

ÉTUDE DE LA SÉLECTION SOCIALE CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE

par

Marie-Ève Labonté-Dupras

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, mars 2023

Le 22 mars 2023

Le jury a accepté le mémoire / la thèse de Madame Marie-Ève Labonté-Dupras dans sa version finale.

Membres du jury

Professeur Dany Garant
Directeur de recherche
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Marc Bélisle
Évaluateur interne
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeure Fanie Pelletier
Présidente-rapporteur
Département de biologie
Université de Sherbrooke

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Dany Garant, de m'avoir offert son soutien, son écoute et sa confiance dès nos premiers échanges. Dany, merci d'avoir partagé ton savoir à travers de fascinantes discussions où chaque mot était bien choisi, en plus de m'avoir offert la merveilleuse opportunité d'assister à un congrès à l'international. Je souhaite également remercier les deux membres de mon comité de conseillers, Fanie Pelletier et Marc Bélisle, dont l'intelligence, la curiosité et l'esprit critique ne cessent de m'épater. Merci à mes collègues du labo Garant, ainsi qu'à l'ensemble des Trash Pandas pour les agréables soirées au Refuge et les innombrables parties de babyfoot aux 5@8 (et pour toutes nos victoires, Laurie L'Espérance!). Un merci particulier à Carolyne Houle pour son écoute infinie et son aide indispensable, mais aussi à Simon Laporte pour son énergie contagieuse et ses appels vidéo improvisés. Merci à Emmanuelle Marchand qui a été une grande amie et confidente dès nos débuts à la maîtrise. Merci aux Frisées pour tout leur soutien et leur amour inconditionnel. Je remercie aussi Laura Pothier Guerra, Audrey Turcotte et Maxime Fraser Franco; des personnes brillantes avec qui j'ai eu la chance de faire de nombreuses séances pomodoro. Merci à Francesca Santostefano pour nos passionnantes discussions et au labo Montiglio pour leur accueil chaleureux. Je remercie ma famille de m'avoir tant encouragé durant mes études et dans tous mes projets. Je tiens également à remercier affectueusement mon copain, Marc-André Laurier, pour son immense soutien et pour le partenaire remarquable qu'il a été pendant ma maîtrise et qu'il est toujours aujourd'hui. J'ai adoré chacun de nos fous rires et chacune de nos incroyables aventures.

Pour terminer, ce projet n'aurait pas été possible sans la contribution des propriétaires nous donnant accès à leurs terres année après année, en plus de la participation des stagiaires et des étudiantes et étudiants gradués pour la collecte de données depuis 2004. Merci aux nombreux partenaires financiers du projet Hirondelle, soit le Centre de la Science et de la Biodiversité du Québec, le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada, le Fonds de Recherche du Québec Nature et Technologies et l'Université de Sherbrooke.

SOMMAIRE

Les interactions sociales sont omniprésentes dans la nature, et ce, dans une multitude de contextes sexuels ou non-sexuels, par exemple : les soins parentaux, le choix de partenaires et la compétition intraspécifique. Ces nombreuses interactions sociales ont d'ailleurs le potentiel d'influencer l'aptitude phénotypique d'un individu via un processus évolutif nommé la sélection sociale. Par exemple, dans un contexte de compétition intraspécifique, il est attendu qu'un trait avantageux pour un individu soit potentiellement défavorable pour ses compétiteurs. Toutefois, très peu d'études visent à quantifier la sélection sociale en milieu naturel. En ce sens, la quantité de recherches s'intéressant à ce processus évolutif est insuffisante et limite notre compréhension de la sélection totale agissant sur les traits.

Dans cette optique, mon étude visait à quantifier la sélection sociale agissant sur quatre traits clefs (masse corporelle, longueur d'aile, date de ponte et taille de ponte) de la femelle Hironde bicolore (*Tachycineta bicolor*) dans un contexte de compétition intraspécifique via le calcul de gradients de sélection linéaires. Pour ce faire, le succès reproducteur a été utilisé en tant que proxy de l'aptitude phénotypique. Le succès reproducteur a été mesuré à divers stades de la saison de reproduction afin d'évaluer la sélection agissant au courant de ces différentes étapes. L'influence de l'environnement sur la direction et l'ampleur de la sélection sociale a également été évaluée en vérifiant l'effet de trois composantes liées à la qualité de l'habitat dans notre système d'étude : la densité de conspécifiques, la proportion de cultures extensives dans le paysage ainsi que la présence du Moineau domestique (*Passer domesticus*; un des principaux compétiteurs interspécifiques de l'Hironde).

Globalement, les résultats n'indiquent pas de sélection sociale forte dans notre système d'étude. J'ai plutôt détecté des tendances marginales qui suggèreraient une influence positive de la masse corporelle et de la longueur d'aile des individus de l'environnement social agissant respectivement sur la taille de ponte et le nombre d'oisillons éclos de l'individu focal. Aussi,

aucun effet de l'environnement sur la sélection sociale n'a été détecté. Toutefois, j'ai identifié certaines variables environnementales affectant l'aptitude phénotypique à différents stades de reproduction des femelles Hirondelle bicolore. Ainsi, mon étude contribue à documenter la sélection sociale en milieu naturel tout en soulignant l'importance d'intégrer les variables environnementales dans l'étude de la sélection.

Mots clés : Écologie évolutive, Gradient de sélection, Sélection sociale, Hirondelle bicolore, Effet environnemental

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1 INTRODUCTION	1
1.1 Les interactions sociales.....	1
1.1.1 La vie en groupe	1
1.1.2 Les partenaires de reproduction	4
1.2 La sélection sociale	5
1.2.1 Quantification de la sélection sociale	7
1.2.2 Effets de l'environnement sur la sélection.....	8
1.2.3 Études en milieu naturel	9
1.3 Modèle d'étude.....	10
1.3.1 Compétition intraspécifique.....	13
1.3.2 Déplacements hors de la période de reproduction	14
1.4 Effets de l'environnement	15
1.5 Objectifs et prédictions.....	16
CHAPITRE 2 ÉTUDE DE LA SÉLECTION SOCIALE CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE	19
2.1 Introduction de l'article	19
2.2 Abstract	20
2.3 Introduction	21
2.4 Methods.....	24
2.4.1 Study system and species.....	24
2.4.2 Data collection	25
2.4.3 Social environment	25

2.4.4	Environmental variables	26
2.4.5	Statistical analyses	27
2.4.5.1	Selection gradients	27
2.4.5.2	Environmental effects on selection	29
2.5	Results	30
2.5.1	Selection estimates	30
2.5.1.1	Social selection	30
2.5.1.2	Natural selection	31
2.5.2	Environmental variables	34
2.5.2.1	Effects on social selection	35
2.5.2.2	Effects on natural selection	35
2.6	Discussion	36
2.6.1	Limited evidence of social selection	37
2.6.2	Natural selection	39
2.6.3	Environmental influence on reproductive success and selection	40
2.7	General implications and conclusion	42
2.8	Acknowledgement	43
2.9	References	44
2.10	Supplementary material	50
CHAPITRE 3 DISCUSSION ET CONCLUSION		59
3.1	Retour sur les objectifs	59
3.2	Discussion générale	60
3.3	Limites du projet et perspectives futures	62
3.3.1	Biais potentiels	62

3.3.2 Perspectives futures	63
BIBLIOGRAPHIE	65

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.	Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in model with and without environmental variables, with clutch size as response variable. Estimates values were generated by a linear model and P-value were obtained concurrently with generalized linear mixed models. Changes in strength of selection gradient once considering environment are reported only for significant or nearly significant estimates based on P-value (P-value is considered significant when lower than 0.05 and nearly significant when lower than 0.10).	32
Table 2.	Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in model with and without environmental variables, with number of hatchlings as response variable. Estimates values were generated by a linear model and P-value were obtained concurrently with generalized linear mixed models that considers zero-inflation and dispersion. Changes in strength of selection gradient once considering environment are reported only for significant or nearly significant estimates based on P-value (P-value is considered significant when lower than 0.05 and nearly significant when lower than 0.10).	33
Table 3.	Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in model with number of fledglings as response variable. Estimates values were generated by a linear model and P-value were obtained concurrently with generalized linear mixed models that considers zero-inflation and dispersion to assess significance (P-value is considered significant when lower than 0.05 and nearly significant when lower than 0.10).	34
Table S1.	List of initial models used to select environmental variables for three response variables (clutch size, number of hatchlings and number of fledglings) containing all studied traits.....	50

Table S2.	List of minimal adequate models used for three response variables (clutch size, number of hatchlings and number of fledglings) containing each trait separately and significant environmental variable(s).	51
Table S3.	Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in models with clutch size as fitness proxy while considering each studied trait separately. Estimates values were generated by a linear model and significance was tested concurrently with a generalized linear mixed model.	52
Table S4.	Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in models with number of hatchlings as fitness proxy while considering each studied trait separately. Estimates values were generated by a linear model and significance was tested concurrently with a generalized linear mixed model.....	53
Table S5.	Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in models with number of fledglings as fitness proxy while considering each studied trait separately. Estimates values were generated by a linear model and significance was tested concurrently with a generalized linear mixed model.....	54
Table S6.	Selection of environmental variables for model with clutch size as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.	55
Table S7.	Selection of environmental variables for model with number of hatchlings as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.	55
Table S8.	Selection of environmental variables for model with number of fledglings as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). When no clear variable was the least significant, we tested different possibilities in the deletion process. Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.	56

Table S9.	Testing the presence of interaction between traits and previously selected environmental variable(s) (in Table S6) for model with clutch size as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.	57
Table S10.	Testing the presence of interaction between traits and previously selected environmental variable(s) (in Table S7) for model with number of hatchlings as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.	58

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Relationship between A) focal relative clutch size and standardized social body mass, and B) focal relative number of hatchlings and standardized social wing length. Solid lines represent predictions from models and shaded area represents 95% confidence intervals. Estimates from models are presented in Table 1-2. 31
- Figure 2. Relationship between standardized focal wing length and focal relative clutch size at A) low relative area occupied by extensive cultures and B) high relative area occupied by extensive cultures in agricultural landscapes. For visual representation purpose, this environmental variable has been partitioned based on the median (24.3%). Solid lines represent predictions from models and shaded area represents 95% confidence interval. Estimates from model are presented in Table 1. 36

LISTE DES ABRÉVIATIONS ET DES SIGLES

g	gramme
km	kilomètre
m	mètre

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1 Les interactions sociales

Les interactions sociales sont omniprésentes au sein du règne animal, c'est-à-dire que les individus d'une espèce auront tendance à s'associer à un moment ou à un autre quel que soit leur socialité (Krause & Ruxton, 2002). Ces interactions sociales peuvent être impliquées dans une variété de contextes, tels que l'acquisition de ressources, la compétition intrasexuelle, le choix de partenaire ou encore les soins parentaux (Lyon & Montgomerie, 2012). Au sein d'une même espèce, les interactions sociales surviennent principalement entre les membres d'un groupe ou encore entre des partenaires de reproduction.

1.1.1 La vie en groupe

Un groupe se caractérise, entre autres, par la proximité de ses membres dans l'espace (Krause & Ruxton, 2002) et par sa taille. Cette taille peut moduler les bénéfices de la vie en groupe et les coûts liés au partage des ressources (Krause & Ruxton, 2002). Celle-ci sera généralement plus élevée que sa valeur optimale théorique, et ce, selon divers facteurs tels que : l'apparement des individus, la possibilité ou non de quitter le groupe ou encore la présence de relations de dominance (Krause & Ruxton, 2002). Silk (2007) suggère d'ailleurs que les interactions sociales entre les membres d'un groupe sont associées à certains coûts et bénéfices ponctuels et auraient ainsi le potentiel d'influencer l'aptitude phénotypique des individus.

Un premier bénéfice de la vie en groupe est lié au choix d'habitat, car l'agrégation de conspécifiques à un endroit peut constituer un signal quant à la qualité de l'environnement et guider l'établissement d'individus dans certains habitats. Par exemple, l'étude de Baguette *et al.* (2011) s'est intéressée aux mouvements de dispersion observés dans la métapopulation d'un

lépidoptère (le Nacré de la bistorte; *Boloria eunomia*) en manipulant expérimentalement la qualité de certains sites. Les résultats suggèrent que les individus avaient tendance à se disperser davantage lorsqu'ils se retrouvaient dans les sites où la qualité a été altérée. Inversement, une dispersion moindre a été observée pour les individus établis aux sites de meilleure qualité, et ce, malgré l'augmentation de la densité de conspécifiques sur ces sites. Une hypothèse suggérée par les auteurs serait que certains individus utiliseraient la densité de conspécifiques comme indicateur de qualité d'habitat, ce qui les mèneraient à sélectionner ces meilleurs sites et s'y accumuler (Baguette *et al.*, 2011). D'ailleurs, la sélection d'habitat basée sur la densité de conspécifiques peut être notamment utilisée par les jeunes moins expérimentés (Muller *et al.*, 1997). Par exemple, l'étude de Stamps (1987) s'est intéressée à ce phénomène chez une espèce de reptile (*Anolis aeneus*). Pour deux habitats de qualités égales, les jeunes mâles inexpérimentés avaient tendance à s'établir de façon préférentielle dans un habitat déjà occupé à leur arrivée, utilisant ainsi la présence de conspécifiques pour effectuer leur choix d'habitat. Cette tendance a été également observée chez un passereau non colonial (le Troglodyte familier; *Troglodytes aedon*) (Muller *et al.*, 1997), où les mâles se reproduisant pour la première fois se basaient sur l'occupation actuelle des sites de reproduction par les autres mâles pour s'établir à un site.

Faire partie d'un groupe peut également être avantageux pour les espèces proies, particulièrement en ce qui a trait à la diminution du risque de prédation durant l'alimentation. Chez les espèces proies, le budget de temps alloué à la recherche de nourriture est principalement divisé en moments de vigilance et en moments de quête alimentaire (Beauchamp, 1998). Un avantage de se nourrir en groupe résiderait donc dans l'hypothèse de vigilance de groupe (ou *many-eyes hypothesis*) suggérant que le temps de vigilance serait partagé entre les individus d'un groupe (Caraco *et al.*, 1980). Ainsi, le temps de vigilance individuel diminuerait avec l'augmentation de la taille du groupe, tout en maintenant une même capacité de détection des prédateurs. Chaque individu du groupe aurait ainsi davantage de temps pour s'alimenter, ce qui pourrait améliorer l'aptitude phénotypique individuelle (Silk, 2007). Les espèces proies peuvent également bénéficier du phénomène de dilution, où la probabilité

individuelle d'être une victime de prédation est inversement liée à la taille du groupe d'alimentation (Lima, 1995), particulièrement lorsque le prédateur ne peut capturer qu'une seule proie par attaque (Caraco *et al.*, 1980).

Finalelement, les individus faisant partie d'un groupe peuvent bénéficier d'un meilleur accès aux ressources (Silk, 2007). Un individu en quête alimentaire peut notamment suivre ou rejoindre d'autres individus lorsque ceux-ci présentent un succès dans leur alimentation (Brown, 1988). Ce comportement permettrait alors un taux d'alimentation plus stable au sein d'un groupe. Par exemple, une étude de Brown (1988) suggère que la variance du taux d'alimentation des Hironnelles à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*) est plus faible chez les individus se nourrissant en groupe comparativement à celles s'alimentant seules. La revue de littérature de Beauchamp (1998) suggère que le taux d'alimentation des espèces aviaires pourrait également être plus élevé chez les individus se nourrissant en groupe comparativement à des individus solitaires, ce qui inciterait parfois ces derniers à rejoindre un groupe d'alimentation.

Les coûts liés à la vie de groupe sont généralement négligeables à faible densité, puisque les ressources comme la nourriture ou l'espace seraient en abondance suffisante pour chaque individu. Toutefois, l'augmentation de la taille d'un groupe tend à épuiser plus rapidement les ressources partagées et à diminuer la quantité acquise par chaque individu (Krause & Ruxton, 2002). Ainsi, à forte densité de conspécifiques, les individus d'un groupe peuvent subir certains coûts tels que l'augmentation de la mortalité, la diminution de la reproduction ou la diminution de la taille (et potentiellement de la qualité) de leur territoire (Akçakaya *et al.*, 1999). Deux principaux types de compétition intraspécifique sont liés à ce phénomène : la compétition par exploitation et la compétition par interférence.

La compétition par exploitation s'applique principalement à des groupes où les individus se partagent une ressource de manière relativement équitable. Lorsque la ressource devient limitante, chacun des membres du groupe accède à une quantité insuffisante de celle-ci, nuisant ainsi à la survie et à la reproduction de chacun (Akçakaya *et al.*, 1999; Krause & Ruxton, 2002).

Cette compétition peut être qualifiée de directe ou indirecte, c'est-à-dire qu'il peut y avoir la présence ou non de confrontation entre les compétiteurs pour la ressource. Par exemple, l'étude de Reeve *et al.* (1998) a documenté une population de coléoptères phytophages (le Dendroctone méridional du pin; *Dendroctonus frontalis*), où les individus adultes attaquent des arbres hôtes en y établissant des galeries dans le phloème. Dans cette étude, lorsque la fréquence des attaques dépassait une valeur seuil, le taux de croissance de la population de coléoptères connaissait une diminution drastique. Ce phénomène serait notamment dû à l'insuffisance des ressources nécessaires au développement des nouvelles larves qui entraînerait une diminution du taux de croissance de l'ensemble de la population (Reeve *et al.*, 1998).

La compétition par interférence s'applique plutôt, quant à elle, aux groupes où certains individus monopolisent une ressource au détriment des autres. Lorsque des ressources deviennent limitantes, seuls les individus ayant suffisamment accès à celles-ci seront avantagés quant à leur survie et leur reproduction (Akçakaya *et al.*, 1999). Par exemple, chez la Salamandre cendrée (*Plethodon cinereus*), certains individus vont monopoliser l'accès aux refuges de meilleure qualité et restreindre l'accès à cette ressource aux autres individus du groupe (Mathis, 1990).

