254.
- Roth, T. C., Cox, J. G. & Lima, S. L.** 2008. The use and transfer of information about predation risk in flocks of wintering finches. *Ethology*, **114**, 1218-1226.
- Roulin, A., Jungi, T.W., Pfister, H. & Dijkstra, C.** 2000. Female barn owls (*Tyto alba*) advertise good genes. *Proc. Roy. Soc. B Biol. Sci.* **267**, 937-941.
- Roulin, A., Riols, C., Dijkstra, C. & Ducrest, A.-L.** 2001. Female plumage spottiness and parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioural Ecology*, **12**, 103-110.
- Ruxton, G. D.** 1995. Foraging on patches: are groups disadvantaged? *Oikos*, **72**, 148-150.
- Savalli, U. M.** 1995. The evolution of bird coloration and plumage elaboration: A review of hypotheses, **12**, 141-190.
- Schluter, D.** 1982. Seed and patch selection by Galapagos ground finches: relation to foraging efficiency and food supply. *Ecology*, **63**, 1106-1120.
- Schnitzler, A.** 1999. *Le pigeonnier dans la ville: intérêt dans la maîtrise de la population des pigeons urbains*. Thèse de doctorat vétérinaire, université Paul Sabatier, Toulouse.
- Schorger, A.** 1952. Introduction of the domestic pigeon. *Auk*, **69**, 462-463.
- Seeley, T.D.** 1995. *The Wisdom of the Hive*. Harvard University Press.
- Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E. & Hope, D.** 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends Ecol Evol*, **21**, 186-191.
- Silverman, E., D., Veit, R., R. & Nevitt, G., A.** 2004. Nearest neighbors as foraging cues: information transfer in a patchy environment. *Marine Ecology Progress Series*, **277**, 25-35.

Bibliographies

- Sinclair, A. R. E.** 1989. Population regulation of animals. Ecological concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world (ed J. M. Cherrett), pp. 197-241. Blackwell Scientific, Oxford.
- Singer, N.** 2003. Crow lady has a faithful flock. *Seattle Times*. 24 November.
- Smith, W. J.** 1977. The behaviour of communicating: An ethological approach. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Smith, J. W., Benkman, C. W. & Coffey, K.** 1999 The use and mis-use of public information by foraging red crossbills. *Behavioural Ecology*, **10**, 54-62.
- Smith, R., D., Ruxton, G., D. & Cresswell, W.** 2001. Patch choice decisions of wild blackbirds: the role of preharvest public information. *Animal Behaviour*, **61**, 1113-1124.
- Sol, D., Santos, D. M., Garcia, J. & Cuadrado, M.** 1998. Competition for food in urban pigeons: the cost of being juvenile. *The Cooper Ornithological Society*, **100**, 298-304.
- Sol, D. & Senar, J. C.** 1995. Urban pigeon population: Stability, home range, and the effect of removing individuals. *Canadian journal of zoology*, **73**, 1154-1160.
- Sossinka, R.** 1982. Domestication in birds. *Avian Biol*, **6**, 373-403.
- Staniforth, R. J.** 2002. Effects of urbanization on bird populations in the Canadian central Arctic. *Arctic*, **55**, 87-93.
- Stahl, J., Tolsma, P.H., Loonen, M.J.J.E. & Drent, R.H.** 2001. Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Animal Behaviour*, **61**, 257-264.
- Stephens, D. W.** 1989. Variance and the value of information. *American Naturalist*, **134**, 128-140.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R.** 1986. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Sutherland, W. J.** 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press.
- Sullivan, K. A.** 1984. The advantages of social foraging in downy woodpeckers. *Animal Behaviour*, **32**, 16-22.
- Temeles, E. J.** 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour*, **47**, 339-350.
- Templeton, J. J. & Giraldeau, L.-A.** 1995. Patch assessment of foraging flocks of European starlings: evidence for the use of public information. *Behavioural Ecology*, **6**, 65-72.
- Templeton, J. J. & Giraldeau, L.-A.** 1996. Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *behav Ecol Sociobiol*, **38**, 105-114.
- Theimer, T. C.** 1987. The effect of seed dispersion on the foraging success of dominant and subordinate dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Animal Behaviour*, **35**, 1883-1890.
- Thompson, A. R., Petty, J. T. and Grossman, G. D.** 2001. Multiscale effects of resource patchiness on foraging behaviour and habitat use by longnose dace, *Rhinichthys cataractae*. *Freshwater Biology*, **46**, 145-160.
- Thomson, W. B., Vertinsky, I. & Krebs, J. R.** 1974. The survival value of flocking in birds: A stimulation model, *Journal of Animal Ecology*, **43**, 785-820.
- Thorpe, W. H.** 1963. *Learning and instinct in animal*. London: Methuen.

Bibliographies

- Tomasello, M., Call, J.** 1997. Primate Cognition. Oxford University Press, New York, NY.
- Tomialojc, L.** 1976. The urban population of wood pigeon, *Columba palumbus*, L 1758, in Europe. It's origine, increase ande distribution. *Acta Zool. Cracovensia*, **2**, 585-631
- Turner, C. W.** 1964. Social feeding in birds. *Behaviour*, **24**, 1-46.
- Turner, W. R., T. Nakamura, and M. Dinetti.** 2004. Global urbanization and the separation of humans from nature. *BioScience*, **54**, 585-590.
- Valone, T. J.** 1989 Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos*, **56**, 357-363.
- Valone, T. J.** 1991. Bayesian and prescient assessment: foraging with pre-harvest information. *Animal Behaviour*, **41**, 569-577.
- Valone, T. J.** 1996. Food-associated calls as information about patch quality. *Oikos*, **77**, 153-157.
- Valone, T. J. & Brown, J. S.** 1989. Measuring patch assessment abilities of desert granivores. *Ecology*, **70**, 1800-1810.
- Valone, T. J & Giraldeau, L.-A.** 1993. Patch estimation by group foragers : what information is used? *Animal Behaviour*, **45**, 721-728.
- Valone, T.J. & Templeton, J.J.** 2002. Public information for resource assessment: a widespread benefit of sociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, **357**, 1549-1557.
- Verbeek, M. E. M., Drent, P. J. & Wiepkema, P. R.** 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, **48**, 1113-1121.
- Verbeek, M. E. M., Boon, A. & Drent, P. J.** 1996 Exploration, aggressive behaviour and dominance in pairwise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* **133**, 945-963.
- Verbeek, M. E. M., de Goede, P., Drent, P. J. & Wiepkema, P. R.** 1999 Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. *Behaviour* **136**, 23-48.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenko, and J. M. Melillo.** 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494-499
- Voigt, C., Leitner, S. & Gahr, M.** 2003. Mate fidelity in a population of Island Canaries (*Serinus canaria*) in the Madeiran Archipelago. *Journal of Ornithology*, **144**,86-92.
- Voigt, C. & Leitner, S.** 1998. Breeding biology of the island canary *Serinus canaria* (aves: Fringillidae) on the desert as island Ilhéu Chao. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **50**,117-124.
- Wagner, R. H. & Danchin, E.** 2010. A taxonomy of biological information. *Oikos*, **119**,203-209.
- Wagner, S. J. & Gauthreaux, JR, S. A.** 1990. Correlates of dominance in intraspecific and interspecific interactions of song sparrows and White throated sparrows. *Animal Behaviour*, **39**, 522-527.
- Watt, D. J., Ralph, J. & Atkinson, C. T.** 1984. The role of plumage polymorphism in dominance relationships of the White-throated sparrow. *Auk*, **101**, 110-120.
- Webster, M. M & Hart, P. J. B.** 2006. Subhabitat selection by foraging three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) : previous experience and social conformity. *Behav Ecol Sociobiol*, **60**, 77-86.

Bibliographies

- Whiten, A. and Ham, R.** 1992. On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: Reappraisal of a century of research. Dans: *Advances in the Study of Behavior* Vol. 21. Ed. Slater, P.J.B., Rosenblatt, J.S., Beer, C. and Milinski, M. San Diego, CA, Academic Press.
- Wrangham, R.W.** 1977. Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. Dans : *Primate ecology* (Clutton-Brock, T.H., ed.). Academic Press, New York, NY, p. 503-538.
- Wrangham, R. W.** 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75**, 262-300.
- Ward, M., P.** 2005. Habitat selection by dispersing yellow-headed blackbirds: evidence of prospecting and the use of public information. *Oecologia*, **145**, 650–657.
- Ward, P. & Zahavi, A.** 1973. The importance of certain assemblages as 'information centres' for food-finding. *Ibis*, **115**, 517-534.
- Watanabe S.** 2000. How do pigeons see pictures? Recognition of the real world from its 2-
representation. In: *Picture perception in animals* (Ed. Fagot J), Psychology Press Ltd, East Sussex.
- Weatherhead, P. J.** 1983. Two principal strategies in avian communal roosts. *American Naturalist*, **121**, 237-243.
- Wilkinson, G.S. & Boughman, J.W.** 1998 Social calls coordinate foraging in greater spear-nosed bats. *Animal Behaviour*, **55**, 337-350.
- Williams D. E., Corrigan R. M.** 1994. Pigeons (Rock doves). In Hygnstrom S. E., Timm R. M., Larson G. E. (Eds), *Prevention and Control of Wildlife Damage*, University of Nebraska-Lincoln, E87-E96. In The Internet Center for Wildlife Damage Management. Dans: http://icwdm.org/handbook/birds/bird_e87.pdf.
- Wilson, E. O.** 1975. *Sociobiology: the New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
- Wiley, R. H.** 1991. Both high- and low ranking white -throated sparrows find novel locations of food. *Auk*, **108**, 8-15.
- Ydenberg, R. C. & Prins, H. H. T.** 1984. Why do birds roost communally in winter? Dans : Coastal wader and wildfowl in winter (Evans PR, Goss-Custard JD, Hale WG, eds). Cambridge University Press; 123-139.
- Zentall, T. R. & Galef, B.G. Jr.** 1988. *Social learning: Psychological and biological perspectives*. Erlbaum, Hillsdale, NJ.
- Zentall, T. R.** (1988). Experimentally manipulated imitative behavior in rats and pigeons. Dans : T. R. Zentall & B. G. Galef, Jr. (Eds.), *Social learning: Psychological and biological perspectives* (pp. 191-206). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Annexes

