

HÉTÉROGÉNÉITÉS ENVIRONNEMENTALE ET INDIVIDUELLE : EFFETS SUR
L'ALLOCATION SELON LE SEXE CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE
(*TACHYGINETA BICOLOR*)

par

Renaud Baeta

thèse présentée au Département de Biologie en vue
de l'obtention du grade de docteur en sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, janvier 2011



Library and Archives
Canada

Published Heritage
Branch

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Direction du
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

ISBN: 978-0-494-83279-0

Our file Notre référence

ISBN: 978-0-494-83279-0

NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

Canada

Le 18 mai 2011

*le jury a accepté la thèse de Monsieur Renaud Baeta
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Dany Garant
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeur Marc Bélisle
Codirecteur de recherche
Département de biologie

Professeur Marco Festa-Bianchet
Membre
Département de biologie

Professeur Gilles Gauthier
Membre externe
Université Laval

Professeure Fanie Pelletier
Présidente rapporteur
Département de biologie

SOMMAIRE

La quantité d'énergie qu'un individu alloue à sa reproduction varie en fonction de ses caractéristiques propres et/ou en fonction des conditions environnementales auxquelles celui-ci se trouve confronté. Parallèlement, les conditions dans lesquelles un individu naît et se développe peuvent influencer son succès reproducteur différemment, qu'il s'agisse d'un mâle ou d'une femelle. Ainsi, dans de nombreux régimes d'appariement, la variance du succès reproducteur des mâles est à la fois supérieure et plus étroitement reliée à la condition de l'individu, que celle des femelles. Dans de tels systèmes, pour une quantité d'énergie parentale allouée identique, un fils en bonne condition pourra se reproduire avec de nombreuses femelles et obtenir un nombre de descendants plus important que s'il s'était agi d'une fille. Dans ces conditions, les individus capables d'agir sur la quantité d'énergie allouée à leurs descendants en fonction du sexe de celui-ci devraient être avantagés. Une solution est de pouvoir agir directement sur la quantité d'énergie investie dans la production de chacun des sexes et en particulier, sur le rapport entre le nombre de fils et le nombre de filles produits. On parle alors d'allocation selon le sexe et de biais de sexe-ratio. Malgré la pléthore d'articles sur ce sujet et la publication de plusieurs recherches montrant la capacité de certains individus à agir sur le sexe-ratio de leur descendance, ce domaine de l'écologie évolutive reste également connu pour les nombreuses apparentes contradictions qui existent entre les divers résultats publiés. L'objectif principal de cette thèse est de s'intéresser à ces « contradictions » et d'étudier l'allocation selon le sexe chez l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*). L'ensemble du projet teste, et met en évidence, l'influence de l'environnement sur les effets individuels dans les variations de biais d'allocation selon le sexe observés en population naturelle. Au cours de cette thèse, l'un des plus grands échantillons jamais analysés dans ce type d'étude a pu être récolté et 2474 oisillons, issus de 603 nichées, ont été sexés moléculairement. Le premier chapitre évalue la fréquence et l'importance des biais de sexe-ratio présents au sein de la population d'étude et cela, tant au niveau populationnel qu'individuel. Il met en évidence la capacité qu'ont les femelles de cette espèce, à agir sur le sexe-ratio de leurs descendance. En intégrant la possibilité d'interactions entre les

caractéristiques de la mère et la qualité de la saison de reproduction, ce premier chapitre montre à quel point l'hétérogénéité entre les saisons peut rendre plus ou moins détectables les liens entre les caractéristiques de la mère et le sexe-ratio de sa nichée. Le deuxième chapitre évalue quant à lui les effets de cette variabilité saisonnière sur l'investissement parental, réalisé par les mères, en fonction à la fois de leur âge et du sexe des oisillons qu'elles produisent. En analysant la masse des oisillons, j'ai ainsi pu montrer que les mères primo-reproductives baisesaient le sexe-ratio de leur nichées vers la production de filles, comparativement aux femelles plus âgées, mais uniquement lorsque les conditions environnementales influençaient également leur capacité d'investissement. Les résultats obtenus montrent également que les jeunes femelles maintiennent la masse de leurs fils, au détriment de celle de leurs filles. Le troisième chapitre, en s'intéressant à l'importance du paysage agricole, fait le lien entre écologie évolutive et écologie de la conservation. L'agriculture est en effet l'un des changements globaux majeurs auxquels doit faire face la biodiversité. Ce dernier chapitre se questionne donc sur les effets que peuvent avoir les pratiques agricoles sur les règles d'allocation selon les sexes. Les résultats obtenus appuient l'hypothèse selon laquelle les liens entre les caractéristiques de la mère et le sexe-ratio de sa nichée sont également sous l'influence du paysage et montrent comment l'intensification des pratiques agricoles pousse les individus à mettre en place des stratégies de reproduction potentiellement non optimales. Ces résultats supportent l'idée selon laquelle les zones agricoles intensives agissent comme de véritables trappes écologiques pour l'Hirondelle bicolore. Il découle de ce travail sur les stratégies d'allocation selon le sexe, que les fluctuations environnementales suffisent à expliquer l'apparition de résultats qui auraient pu être jugés à première vue contradictoires. La prise en compte des résultats apportés par cette thèse devrait permettre, dans un avenir relativement proche, d'acquérir une vision plus claire et précise quant à la généralisation de cette capacité qu'ont les individus à agir sur le sexe de leurs descendance.