1.1.2 Les partenaires de reproduction

Les événements liés à la reproduction donnent lieu à d'importantes interactions sociales entre des individus de sexe opposé non-apparentés (Moore & Pizzari, 2005; Brommer & Rattiste, 2008). La compétition intrasexuelle et le choix de partenaire sont notamment des mécanismes à la base de la sélection sexuelle qui influencent la variation de certains traits via un ensemble de coûts et de bénéfices parfois complexe (Clutton-Brock, 2007). Ces traits peuvent faire l'objet de préférence par les partenaires potentiels, mais n'apporter aucun avantage apparent, voire même être coûteux pour la survie individuelle (Clutton-Brock, 2007). Par exemple, le Porte-épée du Montezuma (*Xiphophorus montezumae*) est une espèce de poisson où les mâles possèdent une importante excroissance à la base de la nageoire caudale. Les ancêtres du Porte-épée ne possédait pas cette excroissance, mais pourtant ce trait est maintenant répandue chez les

mâles et fait l'objet de préférence des femelles lors du choix de partenaire (Basolo, 1990). Malgré leur avantage lié à l'attraction d'une partenaire de reproduction, les mâles possédant cette excroissance sembleraient subir de plus grands coûts métaboliques durant la nage dû à la réduction de l'hydrodynamisme (Basolo & Alcaraz, 2003). Cette influence du choix lié au partenaire de reproduction souligne l'importance des effets que peuvent avoir ces interactions sociales sur les traits et l'aptitude phénotypique d'un individu. D'ailleurs, le partenaire de reproduction est également susceptible d'influencer l'expression des traits de son partenaire via la modification de son environnement précédant la reproduction (Moiron *et al.*, 2020). Par exemple, l'étude de Teplitsky *et al.* (2010) montre que la date de ponte, un trait exprimé par les femelles, serait héritable uniquement chez les mâles. Les auteurs suggèrent qu'il existerait potentiellement un trait chez les mâles, tel que leur capacité d'alimentation lors de la parade nuptiale, qui influencerait indirectement la date de ponte des femelles (Teplitsky *et al.*, 2010). Ce type d'influence est aussi montré dans l'étude de Brommer et Rattiste (2008) portant sur le Goéland cendré (*Larus canus*), qui expose l'effet des mâles sur la phénologie de reproduction de leur partenaire. Cette étude suggère qu'un effet génétique direct de la femelle favoriserait une date de ponte hâtive, alors que leur partenaire induirait plutôt un effet génétique indirect en faveur d'une ponte tardive. La date de ponte étant liée au succès reproducteur des femelles (Garant *et al.*, 2007; Millet *et al.*, 2015), ces relations suggèrent qu'un individu d'un couple pourrait influencer l'expression de traits de son partenaire de reproduction, mais aurait aussi le potentiel d'influencer son aptitude phénotypique.

1.2 La sélection sociale

Selon la littérature, le génotype et l'environnement sont deux composantes de base liées à l'expression d'un trait, ou phénotype, d'un individu focal (Falconer, 1961). Toutefois, considérant l'omniprésence des interactions sociales dans la nature, il est primordial d'intégrer l'environnement social dans l'étude de l'expression des traits afin de mieux comprendre la sélection totale agissant sur ceux-ci. À cet égard, certaines recherches récentes intègrent le phénotype des conspécifiques entourant un individu focal comme étant une partie intégrante de

son environnement (Farine & Sheldon, 2015; Fisher *et al.*, 2019; Moiron *et al.*, 2020; Santostefano *et al.*, 2020). En effet, les nombreuses interactions vécues par un individu ont le potentiel d'influencer son phénotype et son aptitude phénotypique (Maynard Smith, 1982; Wolf *et al.*, 1999) et sont susceptibles de mener à l'évolution des traits (West-Eberhard, 1979). Cette force évolutive est nommée la sélection sociale (West-Eberhard, 1979). L'importance de la sélection sociale a été soulignée dans les années 1970, entre autres lorsque Crook (1972) a suggéré qu'il s'agissait d'un des principaux processus évolutifs sous-jacents aux traits comportementaux des individus. À ce moment, on s'est intéressé à la sélection sociale comme un processus incluant les interactions liées à la sélection sexuelle, mais englobant aussi toutes les interactions sociales directes ou indirectes et inter- ou intrasexuelles susceptibles d'avoir un effet sur le phénotype d'un individu (West-Eberhard, 1983). Autrement dit, la sélection sociale implique que l'aptitude phénotypique d'un individu focal serait non seulement déterminée par son propre phénotype et son environnement (i.e. son habitat), mais aussi par le phénotype des membres de son environnement social. Les travaux de West-Eberhard (1979, 1983) expliquent que la sélection serait ainsi catégorisée en sélection naturelle, liée aux traits de l'individu focal, et en sélection sociale, liée aux traits des individus de l'environnement sociaux. Quant à la sélection sexuelle, elle constituerait plutôt un cas particulier de sélection sociale, survenant plus précisément dans un contexte de reproduction (Crook, 1972). Dans un contexte de compétition intraspécifique, il est attendu qu'un trait avantageux pour un individu pourrait potentiellement lui permettre une meilleure accessibilité aux ressources au détriment des autres membres de son groupe. L'étude de McAdam *et al.* (2022) portant sur une population d'Écureuil roux américain (*Tamiasciurus hudsonicus*) suggère effectivement que lorsque les ressources sont limitées, l'aptitude phénotype d'un individu serait négativement lié à l'aptitude phénotypique des individus de son environnement social. L'acquisition différentielle de ressources pourrait notamment améliorer la survie et la reproduction de certains individus, et ce, au détriment des autres (McAdam *et al.*, 2022). Aussi, tel que souligné par McGlothlin & Fisher (2022), il est à noter que les notions fondamentales entourant la sélection sociale sont également retrouvées dans le domaine de l'écologie comportementale via la théorie évolutive des jeux. Cette dernière s'intéresse globalement à la façon dont l'aptitude phénotypique lié à certains phénotypes peut dépendre de la fréquence à laquelle ils sont retrouvés dans la population (Maynard Smith, 1982).

Ainsi, ces deux théories (i.e. la sélection sociale et la théorie évolutive des jeux) seraient complémentaires, car elles s'intéressent au même processus général de l'évolution sociale (McGlothlin & Fisher, 2022). Toutefois, les manières de quantifier cette évolution sociale diffèrent selon les deux théories (McGlothlin & Fisher, 2022), et seulement la quantification de la sélection sociale est détaillée et utilisée dans ce projet de recherche.

1.2.1 Quantification de la sélection sociale

La sélection sociale peut être quantifiée grâce à un gradient de sélection, lui-même caractérisé par sa direction et son ampleur (Wolf *et al.*, 1999). Pour ce faire, l'équation de Wolf *et al.* (1999) est utilisée (équation 1.1). Un des principaux avantages de cette approche est qu'elle offre un aperçu considérable de la sélection agissant sur les traits via le phénotype des individus, mais ne nécessite pas une connaissance exhaustive de leur génotype; une donnée généralement difficile à obtenir (McDonald *et al.*, 2017). L'équation 1.1 permet ainsi de quantifier la sélection agissant sur de multiple traits tel que détaillé par Arnold et Wade (1984). L'estimation de ces gradients de sélection linéaires permet notamment de documenter le changement de la valeur moyenne des phénotypes dans une population (Arnold & Wade, 1984).

$$w = c + \beta_{Ni}z_i + \beta_{Sj}z'_j + \varepsilon \quad (\text{Équation 1.1})$$

Dans cette équation, la variable w représente l'aptitude phénotypique d'un individu focal et c représente une constante. De plus, les gradients de sélection naturelle et de sélection sociale, notés β_N et β_S , représentent la variation de l'expression d'un trait chez un individu focal (z) ou des individus de son environnement social (z') respectivement pour les traits i et j . Dans le contexte de la sélection sociale, l'utilisation du symbole prime ($'$) sert généralement à mettre en évidence les termes mesurés chez les membres de l'environnement social de l'individu focal pour les distinguer des traits mesurés chez l'individu focal. Pour une situation où l'environnement social n'est composé que d'un seul individu, la valeur de son trait est utilisée pour le terme z'_j . Par contre, lorsque plusieurs individus composent l'environnement social, une

moyenne de la valeur des traits est utilisée (Westneat & Fox, 2010). Cette moyenne peut être pondérée selon divers facteurs : la distance entre les individus, la distance de dispersion, le chevauchement des domaines vitaux ou la fréquence des interactions. Cette pondération vise à représenter le plus fidèlement possible le nombre d'interactions sociales survenant entre les différents individus (voir par exemple Formica *et al.*, 2011). L'équation 1.1 possède aussi un terme d'erreur ε afin de considérer la sélection naturelle ou sociale qui n'aurait pas été mesurée dans l'étude, mais qui engendrerait une variation résiduelle de l'aptitude phénotypique. Des coefficients supplémentaires peuvent également être ajoutés à l'équation afin de contrôler certains paramètres tels que l'âge ou le nombre d'individus constituant l'environnement social. En bref, cette équation permet d'établir une régression linéaire multiple, où les gradients β_N et β_S sont des pentes partielles exprimant l'aptitude phénotypique (w , variable dépendante) en fonction des différents traits mesurés (z ou z' , variables indépendantes). Le signe de la pente de ces gradients β_N et β_S indique la direction de la sélection naturelle ou sociale sur le trait associé. Par exemple, dans une situation précise où z' correspondrait à la taille des individus de l'environnement social d'un individu focal, un gradient de sélection sociale β_S positif signifierait qu'une taille plus élevée des individus de l'environnement social influencerait positivement l'aptitude phénotypique de l'individu focal. La valeur absolue de ce gradient décrit, quant à elle, l'ampleur de l'avantage ou du désavantage que représentent ces valeurs de trait sur l'aptitude phénotypique de l'individu focal.

1.2.2 Effets de l'environnement sur la sélection

La variabilité des traits phénotypiques des organismes est généralement associée à l'utilisation de différentes ressources ainsi qu'aux divers types d'environnements (Schluter, 2000). L'environnement variant dans le temps et dans l'espace, la sélection de ces traits peut donc varier selon l'habitat (Grant & Grant, 2002; Siepielski *et al.*, 2009, 2013, 2017), résultant en une adaptation locale des organismes (Lenormand, 2002). Ainsi, l'aptitude phénotypique liée à un même trait peut différer entre divers environnements. Par exemple, l'étude de Garant *et al.* (2007) portant sur une population de Mésange charbonnière (*Parus major*) montre qu'il existe

différents patrons de sélection chez certains traits de reproduction des femelles en fonction de la sous-population étudiée. En effet, la sélection présente dans la sous-population au nord de l'aire d'étude favorisait une taille de ponte plus élevée, tandis que la sélection présente dans la région de l'est favorisait plutôt une taille d'œuf plus importante. Ces différences de patrons de sélection retrouvées dans l'espace pourraient être expliquées par la différence de conditions environnementales auxquelles sont soumises les sous-populations, par exemple via les caractéristiques de l'habitat ou encore la densité d'individus reproducteurs (Garant *et al.*, 2007). La méta-analyse de Siepielski *et al.* (2013) s'est aussi intéressée aux effets de la variation spatiale sur la sélection. Selon cette étude, la sélection a tendance à varier en termes de force entre différentes populations, mais peut aussi varier en termes de direction lorsque la sélection est faible. Cela signifie que certaines populations peuvent être soumises à une plus forte sélection que d'autres. Généralement, il est attendu que la force de sélection soit plus élevée dans des environnements de faible qualité comparativement à des environnements de meilleure qualité (voir par exemple Grant & Grant, 1995; Garant *et al.*, 2007; Visser *et al.*, 2015). Aussi, la force de sélection pourrait potentiellement refléter le degré d'adaptation des populations, où celles possédant la meilleure adaptation (i.e. une meilleure concordance entre les traits observés et la valeur optimale du trait pour l'environnement donné) connaîtraient la plus faible force de sélection (Siepielski *et al.*, 2013).

1.2.3 Études en milieu naturel

Des suivis à long terme ont permis la réalisation de quelques études récentes s'intéressant à la sélection sociale en milieu naturel. D'une part, certaines études se sont intéressées à l'influence du phénotype d'un partenaire de reproduction sur l'aptitude phénotypique d'un individu. Par exemple, chez la Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*), la date de ponte des femelles variait selon la date d'arrivée au site de reproduction du mâle. Un mâle arrivant plus tôt à un site de reproduction permettait une date de ponte plus hâtive (Moiron *et al.*, 2020), ce qui augmentait le succès reproducteur de la femelle (voir aussi Arnold *et al.*, 2004). D'autre part, certaines recherches ont permis d'identifier la relation entre l'aptitude phénotypique d'un individu et le

phénotype des individus constituant son environnement social. En ce sens, une étude récente montre que chez les *Tamias rayés* (*Tamias striatus*), les mâles ont une survie et une contribution à la croissance de population plus faible lorsque les autres mâles environnants ont une grande masse corporelle (Santostefano *et al.*, 2020). Cette relation serait potentiellement due à l'avantage que procure une grande masse corporelle pour l'acquisition de nourriture, pour la défense du territoire, mais aussi dans un cadre de compétition pour un partenaire de reproduction (Santostefano *et al.*, 2020). La sélection sociale observée chez les mâles variait d'ailleurs en ampleur selon les saisons : elle était présente uniquement durant l'été, où la compétition pour l'accès à des partenaires de reproduction était plus intense, alors qu'aucune sélection sociale n'était détectée au printemps lorsque la compétition était plus faible (Santostefano *et al.*, 2020). Cette étude soulève également que le nombre de jeunes produits par une femelle au printemps serait influencé par la docilité des femelles de son environnement social. Ainsi, les traits phénotypiques influençant les paramètres de l'aptitude phénotypique via les interactions sociales pourraient également différer entre les sexes.

En somme, l'acquisition de ressources, le choix d'un partenaire et la compétition pour celui-ci constituent plusieurs contextes où les interactions sociales ont le potentiel d'influencer l'aptitude phénotypique des individus impliqués (West-Eberhard, 1979, 1983; Lyon & Montgomerie, 2012). De plus, divers facteurs environnementaux peuvent influencer la sélection, tels que la densité de conspécifiques (Fisher *et al.*, 2021) et les saisons (Santostefano *et al.*, 2020), via la variation de la disponibilité des ressources et de l'intensité de la compétition intraspécifique. Il est donc primordial d'obtenir un ensemble de connaissances détaillées concernant la sélection sociale en milieu naturel, tout en considérant aussi les variables environnementales jugées importantes dans un système.

1.3 Modèle d'étude

L'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) est un passereau d'environ 20 g se nourrissant d'insectes volants (Mengelkoch *et al.*, 2004; Bellavance *et al.*, 2018). Son cycle annuel

comprend une migration printanière vers l'Amérique du Nord, où les individus s'établissent à leur site de nidification (Butler, 1988). Il existe trois principaux corridors de migration : celui de l'ouest, du centre et de l'est de l'Amérique du Nord (Knight *et al.*, 2018). Au sein de ces corridors, plusieurs voies de migration alternatives peuvent être empruntées par les individus pour se diriger vers leur site de reproduction (Knight *et al.*, 2018). À l'est du Canada, l'établissement du territoire et l'élaboration du nid se produisent à la fin du mois d'avril (Stutchbury & Robertson, 1987), suivi par la reproduction et la ponte à la fin mai (Dunn & Winkler, 1999). Suite à leur arrivée au site de reproduction, les individus s'établissent dans des cavités secondaires naturelles (Dobkin *et al.*, 1995) généralement excavées par des Picidés (Robertson *et al.*, 1992) ou des cavités artificielles telles que les nichoirs (Holt & Martin, 1997). Les cavités constituent parfois une ressource limitante pour l'Hirondelle bicoloré (Rosvall, 2008) puisqu'elles sont présentes en quantité finie et que les individus ne peuvent pas les excaver eux-mêmes. L'utilisation de nichoirs artificiels par cette espèce permet toutefois un suivi de reproduction très accessible et facilite grandement la capture d'individus (Jones, 2003), permettant notamment d'étudier les facteurs influençant leur succès reproducteur. Il est toutefois à noter que les densités d'individus sont globalement plus élevées dans les systèmes d'études où sont placés des nichoirs artificiels comparativement aux habitats naturels de cette espèce. En effet, en milieu naturel, l'Hirondelle niche près de plans d'eau comme les étangs et est généralement solitaire ou légèrement grégaire dû au nombre limité de cavité disponible (Robertson *et al.*, 1992). Les contacts sociaux entre les individus nichant dans les cavités artificielles sont donc possiblement plus élevés que ceux survenant entre des individus nichant dans des cavités naturelles.

L'Hirondelle bicoloré est une espèce socialement monogame, mais où les individus exercent parfois des copulations hors couple (Lifjeld *et al.*, 1993; Lessard *et al.*, 2014). En moyenne, 49 % des oisillons d'une couvée ne proviendraient pas du mâle procurant les soins parentaux (Lessard *et al.*, 2014). De plus, le nombre d'oisillons issus d'un mâle hors couple serait lié à certains traits de ce mâle (Lessard *et al.*, 2014). Plus précisément, une grande longueur d'aile serait liée à un plus grand nombre d'oisillons provenant de ce mâle lorsque la densité de

conspécifiques est élevée, alors qu'à faible densité le trait favorisé chez le mâle serait plutôt la longueur du tarse (Lessard *et al.*, 2014).