Sommaire des figures

Figure In.1 : Classification des sources potentielles d'information	20
Figure In.2 : Aires de répartition des canaris sauvages	34
Figure In.3 : Schéma de l'organe phonatoire des oiseaux, la syrinx	37
Figure In.4 : Sonagramme d'un chant de canari domestique	38
Figure In.5 : Sonagramme d'un trille (a) et d'un cri de contact (b).....	38
Figure 1.1 : Dispositif expérimental dans la volière (1 ^{ère} expérience).....	56
Figure 1.2 : Représentation chronologique du protocole expérimental : 1 ^{ère} expérience	59
Figure 1.3 : Représentation chronologique du protocole expérimental : 2 ^{ème} expérience	63
Figure 1.4 : Entraînement du groupe de démonstrateur durant 60 sessions	66
Figure 1.5 : Latence du premier accès la mangeoire approvisionnée	69
Figure 1.6 : Nombre moyen d'accès à la mangeoire pleine	69
Figure 1.7 : Nombre moyen d'accès aux mangeoires vides.....	70
Figure 1.8 Latence moyenne d'arrivée à la mangeoire pleine par oiseau en fonction du statut (observateur ou témoin) (a) pour une démonstration ; (b) pour six démonstrations	72
Figure. 1.9 : Nombre moyen d'accès à la mangeoire pleine par oiseau en fonction du statut (observateur ou témoin) (a) pour une démonstration ; (b) pour six démonstrations	72
Figure. 1.10 : Nombre moyen d'accès aux mangeoires vides par oiseau en fonction du statut (observateur ou témoin) (a) pour une démonstration ; (b) pour six démonstrations	73
Figure 2.1 : Dispositif expérimental de la 1 ^{ère} expérience	91
Figure 2.2 : Dispositif expérimental de 2 ^{ème} expérience	94
Figure. 2.3 : Comparaison entre le temps passé par les oiseaux sur la mangeoire associée aux cris de congénères familiers dominants ou subordonnés.....	97
Figures 2.4 : Comparaison entre le temps passé par les oiseaux sur la mangeoire associée aux cris de congénères dominants ou des cris d'individus non familiers ...	98

Figure 2.5 : Comparaison entre le temps passé par les oiseaux sur la mangeoire associée aux cris de congénères subordonnés ou des cris d'individus non familiers.....	98
Figure 2.6 : Temps moyen passé par les oiseaux testés sur la mangeoire associée a une ambiance familière ou non familière	99
Figure 2.7 : Temps moyen passé par les oiseaux sur les mangeoires associées à une ambiance familière ou non familière en fonction de la présence de l'individu non familier dans la cage associée à l'ambiance non familière	100
Figure 2.8 : Temps moyen passé par les oiseaux sur les mangeoires associées à une ambiance familière ou non-familière en fonction de la présence de l'individu non familier dans la cage associée a l'ambiance familière	101
Figure 3.1 : Deux parcelles de (2.5x2.5m) fournissaient tous les jours la même qualité et la même quantité de graines, à travers deux nourrisseurs expérimentaux	118
Figure 3.2 : les prédictions du modèle GLM pour le nombre de pigeons en fonction de l'expérimentateur (hostile ou neutre)	122
Figure 4.1 : La zone d'étude.....	140
Figure 4.2 : (a) Les différents types de morphes et leurs classements selon le degré d'eumélanisme de 0 à 4. (b) Le morphe roux est dépendant de la phéomélanine.....	141
Figure 4.3 : Évolution de la taille du groupe de pigeons qui se nourrissent dans l'enclos des capybaras durant les 14 scans.....	146
Figure 4.4 : Régression linéaire multiple entre la latence d'arrivée, la fidélité et le temps de présence des individus dans l'enclos des capybaras	148
Figure 4.5 : Relation entre le degré de mélanisme et le nombre d'hématies infectées par Haemoproteus (densité)	150
Figure 4.6 : Relation entre le degré de mélanisme et la fréquence d'individus infectés par Haemoproteus (prévalence).....	150
Figure 4.7 : Concentration moyenne de la testostérone des pigeons femelles en fonction de leurs profils comportementaux : régulières et occasionnelles	152
Figure 5.1 : Zone d'étude dans la première expérience	175
Figure 5.2 : Zone d'étude dans la seconde expérience	179

Figure 5.3 : Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions dans les deux enclos dans la première expérience	183
Figure 5.4 : Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions dans les deux enclos dans la seconde expérience	183
Figure 5.5 : Nombre d'individus dont la fréquentation de l'enclos où à lieu la diffusion diminue (en gris) et nombre d'individus qui en réponse aux diffusions transfèrent leur activité vers l'autre enclos (en noir)	184
Figure 5.6 : Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions des cris de prédateur (corneille et goéland) et bruit d'envol seul et combiné avec les cris de corneille.....	186
Figure 5.7 : Comparaison du nombre cumulé d'individus s'envolant (gris) et restant (noir) au moment des diffusions du bruit d'envol seul en présence ou en l'absence des pigeons empaillés	187
Figure 5.8 : Comparaison du temps de latence du retour des pigeons après la diffusion des bruits d'envol en présence ou en l'absence des pigeons naturalisés	188
Figure 5.9 : Comparaison de la proportion d'individus envolés au moment des diffusions du cri d'alarme et du chant du merle noir	189
Figure 5.10 : Évolution dans le temps des proportions des d'individus envolés au moment des diffusions des deux signaux (cris d'alarme et du chant du merle noir) durant les quatre jours de l'expérience	189
Figure 5.11 : Comparaison de l'évolution des proportions de pigeons envolés de la parcelle de nourrissage au moment de la diffusion de cris d'alarme et de chant merle noir durant les 4 jours de diffusion.....	190
Figure 6.1 : Photographie aérienne de la parcelle de nourrissage utilisé pour l'étude dans le Jardin Ecologique du Jardin des Plantes (Google earth)	209
Figure 6.2 : Nombre moyen de pigeons en fonction du volume de graines déposé sur la parcelle de nourrissage	214
Figure 6.3 : Nombre moyen de pigeons par scan en fonction du volume de graines déposées	215

Figure 6.4 : Temps de latence des pigeons avant le retour sur la parcelle de
nourrissage après le 1er comptage de l'expérimentateur (a) et celui du second
comptage (b) lors des trois types d'agrainages 216

Figure 6.5 : Nombre de graines restantes sur la parcelle de nourrissage, après le
1er comptage de l'expérimentateur (a) et celui du second comptage (b) 217

Figure 6.6 : Quantité moyenne de graines consommées par un pigeon sur la
parcelle de nourrissage, après le 1er comptage de l'expérimentateur..... 218

Sommaire des tables

Tableau 1.1 : Répartition des vingt-cinq oiseaux dans les deux groupes de cinq triades formés de la 1 ^{er} expérience	55
Tableau 1.2 : Répartition des vingt-sept oiseaux dans les deux groupes de six triades formés de la 1 ^{ème} expérience	61
Tableau 3.1 : Résultats des l'analyses final du GLM qui explique le nombre de pigeons dans l'aire de nourrissage, les variables ont été sélectionnées avec la « stepwise » procédure	122
Tableau 4.1 : Les paramètres affectés par le profil comportemental chez les pigeons femelles qui se nourrissent dans l'enclos des capybaras.....	152
Tableau 4.2 : Les paramètres affectés par le profil comportemental des pigeons males qui se nourrissent dans l'enclos des capybaras	153
Tableau 5.1 : Évolution de la fréquentation de chaque enclos lors des deux périodes de diffusion par les individus très fidèles	153

- Noms latins des espèces -

(Linné, 1758-59)

Abeille à miel	<i>Apis mellifera</i>
Albatros à sourcils noirs	<i>Thalassarche melanophris</i>
Balbuzards pêcheurs	<i>Pandion haliaetus</i>
Bec-croisé des sapins	<i>Loxia curvirostra</i>
Bernaches de Magellan	<i>Chloephaga picta</i>
Canari domestique	<i>Serinus canaria</i>
Capybaras	<i>Hydrochoerus hydrochaer</i>
Capucin damier	<i>Lonchura punctulata</i>
Carouge à épaulette	<i>Agelaius phoeniceus</i>
Carouge à tête jaune	<i>Xanthocephalus xanthocephalus</i>
Chevalier gambette	<i>Tringa totanus</i>
Chimpanzé	<i>Pan troglodytes</i>
Chocard à bec-jaune	<i>Pyrrhocorax graculus</i>
Colins de Virginie	<i>Colinus virginianus</i>
Colombine longup	<i>Ocyphaps lophotes</i>
Corneille noire	<i>Corvus corone</i>
Corneille d'Amérique	<i>Corvus brachyrhynchos</i>
Corneille mantelée	<i>Corvus cornix</i>
Coq	<i>Gallus gallus</i>
Cygne à cou noir	<i>Cygnus melancoryphus</i>
Épinoche	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
Épinochette	<i>Pungitius pungitius</i>
Étourneau sansonnet	<i>Sturnus vulgaris</i>
Faucon crécerelle	<i>Falco tinnunculus</i>
Goéland argenté	<i>Larus argentatus</i>
Goéland leucophée	<i>Larus michahellis</i>
Gobe-mouche à collier	<i>Ficedula albicollis</i>
Hirondelle à front blanc	<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>
Kamichi à collier	<i>Chauna torquata</i>
Kangourou géant	<i>Macropus giganteus</i>
Macaque à toque	<i>Macaca sinica</i>
Merle d'Amérique	<i>Turdus migratorius</i>
Merle noir	<i>Turdus merula</i>
Mésange charbonnière	<i>Parus major</i>
Moineau domestique	<i>Passer domesticus</i>
Moqueur polyglotte	<i>Mimus polyglottos</i>
Mouette de Buller	<i>Chroicocephalus bulleri</i>
Oie cendrée	<i>Anser anser</i>
Pic mineur	<i>Picoides pubescens</i>
Pigeon biset	<i>Columba livia</i>
Pigeon ramier	<i>Columba palumbus</i>

Technique de dosage de la testostérone

La concentration de testostérone dans le plasma sanguin est estimée par des dosages radioimmunologiques au niveau du laboratoire écologie & évolution de l'UPMC (Paris, France). La concentration en testostérone plasmatique est mesurée par compétition à l'aide d'anticorps spécifiques et de testostérone marquée par radioactivité. Pour cela nous avons utilisé le kit «Testosterone EIA kit», Cayman Chemical Company. Les dosages sont effectués sur une plaque de 96 puits. Une courbe-étalon est réalisée avec des concentrations allant de 0 pg/ml (blanc) à 500 pg/ml, afin de pouvoir grâce à un graphique semi-logarithmique (Figure 1) transformer les données du spectromètre en concentration (pg d'hormone/ml de plasma). Ensuite les échantillons de plasma sont décongelés. Pour chaque échantillon, 50 µl de plasma sont déposés dans un puits de la plaque, en deuxième, dans chaque puits nous avons ajouté 50 µl d'une solution d'antisérum (anticorps monoclonal de souris spécifique de l'anticorps de la T) et 50 µl d'une solution de testostérone radioactive, T*.

La T* sera en compétition avec la testostérone de l'échantillon pour lier les anticorps. On obtient ainsi une fraction liée à l'anticorps et une fraction non-liée. La plaque est recouverte d'une feuille de papier aluminium est reste à incuber pendant 2 heures à température ambiante.

Ensuite les puits de la plaque sont vidés et rincé avec un tampon de lavage, puis dans chaque puits en rajoute 200 µl de réactif d'Ellman, et 5 µl d'un traceur radioactif. La plaque est recouverte d'une feuille de papier aluminium est reste à incuber pendant 60 à 90 minutes à température ambiante.

Enfin, la plaque est placée dans un spectromètre pour une lecture à une longueur d'onde comprise entre 405 et 420 nm. Grâce à une courbe étalon on obtient une correspondance entre la longueur d'onde mesurée (nm) pour chaque puits et la concentration en testostérone (pg/ml).

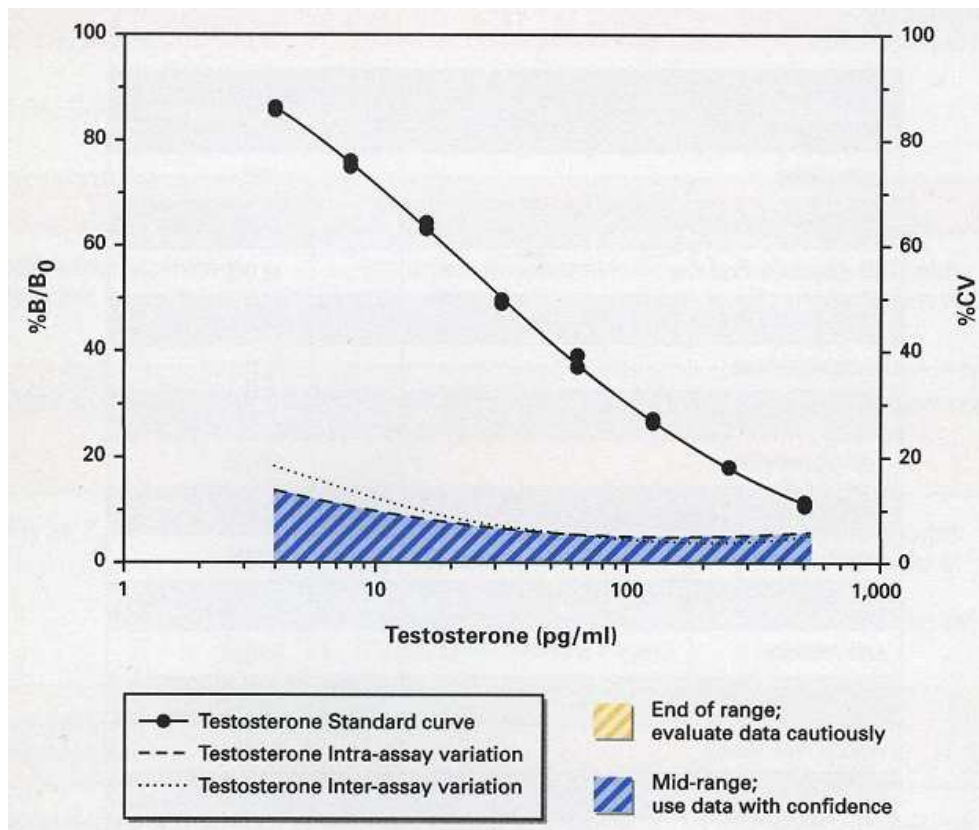


Figure 1. Graphique semi-logarithmique de la courbe-étalon

Méthode de sexage pigeon GENINDEXE

Chez de nombreuses espèces d'oiseaux, il n'existe pas de critères morphologiques distinctifs permettant d'identifier leur sexe, et le sexage par analyse ADN est une solution rapide, fiable et non traumatisante pour l'animal.

Chez les oiseaux, les chromosomes sexuels sont désignés par deux lettres : W et Z. La femelle porte les chromosomes W et Z alors que le mâle présente deux exemplaires du chromosome Z. Le test décrit ci-dessous est basé sur l'analyse de deux gènes conservés localisés sur les chromosomes sexuels de la plupart des oiseaux : le gène CHD-W spécifique de la femelle et le gène CHD-Z présent chez les deux sexes (Griffiths R et al, 1998).

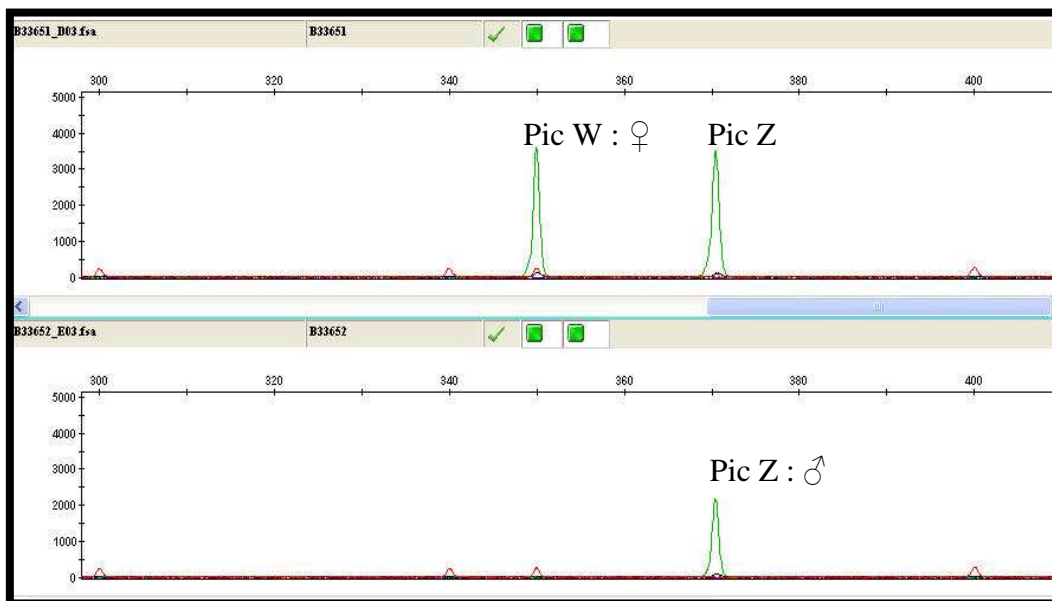
L'analyse de ces gènes est réalisée sur l'ADN extrait à partir de plumes ou du sang de l'animal. La technique de PCR (Polymerase Chain Reaction) est utilisée pour amplifier des portions homologues des gènes CHD-W et CHD-Z, mais présentant un intron de taille différente et spécifique pour chacun des deux gènes. La détection des fragments amplifiés par PCR se fait sur un analyseur génétique de type ABI PRISM 3130xl (Applied Biosystems).

L'analyse des fragments amplifiés par PCR se fait sur un analyseur génétique de type ABI PRISM 3130xl s'appuyant sur la méthode d'électrophorèse capillaire qui permet la séparation des fragments en fonction de leur taille.

La présence d'un fluorochrome (HEX) sur les fragments de PCR permet leur détection par un faisceau laser.

Un pic unique correspondant au fragment amplifié du gène CHD-Z est détecté chez les individus mâles (ZZ). Chez les individus femelles (ZW), un pic supplémentaire de taille généralement supérieure est détecté; il correspond au fragment amplifié du gène CHD-W qui comporte un intron de taille supérieure à celui du gène CHD-Z. (Figure 1).

La taille des fragments analysés est généralement comprise entre 300pb et 400pb, mais en fonction des espèces d'oiseaux analysées, la taille assignée aux fragments mâles et/ou femelles est différente. En effet, si le gène CHD est très conservé chez l'ensemble des espèces d'oiseaux, la taille des introns amplifiés varie beaucoup d'une espèce à l'autre.