D'autre part, certains traits morphologiques et phénologiques des femelles peuvent influencer leur propre succès reproducteur. D'abord, une masse corporelle élevée chez la femelle a été associée positivement au nombre d'oisillons éclos et envolés (Millet *et al.*, 2015; Pellerin *et al.*, 2016). Toutefois, la valeur de ce trait a tendance à décliner au fil des années, potentiellement dû à une qualité moindre des habitats d'hivernage (Rioux Paquette *et al.*, 2014). L'effet de la longueur d'aile sur le succès reproducteur a également été étudié, mais aucune tendance claire n'a été déterminée chez les femelles Hirondelle bicoloré (Millet *et al.*, 2015). Il s'agit toutefois d'un trait intéressant puisque, selon la littérature, une faible longueur d'aile serait avantageuse puisqu'elle confère une meilleure manœuvrabilité lors de l'alimentation (Alatalo *et al.*, 1984). Inversement, une grande longueur d'aile pourrait aussi être avantageuse puisqu'elle est généralement liée à l'efficacité et à la vitesse de migration chez les passereaux migrateurs (Alatalo *et al.*, 1984), ainsi qu'à une date de ponte plus hâtive chez l'Hirondelle bicoloré (Winkler & Allen, 1996). L'étude de Millet *et al.* (2015) a aussi montré une relation négative entre la date de ponte des femelles et le nombre d'oisillons éclos et envolés, c'est-à-dire qu'une date de ponte hâtive dans la saison serait liée à un meilleur succès reproducteur (Millet *et al.*, 2015). La taille de ponte a également été documentée comme étant l'un des principaux déterminants du nombre d'oisillons éclos, où une grande taille de ponte était positivement liée au nombre d'oisillons éclos (Millet *et al.*, 2015).

Suite à la saison de reproduction, les individus se trouvant à l'est du Canada effectuent une migration vers la Floride ou encore vers Cuba, afin d'y passer l'hiver (Butler, 1988; Knight *et al.*, 2018). Selon l'étude de Gow *et al.* (2019), plusieurs facteurs influencent le déroulement de la migration vers les sites d'hivernage. Par exemple, la latitude à laquelle se reproduisent les individus influencerait le moment de départ du site de reproduction. Ensuite, la distance et le moment d'arrivée aux haltes migratoires influencerait le départ de celles-ci qui, de pair avec la

distance à parcourir, déterminerait finalement le moment d'arrivée aux sites d'hivernage (Gow *et al.*, 2019).

1.3.1 Compétition intraspécifique

L'Hirondelle bicolore ne défend pas de territoire spécifique pour son alimentation, car les insectes en vol constituent une ressource très mobile qui serait difficile à défendre (Muldal *et al.*, 1985; Hussell, 2012). Il s'agit toutefois d'une espèce assez territoriale en ce qui a trait à la défense du nichoir où elle s'établie, de sorte que les individus ont tendance à éviter de s'établir près les uns des autres (Dunn & Hannon, 1991). L'Hirondelle adopte généralement un comportement agressif lorsque des conspécifiques s'approchent de son nichoir ou s'y introduisent lors de l'établissement du territoire de nidification (Hussell, 2012), mais aussi au moment de la confection du nid (Robertson *et al.*, 1992) et durant l'incubation (Bentz *et al.*, 2019). Ce comportement est particulièrement exprimé dès qu'un individu s'approche à une distance d'environ 10 à 15 m du nichoir (Robertson *et al.*, 1992). Cette défense active engendre une multitude d'interactions sociales entre les Hirondelles (Male *et al.*, 2006) et plus particulièrement entre les individus du même sexe (Robertson *et al.*, 1992). Toutefois, ce comportement de défense s'estompera généralement en intensité au fil de la saison de reproduction lorsque les adultes prodigueront les soins parentaux à leurs jeunes (Muldal *et al.*, 1985; Robertson *et al.*, 1986).

Chez les femelles, l'agressivité constitue un trait favorisant l'obtention et la défense de la cavité lors de la période de nidification (Rosvall, 2008). L'étude de Rosvall (2011) suggère que cette agressivité covierait positivement avec la masse et la condition corporelle des femelles. Malgré ce résultat, l'étude souligne qu'il est difficile d'identifier la cause et l'effet dans cette relation chez l'Hirondelle bicolore. Autrement dit, ces résultats ne permettent pas de savoir si une bonne condition et une plus grande masse permettent l'expression d'une plus grande agressivité ou plutôt si l'agressivité permettrait l'atteinte d'une meilleure condition et d'une masse plus importante (Rosvall, 2011). En ce sens, une étude par Lozano (1994) suggère que

les mâles ayant réussi leur établissement dans les nichoirs sont de plus grande masse et en meilleure condition que les mâles périphériques n'ayant pas de territoire spécifique, qu'on appelle aussi « *floaters* ». Cet auteur propose que ces deux caractéristiques (i.e. une grande masse et une bonne condition corporelle) pourraient être avantageuses lors d'affrontements intrasexuels, permettant aux individus qui les possèdent de monopoliser des nichoirs au détriment des autres mâles. En ce qui concerne les femelles, la sélection agissant sur la masse est aussi associée à un gradient de sélection naturel positif, c'est-à-dire qu'une grande masse corporelle est généralement associée à un plus grand nombre d'oisillons éclos et à l'envol par rapport au nombre moyen rapporté chez les autres femelles de la population (Millet *et al.*, 2015). Bref, l'étude de la sélection agissant sur des caractéristiques corporelles ou comportementales est primordiale pour déterminer les avantages généraux de ces traits liés à l'aptitude phénotypique et pourraient aussi permettre de mieux comprendre les facteurs favorisant l'obtention et la défense des nichoirs.

1.3.2 Déplacements hors de la période de reproduction

Certains individus peuvent couvrir un territoire assez vaste et se retrouver à des distances assez éloignées de leur nichoir dans la période précédant la ponte des œufs (Dunn & Whittingham, 2005; Stapleton & Robertson, 2006). Par exemple, certaines femelles semblent obtenir des fertilisations hors couple jusqu'à 15 km de leur nichoir (Lessard *et al.*, 2014). Outre la période de reproduction, il existerait également des interactions sociales entre les individus lors de la migration, puisque les Hirondelles se regroupent en grand nombre à des sites pour se percher (Winkler, 2006). Bref, les multiples contextes menant à des interactions sociales entre les individus de cette espèce offrent un cadre d'étude très intéressant pour mesurer les effets que peut avoir l'environnement social sur l'aptitude phénotypique d'un individu. Par contre, comme pour plusieurs oiseaux migrant sur de longues distances, les informations précises concernant les déplacements individuels des Hirondelles bicolores durant la migration sont limitées (Winkler, 2006), c'est pourquoi ce projet préconise l'utilisation de données de reproduction afin d'étudier la sélection sociale chez l'Hirondelle bicolore.

1.4 Effets de l'environnement

Tel qu'énoncé précédemment, l'environnement peut moduler la force de sélection présente dans un système. Chez l'Hirondelle bicolore, la sélection agissant sur la date de ponte ou la taille de ponte fluctue entre les années (Millet *et al.*, 2015). À cet effet plusieurs facteurs liés à l'environnement tels que la compétition interspécifique, les caractéristiques agricoles de l'habitat et la densité de conspécifique doivent être considérées lors de l'étude de la sélection sociale.

Le Moineau domestique (*Passer domesticus*) est un important compétiteur de l'Hirondelle bicolore pour l'accès aux cavités de nidification. Il s'agit d'une espèce résidente qui possède un comportement agressif (Lowther & Cink, 2006). En effet, le Moineau peut s'approprier des nichoirs occupés par d'autres espèces ou encore attaquer ces individus à leur nichoir (Goldshtein *et al.*, 2018). D'ailleurs, l'abondance des moineaux a un effet sur l'occupation des nichoirs par l'Hirondelle, de sorte que l'occupation est plus élevée lorsque le nombre de moineaux est plus faible (Robillard *et al.*, 2013). Les Hirondelles nichant dans des environnements où se trouvent de grandes densités de Moineaux domestiques sont également plus propices à connaître un échec de couvée (Courtois *et al.*, 2021). Agissant comme un facteur limitant quant à la disponibilité des nichoirs et interagissant agressivement avec l'Hirondelle, la présence du Moineau domestique dans le milieu a le potentiel d'influencer l'aptitude phénotypique des individus s'établissant dans le même environnement et ainsi moduler la sélection agissant sur les traits. Les caractéristiques de l'habitat influencent aussi le succès reproducteur des femelles. Par exemple, la taille de ponte de l'Hirondelle est négativement influencée par la proportion de cultures intensives dans le paysage (Pellerin *et al.*, 2016) et le nombre de jeunes à l'envol est positivement lié à la quantité de cultures extensives (Ghilain & Bélisle, 2008). Un paysage agricole intensif constitue un environnement où le succès reproducteur et la densité d'individus reproducteurs qui s'y retrouve est moindre (Ghilain & Bélisle, 2008), ce qui peut ainsi affecter l'ampleur de la sélection (voir aussi Houle *et al.*, 2020). La densité de conspécifiques constitue un indicateur lié à la qualité d'habitat chez l'Hirondelle, où les femelles pondent plus tôt et ont

un meilleur succès reproducteur dans des milieux où la densité de conspécifiques est élevée (Lessard *et al.*, 2014; Bourret *et al.*, 2015). La densité de conspécifiques semble donc également avoir le potentiel d'influencer l'aptitude phénotypique de l'Hirondelle bicolore, pouvant ainsi également influencer la sélection agissant sur les traits.

1.5 Objectifs et prédictions

Ce projet de maîtrise visait à estimer l'ampleur et la direction de la sélection sociale chez l'Hirondelle bicolore. La présente étude s'intéressait plus spécifiquement aux femelles adultes, car il existe une grande compétition intraspécifique et intrasexuelle chez l'Hirondelle. Ainsi, entre d'autres mots, l'objectif était de quantifier la variation du succès reproducteur d'une femelle en fonction du phénotype des autres femelles de son environnement social. Les traits étudiés sont ceux précédemment déterminés comme étant lié ou potentiellement lié au succès reproducteur des femelles Hirondelle bicolore par l'étude de Millet *et al.* (2015), soit : la masse, la longueur d'aile, la date de ponte et la taille de ponte. Bien que ces traits aient été lié au succès reproducteur au niveau individuel, très peu d'études ont documenté l'effet que peuvent avoir les traits des autres individus de l'environnement social sur le succès reproducteur d'un individu focal. En ce sens, cette étude est la première à quantifier la sélection sociale chez l'Hirondelle bicolore et se joint aux quelques études récentes visant à quantifier la sélection sociale en milieu naturel (par exemple Formica *et al.*, 2011; Santostefano *et al.*, 2020; Fisher *et al.*, 2021; McAdam *et al.*, 2022). Dans un deuxième temps, ce projet visait aussi à évaluer l'effet de l'environnement sur l'ampleur de la sélection sociale. Les variables environnementales ont été sélectionnées selon leur influence précédemment documentée sur le succès reproducteur de l'Hirondelle bicolore. Ces variables sont : la présence de Moineaux domestiques, la densité des conspécifiques et les caractéristiques agricoles de l'habitat. La sélection pouvant varier à une échelle spatiale et temporelle (Siepielski *et al.*, 2009, 2013, 2017), il était primordial d'intégrer ces variables environnementales dans la quantification de la sélection. Ce faisant, il était ainsi possible d'étudier leur effet sur l'ampleur de la sélection sociale.

Basé sur l'état des connaissances actuelles sur la sélection sociale, je m'attendais à ce que la direction du gradient de sélection sociale représente la relation générale attendue où un trait serait avantageux pour un individu au détriment de ses compétiteurs. Autrement dit, un individu posséderait un succès reproducteur plus faible si celui-ci est entouré d'individus qui sont, eux, avantagés par leurs traits. Concrètement, je m'attendais à ce que le gradient de sélection sociale pour la masse, la longueur d'aile et la taille de nichée soit négatif, et qu'il soit positif pour la date de ponte. Je m'attendais également à ce que l'ampleur du gradient de sélection sociale des traits étudiés varie selon les caractéristiques de l'environnement. Plusieurs exemples dans la littérature suggèrent que des conditions environnementales contraignantes devraient être associées à un gradient de sélection de plus grande ampleur (voir Grant & Grant, 1995; Garant *et al.*, 2007; Visser *et al.*, 2015). Ainsi, je m'attendais à ce que le gradient de sélection sociale soit de plus grande ampleur dans un environnement où la proportion d'agriculture extensive est faible, où il y a une présence de Moineaux domestiques et où la densité d'individus est faible.

CHAPITRE 2

ÉTUDE DE LA SÉLECTION SOCIALE CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE

2.1 Introduction de l'article

La sélection sociale est un processus évolutif très peu étudié, particulièrement en milieu naturel. Sa documentation a pourtant le potentiel de considérablement améliorer la compréhension de la sélection totale agissant sur les traits. En revanche, il est assez bien établi que la sélection est susceptible de varier en direction et en ampleur à une échelle spatiale et temporelle. Ainsi, le caractère novateur de cette étude provient d'une multitude de facteurs, car nous avons non seulement quantifié la sélection sociale en milieu naturel, mais nous avons également évalué l'effet de cette sélection à différents stades clefs de la période de reproduction tout en tenant également compte de plusieurs composantes environnementales. Pour ce faire, nous avons calculé des gradients de sélection linéaires pour la sélection naturelle et sociale agissant sur des traits de femelles adultes en utilisant le succès reproducteur comme proxy de l'aptitude phénotypique. Nous avons également considéré diverses variables environnementales afin de déterminer l'effet de l'environnement sur la sélection sociale.

Cet article scientifique constitue l'élément central de ce mémoire et a été développé en collaboration avec Dany Garant. J'ai contribué à plusieurs aspects majeurs permettant la réalisation de ce projet de recherche, soit : la récolte de données sur le terrain, le tri d'échantillons, les analyses génétiques en laboratoire, les analyses statistiques et la rédaction de la première version du manuscrit. Dany Garant a supervisé l'ensemble du projet, entre autres en participant grandement à l'élaboration de la question de recherche, à l'interprétation des résultats et à la correction de l'article. Fanie Pelletier a également participé à la relecture et à la correction de l'article scientifique. Dany Garant, Marc Bélisle et Fanie Pelletier ont permis l'accès aux données du projet en plus du financement du suivi à long terme. Cet article a été soumis à la revue *Evolution* le 14 février 2023.

ARE GOOD NEIGHBORS SO BAD? SOCIAL SELECTION ANALYSIS REVEALS LIMITED EFFECT OF NEIGHBORS' TRAITS IN TREE SWALLOWS

Marie-Ève Labonté-Dupras, Fanie Pelletier and Dany Garant

2.2 Abstract

Social interactions are ubiquitous in nature and can shape fitness of individuals through social selection. This type of selection arises when phenotypes of neighbors influence the fitness of a focal individual. Quantifying social selection is crucial to better characterise the overall selective landscape. For example, if intraspecific competition is strong, traits that are beneficial for an individual could be detrimental for competitors. In this study, we quantified social selection acting on four key ecological traits (body mass, wing length, laying date and clutch size) in wild Tree swallow (*Tachycineta bicolor*) females. We used reproductive success measured at three stages throughout the breeding season as fitness proxies to assess selection acting at those decisive moments. We also quantified the effects of environment on social selection using measures of conspecifics' density, type of agricultural landscape and presence of interspecific competitors. Overall, we found no strong evidence of social selection on these traits in our study system, although there were marginally non-significant selection gradients suggesting positive effect of larger neighbors. Environmental variables affected reproductive success but did not affect social selection gradients. Our study calls for more social selection estimates to be reported across environments to better understand its importance in wild populations.

Key words: social selection, *Tachycineta bicolor*, environmental effect, selection gradients

2.3 Introduction

Social interactions, either beneficial or detrimental, are an integral part of environmental conditions experienced by individuals and have the potential to shape their phenotype and fitness (Wolf 2003; Weidt et al. 2008; Farine and Sheldon 2015; Webber et al. 2023). Studying effects of social interactions is not only essential to better understand selection acting on traits (West-Eberhard 1983, Wolf et al. 1999), but it also provides useful insights into instances where responses to selection are different from expected based solely on natural selection estimates (Fisher and McAdam 2019). The evolutionary process where phenotypes of neighbors influence a focal individual fitness is named social selection (West-Eberhard 1979, 1983). The study of social selection can be done in various contexts, such as mate choice (Auld et al. 2016; Moiron et al. 2020) and parental care (Lyon et al. 1994; Estramil et al. 2013), but studies have focussed more often on intraspecific competition (Lyon and Montgomerie 2012). The general idea is that while an individual's phenotype can be positively linked to its own fitness it can be detrimental to others.

Social selection gradients are generally measured using partial slopes between fitness of focal individuals and traits of neighbors, while controlling for natural selection on traits. These coefficients are then used to assess the strength and direction of social selection (Wolf et al. 1999). Although the number of studies quantifying social selection has grown in recent years, only a few have reported estimated social selection gradients in wild populations (see Formica et al. 2011; Farine and Sheldon 2015; Santostefano et al. 2020; Fisher et al. 2021; McAdam et al. 2022). There is thus a critical need to assess social selection gradients in a broad variety of taxa and contexts to better understand patterns of selection in wild populations.

Selection gradients may differ in direction and strength according to the environmental context, as a result of changing biotic or abiotic factors (Grant and Grant 2002; Siepielski et al. 2009, 2013, 2017; Wood and Brodie 2016). The general expectation being that poor environmental conditions should generate stronger selection than good ones (see Grant and Grant 1995; Grant

et al. 2007; Visser et al. 2015 for examples). Fluctuating social selection gradients depending on context were also recently reported, both over a spatial and temporal scale (Santostefano et al. 2020; Fisher et al. 2021). For example, social selection differed depending on density of conspecifics (Fisher et al. 2021) and seasons (Santostefano et al. 2020), two variables known to modulate food availability and intensity of intraspecific competition. More specifically, Fisher et al. (2021) studied social selection on body size in New Zealand giraffe weevils (*Lasiorynchus barbicornis*), using number of mates as the fitness component while considering conspecifics' density. Their results show a stronger negative social selection on body size at higher population densities, where competition is greater for mates, than at lower population densities (Fisher et al. 2021). In this species, body size is positively related to number of mates (LeGrice et al. 2019). Then, larger neighbors would have better access to mates and might limit the number of available partners for a focal individual, especially when competition is strong. Social selection has also been studied on behavioral traits and body mass in the Eastern chipmunk (*Tamias striatus*), using survival and contribution to population growth (individual's annual fitness, as described by Coulson et al. 2006) as fitness proxies (Santostefano et al. 2020). Their results suggest that during summer reproduction, a period where competition is most intense for mating partners' access, males with heavier neighbors had lower fitness (Santostefano et al. 2020). Such pattern of social selection was not observed during spring reproductive season, when competition is weaker (Santostefano et al. 2020). Thus, intensity of competition might modulate social selection in that study system. Yet, a better understanding of the extent of fluctuations in social selection across time and space within a population requires that further studies are conducted using several variables that describe different environmental contexts.

The goal of this study was to quantify social selection in a wild population of Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) and evaluate the effect of several environmental variables on the strength and direction of selection. Tree swallows are secondary cavity nesters, meaning that they are unable to create a cavity despite its necessity for egg laying (Robertson et al. 1992). As well as breeding in natural cavities of standing trees, they also easily breed in artificial nest boxes, which

greatly facilitates their monitoring (Jones 2003). Tree swallow's need for this limited resource (natural or artificial cavity) leads to high competition for cavity defense especially among females, sometimes resulting in aggressive behaviour (Rosvall 2008) and repeated social interactions with conspecifics (Male et al. 2006). As females are generally the one competing for ecological resources to ensure their fecundity in vertebrates species (Clutton-Brock 2007; Tobias et al. 2012), this study may bring insights on the intra-sexual competition context in Tree swallow females.

We first estimated social and natural selection gradients acting on body mass, wing length, laying date and clutch size. Those traits have been selected based on their importance for Tree swallow's reproduction as well as the accessibility of their measurement. Positive fecundity selection (e.g., using number of hatchlings and fledglings) was previously found on body mass (Millet et al. 2015). Although previous study did not find clear selection tendency on wing length in this population (Millet et al. 2015), greater wing length has been associated to earlier laying date in this species (Winkler and Allen 1996). More widely, greater wing length has been associated with migration efficiency and speed in migratory birds: while shorter wing has been associated with maneuverability during foraging (Alatalo et al. 1984). Fecundity selection on earlier laying date and greater clutch size was also found in a previous research in our study system (Millet et al. 2015). We expected that social selection would be stronger when an individual is surrounded by neighbors with traits that improve their own fitness (i.e., beneficial traits), given the strong intraspecific and intrasexual competition context in Tree swallows.

We then assessed the influence of environment on the strength and direction of social selection. We chose three environmental variables that are associated with habitat quality and competition: density of conspecifics, presence of House sparrows (*Passer domesticus*) and type of agricultural landscape (using proportion of extensive cultures). Previous studies on this population have shown that a higher density of conspecifics was indicative of better habitat quality, with earlier laying dates and higher reproductive success (Lessard et al. 2014; Bourret et al. 2015). Moreover, Tree swallows compete with House sparrows for access to nest boxes

during breeding season (Robillard et al. 2013), which greatly affects their nest-site selection (Ghilain and Bélisle 2008). House sparrows, being resident and exhibiting aggressive behaviour (Lowther and Cink 2006), can successfully usurp cavities and impact reproductive success of other species (Charter et al. 2013; Goldshtein et al. 2018). Tree swallows' occupancy is thus greater in areas where House sparrows are absent (Robillard et al. 2013). Finally, agricultural landscape was also documented to influence reproductive success of Tree swallow through habitat quality and food resources (Garrett et al. 2022a). A higher proportion of intensive agricultural landscapes has been previously associated with lower occupancy (Bourret et al. 2015), smaller clutch size (Ghilain and Bélisle 2008) and lower fledging success (Garrett et al. 2022a) in Tree swallows. We expected that poor environmental conditions would be associated with stronger social selection.

2.4 Methods

2.4.1 Study system and species

Our study system covers an area of ~10,200 km² in Southern Québec, Canada and consists of 40 farms distributed along an east-west agricultural intensification gradient. Western area of our study system is dominated by intensive cultures of row crops (predominantly soybeans, cereals and corn), while eastern area consists mostly of extensive cultures such as pasture and natural grasslands (see Ghilain and Bélisle 2008 for more details). Each farm contains 10 nest boxes, mainly arranged in a single row and located 50 m apart to limit competition. While Tree swallow is the main species using our nest boxes as breeding sites, House sparrows also occasionally use nest boxes located in our study system and are competing with Tree swallows for their access (Robillard et al. 2013).

2.4.2 Data collection

We monitored reproduction of Tree swallows each year from 2004 to 2021 and visited nest boxes every two days from April to July. We captured and permanently identified adult females with unique aluminum band (US Fish and Wildlife Service) during incubation. Capture, handling, and banding techniques were approved by the Service Canadien de la Faune and meet the regulation issued by Canadian Council on Animal Care (protocol number at U. Sherbrooke: 2018-2188). We also documented nest box occupancy by House sparrows. Tree swallows monitoring included reproductive data collection such as laying date, clutch size, number of hatchlings and number of fledglings. Laying date is defined as the day of first laid egg (in Julian day), assuming Tree swallows lay an egg per day (Robertson et al. 1992). Clutch size is the total number of eggs observed in a nest, whereas number of hatchlings is the count of nestlings hatched from eggs. Nestlings that disappeared in a given nest after 16 days were considered as fledglings.

Adult females were aged using their upper back and head feather color: brown feathers indicate a second-year female (SY) and blue-green feathers indicate an after second-year female (ASY) (Hussell 1983). We also measured body mass (± 0.01 g) and unflatten wing length (± 0.5 mm), as well as collected blood samples from brachial vein on P8 grade filter paper (Fisher Scientific). If a bird was found dead before blood sampling, a muscular tissue was collected and conserved in 95% ethanol. Since 2006, dried blood samples and muscular tissues were used to perform DNA salt extraction and molecular sexing through PCR analysis (see Lessard et al. 2014 for more details). All mother-offspring relationships were confirmed using microsatellites markers (see Bourret and Garant 2017 for more details).

2.4.3 Social environment

A recent study in our population suggests that female Tree swallows spend 80% of their time in a 500 m radius around their nest box, but can sometimes go over 5 km (Garrett et al. 2022b).

Thus, we assumed that all individuals on a given farm should interact on a common foraging ground independently of their exact nest boxes' location.

2.4.4 Environmental variables

Agricultural landscape was characterized by analyzing satellite pictures taken by Landsat-7 satellite between 1999 and 2003 and analyzed via ArcView GIS Spatial Analyst 2.0a (Ghilain & Bélisle, 2008). We acknowledge that fine scale landscape might have changed since the satellite pictures were taken, but we consider that they still reflect the overall landscape of interest (plots of 78.5 km²) and are appropriate to characterize breeding habitat. For instance, Jobin *et al.* (2005) used Landsat-TM satellite images taken 7 years prior to their experiment to characterize pastures and plots covering an area of 100 km². Their results suggest that habitat characterization generally reflected on-site observation and that such images were appropriate for globally identifying breeding habitats. We used a 5 km radius around each nest box to assess the relative area occupied by different types of cultures (see Ghilain and Bélisle 2008 for more details). The scale was chosen according to previous study suggesting that most adults remain within 5 km from their nest (Garrett et al. 2022b), which also corresponds to radius where effect size was maximized when studying reproductive success (Ghilain and Bélisle 2008). Since proportions of intensive and extensive cultures were highly negatively correlated in our study areas ($r = 0.51$), we only used relative area occupied by extensive cultures in our statistical analyses. Presence or absence (1 or 0) of House sparrows was scored based on the field observations of any active clutch on the same farm as a focal individual. Density of conspecifics was calculated as the total number of nest box occupied by Tree swallows with an active clutch on the same farm as a focal individual (range: 2 to 10).

2.4.5 Statistical analyses

2.4.5.1 *Selection gradients*

Natural selection gradients and social selection gradients can be estimated as partial regressions coefficients of relative fitness component with an equation suggested by Wolf et al. (1999):

$$w = c + \beta_{Ni}z_i + \beta_{Sj}z'_j + \varepsilon \quad (\text{Equation 2.1})$$

where w is focal individual's fitness and z represents trait value measured both in focal individual for trait i (noted z_i) and in individuals of social environment (i.e., neighbors) for trait j (noted z'_j). If social environment is composed by one individual, its trait value is directly used as z'_j . Otherwise, z'_j can be calculated as mean trait value of social environment (Westneat and Fox 2010). Here, social traits were estimated as the arithmetic mean of traits value in neighbors (Wolf et al. 1999; Okasha 2004). We considered as “neighbors” other females reproducing on the same farm during the same year as the focal individual. Terms c and ε are respectively a constant and an error term which represent residual variation associated with selection. This linear regression (Eq. 2.1) allows to extract partial regressions coefficients (slopes) representing respectively natural selection gradient (β_{Ni}) and social selection gradient (β_{Sj}), linking fitness component of a focal individual with its own trait's values but also that of its social environment. Sign of a gradient indicates direction of selection while its absolute value indicates strength of selection.

We define reproductive success of females at three stages: number of eggs laid, number of eggs that hatched and number of hatchlings that fledged. The first two stages are mostly correlated with female fertility, whereas third stage is also affected by parental care. One equation was built for each reproduction stage while controlling for previous stage in order to interpret each stage separately in three different models (Eq. 2.2 to 2.4). Response variables of the three models

were thus clutch size, number of hatchlings, and number of fledglings, respectively. Each of those three response variables were divided by population mean value of the year of capture to represent relative fitness. For each trait of interest, we subtracted mean value and divided by standard deviation (i.e., mean-centered), both for focal and social individuals based on year of capture, to allow standardized comparisons of effects across traits and across various studies. Such standardisation also attenuates possible impact of temporal trends in traits, which is found for body mass and wing length in our system (Rioux Paquette et al. 2014). Prior to mean-centering, female body mass was standardised by considering Julian date and time of the day since capture may occur at various moment within a reproductive season (see Millet et al. 2015). If a trait was measured more than once for the same individual in a given year, we used the mean trait value. We also included age in each model because of its known effect on reproductive traits (Stutchbury and Robertson 1988). Only first clutches where at least one egg was laid were selected for analyses. The three models used in this study were the following:

$$w_{clutch\ size} = c + \beta_1 x_{age} + \beta_{N1} z_{body\ mass} + \beta_{N2} z_{wing\ length} + \beta_{N3} z_{laying\ date} + \beta_{S1} z'_{body\ mass} + \beta_{S2} z'_{wing\ length} + \beta_{S3} z'_{laying\ date} + \varepsilon \quad (\text{Equation 2.2})$$

$$w_{number\ of\ hatchlings} = c + \beta_1 x_{age} + \beta_{N1} z_{body\ mass} + \beta_{N2} z_{wing\ length} + \beta_{N3} z_{laying\ date} + \beta_{N4} z_{clutch\ size} + \beta_{S1} z'_{body\ mass} + \beta_{S2} z'_{wing\ length} + \beta_{S3} z'_{laying\ date} + \beta_{S4} z'_{clutch\ size} + \varepsilon \quad (\text{Equation 2.3})$$

$$w_{number\ of\ fledglings} = c + \beta_1 x_{age} + \beta_2 x_{number\ of\ hatchlings} + \beta_{N1} z_{body\ mass} + \beta_{N2} z_{wing\ length} + \beta_{N3} z_{laying\ date} + \beta_{N4} z_{clutch\ size} + \beta_{S1} z'_{body\ mass} + \beta_{S2} z'_{wing\ length} + \beta_{S3} z'_{laying\ date} + \beta_{S4} z'_{clutch\ size} + \varepsilon \quad (\text{Equation 2.4})$$

Linear selection gradients' values were estimated by using linear models with package *stats* in R version 4.2.0 (R Core Team 2022). We used package *glmmTMB* to assess significance of estimates based on untransformed response variables fitted with a generalized Poisson family

to account for over or under-dispersion. Zero-inflation terms were added when modeling number of hatchlings and fledglings. Random effects included were identity of females, farm identity and year.

2.4.5.2 Environmental effects on selection

As previously mentioned, we used three variables to assess importance of environment on social selection: density of conspecifics, presence of House sparrows and proportion of extensive cultures. To do so, we added all environmental variables to our initial models (Table S1) to create full models. We then simplified the full models by using a stepwise model simplification (deletion) based on likelihood ratio test (LRT) to remove non-significant environmental variable and obtain minimal adequate models (Crawley 2013; see Houle et al. 2020 for a study where this method is used in a similar context). Minimal adequate models were compared to initial models (Eq. 2.2 to 2.4) to investigate how considering (or not considering) environmental variables in a model might affect selection gradients' estimated value. For each trait, we subtracted the estimate obtained with the minimal adequate model (with environment) from the estimate obtained with the initial model (without environment). We then divided this result by the estimate obtained by the initial model to assess the change in strength of each selection gradient.

In addition to including these environmental variables in our models, we also investigated their influence on the relationship between traits and fitness by adding interactions. Thus, we tested the presence of statistical interactions between (1) previously selected environmental variables (found in minimal adequate models) and all focal traits, (2) environmental variables and all social traits, and (3) environmental variables and a combination of both all focal and social traits. Full models were built by adding most complex interaction term to initial models (3) and were compared with models including simpler interaction terms ((1) and (2)) or no interaction terms in a stepwise model simplification based on LRT. Then, we selected the most parsimonious models based on highest likelihood to interpret selection gradients estimates and interactions.

The remaining environmental variables that were included in statistically significant interactions were considered as influencing relationship between focal traits and fitness and/or social traits and fitness, according to results.

Finally, we also performed those analyses using models that included each trait individually (body mass, wing length, laying date and clutch size) for all three responses variables. Those additional analyses allowed us to verify if global patterns in social and natural selection were consistent with trends found in initial models. We performed a stepwise model simplification based on likelihood ratio test and tested the presence of statistical interaction.

2.5 Results

We used data collected on 2,917 breeding events and morphological measures collected on 2,033 unique females over 16 years. All natural and social selection gradient estimates along with their standard error and P-value are reported in Table 1, 2 and 3. Minimal adequate models that considered each trait individually are found in Table S2, and corresponding estimates, standard error and P-value are reported in Table S3, S4 and S5.

2.5.1 Selection estimates

2.5.1.1 Social selection

Evidence of social selection were rather weak. First, we detected a marginally non-significant social selection gradient for body mass on clutch size (Fig. 1a; Table 1), suggesting that clutch size of a focal female increased with body mass of her neighbors. We also found a marginally non-significant social selection gradient for wing length on number of hatchlings (Fig. 1b; Table 2), suggesting that number of hatchlings of a focal female increased with wing length of her neighbors. We found no significant social selection gradient when using number of fledglings as a fitness proxy (Table 3). It is worth noting that for each reproductive stages,

selection gradients were estimated for traits of interest while statistically controlling for previous stage(s). In average, 6.4 nest boxes were occupied by conspecifics on each farm.

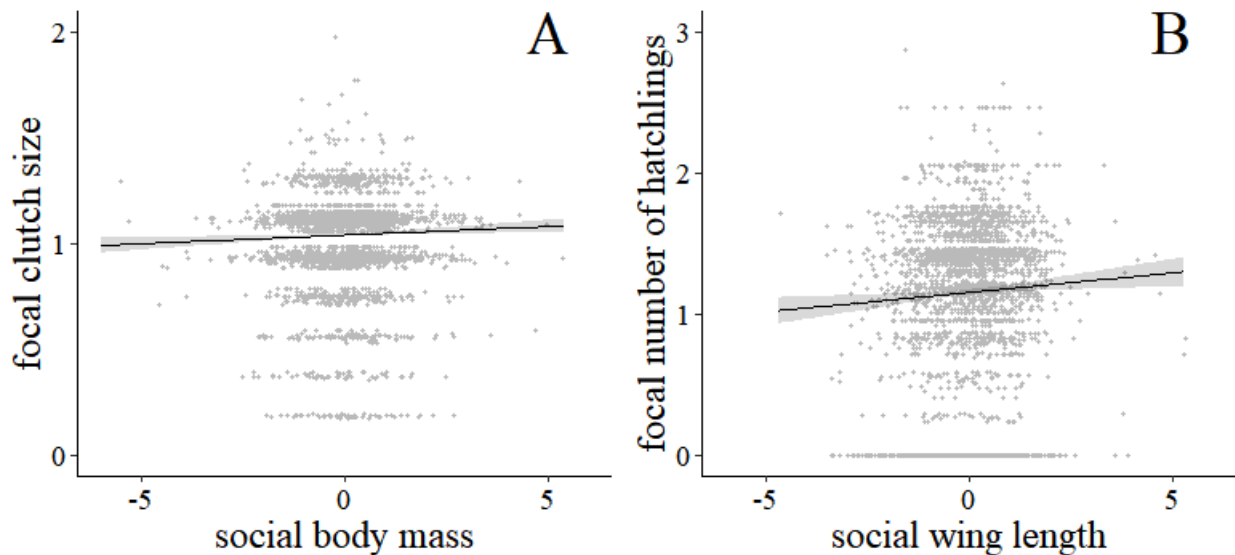


Figure 1. Relationship between A) focal relative clutch size and standardized social body mass, and B) focal relative number of hatchlings and standardized social wing length. Solid lines represent predictions from models and shaded area represents 95% confidence intervals. Estimates from models are presented in Table 1-2.

2.5.1.2 Natural selection

We found that clutch size increased with body mass and decreased with laying date (Table 1). We also found that the probability of having at least one hatchling increased with body mass and clutch size (Table 2). We also found that number of fledglings increased with body mass and number of hatchlings (Table 3) and that the probability of having at least one fledgling decreased marginally with wing length and laying date (Table 3). Finally, we found that younger females (SY) had smaller clutch sizes, fewer hatchlings, as well as fewer fledglings than older females (ASY; Table 1-3).

Table 1. Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in model with and without environmental variables, with clutch size as response variable. Estimates values were generated by a linear model and P-value were obtained concurrently with generalized linear mixed models. Changes in strength of selection gradient once considering environment are reported only for significant or nearly significant estimates based on P-value (P-value is considered significant when lower than 0.05 and nearly significant when lower than 0.10).