Pic W = 349 pb
Pic Z = 370 pb

Figure 1. Graphique du fragment du gène amplifié : un pic unique chez les individus mâles, deux pics chez les individus femelles

- Article concernant l'expérience sur le canari du chapitre III -
En révision à Animal Cognition

Pigeons easily discriminate between human feeders

Ahmed Belguermi^a, Dalila Bovet^a, Anouck Pascal^a, Anne-Caroline Prévot-

Julliard^{b, c}, Michel Saint Jalme^b Lauriane Rat-Fischerd & Gérard Leboucher^a

^a Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, Université Paris 10 Nanterre
200 avenue de la République 92001 Nanterre cedex France

^b UMR 7204 CNRS Museum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire
Conservation des espèces, restauration et suivi des populations (CERSP), CP 51,
55 rue Buffon, 75005 Paris, France

^c Institut des Sciences de la Communication du CNRS (ISCC), 20 rue Berbier du
Mets, 75013 Paris, France

^d CNRS - UMR 8158, Laboratoire Psychologie de la Perception, Université René
Descartes,
45 rue des Saints-Pères, 75006 Paris, France

Abstract.

Considered as plague in many cities, pigeons in urban areas live close to human activities and exploit this proximity to find food which is often directly delivered by people. In this study, we explored the capacity of feral pigeons to take advantage of this human-based food resource and discriminate between friendly and hostile people. Our study was conducted in an urban park. Pigeons were fed by two experimenters of approximately the same age and skin colour but wearing coats of different colours. During the training sessions, the two human feeders displayed different attitudes: one of the feeders was neutral and the second was hostile and chased away the pigeons. During the two test phases subsequent to the training phase, both feeders became neutral. Two experiments were conducted, one with one male and one female feeder and the second with two female feeders. In both experiments, the pigeons learned to quickly (six to nine sessions) discriminate between the feeders and maintained this discrimination during the test phases. The pigeons avoided the hostile feeder even when the two feeders exchanged their coats, suggesting that they spontaneously used the faces to differentiate between the experimenters. Thus, pigeons are able to learn quickly from their interactions with human feeders and use this knowledge to maximise the profitability of the urban environment. This study provides the first experimental evidence in feral pigeons for this level of human discrimination.

Keywords: Feral pigeons; foraging behaviour; human faces; inter-specific recognition.

Introduction

The feral pigeon (*Columba livia*) is one of the most studied avian species in the behavioural sciences, especially in cognitive tests, but this species has been less studied in ecological studies. Present in most European and American cities, often in high densities (Jokimaki and Suhonen 1998), urban feral pigeons are descendants of domesticated rock doves (*Columba livia*) (Johnston and Janiga 1995). The demographic success of feral pigeons in cities can be attributed to the low level of predation (Sol et al. 1998) and the year-round availability of food resources and breeding sites (Jokimaki & Suhonen 1998; Sol et al. 1998).

The majority of city dwellers are hostile to pigeons, regarding them as “flying rats” and chasing them away (Jerolmack 2009). As a consequence, many cities try to control pigeon populations through periodic capture and euthanasia. However, city dwellers are also potential active food providers for pigeons; many people cast out pieces of bread when eating in parks and, despite public bans, some people regularly provide food for pigeons, notably in urban parks. Many feral pigeons are almost completely dependent on human activity to find food (Miklósi & Sopron 2006). Following these human practices, pigeons have progressively adopted new foraging habits based on spilled food or feeding by humans (Johnston & Janiga 1995). The majority of pigeons feed in the streets and squares (e.g., Gompertz 1956; Sol & Senar 1995).

Pigeons have been shown to be capable of remarkable feats of perception, memory, and mental processing (Cook 2001). Among many studies on categorization and discrimination by pigeons, several researchers have investigated the ability of pigeons to recognize human stimuli like pictures of human, faces and bodies (Herrnstein & Loveland 1964; Hubert 2001, 2003). But only a few studies have shown that for real entities (e.g., Dittrich et al 2010) and these abilities of discrimination and recognition have never been demonstrated in urban pigeons who have never been trained beforehand (contrary to laboratory pigeons who receive extended training in various tasks throughout their life) and are tested in their “natural” environment (urban zones).

Animals’ social life often requires the ability to discriminate among individuals, based on the recognition of individually distinctive characteristics. Many animals use acoustic, olfactory and visual cues for intra-species individual recognition (Wilson 1975), for example recognition between parents and offspring in the colonial birds (Halpin 1991). Animals may also use cues from other species, for example the use of alarm calls of other species to detect predators (Burger 1984; Kotagama and Goodale 2005). These abilities can expand on inter-species individual recognition. For example, cows living in Seattle have been reported to be able to discriminate and recognize human who feed them (Singer 2003). Even some nondomestic animals appear to be able to interpret heterospecific signals of particular individuals, for example changes in human behaviour, and respond to these changes by adjusting their behaviour: Levey et al. (2009) found that urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans approaching at different distance their nest. In Marzluff et al. (2010) urban study, American crows proved to be able also to recognize human wearing dangerous masks (i.e. masks that had been worn by experimenters when trapping the birds); crows typically ignored the neutral mask and followed and scolded the person wearing the dangerous mask.

Feral pigeons in urban environments probably use their feats of memory and categorisation in their daily foraging activities. The ability to rapidly detect a

human feeder could be an important factor in decreasing the total time spent foraging and increasing the rate of food ingestion. Therefore, urban pigeons should be able to recognize and discriminate rapidly between benevolent (e.g., feeders) and hostile humans. Estimating their ability to recognise and respond appropriately to different types of hetero-specific signals, especially in a new foraging situation, may help to explain why some species (nondomesticated species) are better at prospering in environments modified by humans.

In the present study, we tested the hypothesis that feral pigeons can quickly learn to recognise individual humans who feed them and can adjust their behaviour according to whether feeders appear to be friendly or hostile. Importantly, we did not use masks or hats to standardise the appearance of feeders, which better mimics natural conditions and also allowed us to study the pigeons' recognition of general characteristics such as general shape, facial traits and the colour of clothes.

Methods

Subjects and study area

Free-ranging feral pigeons (*Columba livia*) were studied in an urban park 'Ménagerie du Jardin des Plantes' located in the centre of Paris, France, from April to May 2008. Experiments were conducted in a private section of the park with restricted access. This area was located near a preferred roosting site where 80 to 100 pigeons perched daily. A concrete floor in the area made the seeds cast by experimenters highly visible. Two sections were delimited with a coloured chalk and were 2.5m apart. The total feeding area was 2.5x2.5 m, and 1300g of a seed mixture (wheat, pea, and maize) was spread homogeneously over the entire surface by the feeders. This quantity of seeds was chosen because it was enough to last until the end of an observation session.

Procedure

We carried out two experiments, the first with two human feeders male and female and the second also with two human feeders but of the same sex (female). All experimenters were approximately of the same age, body size and skin colour. The second experiment began 10 days after the end of the first one. Each experiment started with a training period during which pigeons were attracted by the new foraging opportunities and learned to distinguish between the two feeders. During the training period, one of the feeders systematically disturbed the pigeons that she fed (hostile feeder) whereas the other one did not (neutral feeder). The training period lasted nine days during the first experiment. Because the results from the first experiment indicated that a six-day stage was sufficient to induce a clear discrimination between the hostile and the neutral feeder (see results section), the second training period was limited to six days. The placement of the feeding patches was randomly exchanged between feeders, ensuring that each location was rendered "secure" or "insecure" depending only on the presence of the feeder. At the end of the training period, two test sessions, during which the two feeders both behaved neutrally, were performed.

Each training session and test session lasted 30 minutes. Each experimenter made 16 scan samples: one scan every 2 minutes (Altmann, 1974), with a digital camera (Casio Exilim EX -Z80 8.1 Mega pixels) in order to measure the number of pigeons feeding in the patch. In the end of each session (training and testing

sessions) both experimenters cleaned up their patch if seeds were left on the floor, which was mostly the case in the hostile observers' patch.

Training sessions

At the beginning of each training session, the two feeders put out identical quantities of seeds (see above) within the marked area. The neutral feeder remained stationary, while the hostile feeder systematically disturbed the pigeons once a minute by vigorous arm waving. During the first experiment, the hostile feeder wore a red coat and the neutral feeder wore a white coat in all training sessions. In the second experiment, the hostile feeder wore an orange coat and the neutral feeder wore a yellow coat. All coats covered about 90% of the body.

Testing

In order to determine what criteria the pigeons used to recognise the feeders, tests were conducted at the end of the training session for each experiment (one test per day). During the "Same-coats test", the feeders wore the same coats as they did during the training session. In contrast, during the "Exchanged-coats test", the formerly hostile feeder wore a white or a yellow coat whereas the formerly neutral people wore a red or an orange coat. During each test, both feeders were neutral and remained motionless for 30 minutes. Moreover, the feeders exchanged places between the two tests.

Data analysis

The number of pigeons per patch for each sampling was scored from images collected during the experiment. In order to evaluate the efficiency of the training, we considered that the learning was acquired when animals completely avoided the hostile observer's patch for two consecutive days while continuing to visit the neutral observer's patch.

We used generalized linear models (GLM; McCullagh & Nelder, 1983) as implemented in the GLM function of R Software Version 2.9.2 for Mac Os.X; package *stat*. We analysed the whole data set with a Poisson distribution, taking the number of pigeons as the dependent variable, and testing for the effect of (1) the feeder ("hostile" versus "neutral"), (2) the experiment ("same-sex experimenters" versus "different-sex experimenters"), and (3) the coat ("the same coat between training and test" versus "coat exchanged with the other feeder for the test session"). Explanatory variables and their interactions were fitted to the data by performing a stepwise procedure.

Results

Training sessions

Pigeons avoided for two consecutive days the hostile observers' patch in the first experiment after three days, while continuing to visit the neutral one. In the second experiment, pigeons learned to avoid the hostile observers' patch after four days, a maximum number of pigeons was reached in the last two days in the neutral observer's patch.