Fixed effects	Without environment		With environment		Change in selection gradient strength (%)
	Estimates (SE)	P-value	Estimates (SE)	P-value	
Intercept	1.048 (0.003)	< 0.001	1.011 (0.012)	< 0.001	
Focal age (ref. ASY)	-0.060 (0.009)	< 0.001	-0.057 (0.009)	< 0.001	-3.3
Body mass					
focal	0.016 (0.003)	< 0.001	0.016 (0.003)	< 0.001	0.3
social	0.008 (0.003)	0.10	0.008 (0.003)	0.07	1.8
Wing length					
focal	0.003 (0.003)	0.16	0.003 (0.003)	0.17	
social	-0.002 (0.003)	0.79	-0.003 (0.003)	0.62	
Laying date					
focal	-0.045 (0.003)	< 0.001	-0.043 (0.003)	< 0.001	-2.5
social	-0.006 (0.003)	0.61	-0.002 (0.003)	0.80	
Density of conspecifics	-	-	0.005 (0.001)	0.01	
Extensive cultures	-	-	0.015 (0.003)	< 0.001	
Extensive cultures:					
focal body mass	-	-	0.002 (0.003)	0.53	
Extensive cultures:					
focal wing length	-	-	-0.009 (0.003)	0.01	
Extensive cultures:					
focal laying date	-	-	-0.002 (0.003)	0.15	

Table 2. Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in model with and without environmental variables, with number of hatchlings as response variable. Estimates values were generated by a linear model and P-value were obtained concurrently with generalized linear mixed models that considers zero-inflation and dispersion. Changes in strength of selection gradient once considering environment are reported only for significant or nearly significant estimates based on P-value (P-value is considered significant when lower than 0.05 and nearly significant when lower than 0.10).

Fixed effects		Without environment			With environment			Change in selection gradient strength (%)
		Estimates (SE)	P-value		Estimates (SE)	P-value		
			conditional	zero-inflated		conditional	zero-inflated	
Intercept		1.124 (0.011)	< 0.001	< 0.001	1.144 (0.012)	< 0.001	< 0.001	
Focal age (ref. ASY)		-0.120 (0.029)	0.15	< 0.001	-0.117 (0.029)	0.18	< 0.001	-2.2
Body mass	focal	0.047 (0.010)	0.20	< 0.001	0.048 (0.010)	0.20	< 0.001	1.7
	social	-0.003 (0.010)	0.72	0.56	-0.001 (0.010)	0.70	0.62	
Wing length	focal	-0.001 (0.010)	0.33	0.62	0.001 (0.010)	0.28	0.69	
	social	0.026 (0.010)	0.38	0.09	0.028 (0.010)	0.29	0.07	6.8
Laying date	focal	0.015 (0.011)	0.37	0.64	0.016 (0.011)	0.33	0.61	
	social	-0.008 (0.011)	0.40	0.98	-0.002 (0.011)	0.63	0.76	
Clutch size	focal	0.272 (0.013)	< 0.001	< 0.001	0.272 (0.013)	< 0.001	< 0.001	-0.2
	social	0.014 (0.011)	0.47	0.28	0.010 (0.011)	0.56	0.36	
Presence of House sparrow		-	-	-	-0.077 (0.022)	< 0.001	0.05	

Table 3. Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in model with number of fledglings as response variable. Estimates values were generated by a linear model and P-value were obtained concurrently with generalized linear mixed models that considers zero-inflation and dispersion to assess significancy (P-value is considered significant when lower than 0.05 and nearly significant when lower than 0.10).

Fixed effects	Estimates (SE)	P-value		
		conditional	zero-inflated	
Intercept	1.032 (0.015)	< 0.001	< 0.001	
Focal age (ref. ASY)	-0.122 (0.038)	0.40	< 0.01	
Focal number of hatchlings	0.634 (0.016)	< 0.001	< 0.001	
Body mass	focal	0.040 (0.013)	0.03	0.02
	social	0.011 (0.013)	0.50	0.95
Wing length	focal	-0.023 (0.013)	0.61	0.10
	social	-0.015 (0.013)	0.45	0.18
Laying date	focal	-0.010 (0.015)	0.33	0.07
	social	-0.014 (0.014)	0.55	0.75
Clutch size	focal	-0.055 (0.019)	< 0.001	< 0.001
	social	0.016 (0.014)	0.79	0.30

2.5.2 Environmental variables

Including relative area occupied by extensive cultures and density of conspecifics as fixed effects significantly improved likelihood of model describing clutch size (see Table S6). We found a positive relationship between clutch size and density of conspecifics as well as between clutch size and proportion of extensive cultures (Table 1). Presence of House sparrow significantly improved the likelihood of model describing number of hatchlings (see Table S7). More specifically, there was a negative relationship between number of hatchlings and presence of House sparrow (Table 2). Finally, none of the three studied environmental variables (combined or separately) improved the model fit for the number of fledglings (see Table S8).

2.5.2.1 Effects on social selection

Overall, considering environmental variables as fixed effects had little impact on strength of social selection gradients and no effect on their direction (Table 1, 2). Including interactions between social traits and selected environmental variables did not significantly improved likelihood of models, regardless of fitness proxy used (clutch size: see Table S9; number of hatchlings: see Table S10; number of fledglings: no environmental variable was kept in model).

2.5.2.2 Effects on natural selection

As for the analyses on social selection, considering environmental variables as fixed effects had little impact on strength of natural selection gradients and it did not affect their direction (Table 1-2). However, we detected an interaction between focal traits and relative area occupied by extensive cultures (Table 1) that marginally improved model likelihood for clutch size (Table S9). More specifically, the relationship between focal wing length and clutch size significantly differed according to this environmental variable, being positive at low proportion of extensive cultures (Fig. 2a) and null at high proportion of extensive cultures (Fig. 2b). No significant interaction was detected between focal traits and presence of House sparrow in the model describing number of hatchlings (Table S10). Finally, since no environmental variables improved the model describing number of fledglings, no interaction between focal traits and environment was tested in this model.

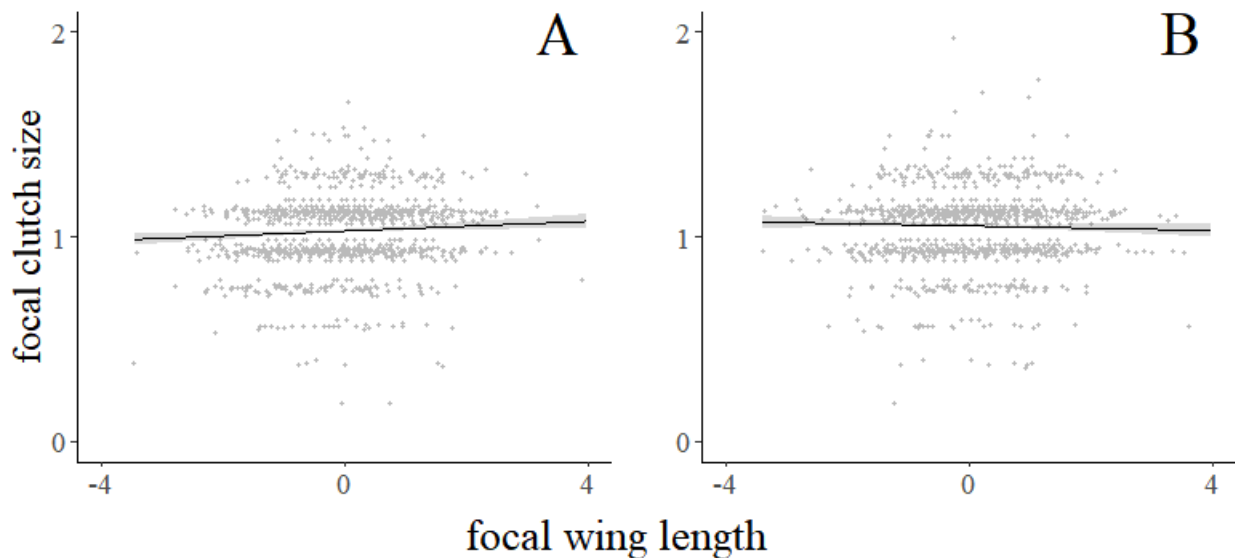


Figure 2. Relationship between standardized focal wing length and focal relative clutch size at A) low relative area occupied by extensive cultures and B) high relative area occupied by extensive cultures in agricultural landscapes. For visual representation purpose, this environmental variable has been partitioned based on the median (24.3%). Solid lines represent predictions from models and shaded area represents 95% confidence interval. Estimates from model are presented in Table 1.

2.6 Discussion

We estimated social selection gradients using fitness proxies from three reproductive stages (clutch size, number of hatchlings and number of fledglings) to describe how social selection influenced reproductive success throughout the breeding season in wild population of Tree swallow. We also evaluated the effect of environment on social selection using different variables to characterize habitat quality in our study system. In contrast with our expectations, we found limited evidence for the presence of social selection on studied traits. We only found marginal tendencies for body mass and wing length of neighbors to be positively correlated with reproductive success of focal females. Social selection did not vary in strength or direction with

changing environmental conditions. It should be noted that marginal trends should be carefully interpreted, especially in relation to Lindley's Paradox (Lindley, 1957), where great statistical power (often obtained with great sample size) might influence the probability of obtaining significant results.

2.6.1 Limited evidence of social selection

We found a marginally non-significant positive social selection gradient for body mass on focal clutch size. Greater body mass is associated to greater aggressivity (Rosvall 2011) and to larger clutches and heavier eggs (Pellerin et al. 2016) in Tree swallows. A possible explanation for the marginal tendency detected here is that heavier females might outcompete lighter ones and exclude them when settling in nest boxes, leading to clusters of heavier individuals that better defend their territories and produce larger clutch sizes. This result contrasts with a previous study on Eastern chipmunk males where negative social selection was detected for social body mass on survival and on contribution to population growth in Eastern chipmunk males (Santostefano et al. 2020). In that population, heavier males were most likely to outcompete lighter ones by having better access to territories, breeding partners and/or food, resulting in a negative effect of heavier neighbors.

We also found a marginally non-significant positive social selection gradient for wing length associated with higher number of hatchlings. In migratory birds, individuals with great wing length show better migration efficiency, migration speed and settle in better breeding sites (Alatalo et al. 1984; Stolt and Fransson 1995; Tarka 2012). However, arriving early in spring may imply facing poorer environmental conditions during migration and at settlement (Stolt and Fransson 1995; Cooper et al. 2011). Hence, being surrounded by efficient migrants might suggest that a given focal individual has selected a suitable habitat, while avoiding the possible cost related to an early arrival.

The social selection gradient values measured in our population for body mass and wing length ($\beta_s = 0.008$ and 0.028 , respectively) were much weaker than social selection gradients previously reported in other study systems. For instance, social selection gradients were greater for body size on copulation success in Forked fungus beetles (*Bolitotherus cornutus*) ($|\beta_s| = 0.356$; Formica et al. 2011) and for body size on number of mating partners in New Zealand giraffe weevils ($|\beta_s| = 0.085$; Fisher et al. 2021). However, our estimates values were comparable to social selection gradients reported by Santostefano et al. (2020) for females' behavioral and morphological traits on various fitness proxies during spring (median $|\beta_s| = 0.05$) and summer (median $|\beta_s| = 0.03$) in Eastern chipmunk.

In this study, we were expecting to detect the presence of social selection due to the social context inherent to Tree swallow females and since we had access to a large sample size to estimate selection gradients. Yet, several explanations can be put forward regarding the lack of social selection found in our study. First, settlement of individuals across our study sites may follow an ideal free distribution, limiting social selection. The ideal free distribution hypothesis suggests that individuals will choose optimal habitats based on reliable cues (Fretwell and Lucas 1970). Once better habitats become crowded, it is expected that patches' quality would decrease until becoming equivalent to lower quality patches, so that all individuals show similar reproductive success (Fretwell and Lucas 1970). However, such pattern is unlikely in our study system, as previous research instead detected positive correlation between density of conspecifics and habitat quality through reproductive success (Lessard et al. 2014; Bourret et al. 2015). Moreover, individuals display nonideal settlement behavior by using habitats with high House sparrow density despite increased competition and hatching failure (Courtois et al. 2021). This mismatch between habitat preference and habitat quality suggests that opportunity for social selection should be present in our study system. A second explanation is that the experimental design of our long-term monitoring system may have limited the potential for social selection to occur. Tree swallows spend most of their time in a 500 m radius around their nest box (Garrett et al. 2022b) and most likely interact with other breeding individuals on their farm. However, most aggressive interactions may occur at a finer scale since their high defense

area mostly consist of a 10–15 m radius around their nest (Robertson et al. 1992). Those intense interactions might be attenuated by the experimental design of our study system, since nest boxes are spaced 50 m apart, which could lead to weaker (or absence of) social selection. Third, breeding females might also interact socially with non-breeding individuals (e.g., floaters; Stutchbury and Robertson 1985) that are not captured in our system. Those female floaters can be found around breeding areas, even when there are available nest boxes (Stutchbury and Robertson 1985). Female floaters are usually composed of a high proportion of SY individuals (Stutchbury and Robertson 1985) that tend to present lower reproductive performance (Robertson and Rendell 2001) and are possibly weak competitors. These floaters could impact both mean and trait distribution, thus affecting selection gradient values. However, assessing their effects would require a detailed knowledge of traits distribution in those individuals. Finally, the morphological and phenological traits studied here may simply not be under strong social selection. Selection might rather act on other types of traits such as behavioral traits related to aggressivity (Rosvall 2008, 2011; Bentz et al. 2019). As highlighted by Santostefano et al. (2020), behavioral traits are most likely expressed during social interactions, so they could have a great effect on focal reproductive success and lead to social selection. In Tree swallows, females show aggressive behaviors which help obtain and defend their nest box (Rosvall 2008; Bentz et al. 2019). While aggressivity has been positively correlated to body mass and body condition in this species (Rosvall 2011), this relationship might not be strong enough to detect social selection linked to aggressivity, indirectly through body mass. Future research should thus aim at investigating social selection directly acting on behavioral traits in this species.

2.6.2 Natural selection

We detected significant positive natural selection gradient for focal body mass at all reproductive stages. This result is consistent with positive effect of female body mass on reproductive success previously found in our study system (Rioux Paquette et al. 2014; Millet et al. 2015; Pellerin et al. 2016) and elsewhere (Husby et al. 2011). We also estimated a marginally non-significant negative natural selection gradient for wing length on number of

fledglings. Shorter wings allow greater maneuverability and feeding efficiency in aerial insectivores (Alatalo et al. 1984). As Tree swallows are mostly feeding their nestlings with Diptera (flying insects) (Bellavance et al. 2018), adults with greater maneuverability could improve the feeding of their nestlings and thus increase their fledging success (Bukacinski et al. 1998). We also detected a negative natural selection gradient for laying date on clutch size (significant) and number of fledglings (marginally non-significant). This relationship is consistent with previous literature suggesting that females laying their eggs earlier obtain higher reproductive success (Garant et al. 2007; Millet et al. 2015). Finally, we detected a positive natural selection gradient for clutch size on number of hatchlings, which was also found by Millet et al. (2015) as one of the main determinants of the number of hatchlings produced. Contrastingly, natural selection gradient for clutch size on number of fledglings was negative. Egg incubation is energetically costly for females (Visser and Lessells 2001) and has the potential to induce carry-over effects on the following reproductive stages (Ardia et al. 2010). Then, for a given number of hatchlings, a smaller clutch size would be beneficial and could lead to a higher number of fledglings.

2.6.3 Environmental influence on reproductive success and selection

Each of the three investigated environmental variables influenced reproductive success at various key stages throughout breeding season. Clutch size was positively related to density of conspecifics. In our study system, high density of conspecifics reflects better habitat quality with females laying eggs earlier and having greater reproductive success (Lessard et al. 2014; Bourret et al. 2015). Tree swallow females are expected to lay more eggs in better quality habitats (Ghilain and Bélisle 2008) and thus settling on farms with higher densities of conspecifics was expected to lead to larger clutch sizes. Clutch size was also positively related to proportion of extensive cultures. This relationship is consistent with previous research suggesting that females clutch sizes decrease with higher proportion of intensive cultures (i.e., lower proportion of extensive cultures) in our study system (Ghilain and Bélisle 2008; Pellerin et al. 2016). Tree swallows are income breeders (Winkler and Allen 1996), meaning they will

modulate their reproductive effort according to available resources (i.e., flying insects) ingested shortly prior to reproduction (Drent and Daan 1980). Availability of flying insects tend to be greater in extensive cultures and lower in intensive cultures in our study system (Garrett et al. 2022a), but also elsewhere (Evans et al. 2007). Therefore, females breeding on farms with greater proportion of extensive cultures benefit from greater prey availability and may thus be able to lay larger clutches.

Number of hatchlings was negatively related to presence of House sparrow. Previous research in our study system already suggested that competition between swallows and sparrows was important and predicted nest box occupancy and natal dispersal (Robillard et al. 2013; Carle-Pruneau et al. 2022). Such interspecific competitive context in secondary cavity nesters can be intense and imply a considerable amount of time and energy (Wiebe 2016) that might adds up to the energetic cost of incubation (Visser and Lessells 2001) and affect number of hatchlings produced. A negative relation between presence of House sparrow and reproductive success has also been reported for great tits (*Parus major*) (Goldshtein et al. 2018), although the authors used the number of fledglings as a fitness proxy in their study. Another study involving House sparrows and Great tits investigated hatching success (percentage of hatched eggs) and found no influence of the number House sparrow (Charter et al. 2013). Altogether these results emphasize the importance of studying each reproductive stage separately while also incorporating environmental characteristics to have a better understanding of selection acting on traits.

Contrary to our predictions, the strength of social selection gradients did not differ across habitat of different quality. This contrasts with results of McAdam et al. (2022) who showed that social constraints on focal reproductive success were greater when resources were limited. In other studies, social selection was stronger under conditions of low food availability and higher intraspecific competition (Santostefano et al. 2020; Fisher et al. 2021). We are confident that we identified important environmental variables based on their previously documented effect on reproductive success in this species and more particularly within our study system (density

of conspecifics: Lessard et al. 2014; Bourret et al. 2015, presence of House sparrow: Robillard et al. 2013, type of culture in agricultural landscape: Ghilain and Bélisle 2008; Garrett et al. 2022a). An obvious possible explanation for the lack of change in social selection with the environment is that since overall gradients estimated here were weak, they might remain weak regardless of environmental conditions. Another possible explanation is that variability in environmental conditions observed was too limited to detect an effect. This is however unlikely given the relatively broad range of values observed for each environmental variable used (density of conspecifics: between 2 and 10; presence of House sparrow: 0 or 1; proportion of extensive cultures: between 10.6 and 43.3).