Testing sessions

GLM: The final model selected by the stepwise procedure only included two factors: experimenters (neutral versus hostile) and experiment (same- versus different-sex-experimenters). No interaction was significant. The number of

pigeons differed significantly between experimenters; there were significantly more pigeons in the neutral observer's patch than in the hostile observer's patch. (GLM, $t=3.11$, $P=0.002$,). The factor "experiment" was not significant (GLM, $t=1.77$, $p=0.077$) table 1, figure 1.

Discussion

In this study we highlighted the capacity of pigeons living in urban area to use their feats of perception, memory, and mental processing to distinguish between human feeders that differed in their shapes, face traits, sex and especially in their behaviours. Feral pigeons were able to discriminate between two types of human feeders: benevolent and hostile feeders. Using an experimental approach as ours may indicate a real ability of pigeons in a recognition and discrimination task in their "natural" environment.

The results of the training sessions indicate that pigeons easily learned to discriminate between the neutral and hostile feeders. The number of pigeons in the hostile area diminished until no pigeon was present on this patch during training sessions. Pigeons never habituated to the hostile feeder waving his arms and discerned the physical traits of the feeders and associated physical traits with behavioural traits in only three to four sessions of thirty minutes. Feeders wore coats of different colours, which could have facilitated the discrimination during training sessions. Several studies (Cook et al. 1997; Aust & Huber 2001) have emphasised the importance of colour in stimuli discrimination and recognition. Dittrich et al (2010) have shown that captive pigeons in laboratory were able to identify individual, real-life humans, this discrimination depended primarily on visual cues from the heads of the persons. During the test phases, the hostile feeder became neutral and no longer disturbed the pigeons. Despite this shift in behaviour, pigeons persisted in avoiding the previously hostile feeder.

GLM show that the variable "experiment" is not significant. Pigeons were able to recognize human feeders of the same sex and feeder of different sex using a general shape and face traits like unchanging criteria. No other effect of other variables and interactions were found. The variable "experimenter" is very significant: the number of pigeons is higher in the neutral observer's patch than in the hostile one, all other factors confounded. cf. Graph showing model predictions. We tried to use a far more challenging task by exchanging feeder's coats test, despite this the discrimination was maintained even when the feeders exchanged their coats; therefore, birds were able to recognise the person itself and spontaneously used this criterion instead of the more conspicuous colour of her/his coat. The coats covered about 90% of the feeder's bodies, leaving only the head, hands and shoes of the feeder visible, so we can assume that pigeons discriminated facial or other body or movement characteristics and used them to recognise and avoid the hostile feeder.

In everyday life, the information about the presence or absence of a feeder is not the only input that individuals may get; the quality of the feeder may also be used for the best exploitation of the urban environment and may enhance the daily rate of food consumption.

Despite the continual presence of large quantities of seeds in the patch of the hostile feeder during the test period, the pigeons did not redirect their foraging behaviour away from the neutral observer's patch, even when the seeds availability was drastically diminished by the pigeons' consumption.

In risky environments, animals are confronted with situations where it is important to make quick decisions: leaving, defending, or hiding. Levey et al. (2009) showed that Northern Mockingbirds (*Mimus polyglottos*) nesting on the campus of a large university quickly learned to assess the level of threat posed by different human individuals and to respond accordingly. In another recent study, Marzluff et al. (2010) found that American crows (*Corvus brachyrhynchos*) quickly and accurately learned to recognise the face of a dangerous person and continued to do so for at least 2.7 years. Taken together, these data indicate that pigeons, like other 'urban' species quickly recognise and discriminate human feeders in urban areas.

In cities most of the food found by pigeons is either directly provided by benevolent people or indirectly from human activities (wasted food) (Sol et al 1998). In both cases the food source is related to humans, therefore in urban zones pigeons are dependent on humans to find food and each human individual can be a potential feeder. Pigeons are advantaged if they recognize the best human feeder. In our study this human feeder discrimination can be ecologically relevant for pigeons because it implies a faster recognition of the safe human feeder, and thus a gain in energy and time to obtain food.

Acknowledgments

A.B. was supported by the French Ministry of National Education. We thank Dr J. Rigoulet, who allowed us free access to the Ménagerie, and the students who helped us to carry out this experiment: Betty Hebert, Justine Philippon Marie Mercier, Hanifa Challab. This study is part of a larger research program on urban pigeons supported by grants from the ANRJC (ANR-05-JCJC-0098-01), the Region Ile-de-France (n° 06 – 1064 MN 07) and the Seine-Saint-Denis department.

Table . Results of the final GLM analyses that explain the number of pigeons on the feeding area. Variables were selected by the stepwise procedure.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Intercept	0.582	1.079	0.540	0.58998
Experimenter (neutral)	3.883	1.246	3.117	0.00204 **
Experiment (same sex)	2.211	1.246	1.775	0.07710

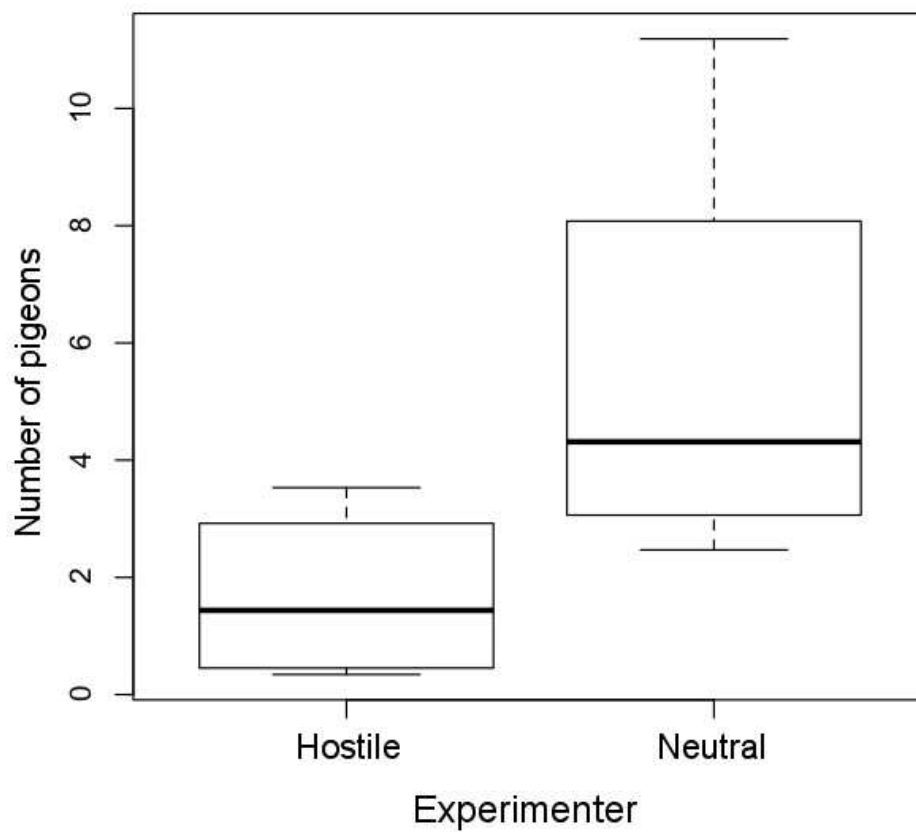


Figure: GLM model predictions for number of pigeons as function of the experimenter (hostile or neutral). Black horizontal lines refer to the median.

References

- Altmann J (1974) Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49:227–267
- Aust U & Huber L (2001) The role of item- and category-specific information in the discrimination of people versus non-people images by pigeons. *Anim Learn Behav* 29:107–119
- Aust U & Huber L (2003) Elemental versus configural perception in a people-present/people-absent discrimination task by pigeons. *Learn Behav* 31:213–224
- Burger B (1984) Grebes nesting in gull colonies: protective associations and early warning. *Amer Nat*, 123:327–337
- Cook R G (Ed.) (2001) Avian visual cognition. www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/
- Cook R G, Cavoto B R, Katz J S & Cavoto K K (1997) Pigeon Perception and Discrimination of Rapidly Changing Texture Stimuli. *J Exp Psychol: Anim Behav Proce* 23:390–400.
- Dittrich L, Adam R, Ünver E & Güntürkün O (2009) Pigeons identify individual humans but show no sign of recognizing them in photographs. *Behav Proce* 83:82–89.
- Gompertz T (1956) Some observation on the feral pigeon in London. *Bird Study* 4:2–13
- Halpin Z T (1991) Kin recognition cues of vertebrates, p 220–258. *In*: P. G. Hepper (ed.). *Kin recognition*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Herrnstein R J & Loveland D H (1964) Complex visual concept in the pigeon. *Science* 146:549–551
- Huber L (2001) Visual categorization in pigeons. *In* R. G. Cook (Ed.) *Avian visual Cogn*. <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/huber/default.htm>
- Jerolmack C (2008) How pigeons became rats: the cultural-spatial logic of problem animals. *Social Problems* 55:72–74
- Johnston R F & Janiga M (1995) *Feral pigeons*. Oxford University Press
- Jokimaki J & Suhonen J (1998) Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. *Landscape and Urban Planning* 39:253–263
- Goodale E & Kotagama S W (2005) Alarm calling in Sri Lankan mixed species bird flocks. *The Auk*. 122:108-120
- Levey D J, Londono G A, Ungvari-Martin J, Hiersoux M R, Jankowski J E, Poulsen J R, Stracey C M & Robinson S K (2009) Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans. *PNAS* 106:8959–8962
- Marzluff J M, Walls J, Cornell H N, Withey J C & Craig D P (2010) Lasting recognition of threatening people by wild American crows. *Anim Behav* 79:699-707
- McCullagh P & Nelder J A (1983) *Generalised Linear Modelling*. Chapman & Hall, London
- Miklósi Á & Soproni K (2006) A comparative analysis of animals' understanding of the human pointing gesture. *Anim Cogn* 9:81–93
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Singer N (2003) Crow lady has a faithful flock. *Seattle Times* 24 November
- Sol D Santos, D M Garcia J & Cuadrado M (1998) Competition for food in urban pigeons: the cost of being juvenile. *The Cooper Ornithol Soc* 100:298–304
- Sol D & Senar J C (1995) Urban pigeon population: Stability, home range, and the effect of removing individuals. *Can j of zool* 73:1154–1160.