We detected a marginally non-significant effect of proportion of extensive cultures acting on natural selection for wing length. Further inspection of this interaction revealed that wing length had a significantly positive effect on clutch size under low proportion of extensive cultures (i.e., poorer environment), but had no effect under high proportion of extensive cultures. Longer wing has previously been associated with migration efficiency and breeding site quality (Alatalo et al. 1984; Stolt and Fransson 1995; Tarka 2012). Then, showing a greater migration efficiency and selecting a better breeding site among those poorer habitats could be decisive and differentiate females' reproductive success based on this trait (i.e., wing length). This result is also consistent with evidence of stronger selection in poorer environments found in previous studies for several traits (Grant and Grant 1995; Garant et al. 2007; Visser et al. 2015; Marrot et al. 2018).

2.7 General implications and conclusion

A strength of our study was to consider different reproductive stages to assess selection acting on focal and social traits throughout the breeding season. Our results suggest no evidence of strong social selection, although marginal tendencies suggest weak beneficial effect of having larger neighbors on clutch size and number of hatchlings. This trend contrast with the idea that a trait might be beneficial for an individual but detrimental to others. Also, environmental

variables influencing reproductive success were different for each reproductive stage, but they did not influence social selection. As underlined by McGlothlin and Fisher (2022), social selection gradients are still rarely quantified in the wild, although estimates are accumulating (see Formica et al. 2011; Farine and Sheldon 2015; Santostefano et al. 2020; Fisher et al. 2021; McAdam et al. 2022). There is thus a need to provide additional quantification of social selection acting on traits across different environments, even when estimates are weak, for a more accurate description of the importance of social selection and of the global patterns of selection acting on traits.

2.8 Acknowledgement

We are thankful to the 40 farm/land owners who provided access to their lands along with the considerable number of graduate students, lab and field assistants who participated in collecting the data during this long-term study. We also thank Marc Bélisle for contributing to data access and funding of the long-term project. This work was supported by a Fonds de Recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT) team grant, by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) discovery grants, by the Canada Research Chairs program and by funding from Université de Sherbrooke.

2.9 References

- Alatalo, R. V., L. Gustafsson, and A. Lundberg. 1984. Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis* 126:410–415.
- Ardia, D. R., J. H. Pérez, and E. D. Clotfelter. 2010. Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling Tree swallows. *Proc. R. Soc. B* 277:1881–1888.
- Auld, H. L., I. W. Ramnarine, and J.-G. J. Godin. 2017. Male mate choice in the Trinidadian guppy is influenced by the phenotype of audience sexual rivals. *Behav. Ecol.* 28:362–372.
- Bellavance, V., M. Bélisle, J. Savage, F. Pelletier, and D. Garant. 2018. Influence of agricultural intensification on prey availability and nestling diet in Tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 96:1053–1065.
- Bentz, A. B., K. J. Philippi, and K. A. Rosvall. 2019. Evaluating seasonal patterns of female aggression: Case study in a cavity-nesting bird with intense female–female competition. *Ethology* 125:555–564.
- Bourret, A., M. Bélisle, F. Pelletier, and D. Garant. 2015. Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a Tree swallow population facing climate change. *Evol. Appl.* 8:933–944.
- Bourret, A., and D. Garant. 2017. An assessment of the reliability of quantitative genetics estimates in study systems with high rate of extra-pair reproduction and low recruitment. *Heredity* 118:229–238.
- Bukaciński, D., M. Bukacińska, and A. L. Spaans. 1998. Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser black-backed gull *Larus fuscus*. *Ibis* 140:422–430.
- Carle-Pruneau, E., M. Bélisle, F. Pelletier, and D. Garant. 2022. Determinants of nest box local recruitment and natal dispersal in a declining bird population. *Oikos* 2022:e08349.
- Charter, M., Y. Leshem, and I. Izhaki. 2013. Asymmetric seasonal nest site competition between Great tits and House sparrows. *J. Ornithol.* 154:173–181.
- Clutton-Brock, T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science* 318:1882–1885.
- Cooper, N. W., M. T. Murphy, L. J. Redmond, and A. C. Dolan. 2011. Reproductive correlates of spring arrival date in the Eastern kingbird *Tyrannus tyrannus*. *J. Ornithol.* 152:143–152.

- Coulson, T., T. G. Benton, P. Lundberg, S. R. X. Dall, B. E. Kendall, and J.-M. Gaillard. 2006. Estimating individual contributions to population growth: evolutionary fitness in ecological time. *Proc. R. Soc. B.* 273:547–555.
- Courtois, È., D. Garant, F. Pelletier, and M. Bélisle. 2021. Nonideal nest box selection by tree swallows breeding in farmlands: Evidence for an ecological trap? *Ecol. Evol.* 11:16296–16313.
- Crawley, M. J. 2013. *The R Book*. Second edition. Wiley, Chichester, West Sussex, United Kingdom.
- Drent, R. H., and S. Daan. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225–252.
- Estramil, N., M. Eens, and W. Müller. 2013. Coadaptation of offspring begging and parental provisioning - An evolutionary ecological perspective on avian family life. *PLoS ONE* 8:e70463.
- Evans, K. L., J. D. Wilson, and R. B. Bradbury. 2007. Effects of crop type and aerial invertebrate abundance on foraging Barn swallows *Hirundo rustica*. *Agric. Ecosyst. Environ.* 122:267–273.
- Farine, D. R., and B. C. Sheldon. 2015. Selection for territory acquisition is modulated by social network structure in a wild songbird. *J. Evol. Biol.* 28:547–556.
- Fisher, D. N., R. J. LeGrice, and C. J. Painting. 2021. Social selection is density dependent but makes little contribution to total selection in New Zealand giraffe weevils. *Proc. R. Soc. B* 288:20210696.
- Fisher, D. N., and A. G. McAdam. 2019. Indirect genetic effects clarify how traits can evolve even when fitness does not. *Evol. Lett.* 3:4–14.
- Formica, V. A., J. W. McGlothlin, C. W. Wood, M. E. Augat, R. E. Butterfield, M. E. Barnard, and E. D. Brodie III. 2011. Phenotypic assortment mediates the effect of social selection in a wild beetle population. *Evolution* 65:2771–2781.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19:16–36.
- Garant, D., L. E. B. Kruuk, R. H. McCleery, and B. C. Sheldon. 2007. The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female Great tits. *Evolution* 61:1546–1559.
- Garrett, D. R., F. Pelletier, D. Garant, and M. Bélisle. 2022a. Combined influence of food availability and agricultural intensification on a declining aerial insectivore. *Ecol. Monogr.* 92:e1518.

- Garrett, D. R., F. Pelletier, D. Garant, and M. Bélisle. 2022b. Negative effects of agricultural intensification on the food provisioning rate of a declining aerial insectivore. *Ecosphere* 13:e4227.
- Ghilain, A., and M. Bélisle. 2008. Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecol. Appl.* 18:1140–1154.
- Goldshstein, A., S. Markman, Y. Leshem, M. Puchinsky, and M. Charter. 2018. Nest-site interference competition with House sparrows affects breeding success and parental care in Great tits. *J. Ornithol.* 159:667–673.
- Grant, P. R., and B. R. Grant. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49:241–251.
- Grant, P. R., and B. R. Grant. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296:707–711.
- Houle, C., F. Pelletier, M. Bélisle, and D. Garant. 2020. Impacts of environmental heterogeneity on natural selection in a wild bird population. *Evolution* 74:1142–1154.
- Husby, A., S. M. Hille, and M. E. Visser. 2011. Testing mechanisms of Bergmann's rule: Phenotypic decline but no genetic change in body size in three passerine bird populations. *Am. Nat.* 178:202–213.
- Hussell, D. J. T. 1983. Age and plumage color in female Tree swallows. *J. Field Ornithol.* 54:312–318.
- Jones, J. 2003. Tree swallows (*Tachycineta bicolor*): A new model organism? *Auk* 120:591.
- LeGrice, R. J., G. Tezanos-Pinto, P. de Villemereuil, G. I. Holwell, and C. J. Painting. 2019. Directional selection on body size but no apparent survival cost to being large in wild New Zealand giraffe weevils. *Evolution* 73:762–776.
- Lessard, A., A. Bourret, M. Bélisle, F. Pelletier, and D. Garant. 2014. Individual and environmental determinants of reproductive success in male Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68:733–742.
- Lowther, P. E., and C. L. Cink. 2006. House sparrow (*Passer domesticus*). *Birds N. Am.*, doi: 10.2173/bna.12.
- Lyon, B. E., J. M. Eadie, and L. D. Hamilton. 1994. Parental choice selects for ornamental plumage in American coot chicks. *Nature* 371:240–243.
- Lyon, B. E., and R. Montgomerie. 2012. Sexual selection is a form of social selection. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367:2266–2273.

- Male, S. K., J. Jones, and R. J. Robertson. 2006. Effects of nest-box density on the behavior of Tree swallows during nest building. *J. Field Ornithol.* 77:61–66.
- Marrot, P., A. Charmantier, J. Blondel, and D. Garant. 2018. Current spring warming as a driver of selection on reproductive timing in a wild passerine. *J. Anim. Ecol.* 87:754–764.
- McAdam, A. G., Q. M. R. Webber, B. Dantzer, J. E. Lane, and S. Boutin. 2022. Social effects on annual fitness in Red squirrels. *J. Hered.* 113:69–78.
- McGlothlin, J. W., and D. N. Fisher. 2022. Social selection and the evolution of maladaptation. *J. Hered.* 113:61–68.
- Millet, A., F. Pelletier, M. Bélisle, and D. Garant. 2015. Patterns of fluctuating selection on morphological and reproductive traits in female Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Evol. Biol.* 42:349–358.
- Moiron, M., Y. G. Araya-Ajoy, C. Teplitsky, S. Bouwhuis, and A. Charmantier. 2020. Understanding the social dynamics of breeding phenology: indirect genetic effects and assortative mating in a long-distance migrant. *Am. Nat.* 196:566–576.
- Okasha, S. 2004. Multilevel selection and the partitioning of covariance: a comparison of three approaches. *Evolution* 58:486–494.
- Pellerin, S., S. R. Paquette, F. Pelletier, D. Garant, and M. Bélisle. 2016. The trade-off between clutch size and egg mass in Tree swallows *Tachycineta bicolor* is modulated by female body mass. *J. Avian Biol.* 47:500–507.
- R Core Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rioux Paquette, S., F. Pelletier, D. Garant, and M. Bélisle. 2014. Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proc. R. Soc. B* 281:20140649.
- Robertson, R. J., and W. B. Rendell. 2001. A long-term study of reproductive performance in Tree swallows: the influence of age and senescence on output. *J. Anim. Ecol.* 70:1014–1031.
- Robertson, R. J., B. J. Stutchbury, and R. R. Cohen. 1992. Tree swallow. P. in A. Poole, P. Stettenheim, and F. Gill, eds. *Birds of North America*. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and The American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Robillard, A., D. Garant, and M. Bélisle. 2013. The Swallow and the Sparrow: how agricultural intensification affects abundance, nest site selection and competitive interactions. *Landsc. Ecol.* 28:201–215.

- Rosvall, K. A. 2011. Maintenance of variation in sexually selected traits in females: a case study using intrasexual aggression in Tree swallows *Tachycineta bicolor*. *J. Avian Biol.* 42:454–462.
- Rosvall, K. A. 2008. Sexual selection on aggressiveness in females: evidence from an experimental test with Tree swallows. *Anim. Behav.* 75:1603–1610.
- Santostefano, F., D. Garant, P. Bergeron, P. Montiglio, and D. Réale. 2020. Social selection acts on behavior and body mass but does not contribute to the total selection differential in Eastern chipmunks. *Evolution* 74:89–102.
- Siepielski, A. M., J. D. DiBattista, and S. M. Carlson. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecol. Lett.* 12:1261–1276.
- Siepielski, A. M., K. M. Gotanda, M. B. Morrissey, S. E. Diamond, J. D. DiBattista, and S. M. Carlson. 2013. The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecol. Lett.* 16:1382–1392.
- Siepielski, A. M., M. B. Morrissey, M. Buoro, S. M. Carlson, C. M. Caruso, S. M. Clegg, T. Coulson, J. DiBattista, K. M. Gotanda, C. D. Francis, J. Hereford, J. G. Kingsolver, K. E. Augustine, L. E. B. Kruuk, R. A. Martin, B. C. Sheldon, N. Sletvold, E. I. Svensson, M. J. Wade, and A. D. C. MacColl. 2017. Precipitation drives global variation in natural selection. *Science* 355:959–962.
- Stolt, B.-O., and T. Fransson. 1995. Body mass, wing length and spring arrival of the Ortolan bunting *Emberiza hortulana*. *Ornis Fenn.* 72:14–18.
- Stutchbury, B. J., and R. J. Robertson. 1985. Floating populations of female Tree swallows. *Auk* 102:651–654.
- Stutchbury, B. J., and R. J. Robertson. 1988. Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female Tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 66:827–834.
- Tarka, M. 2012. Evolutionary dynamics of migration and breeding in wild birds: genetic architecture, sexual conflicts and evolutionary constraints. Lund University.
- Tobias, J. A., R. Montgomerie, and B. E. Lyon. 2012. The evolution of female ornaments and weaponry: social selection, sexual selection and ecological competition. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367:2274–2293.
- Visser, M. E., P. Gienapp, A. Husby, M. Morrissey, I. de la Hera, F. Pulido, and C. Both. 2015. Effects of spring temperatures on the strength of selection on timing of reproduction in a long-distance migratory bird. *PLoS Biol.* 13:e1002120.

- Visser, M. E., and C. M. Lessells. 2001. The costs of egg production and incubation in Great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 268:1271–1277.
- Webber, Q. M. R., G. F. Albery, D. R. Farine, N. Pinter-Wollman, N. Sharma, O. Spiegel, E. Vander Wal, and K. Manlove. 2023. Behavioural ecology at the spatial–social interface. *Biol. Rev. brv*.12934.
- Weidt, A., S. E. Hofmann, and B. König. 2008. Not only mate choice matters: fitness consequences of social partner choice in female House mice. *Anim. Behav.* 75:801–808.
- West-Eberhard, M. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc. Am. Philos.* 123:222–234.
- West-Eberhard, M. J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Q. Rev. Biol.* 58:155–183.
- Westneat, D. F., and C. W. Fox (eds). 2010. *Evolutionary behavioral ecology*. Oxford University Press, New York.
- Wiebe, K. L. 2016. Interspecific competition for nests: Prior ownership trumps resource holding potential for Mountain bluebird competing with Tree swallow. *The Auk* 133:512–519.
- Winkler, D. W., and P. E. Allen. 1996. The seasonal decline in Tree swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment? *Ecology* 77:922–932.
- Wolf, J. B. 2003. Genetic architecture and evolutionary constraint when the environment contains genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 100:4655–4660.
- Wolf, J. B., E. D. Brodie III, and A. J. Moore. 1999. Interacting phenotypes and the evolutionary process. II. Selection resulting from social interactions. *Am. Nat.* 153:254–266.
- Wood, C. W., and E. D. Brodie. 2016. Evolutionary response when selection and genetic variation covary across environments. *Ecol. Lett.* 19:1189–1200.

2.10 Supplementary material

Table S1. List of initial models used to select environmental variables for three response variables (clutch size, number of hatchlings and number of fledglings) containing all studied traits.

Response variables	Model	Fixed effects
Clutch size	m1	~ focal age + focal body mass + social body mass + focal wing length + social wing length + focal laying date + social laying date
Number of hatchlings	m2	~ focal age + focal body mass + social body mass + focal wing length + social wing length + focal laying date + social laying date + focal clutch size + social clutch size
Number of fledglings	m3	~ focal age + focal number of hatchlings + focal body mass + social body mass + focal wing length + social wing length + focal laying date + social laying date + focal clutch size + social clutch size

Table S2. List of minimal adequate models used for three response variables (clutch size, number of hatchlings and number of fledglings) containing each trait separately and significant environmental variable(s).

Response variables	Model	Fixed effects
Clutch size	m4	~ focal age + focal body mass + social body mass + density of conspecifics + extensive cultures + social body mass: extensive cultures
	m5	~ focal age + focal wing length + social wing length + density of conspecifics + extensive cultures + extensive cultures:focal wing length
	m6	~ focal age + focal laying date + social laying date + density of conspecifics + extensive cultures
Number of hatchlings	m7	~ focal age + focal body mass + social body mass + presence of House sparrow
	m8	~ focal age + focal wing length + social wing length + presence of House sparrow
	m9	~ focal age + focal laying date + social laying date + presence of House sparrow
	m10	~ focal age + focal clutch size + social clutch size + presence of House sparrow
Number of fledglings	m11	~ focal age + focal body mass + social body mass + presence of House sparrow + presence of House sparrow:social body mass
	m12	~ focal age + focal wing length + social wing length + presence of House sparrow
	m13	~ focal age + focal laying date + social laying date + presence of House sparrow
	m14	~ focal age + focal clutch size + social clutch size + presence of House sparrow

Table S3. Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in models with clutch size as fitness proxy while considering each studied trait separately. Estimates values were generated by a linear model and significance was tested concurrently with a generalized linear mixed model.

Model	Fixed effects		Estimates (SE)	P-value
m4	Intercept		0.989 (0.011)	< 0.001
	Focal age (ref. ASY)		-0.101 (0.008)	< 0.001
	Body mass	focal	0.010 (0.003)	< 0.01
		social	0.007 (0.003)	0.10
	Density of conspecifics		0.009 (0.001)	< 0.001
	Extensive cultures		0.014 (0.003)	< 0.001
	Extensive cultures:social body mass		0.007 (0.003)	0.04
m5	Intercept		0.990 (0.011)	< 0.001
	Focal age (ref. ASY)		-0.099 (0.008)	< 0.001
	Wing length	focal	0.008 (0.003)	0.01
		social	-0.001 (0.003)	0.94
	Density of conspecifics		0.009 (0.001)	< 0.001
	Extensive cultures		0.015 (0.003)	< 0.001
	Extensive cultures:focal wing length		-0.009 (0.003)	0.02
m6	Intercept		1.009 (0.012)	< 0.001
	Focal age (ref. ASY)		-0.066 (0.009)	< 0.001
	Laying date	focal	-0.040 (0.003)	< 0.001
		social	0.000 (0.003)	0.65
	Density of conspecifics		0.005 (0.001)	0.02
Extensive cultures		0.015 (0.003)	< 0.001	

Table S4. Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in models with number of hatchlings as fitness proxy while considering each studied trait separately. Estimates values were generated by a linear model and significance was tested concurrently with a generalized linear mixed model.

Model	Fixed effects	Estimates (SE)	P-value		
			conditional	zero-inflated	
m7	Intercept	1.217 (0.012)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.237 (0.028)	< 0.001	< 0.001	
	Body mass	focal	0.063 (0.010)	< 0.001	< 0.001
		social	0.012 (0.010)	0.19	0.90
	Presence of House sparrow	-0.100 (0.023)	0.01	0.03	
m8	Intercept	1.211 (0.012)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.232 (0.029)	< 0.001	< 0.001	
	Wing length	focal	0.018 (0.010)	< 0.01	0.70
		social	0.030 (0.010)	0.49	0.06
	Presence of House sparrow	-0.098 (0.023)	0.01	0.03	
m9	Intercept	1.202 (0.013)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.217 (0.030)	< 0.001	< 0.001	
	Laying date	focal	-0.028 (0.012)	< 0.001	0.75
		social	-0.018 (0.011)	0.98	0.44
	Presence of House sparrow	-0.088 (0.024)	0.04	0.03	
m10	Intercept	1.134 (0.012)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.109 (0.027)	0.19	< 0.001	
	Clutch size	focal	0.275 (0.013)	< 0.001	< 0.001
		social	0.014 (0.010)	0.66	0.16
	Presence of House sparrow	-0.074 (0.022)	< 0.01	0.05	

Table S5. Estimates of fixed effects \pm standard error (SE) in models with number of fledglings as fitness proxy while considering each studied trait separately. Estimates values were generated by a linear model and significance was tested concurrently with a generalized linear mixed model.

Model	Fixed effects	Estimates (SE)	P-value		
			conditional	zero-inflated	
m11	Intercept	1.241 (0.019)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.331 (0.042)	< 0.001	< 0.001	
	Body mass	focal	0.092 (0.016)	< 0.001	< 0.001
		social	0.029 (0.020)	0.50	0.18
	Presence of House sparrow	-0.133 (0.035)	0.11	0.01	
	Presence of House sparrow: social body mass	-0.027 (0.032)	0.11	0.06	
m12	Intercept	1.236 (0.019)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.343 (0.044)	< 0.001	< 0.001	
	Wing length	focal	0.004 (0.016)	0.08	0.69
		social	0.016 (0.016)	0.72	0.77
	Presence of House sparrow	-0.128 (0.035)	0.14	0.01	
m13	Intercept	1.222 (0.020)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.315 (0.046)	< 0.001	< 0.001	
	Laying date	focal	-0.025 (0.018)	< 0.001	0.36
		social	-0.027 (0.017)	0.80	0.48
	Presence of House sparrow	-0.113 (0.036)	0.29	0.01	
m14	Intercept	1.166 (0.020)	< 0.001	< 0.001	
	Focal age (ref. ASY)	-0.227 (0.043)	0.04	< 0.001	
	Clutch size	focal	0.230 (0.021)	< 0.001	< 0.001
		social	0.029 (0.016)	0.66	0.16
	Presence of House sparrow	-0.101 (0.035)	0.13	0.02	

Table S6. Selection of environmental variables for model with clutch size as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.

Model	Fixed effects	Loglikelihood	Comparison	P-value
A	m1 + extensive cultures + density of conspecifics + presence of House sparrow	-3453.0	-	-
B	m1 + extensive cultures + density of conspecifics	-3453.0	A vs B	0.99
C	m1 + extensive cultures	-3456.1	B vs C	0.01

Table S7. Selection of environmental variables for model with number of hatchlings as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.

Model	Fixed effects	Loglikelihood	Comparison	P-value
D	m2 + extensive cultures + density of conspecifics + presence of House sparrow	-4433.9	-	-
E	m2 + density of conspecifics + presence of House sparrow	-4434.4	D vs E	0.58
F	m2 + presence of House sparrow	-4436.0	E vs F	0.21
G	m2	-4441.4	F vs G	0.005

Table S8. Selection of environmental variables for model with number of fledglings as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). When no clear variable was the least significant, we tested different possibilities in the deletion process. Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold.

Model	Fixed effects	Loglikelihood	Comparison	P-value
H	m3 + extensive cultures + density of conspecifics + presence of House sparrow	-4088.3	-	-
I	m3 + extensive cultures + density of conspecifics	-4089.0	H vs I	0.49
J	m3 + extensive cultures + presence of House sparrow	-4089.0	H vs J	0.53
K	m3 + density of conspecifics + presence of House sparrow	-4089.0	H vs K	0.49
L	m3 + extensive cultures	-4089.3	I vs L J vs L	0.75 0.70
M	m3 + density of conspecifics	-4089.8	I vs M K vs M	0.48 0.49
N	m3 + presence of House sparrow	-4089.7	J vs N K vs N	0.49 0.53
O	m3	-4090.0	L vs O M vs O N vs O	0.49 0.77 0.71

Table S9. Testing the presence of interaction between traits and previously selected environmental variable(s) (in Table S6) for model with clutch size as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold

Model	Fixed effects	Loglikelihood	Comparison	P-value
P	B + interaction for focal and social traits with extensive cultures and density of conspecifics	-3444.2	-	-
Q	B + interaction for focal traits with extensive cultures and density of conspecifics	-3446.9	P vs Q	0.48
R	B + interaction for focal traits with extensive cultures	-3449.3	Q vs R	0.19
B	B	-3453.0	R vs B	0.06

Table S10. Testing the presence of interaction between traits and previously selected environmental variable(s) (in Table S7) for model with number of hatchlings as response variable using stepwise model simplification based on likelihood ratio test (see Methods for more details). Selected model with fewest significant environmental variable(s) is represented in bold

Model	Fixed effects	Loglikelihood	Comparison	P-value
S	F + interaction for focal and social traits with presence of House sparrow	-4434.1	-	
T	F + interaction for focal traits with presence of House sparrow	-4435.2	S vs T	0.97
F	F	-4436.0	T vs F	0.99

CHAPITRE 3

DISCUSSION ET CONCLUSION

3.1 Retour sur les objectifs

Bien que la littérature concernant la sélection sociale soit en développement dans les dernières années, il existe assez peu d'études qui la quantifie en milieu naturel (mais voir Formica *et al.*, 2011; Santostefano *et al.*, 2020; Fisher *et al.*, 2021; McAdam *et al.*, 2022). De plus, il est crucial de considérer plusieurs composantes environnementales lors de l'étude de la sélection, puisque celle-ci est susceptible de varier à une échelle spatiale et temporelle (Grant & Grant, 2002; Siepielski *et al.*, 2009, 2013, 2017; Wood & Brodie, 2016). Dans ce contexte, les deux principaux objectifs de mon projet de maîtrise étaient de (1) quantifier la sélection sociale chez les femelles Hirondelle bicoloré via le calcul de gradients de sélection et (2) évaluer l'effet de l'environnement sur l'ampleur de la sélection sociale. Pour ce faire, je me suis intéressée plus particulièrement à la sélection agissant sur des traits documentés par l'étude de Millet *et al.* (2015) comme étant liés ou potentiellement liés au succès reproducteur des femelles, soit la masse corporelle, la longueur d'aile, la date de ponte et la taille de ponte. Aussi, j'ai utilisé le succès reproducteur mesuré à différents stades de la saison de reproduction (de la ponte des œufs, jusqu'à l'éclosion et l'envol des oisillons) comme proxy de l'aptitude phénotypique des femelles. J'ai ensuite identifié les composantes environnementales influençant ces stades reproducteurs parmi les trois variables environnementales préalablement choisies, soit la proportion de cultures extensives dans le paysage, la densité de conspécifiques et la présence du Moineau domestique. Une fois ces composantes identifiées, j'ai vérifié leur effet sur la sélection sociale.

3.2 Discussion générale

D'abord, je n'ai pas détecté de sélection sociale forte pour les traits étudiés chez les femelles de notre système d'étude. Les gradients de sélection estimés étaient nuls ou très faibles et marginalement non-significatives au niveau statistique. Plus précisément, j'ai détecté une faible tendance positive liée à la sélection sociale pour la masse corporelle agissant sur la taille de ponte et pour la longueur d'aile agissant sur le nombre d'oisillons éclos. La faible tendance positive liée à la sélection sociale pour la masse corporelle agissant sur la taille de ponte laisse croire qu'il serait légèrement positif pour une femelle d'être entourée de femelles de grande masse. Cette relation diffère toutefois de la tendance attendue où un trait avantageux pour un individu serait nuisible pour les autres. La masse étant avantageuse pour la taille de ponte (Pellerin *et al.*, 2016) et liée à l'agressivité chez l'Hirondelle bicoloré (Rosvall, 2011), les femelles de grande masse pourraient exclure les plus petites lors de l'établissement dans les nichoirs. Il y aurait donc potentiellement la formation d'amalgames de femelles de grande masse défendant mieux leur nichoir et produisant davantage d'œufs. La faible tendance positive liée à la sélection sociale pour la longueur d'aile agissant sur le nombre d'oisillons éclos est également différente de la tendance attendue. Une explication possible serait qu'une femelle entourée de femelles ayant de longues ailes bénéficierait des avantages liés à ce trait tout en évitant les coûts associés. En effet, les oiseaux migrateurs ayant de grandes ailes ont généralement une meilleure efficacité de migration et s'établissent dans des sites de reproduction de meilleure qualité (Alatalo *et al.*, 1984; Stolt & Fransson, 1995; Tarka, 2012). Toutefois, ils doivent faire face à des conditions plus difficiles durant la migration et à leur arrivée au site de reproduction (Stolt & Fransson, 1995; Cooper *et al.*, 2011). Ainsi, il se pourrait qu'une femelle entourée de femelles ayant de grandes ailes se retrouve à un site de reproduction de meilleure qualité, sans toutefois faire face aux conditions difficiles à son arrivée.

Ce projet a également permis d'identifier certaines variables environnementales influençant le succès reproducteur des femelles Hirondelle. En ce sens, nos résultats suggèrent que la densité de conspécifiques et la proportion de cultures extensives influencent positivement la taille de

ponte. L'effet positif de la densité de conspécifiques concorde avec les études de Lessard *et al.* (2014) et de Bourret *et al.* (2015) qui suggèrent qu'une grande densité de conspécifiques reflète une meilleure qualité d'habitat où les femelles pondent plus hâtivement et ont un meilleur succès reproducteur. Dans notre système d'étude, les femelles ont tendance à pondre un nombre plus élevé d'œufs dans un habitat de meilleure qualité (Ghilain & Bélisle 2008). Ainsi, les femelles s'établissant dans des habitats présentant une grande densité de conspécifiques seraient propices à avoir une plus grande taille de ponte. L'effet positif de la proportion de cultures extensives retrouvé dans mon étude concorde également avec la littérature. Par exemple, l'étude de Ghilain et Bélisle (2008) ainsi que celle de Pellerin *et al.* (2016) suggèrent que la taille de ponte des femelles diminue avec l'augmentation de la proportion de cultures intensives (i.e. avec la diminution de la proportion de cultures extensives). L'Hirondelle bicolore est une espèce modulant son effort de reproduction selon son approvisionnement en nourriture durant les moments précédant sa reproduction (Drent & Daan, 1980). Les insectes en vol étant plus abondants dans les milieux de cultures extensives (Garrett *et al.*, 2022), les femelles nichant dans ce type de milieu pourraient bénéficier d'une plus grande quantité de ressources alimentaires et ainsi pondre un nombre d'œufs plus élevé. Toutefois, l'abondance de proie étant imprévisible au sein d'une même saison, la disponibilité alimentaire retrouvée lors de la sélection du nichoir ne serait pas nécessairement liée aux autres stades ultérieurs de reproduction, soit au nombre d'oisillons éclos et à la proportion d'oisillons envolés dans une couvée (Courtois *et al.*, 2021). D'autre part, nos résultats suggèrent que la présence du Moineau influence négativement le nombre d'oisillons éclos au sein d'une couvée. La présence de ce compétiteur peut engendrer un coût considérable en temps et en énergie (Wiebe, 2016), ayant ainsi le potentiel d'influencer les oiseaux nichant en cavité secondaire. Par exemple, l'occupation de nichoirs par le Moineau domestique est documenté dans notre système d'étude comme étant une variable reliée à l'augmentation de la dispersion natale et une diminution de l'occupation de nichoir par l'Hirondelle (Robillard *et al.*, 2013; Carle-Pruneau *et al.*, 2022). De plus, il existe un coût énergétique lié à l'incubation des œufs jusqu'à leur éclosion (Visser & Lessells, 2001) auquel pourrait s'ajouter le coût associé à la compétition interspécifique lié au Moineau domestique qui, ensemble, diminuerait le nombre d'oisillons éclos dans une couvée.

Malgré l'influence des trois variables environnementales sur le succès reproducteur des femelles, aucune d'entre elles ne semble influencer l'ampleur de la sélection sociale. D'une part, la valeur estimée des gradients de sélection sociales était généralement très faible et pourrait ainsi le demeurer indépendamment des conditions environnementales. D'autre part, les conditions environnementales observées pourraient être trop peu variables et ainsi limiter la capacité de détecter un effet. Toutefois, il est peu probable que ce soit le cas ici, car les valeurs des variables environnementales utilisées ont des étendues relativement grandes.

3.3 Limites du projet et perspectives futures

3.3.1 Biais potentiels

Mon étude avait comme premier objectif de quantifier la sélection sociale chez l'Hirondelle bicolore. Pour ce faire, il était, entre autres, nécessaire de calculer la valeur moyenne des traits des individus constituant l'environnement social z'_j (voir l'équation 1.1). Ainsi, une première source de biais pourrait concerner les individus inclus dans le calcul de cette moyenne. En effet, les femelles étudiées pourraient également interagir avec d'autres individus non-nicheurs qui ne sont pas capturés dans notre système d'étude. Certains individus non-nicheurs peuvent effectivement se trouver en périphérie des sites de reproduction et sont généralement constitués d'individus plus jeunes (Stutchbury & Robertson, 1985) ayant une performance reproductive moindre (Robertson & Rendell, 2001). Les valeurs de leurs traits pourraient influencer l'estimation de la valeur moyenne des traits de l'environnement social et influencer les valeurs de gradients de sélection sociale. Toutefois, une meilleure connaissance de la distribution de leurs traits serait nécessaire afin de mieux comprendre leur impact potentiel sur l'estimation de la sélection.

Aussi, la base de données utilisée pour le calcul de la sélection sociale ne contenait que les couvées d'au moins un œuf, car la méthode de capture ne permettait pas d'obtenir l'identité ni les données morphologiques des individus ayant abandonné leur nid avant la ponte. Cette

contrainte biaise le calcul de sélection envers les individus ayant réussi leur reproduction jusqu'à une certaine étape, ignorant ainsi les facteurs de sélection pouvant mener à un abandon hâtif en début de saison et estimant probablement à la baisse le succès reproducteur relatif des femelles de cette étude (via l'augmentation de la moyenne populationnelle annuelle). Par exemple, l'étude de Kidd *et al.* (2015) s'est intéressée aux biais liés au suivi à long terme des individus reproducteurs dans une population de Mésange charbonnière. Dans ce système d'étude, les abandons en début de saison ne sont normalement pas documentés puisque les individus adultes sont identifiés seulement au moment où leurs oisillons sont âgés d'une semaine. Un suivi particulier d'une durée de trois ans a été mené afin de récolter des données plus tôt dans la saison et d'ensuite comparer les valeurs d'estimés de sélection et de succès reproducteur en incluant les abandons hâtifs (données « complètes ») ou en les excluant tel que normalement effectué via le protocole original (données « incomplètes »). Les résultats de Kidd *et al.* (2015) suggèrent notamment que la sélection pour la date de ponte agissant sur le nombre d'oisillons envolés était nulle lorsque les données complètes étaient analysées, mais qu'elle était différente de zéro avec les données incomplètes. Les données incomplètes, n'incluant pas les abandons hâtifs, menaient alors à la surestimation de l'effet de la date de ponte sur le nombre d'oisillons envolés. En revanche, les résultats obtenus grâce aux données complètes suggèrent plutôt que le statut des individus (né localement dans le système d'étude ou hors du système) serait un des principaux facteurs influençant le nombre d'oisillons envolés (Kidd *et al.*, 2015). Cela laisserait donc croire que la sélection agissant sur certains traits liés à l'abandon d'une couvée pourrait être sous-estimée, ou du moins biaisée, dans un système où des individus présentant un échec ne sont pas échantillonnés. Dans notre système, il est toutefois à noter qu'un des grands avantages lié à la capture d'Hirondelle durant la période d'incubation est qu'elle permet d'obtenir une excellente probabilité de capture (99%) de la femelle occupant un nichoir (Garrett *et al.*, 2022).