-Article hors these-

Soumis à Oikos

**Are feral pigeons really sexually monomorphic? Existence of
subtle visual cues to distinguish between sexes**

Philippe Lenouvel¹ & Ahmed Belguermi¹

¹Laboratoire d’Ethologie et Cognition Comparées, EA 3456, Université Paris
Ouest Nanterre La Défense

Laboratoire d’Ethologie et Cognition Comparées, EA 3456, Université Ouest
Nanterre La Défense – Nanterre, 200 avenue de la République, Bâtiment BSL,
92000 Nanterre, France

ABSTRACT

During decades, studies on sexual selection focused mainly on dimorphic species in which females is usually the choosy sex. In these species, selection has essentially worked on males that have developed exaggerated secondary sexual characters. On the contrary in many bird species, males and females appear to be monomorphic. Nowadays, due to the improvement of technologic tools and techniques, numerous bird species that appeared as monomorphic to the human eye were classified as sexually dimorphic according to subtle visual differences. In the feral pigeon (*Columba livia*), males and females have been described as monomorphic to the human eye. Using a physiological model of pigeons 'vision, we determined whether this species is sexually dimorphic with respect to the reflectance of the whole plumage or some parts specifically, the beak, the cere and the legs. Our results provide evidence of a sexual dimorphism based on visual cues in feral pigeons: males show a greater achromatic contrast of their cere and the grey feathers of their tail compared to females, whereas females show a greater achromatic contrast of their belly compared to males. Our results suggest that pigeons could use these subtle visual cues to distinguish between sexes.

Introduction:

During decades, studies on sexual selection focused mainly on dimorphic species in which females is usually the choosy sex. In these species, selection has essentially worked on males that have developed exaggerated secondary sexual characters. On the contrary in many bird species, males and females appear to be monomorphic. Different hypothesis have been developed to explain the existence of monomorphism in birds. First, the genetic correlation hypothesis suggests that ornaments are only functional in males and their non functional expression in females is only the result of genetic transmission (Lande & Arnold 1985, Roulin et al. 2001). Second, the existence of the same ornamental trait in both males and females could be favoured by mutual sexual selection and mutual mate choice (Darwin 1871, Trail 1990). Third, the indistinguishability hypothesis states that sexual monomorphism is an adaptation to avoid competition in flock-living and/or colony breeding species (Burley 1981). In that case, sexual competition leads to an increase of aggressions between individuals and it seems better for individuals to conceal their sex in order to avoid aggressions. Burley (1981) argues that the advantages of being sexually indistinguishable depend on group size and the type of mating system and should be greater in monogamous group-living species.

However, due to the improvement of technologic tools and techniques, numerous bird species that appeared as monomorphic to the human eye were classified as sexually dimorphic according to subtle differences (Madden et al. 2004, Eaton et al. 2005). In fact, humans have a trichromatic vision whereas birds have a tetrachromatic one which allows them to see in the UV light (Hill & McGraw 2006). Then we need a thorough method to study subtle difference that could exist between males and females from monomorphic species. In order to do that, we will use a physiological model of birds' vision. Signal detectability depends on the spectral properties of the signal, on the light conditions of communication, that is ambient light and visual background (Endler & Théry 1996; Heindl & Winkler 2003; Gomez & Théry 2007; Lenouvel et al. 2009), and on the receiver's visual ability (Håstad et al. 2005). The use of a physiological model of bird colour perception allowed us to include all these aspects and to extract a colour (chromatic) contrast and a brightness (achromatic) contrast, two components essential for object perception and discrimination (Osorio et al. 1999; Schaefer et al. 2006).

In this study, we will focus on feral pigeons (*Columba livia*), a flock-living species in which males and females have been described as monomorphic (Johnston & Janiga 1995). The most widespread plumage coloration existing in feral pigeons displays a continuous variation in eumelanic-based coloration from white to black. It has been demonstrated that melanin-based coloration is transmitted genetically (Ducrest et al. 2008). Moreover, males and females show a mutual mate choice for darker individuals, but females being more selective than males (Burley 1977).

Using a physiological model of pigeons 'vision, we aimed to determine whether this species is sexually dimorphic with respect to the reflectance of the whole plumage or some parts specifically, the beak, the cere and the legs. In the same way, we aimed to determine whether the melanic morphs could be linked to plumage, tarsus or cere coloration. For instance, do darker individuals have a

darker plumage (a specific part or the whole plumage) or more coloured legs than paler individuals?

Methods

Subjects

A sample of 54 free-living adults' feral pigeons (*Columba livia*) was captured in February 2008 at the Ménagerie du Jardin des Plantes, Paris. Colour variation of the plumage is due to the deposition of two types of melanin pigments: yellow to red phaeomelanins and black eumelanins (Haase et al. 1992). In this study, we focused on pigeons with a plumage displaying a continuous variation in eumelanic-based coloration from white to black, which is the most widespread type of coloration existing in feral populations (Johnston & Janiga 1995). This eumelanin-based coloration can be divided by human eye in 5 main morphs (Johnston and Janiga 1995; Johnson and Johnston 1989): (0) White or almost white individuals; (1) Blue bar (gray mantle with two dark wing bars); (2) Checker (a checked mantle with moderate dark spots); (3) T-pattern (a dark mantle with small gray marks); and (4) Spread (a completely melanic plumage). These patterns are mainly genetically determined (Johnston and Janiga 1995) and differ by the surface of dark area on the wings that corresponds to different melanin deposition in feathers (Haase et al. 1992). In a previous study, we showed that visual scoring was strongly correlated with the dark surface value of the wing. Thus visual scoring provides an accurate measurement of eumelanin coloration (Jacquin et al. In press). For each bird, sex was molecularly determined following the well established method described in Griffiths et al. (1998). After the experiment, birds were released in December 2009, at the same place they were captured in Paris.

Colour measurements

Reflectance spectra were measured at 45° of light incidence with a spectroradiometer (Avantes AvaSpec 2048 calibrated between 290-838 nm), a FCR-7UV2002-45-ME reflectance probe, and a DH-2000 Deuterium Halogen light source emitting between 215-1500 nm, relative to a Spectralon white standard and to the dark noise. The white reference and the dark noise were taken before measuring each bird. We recorded for each bird the reflectance of the following plumage parts: the head, the back, the shoulders, the wings (grey and black feathers), the tail (grey and black feathers), the tarsi, the cere (white area above the beak), the beak, the throat (the grey or black feathers just under the beak), and the belly.

For each body part, measures were obtained from an average of five reflectance spectra. We also measured the reflectance of two types of visual background (five measures) in where pigeons are most commonly found: green vegetation and dark blue bitumen. We computed the mean green and dark blue background as the average of the reflectance spectra taken in each case.

Irradiance used with the dark blue and the green vegetal background was the standard illuminant D65 (CIE, see the shape of this spectrum in Vorobyev et al. 1998).

To take pigeon visual sensitivity into account, we used the discriminability model of Vorobyev & Osorio (1998) which computes the colour distance ΔS between two colour signals as perceived by the pigeon's eye:

$$\Delta S^2 = \frac{\left((e_1 e_2)^2 (\Delta f_4 - \Delta f_3)^2 + (e_1 e_3)^2 (\Delta f_4 - \Delta f_2)^2 + (e_1 e_4)^2 (\Delta f_2 - \Delta f_3)^2 \right)}{\left((e_1 e_2 e_3)^2 + (e_1 e_2 e_4)^2 \right)} \frac{\left((e_2 e_3)^2 (\Delta f_4 - \Delta f_1)^2 + (e_2 e_4)^2 (\Delta f_3 - \Delta f_1)^2 + (e_3 e_4)^2 (\Delta f_2 - \Delta f_1)^2 \right)}{\left((e_1 e_3 e_4)^2 + (e_2 e_3 e_4)^2 \right)} \quad (1)$$

Pigeons likely have tetrachromatic colour vision based on four single-cone types (Vorobyev et al. 1998). Δf_i is the difference in response for the cone type i between colour signals A and B characterised by their reflectance spectrum $R_A(\lambda)$ and $R_B(\lambda)$. We can estimate the visual contrast of a colour patch against a visual background.

$$\Delta f_i = \log \frac{Q_{iA}}{Q_{iB}} = \log \frac{\int_{300}^{700} R_A(\lambda) \times I(\lambda) \times S_i(\lambda) d\lambda}{\int_{300}^{700} R_B(\lambda) \times I(\lambda) \times S_i(\lambda) d\lambda} \quad (2)$$

$I(\lambda)$ is the irradiance spectrum of the ambient light and $S_i(\lambda)$ is the spectral sensitivity of the cone class i . We considered the noise of cone class i , e_i , to be independent on neural and quantum noise, an improvement of the model further proposed by Håstad et al. (2005). We chose a Weber fraction ω of 0.05; η_i describing the relative density of the cone classes on the retina was set to 1:1.9:2.2:2.1

$$e_i = \omega / \sqrt{\eta_i} \quad (3)$$

Not only chromatic cues but also achromatic cues are important in avian vision, as shown for example in food detection by Schaefer et al. (2006). We computed the achromatic contrast (ΔQ) between the colours A and B, as in Siddiqi et al. (2004):

$$\Delta Q = \frac{|\Delta f_Q|}{e} = \left| \log \frac{Q_{QA}}{Q_{QB}} \right| / e = \left| \log \frac{\int_{300}^{700} R_A(\lambda) \times I(\lambda) \times S_Q(\lambda) d\lambda}{\int_{300}^{700} R_B(\lambda) \times I(\lambda) \times S_Q(\lambda) d\lambda} \right| / e \quad (4)$$

$S_Q(\lambda)$ was the spectral sensitivity function of double cones and e described the neural noise associated to double cones (see equation 3). For double cones, we took 1 for the relative density of the double cones on the retina.

We built the sensitivity functions for pigeon cone spectral sensitivity by using visual pigment spectrometric characteristics (Vorobyev et al. 1998), visual pigment templates (Govardovskii et al. 2000), oil droplet characteristics and templates (Hart & Vorobyev 2005) as well as ocular media transmission spectrum. This latter information was not available for the pigeon. As suggested by Hart & Vorobyev (2005), we took that of the starling *Sturnus vulgaris* (Hart et al. 1998), a species with a spectral sensitivity highly similar to that of the feral pigeon. All spectral data analyses were conducted using Avicol v4 (Gomez 2010).

We examined the visual contrast of a bird against the background by computing the contrast between a plumage patch and (1) the green vegetation background seen in the D65 daylight (CIE) hereafter referred as green background, and (2) the dark blue bitumen background seen in the D65 daylight (CIE) hereafter referred as bitumen

background. These two types of visual contrasts were examined according to sex and the level of melanic coloration.

Statistical analysis

We used ANOVAs for Repeated Measures to test whether chromatic and achromatic contrasts were correlated with sex and / or the level of melanic coloration. We used a model including chromatic and achromatic contrasts as dependant variables and sex, melanic morph and body part as independent variables. For all models simplification, we used backward selection: we removed non-significant ($p > 0.05$) terms from the maximal model that included all factors, covariates and the interactions, starting with the interactions. Data analyses were performed using JMP 8.0.1 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Significance levels were set to 0.05 and tests were two-tailed.

RESULTS

GREEN BACKGROUND

Chromatic contrast against the green background varied significantly both by morph ($F = 10.197$, $df = 1$, 51.96 ; $P = 0.0024$) and body part ($F = 49.720$, $df = 11$, 555.3 , $P < 0.0001$). Moreover, there was a significant interaction between morph and body part ($F = 2.391$, $df = 11$, 555.9 , $P = 0.0067$). Achromatic contrast against the green background varied significantly both by morph ($F = 19.887$, $df = 1$, 57.06 , $P < 0.0001$) and body part ($F = 82.311$, $df = 11$, 543.2 , $P < 0.0001$). Moreover, there were two significant interactions: (a) between morph and body part ($F = 2.942$, $df = 11$, 547.1 , $P = 0.0009$); (b) between morph and sex ($F = 2.294$, $df = 11$, 543.2 , $P = 0.0095$). In details, our results showed positive relationships between melanic morphs and chromatic contrasts of (1) the back, (2) the shoulders, (3) the throat, (4) the belly, (5) the black feathers of the tail, (6) the tarsus, and (7) the head (Table 1). On the contrary, our results pointed out negative relationships between melanic morphs and achromatic contrasts of (1) the grey feathers of the wings, (2) the back, (3) the shoulders, (4) the throat, and (5) the belly (Table 1). These positive and negative relationships were due to a strong negative correlation between ΔS and ΔQ for all body parts (Spearman correlation coefficient: $r = -0.346$, $p < 0.0001$). Finally, our results showed that males exhibited a greater achromatic contrast of both their cere and the grey feathers of their tail than females. On the other hand, females exhibited a greater achromatic contrast of their belly compared to males (Table 1).

BITUMEN BACKGROUND

Chromatic contrast against the green background varied significantly both by morph ($F = 9.809$, $df = 1$, 52.47 ; $P = 0.0028$) and body part ($F = 33.899$, $df = 11$, 553.5 , $P < 0.0001$). Moreover, there was a significant interaction between morph and body part ($F = 1.848$, $df = 11$, 554.3 , $P = 0.0436$). Achromatic contrast against the green background varied significantly both by morph ($F = 17.00$, $df = 1$, 52.88 , $P = 0.0001$) and body part ($F = 247.91$, $df = 11$, 541.7 , $P < 0.0001$). Moreover,

there were two significant interactions: (a) between morph and body part ($F = 5.520$, $df = 11$, 543.6 , $P < 0.0001$); (b) between morph and sex ($F = 2.101$, $df = 11$, 541.7 , $P = 0.0187$). In details, our results showed positive relationships between morphs and chromatic contrasts of (1) the back, (2) the shoulders, (3) the throat, (4) the belly, (5) the black feathers of the tail, (6) the tarsus, and (7) the

head (Table 2). On the contrary, our results pointed out negative relationships between melanic morphs and achromatic contrasts of (1) the grey feathers of the wings, (2) the back, (3) the shoulders, (4) the throat, (5) the belly, and (6) the head (Table 2). These positive and negative relationships were due to a strong negative correlation

between ΔS and ΔQ for all body parts (Spearman correlation coefficient: $r = -0.385$, $p < 0.0001$). Finally, our results showed that males exhibited a greater achromatic contrast of both their cere and the grey feathers of their tail than females (Table 2).

DISCUSSION

Our results provide correlative evidence of a sexual dimorphism based on coloured cues in feral pigeons (*Columba livia*): males exhibited a greater achromatic contrast of both their cere and the grey feathers of their wings than females whatever the visual background they were. In addition, females exhibited a greater achromatic contrast of their belly than males against a green background even if the result was near a significant level ($p = 0.066$) against a bitumen background. This suggests that feral pigeons are sexually dimorphic as seen by birds, and that they are adapted for visual communication with congeners according to two types of usual visual backgrounds in towns. Our results are confirmed by a previous experiment on visual sexual discrimination in pigeons. Indeed, Nakamura et al. (2006) showed that pigeons were able to discriminate between a male and a female by using cues on the body, as opposed to the head and the neck regions. This suggests that the sexual dimorphism of the cere is not a cue used in sexual discrimination. As males showed a greater achromatic contrast of their cere compared to females, we could make the assumption that the cere should be used in mate choice. Of course in order to make this assumption more reliable, we should test it in an experimental test of discrimination for instance. Thus, these results invalidate the three hypotheses on monomorphism: (1) genetic correlation, (2) mutual mate choice, (3) sexual indistinguishability.

Several plumage parts were positively correlated to the chromatic contrasts measured, and the majority of these plumage parts were negatively correlated to the achromatic contrasts measured. In other words, the darker pigeons' plumage was, the more coloured and the less bright it was. These results are due to the strong negative correlation between chromatic and achromatic contrasts for all body parts. On the other hand, a very interesting result is the positive relationship between the chromatic contrast of the tarsus and the melanic morph of individuals whatever their sex. The coloration of the tarsus in pigeons is due to carotenoids, a type of component which plays a key role both in immunity and coloration of ornaments (Faivre et al. 2003, Vinkler & Albrecht 2010). Moreover, a previous result in feral pigeons showed that darker melanic individuals had a lower endoparasite (*Haemoproteus*) intensity and developed a greater cellular immune response to phytohemagglutinin (PHA) than paler ones (Jacquin et al. In press). Then, a potential hypothesis should be that darker individuals would have a better immune cellular response and could then allocate more carotenoids to the coloration of ornaments. In blackbirds (*Turdus merula*), males showing a more colourful bill were paired with females of better condition (Faivre et al 2001). Then, pigeons with more orange tarsus could have an advantage when pairing.

However, this hypothesis should be experimentally tested using a thorough methodology.

Our results point out that feral pigeons are sexually dimorphic: males show a greater achromatic contrast of their cere and the grey feathers of their tail compared to females, whereas females show a greater achromatic contrast of their belly compared to males. However, individuals may detect finest levels of sexual dimorphism that we were not able to measure with our tools. For instance,

feathers of pigeons' neck are called iridescent feathers. Iridescent coloration varies according to the angle of observation and illumination. We can make the hypothesis that the maximal reflectance of iridescent feathers should be under a different angle of observation for males and females. Finally in a more natural situation, birds from a flock-living species will have more and long-term complex more complex interactions with congeners and should receive and convey information from behavioural acoustical and visual ways.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Virginie Mazurier, Dalila Bovet, Mathieu Amy, Philippe Groué, Franck Péron and Gérard Leboucher for their help during the capture and measures of the pigeons. We also thank Jacques Rigoulet and Michel Saint Jalme for authorizations to capture pigeons in the Ménagerie du Jardin des Plantes de Paris. This study was supported by Université Paris Ouest Nanterre La Défense through EA 3456.