3.3.2 Perspectives futures

Cette étude a permis de quantifier la sélection sociale agissant sur des traits morphologiques et reproducteur des femelles Hirondelle bicolore. Néanmoins, il serait pertinent d'également

quantifier les gradients de sélection sociale agissant sur leurs traits comportementaux via l'équation de Wolf *et al.* (1999) (Équation 1.1). Tel que souligné par les résultats de l'étude de Santostefano *et al.* (2020), les traits comportementaux sont fort probablement exprimés lors des interactions sociales et ont donc le potentiel d'influencer non seulement le succès reproducteur de l'individu focal, mais aussi celui des individus de son environnement social. Ces notions ont d'ailleurs également été soulignées plus largement dans le domaine de l'écologie comportementale via la théorie évolutive des jeux (Maynard Smith, 1982). Il serait donc crucial d'intégrer des mesures comportementales dans l'étude de la sélection sociale dans la littérature. En ce qui a trait à la présente étude, un protocole de mesures comportementales a été instauré en 2021 en se basant sur plusieurs études à long terme mesurant le comportement via l'agressivité ou encore la docilité, soit : Montiglio *et al.* (2012), Dubuc-Messier *et al.* (2016) et Camacho *et al.* (2018). Lorsque plusieurs années de données seront disponibles grâce à ce protocole, il serait intéressant d'étudier la sélection naturelle et sociale agissant sur ces traits comportementaux chez l'Hirondelle bicolore. Aussi, certaines variables environnementales pourraient être prises en compte lors de futures quantifications de la sélection sociale. Par exemple, la présence de cours d'eau, la température ainsi que les précipitations sont des facteurs qui influencent la survie des oisillons dans notre système d'étude (Houle *et al.*, 2020) et pourraient donc être inclus dans le calcul de la sélection sociale.

Afin de quantifier la sélection sociale, j'ai estimé l'aptitude phénotypique des femelles via l'utilisation d'un proxy : le succès reproducteur. Sachant que le succès reproducteur des femelles peut être influencé par leur partenaire de reproduction, par exemple via l'influence de la date de ponte (Brommer & Rattiste, 2008; Teplitsky *et al.*, 2010), il serait pertinent de quantifier la sélection sociale en considérant le phénotype ou du moins l'identité du partenaire de reproduction. L'Hirondelle bicolore étant une espèce où les femelles peuvent exercer des copulations hors couple (Lifjeld *et al.*, 1993; Lessard *et al.*, 2014), il serait ainsi intéressant d'étudier l'influence du mâle reproducteur (génétique), mais également l'influence du mâle procurant les soins aux oisillons (social) lors de ces unions hors couple.

BIBLIOGRAPHIE

- Akçakaya, H.R., Burgman, M.A. & Ginzburg, L.R. 1999. *Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS EcoLab 2.0*, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Alatalo, R.V., Gustafsson, L. & Lundberg, A. 1984. Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis* **126**: 410–415.
- Arnold, J.M., Hatch, J.J. & Nisbet, I.C.T. 2004. Seasonal declines in reproductive success of the common tern *Sterna hirundo* : timing or parental quality? *J. Avian Biol.* **35**: 33–45.
- Arnold, S.J. & Wade, M.J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: Theory. *Evolution* **38**: 709–719.
- Baguette, M., Clobert, J. & Schtickzelle, N. 2011. Metapopulation dynamics of the Bog fritillary butterfly: experimental changes in habitat quality induced negative density-dependent dispersal. *Ecography* **34**: 170–176.
- Basolo, A.L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in Swordtail fish. *Science* **250**: 808–810.
- Basolo, A.L. & Alcaraz, G. 2003. The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**: 1631–1636.
- Beauchamp, G. 1998. The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biol. Rev.* **73**: 449–472.
- Bellavance, V., Bélisle, M., Savage, J., Pelletier, F. & Garant, D. 2018. Influence of agricultural intensification on prey availability and nestling diet in Tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* **96**: 1053–1065.
- Bentz, A.B., Philippi, K.J. & Rosvall, K.A. 2019. Evaluating seasonal patterns of female aggression: Case study in a cavity-nesting bird with intense female–female competition. *Ethology* **125**: 555–564.
- Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F. & Garant, D. 2015. Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a Tree swallow population facing climate change. *Evol. Appl.* **8**: 933–944.
- Brommer, J.E. & Rattiste, K. 2008. “Hidden” reproductive conflict between mates in a wild bird population. *Evolution* **62**: 2326–2333.

- Brown, C.R. 1988. Social foraging in Cliff swallows: local enhancement, risk sensitivity, competition and the avoidance of predators. *Anim. Behav.* **36**: 780–792.
- Butler, R. 1988. Population dynamics and migration routes of Tree swallows, *Tachycineta bicolor*, in North America. *J. Field Ornithol.* **59**: 395–402.
- Camacho, C., Pérez-Rodríguez, L., Abril-Colón, I., Canal, D. & Potti, J. 2018. Plumage colour predicts dispersal propensity in male Pied flycatchers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **72**: 2.
- Caraco, T., Martindale, S. & Pulliam, H.R. 1980. Avian flocking in the presence of a predator. *Nature* **285**: 400–401.
- Carle-Pruneau, E., Bélisle, M., Pelletier, F. & Garant, D. 2022. Determinants of nest box local recruitment and natal dispersal in a declining bird population. *Oikos* **2022**: e08349.
- Clutton-Brock, T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science* **318**: 1882–1885.
- Cooper, N.W., Murphy, M.T., Redmond, L.J. & Dolan, A.C. 2011. Reproductive correlates of spring arrival date in the Eastern kingbird *Tyrannus tyrannus*. *J. Ornithol.* **152**: 143–152.
- Courtois, È., Garant, D., Pelletier, F. & Bélisle, M. 2021. Nonideal nest box selection by tree swallows breeding in farmlands: Evidence for an ecological trap? *Ecol. Evol.* **11**: 16296–16313.
- Crook, J.H. 1972. *Sexual selection and the descent of man*. Chicago.
- Dobkin, D.S., Rich, A.C., Pretare, J.A. & Pyle, W.H. 1995. Nest-site relationships among cavity-nesting birds of riparian and snowpocket aspen woodlands in the Northwestern great basin. *The Condor* **97**: 694–707.
- Drent, R.H. & Daan, S. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* **68**: 225–252.
- Dubuc-Messier, G., Réale, D., Perret, P. & Charmantier, A. 2016. Environmental heterogeneity and population differences in Blue tits personality traits. *Behav. Ecol.* **28**: 448–459.
- Dunn, P.O. & Hannon, S.J. 1991. Intraspecific competition and the maintenance of monogamy in Tree swallows. *Behav. Ecol.* **2**: 258–266.
- Dunn, P.O. & Whittingham, L.A. 2005. Radio-tracking of female Tree swallows prior to egg-laying. *J. Field Ornithol.* **76**: 259–263.
- Dunn, P.O. & Winkler, D.W. 1999. Climate change has affected the breeding date of Tree swallows throughout North America. *Proc. B R. Soc.* **266**: 2487–2490.

- Falconer, D.S. 1961. *Introduction to quantitative genetics*, Reprint (with amendments). Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Farine, D.R. & Sheldon, B.C. 2015. Selection for territory acquisition is modulated by social network structure in a wild songbird. *J. Evol. Biol.* **28**: 547–556.
- Fisher, D.N., LeGrice, R.J. & Painting, C.J. 2021. Social selection is density dependent but makes little contribution to total selection in New Zealand giraffe weevils. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **288**: 20210696.
- Fisher, D.N., Wilson, A.J., Boutin, S., Dantzer, B., Lane, J.E., Coltman, D.W., *et al.* 2019. Social effects of territorial neighbours on the timing of spring breeding in North American red squirrels. *J. Evol. Biol.* **32**: 559–571.
- Formica, V.A., McGlothlin, J.W., Wood, C.W., Augat, M.E., Butterfield, R.E., Barnard, M.E., *et al.* 2011. Phenotypic assortment mediates the effect of social selection in a wild beetle population. *Evolution* **65**: 2771–2781.
- Garant, D., Kruuk, L.E.B., McCleery, R.H. & Sheldon, B.C. 2007. The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female Great tits. *Evolution* **61**: 1546–1559.
- Garrett, D.R., Pelletier, F., Garant, D. & Bélisle, M. 2022. Combined influence of food availability and agricultural intensification on a declining aerial insectivore. *Ecol. Monogr.* **92**: e1518.
- Ghilain, A. & Bélisle, M. 2008. Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecol. Appl.* **18**: 1140–1154.
- Goldshtein, A., Markman, S., Leshem, Y., Puchinsky, M. & Charter, M. 2018. Nest-site interference competition with House sparrows affects breeding success and parental care in Great tits. *J. Ornithol.* **159**: 667–673.
- Gow, E.A., Burke, L., Winkler, D.W., Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., *et al.* 2019. A range-wide domino effect and resetting of the annual cycle in a migratory songbird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **286**: 20181916.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* **49**: 241–251.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* **296**: 707–711.
- Holt, R.F. & Martin, K. 1997. Landscape modification and patch selection: The demography of two secondary cavity nesters colonizing clearcuts. *The Auk* **114**: 443–455.

- Houle, C., Pelletier, F., Bélisle, M. & Garant, D. 2020. Impacts of environmental heterogeneity on natural selection in a wild bird population. *Evolution* **74**: 1142–1154.
- Hussell, D.J.T. 2012. The influence of food abundance on nest-box occupancy and territory size in the Tree swallow, a species that does not defend a feeding territory. *The Condor* **114**: 595–605.
- Jobin, B., Grenier, M. & Laporte, P. 2005. Using satellite imagery to assess breeding habitat availability of the endangered Loggerhead shrike in Québec. *Biodivers. Conserv.* **14**: 81–95.
- Jones, J. 2003. Tree swallows (*Tachycineta bicolor*): A new model organism? *The Auk* **120**: 591.
- Kidd, L.R., Sheldon, B.C., Simmonds, E.G. & Cole, E.F. 2015. Who escapes detection? Quantifying the causes and consequences of sampling biases in a long-term field study. *J. Anim. Ecol.* **84**: 1520–1529.
- Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Gow, E.A., Bélisle, M., Berzins, L.L., *et al.* 2018. Constructing and evaluating a continent-wide migratory songbird network across the annual cycle. *Ecol. Monogr.* **88**: 445–460.
- Krause, J. & Ruxton, G.D. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.* **17**: 183–189.
- Lessard, A., Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F. & Garant, D. 2014. Individual and environmental determinants of reproductive success in male Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **68**: 733–742.
- Lifjeld, J.T., Dunn, P.O., Robertson, R.J. & Boag, P.T. 1993. Extra-pair paternity in monogamous tree swallows. *Anim. Behav.* **45**: 213–229.
- Lima, S. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim. Behav.* **49**: 11–20.
- Lindley, D.V. 1957. A statistical paradox. *Biometrika* **44**: 187–192.
- Lowther, P.E. & Cink, C.L. 2006. House sparrow (*Passer domesticus*). *Birds N. Am. Online*, doi: 10.2173/bna.12.
- Lozano, G.A. 1994. Size, condition, and territory ownership in male tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* **72**: 330–333.

- Lyon, B.E. & Montgomerie, R. 2012. Sexual selection is a form of social selection. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **367**: 2266–2273.
- Male, S.K., Jones, J. & Robertson, R.J. 2006. Effects of nest-box density on the behavior of Tree swallows during nest building. *J. Field Ornithol.* **77**: 61–66.
- Mathis, A. 1990. Territoriality in a terrestrial salamander: the influence of resource quality and body size. *Behaviour* **112**: 14.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge ; New York.
- McAdam, A.G., Webber, Q.M.R., Dantzer, B., Lane, J.E. & Boutin, S. 2022. Social effects on annual fitness in Red squirrels. *J. Hered.* **113**: 69–78.
- McDonald, G.C., Farine, D.R., Foster, K.R. & Biernaskie, J.M. 2017. Assortment and the analysis of natural selection on social traits. *Evolution* **71**: 2693–2702.
- McGlothlin, J.W. & Fisher, D.N. 2022. Social selection and the evolution of maladaptation. *J. Hered.* **113**: 61–68.
- Mengelkoch, J.M., Niemi, G.J. & Regal, R.R. 2004. Diet of the nestling Tree swallow. *The Condor* **106**: 423–429.
- Millet, A., Pelletier, F., Bélisle, M. & Garant, D. 2015. Patterns of fluctuating selection on morphological and reproductive traits in female Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *J. Evol. Biol.* **42**: 349–358.
- Moiron, M., Araya-Ajoy, Y.G., Teplitsky, C., Bouwhuis, S. & Charmantier, A. 2020. Understanding the social dynamics of breeding phenology: indirect genetic effects and assortative mating in a long-distance migrant. *Am. Nat.* **196**: 566–576.
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Pelletier, F. & Réale, D. 2012. Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild Eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* **84**: 1071–1079.
- Moore, A.J. & Pizzari, T. 2005. Quantitative genetic models of sexual conflict based on interacting phenotypes. *Am. Nat.* **165**: 10.
- Muldal, A., Gibbs, H.L. & Robertson, R.J. 1985. Preferred nest spacing of an obligate cavity-nesting bird, the Tree swallow. *The Condor* **87**: 356–363.
- Muller, K.L., Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Willits, N.H. 1997. The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *Am. Nat.* **150**: 650–661.

- Pellerin, S., Paquette, S.R., Pelletier, F., Garant, D. & Bélisle, M. 2016. The trade-off between clutch size and egg mass in Tree swallows *Tachycineta bicolor* is modulated by female body mass. *J. Avian Biol.* **47**: 500–507.
- Reeve, John.D., Rhodes, D.J. & Turchin, P. 1998. Scramble competition in the Southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis*. *Ecol. Entomol.* **23**: 433–443.
- Rioux Paquette, S., Pelletier, F., Garant, D. & Bélisle, M. 2014. Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **281**: 20140649.
- Robertson, R.J., Gibbs, H.L. & Stutchbury, B.J. 1986. Spitefulness, altruism, and the cost of aggression: evidence against superterritoriality in Tree swallows. *The Condor* **88**: 104.
- Robertson, R.J. & Rendell, W.B. 2001. A long-term study of reproductive performance in Tree swallows: the influence of age and senescence on output. *J. Anim. Ecol.* **70**: 1014–1031.
- Robertson, R.J., Stutchbury, B.J. & Cohen, R.R. 1992. Tree swallow. In: *Birds of North America* (A. Poole, P. Stettenheim, & F. Gill, eds). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and The American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Robillard, A., Garant, D. & Bélisle, M. 2013. The Swallow and the Sparrow: how agricultural intensification affects abundance, nest site selection and competitive interactions. *Landsc. Ecol.* **28**: 201–215.
- Rosvall, K.A. 2011. Maintenance of variation in sexually selected traits in females: a case study using intrasexual aggression in Tree swallows *Tachycineta bicolor*. *J. Avian Biol.* **42**: 454–462.
- Rosvall, K.A. 2008. Sexual selection on aggressiveness in females: evidence from an experimental test with Tree swallows. *Anim. Behav.* **75**: 1603–1610.
- Santostefano, F., Garant, D., Bergeron, P., Montiglio, P. & Réale, D. 2020. Social selection acts on behavior and body mass but does not contribute to the total selection differential in Eastern chipmunks. *Evolution* **74**: 89–102.
- Schluter, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Siepielski, A.M., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecol. Lett.* **12**: 1261–1276.
- Siepielski, A.M., Gotanda, K.M., Morrissey, M.B., Diamond, S.E., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. 2013. The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecol. Lett.* **16**: 1382–1392.

- Siepielski, A.M., Morrissey, M.B., Buoro, M., Carlson, S.M., Caruso, C.M., Clegg, S.M., *et al.* 2017. Precipitation drives global variation in natural selection. *Science* **355**: 959–962.
- Silk, J.B. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **362**: 539–559.
- Stamps, J.A. 1987. Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile lizards (*Anolis aeneus*) for previously used territories. *Am. Nat.* **129**: 629–642.
- Stapleton, M.K. & Robertson, R.J. 2006. Female Tree swallow home-range movements during their fertile period as revealed by radio-tracking. *Wilson J. Ornithol.* **118**: 502–507.
- Stolt, B.-O. & Fransson, T. 1995. Body mass, wing length and spring arrival of the Ortolan bunting *Emberiza hortulana*. *Ornis Fenn.* **72**: 14–18.
- Stutchbury, B.J. & Robertson, R.J. 1987. Do nest building and first egg dates reflect settlement patterns of females? *The Condor* **89**: 587.
- Stutchbury, B.J. & Robertson, R.J. 1985. Floating populations of female Tree swallows. *The Auk* **102**: 651–654.
- Tarka, M. 2012. *Evolutionary dynamics of migration and breeding in wild birds: genetic architecture, sexual conflicts and evolutionary constraints*. Lund University.
- Teplitsky, C., Mills, J.A., Yarrall, J.W. & Merilä, J. 2010. Indirect genetic effects in a sex-limited trait: the case of breeding time in Red-billed gulls. *J. Evol. Biol.* **23**: 935–944.
- Visser, M.E., Gienapp, P., Husby, A., Morrissey, M., de la Hera, I., Pulido, F., *et al.* 2015. Effects of spring temperatures on the strength of selection on timing of reproduction in a long-distance migratory bird. *PLOS Biol.* **13**: e1002120.
- Visser, M.E. & Lessells, C.M. 2001. The costs of egg production and incubation in Great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **268**: 1271–1277.
- West-Eberhard, M. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc. Am. Philos. Soc.* **123**: 222–234.
- West-Eberhard, M.J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Q. Rev. Biol.* **58**: 155–183.
- Westneat, D.F. & Fox, C.W. (eds). 2010. *Evolutionary behavioral ecology*. Oxford University Press, New York.
- Wiebe, K.L. 2016. Interspecific competition for nests: Prior ownership trumps resource holding potential for Mountain bluebird competing with Tree swallow. *The Auk* **133**: 512–519.

- Winkler, D.W. 2006. Roosts and migrations of swallows. *Hornero* **21**: 85–97.
- Winkler, D.W. & Allen, P.E. 1996. The seasonal decline in Tree swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment? *Ecology* **77**: 922–932.
- Wolf, J.B., Brodie III, E.D. & Moore, A.J. 1999. Interacting phenotypes and the evolutionary process. II. Selection resulting from social interactions. *Am. Nat.* **153**: 254–266.
- Wood, C.W. & Brodie, E.D. 2016. Evolutionary response when selection and genetic variation covary across environments. *Ecol. Lett.* **19**: 1189–1200.