REFERENCES

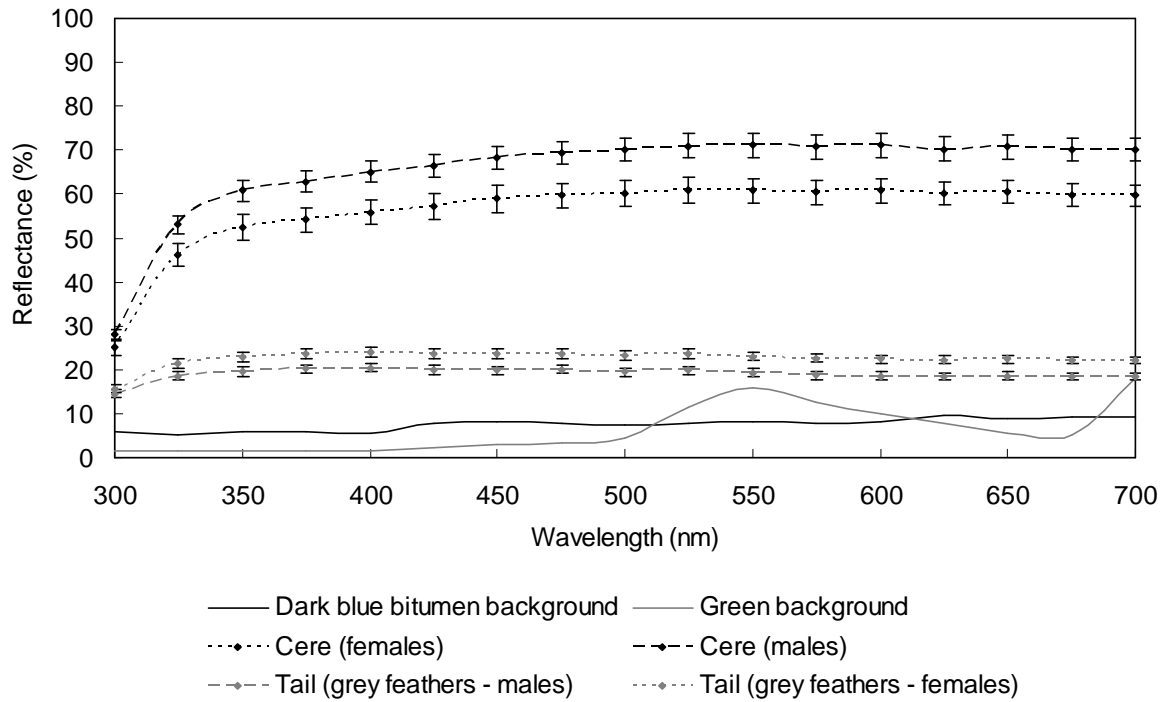
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E.** 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoids- versus melanin-based coloration. *Bio J Linn Soc*, **69**, 153-172.
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E.** 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **34**, 27-49.
- Burley, N.** 1977. Parental investment, mate choice, and mate quality. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **74**, 3476-3479.
- Burley, N.** 1981. The evolution of sexual indistinguishability. In: *Natural Selection and Social Behaviour: Recent Research and New Theory* (Alexander, R. D. & Tinkle, D. W., eds). Chiron Press Inc, New York, pp 121-137.
- Darwin, C.** 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.
- Ducrest, A. L., Keller, L. & Roulin, A.** 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 502-510.
- Eaton, M. D.** 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually “monochromatic” birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102** (31), 10942-10946.
- Faivre, B., Pr eault, M., Th ery, M., Secondi, J., Patris, B. & C ezilly, F.** 2001. Breeding strategy and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour*, **61**, 969-974.
- Faivre, B., Pr eault, M., Salvadori, F., Th ery, M., Gaillard, M. & C ezilly, F.** 2003. Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Animal Behaviour*, **65**, 1125-1131.
- Gomez, D.** 2010. AVICOL v4. a program to analyse spectrometric data. Free program available from the author upon request at dodogomez@yahoo.fr or by download from <http://sites.google.com/site/avicolprogram>.
- Govardovskii, V. I., Fyhrquist, N., Reuter, T., Kuzmin, D. G. & Donner, K.** 2000. In search of the visual pigment template. *Visual Neuroscience*, **17**, 509-528.
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K. & Dawson, R. J. G.** 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, **7**, 1071-1075.
- Haase, E., Ito, S., Sell, A. & Wakamatsu, K.** 1992. Melanin concentrations in feathers from wild and domestic pigeons. *Journal of Heredity*, **83**, 64-67.
- Hart, N. S. & Vorobyev, M.** 2005. Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *J. Comp. Physiol. A*, **191**, 381-392.
- H astad, O., Victorsson, J. &  odeen, A.** 2005. Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**, 6391-6394.
- Hill, G. E. & McGraw, K. J.** 2006. *Bird Coloration. Volume I. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Jacquin, L., Lenouvel, P., Haussy, C., Ducatez, S. & Gasparini, J.** In Press. Melanin-based coloration is related to parasite intensity and cellular immune response in an urban free living bird: the feral pigeon. *Journal of Avian Biology*.

- Johnson, S. G. & Johnston, R. F.** 1989. A multifactorial study of variation in interclutch interval and annual reproductive success in the feral pigeon, *Columba livia*. *Oecologia* **80**: 87-92.
- Lande, R. & Arnold, S. J.** 1985. Evolution of mating preference and sexual dimorphism. *J. Theor. Biol.* **117**, 651-664.
- Lenouvel, P., Gomez, D., Théry, M. & Kreutzer, M.** 2009. Do grooming behaviours affect visual properties of feathers in male domestic canaries, *Serinus canaria*? *Animal Behaviour*, **77**, 1253-1260.
- Madden, J. R., Endler, J. A. & Jury, F.** 2004. Morphological signals of sex and status in Spotted Bowerbirds. *Emu*, **104**, 21-30.
- Nakamura, T., Croft, D. B., & Westbrook, R. F.** 2003. Domestic pigeons (*Columba livia*) discriminate between photographs of individual pigeons. *Learning & Behavior*, **31**, 307-317.
- Nakamura, T., Ito, M., Croft, D. B. & Westbrook, R. F.** 2006. Domestic pigeons (*Columba livia*) discriminate between photographs of male and female pigeons. *Learning & Behavior*, **34** (4), 327-339.
- Osorio, D., Miklósi, A. & Gonda, Z.** 1999. Visual ecology and perception of coloration patterns by domestic chicks. *Evolutionary Ecology*, **13**, 673-689.
- Roulin, A., Dijkstra, C. Riols, C. & Ducrest, A. L.** 2001. Female- and male-specific signals of quality in the barn owl. *J. Evol. Biol.* **14**, 255-266.
- Schaefer, H. M., Levey, D. J., Schaefer, V. & Avery, M. L.** 2006. The role of chromatic and achromatic signals for fruit detection by birds. *Behav. Ecol.*, **17**, 784-789.
- Siddiqi, A., Cronin, T. W., Loew, E. R., Vorobyev, M. & Summers, K.** 2004. Interspecific and intraspecific views of color signals in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. *Journal of Experimental Biology*, **207**, 2471-2485.
- Trail, P. W.** 1990. Why should lek-breeders be monomorphic? *Evolution*, **44**, 1837-1852.
- Vinkler, M. & Albrecht, T.** 2010. Carotenoid maintenance handicap and the physiology of carotenoid-based signalisation of health. *Naturwissenschaften*, **97**, 19-28.
- Vorobyev, M. & Osorio, D.** 1998. Receptor noise as a determinant of color thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **265**, 351-358.
- Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A. T. D., Marshall, N. J. & Cuthill, I. C.** 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *J. Comp. Physiol. A*, **183**, 621-633.

Figures legends

Figure 1

Mean reflectance spectra \pm SE of the cere (males and females), and the grey feathers of the tail (males and females) compared to the mean reflectance spectra of two types of visual background, 'dark blue bitumen' and 'green vegetation'.



Contrast	ΔS			ΔQ					
	Morph			Sex			Morph		
Body part	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
Wings (grey)	1.51	2.44	0.138	-0.99	2.44	0.327	-3.01	2.44	0.0044
Wings (dark)	1.84	2.53	0.072	0.26	2.53	0.796	-0.47	2.53	0.644
Beak	1.89	2.53	0.065	2.00	2.53	0.051	-0.34	2.53	0.739
Cere	-0.13	2.53	0.894	-2.26	2.53	0.0282 !	-0.08	2.53	0.934
Back	4.16	2.52	0.0001	-0.38	2.52	0.704	-3.71	2.52	0.0005
Shoulders	3.88	2.52	0.0003	-0.86	2.52	0.396	-3.27	2.52	0.002
Throat	3.28	2.52	0.0019	0.58	2.52	0.567	-2.53	2.52	0.015
Belly	2.95	2.53	0.0047	2.08	2.53	0.0430	-2.74	2.53	0.0084
Tail (grey)	1.21	2.48	0.232	2.54	2.48	0.0146	1.19	2.48	0.238
Tail (black)	2.89	2.53	0.0057	-0.25	2.53	0.327	-1.97	2.53	0.054
Tarsus	2.08	2.53	0.0425	0.90	2.53	0.796	0.49	2.53	0.626
Head	3.30	2.51	0.0018	0.49	2.51	0.626	-1.92	2.51	0.061

Table 1

Chromatic (ΔS) and achromatic (ΔQ) contrast for each body part according to the sex and the melanic morph, against a green background and with a natural light. Significant results ($p < 0.05$) are in bold.

Contrast	ΔS			ΔQ					
	Morph			Sex			Morph		
Body part	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
Wings (grey)	1.34	2.44	0.188	-0.99	2.44	0.327	-3.01	2.44	0.0044
Wings (dark)	1.70	2.53	0.096	1.48	2.53	0.144	1.20	2.53	0.236
Beak	1.24	2.53	0.219	1.45	2.53	0.153	-1.55	2.53	0.129
Cere	-0.09	2.53	0.928	-2.26	2.53	0.028	-0.08	2.53	0.934
Back	4.00	2.52	0.0002	-0.41	2.52	0.681	-3.39	2.52	0.0014
Shoulders	3.56	2.52	0.0008	-0.58	2.52	0.563	-4.02	2.52	0.0002
Throat	3.32	2.52	0.0017	0.74	2.52	0.464	-3.01	2.52	0.004
Belly	2.44	2.53	0.018	1.88	2.53	0.066	-3.84	2.53	0.0003
Tail (grey)	1.04	2.48	0.303	2.61	2.48	0.012	1.12	2.48	0.268
Tail (black)	2.83	2.53	0.007	0.20	2.53	0.840	-0.98	2.53	0.334
Tarsus	2.18	2.53	0.034	0.90	2.53	0.371	0.49	2.53	0.626
Head	2.69	2.51	0.010	1.02	2.51	0.311	-2.85	2.51	0.006

Table 2

Chromatic (ΔS) and achromatic (ΔQ) contrast for each body part according to the sex and the melanic morph, against a bitumen dark blue background and with a natural light. Significant results ($p < 0.05$) are in bold.