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier Dany Garant, mon directeur, ainsi que Marc Bélisle, mon co-directeur, pour leurs conseils, les nombreux échanges que nous avons eu et surtout, pour la confiance qu'ils ont placée en moi. Je tiens également à remercier les membres de mon comité, Feu Don Thomas, Marco Festa-Bianchet et Fanie Pelletier pour leurs conseils et leur disponibilité. Mes remerciements vont bien entendu aussi à l'ensemble des participants du projet « TRSW » sans qui cette thèse n'aurait pu exister, en particulier Marc Bélisle et Arnaud Ghilain pour avoir mis en place le réseau de 400 nichoirs, en plein hiver... mais aussi Mélody Porlier, Stéphane Lamoureux, Audrey Robillard, Mélissa Lieutenant-Gosselin, Céline Héquet, Caroline Robitaille, Olivier Cameron-Trudel, Léonie Mercier, Rémi Labrecque, Caroline Gayet, Marie-Andrée Mongeau, Stéphanie Boisclair, Marilou Brouillet, Stéphanie Lord, Andréanne Lessard, Boris Delahaie, Marie-Pier Ricard, Renée Roy, Benoit Laval et Nicholas Bertrand pour m'avoir aidé, à un moment ou un autre, que ce soit sur le terrain ou au laboratoire. À Patrick Bergeron, Amandine Marie, Julien Martin, Mélody Porlier, Alexandre Martin, Andréanne Lessard et Jennifer Chambers, un grand merci à vous pour toutes les discussions que nous avons pu avoir et qui m'ont apportées beaucoup, que ce soit scientifiquement ou humainement. Merci à ceux avec qui j'ai pris un grand plaisir à pelleter des nuages, parfois tout au long de la journée. Merci aux membres du club très fermé des « petites pauses », à ceux qui m'accompagnaient pour une descente à la Taverne, une poutine, ou une partie de billard... Merci également à l'ensemble des labos Bélisle, Festa-Bianchet et Pelletier pour les discussions et les conseils apportés durant nos réunions de labo. Un immense merci enfin à Julie, ma compagne, qui a acceptée de me suivre dans cette folle aventure au Québec, merci à toi pour tous ces bons moments. Enfin, un grand merci à mes parents, pour toutes ces discussions qui n'y sont sans doute pas pour rien dans mon envie de comprendre le monde qui m'entoure et bien sûr, pour avoir cru en moi tout au long de mes années d'études. Ce projet a été rendu possible à la fois, grâce au soutien financier du CRSNG, du FQRNT, de la Chaire de Recherche du Canada en écologie spatiale et en écologie du paysage, mais aussi grâce à la générosité des 40 producteurs agricoles impliqués dans ce projet à long terme .

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES	x
PRÉAMBULE.....	xii
INTRODUCTION	1
1.INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
a. De la sélection naturelle... à l'allocation selon le sexe	1
b. L'allocation selon le sexe.....	2
c. L'hypothèse de Trivers-Willard.....	6
d. Le déterminisme du sexe : réalité évolutive ou fiction ?	9
2.OBJECTIFS.....	11
3.INTÉRÊT DU PROJET.....	12
4.MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE	17
a. Écologie de l'Hirondelle bicolore.....	17
b. Système d'étude	19
c. Données récoltées	19
5.STRUCTURE DE LA THÈSE	20

CHAPITRE I : HÉTÉROGÉNÉITÉ INDIVIDUELLE & INFLUENCE DES SAISONS DE REPRODUCTION.....	23
DETERMINANTS OF SEX ALLOCATION VARY WITH BREEDING SEASON	
QUALITY IN TREE SWALLOWS	23
Description and contribution	23
Référence de l'article.....	25
Abstract.....	26
Introduction	27
Material and Methods.....	29
<i>Study location and sampling scheme</i>	29
<i>DNA extraction and molecular sexing</i>	30
<i>Statistical analyses</i>	31
Results	33
Discussion.....	41
Acknowledgment.....	44
 CHAPITRE II : INVESTISSEMENT MATERNEL & BIAIS DE SEXE-RATIO	45
IMPORTANCE OF BREEDING SEASON AND MATERNAL INVESTMENT IN STUDIES OF SEX-RATIO ADJUSTMENT: A CASE STUDY USING TREE SWALLOWS	45
Description and contribution	45
Référence de l'article.....	47
Abstract.....	48
Introduction	49
Material and Methods.....	50

<i>Species, study area and sampling</i>	50
<i>DNA extraction and sexing</i>	51
<i>Statistical analyses</i>	51
Results	52
Discussion.....	57
Acknowledgment.....	58
Electronic Supplementary Material.....	58
<i>Sex-biased variations in nestling mass</i>	58
<i>Results</i>	59

CHAPITRE III : HÉTÉROGÉNÉITÉ INDIVIDUELLE & INFLUENCE DU

PAYSAGE	61
AGRICULTURAL INTENSIFICATION STRONGLY MODIFIES SEX ALLOCATION IN	
TREE SWALLOWS	61
Description and contribution	61
Référence de l'article.....	63
Abstract.....	64
Introduction	65
Material and Methods	70
<i>Study system</i>	70
<i>Breeding birds monitoring</i>	70
<i>Quantification of ecological variables</i>	72
<i>DNA extraction and molecular sexing</i>	72
<i>Statistical analyses</i>	73

Results	73
Discussion.....	77
Acknowledgment.....	80
CONCLUSION	81
ANNEXES	84
AUTRES COLLABORATIONS RÉALISÉES DURANT LE DOCTORAT	85
EXTRAIT DE LA PREMIÈRE ÉDITION DE The Descent of Man and Selection in Relation to Sex (Darwin, 1871)	86
BIBLIOGRAPHIE	87

LISTE DES TABLEAUX

Introduction

Tableau 1. Illustration numérique de la théorie de Fisher.	5
--	---

Chapitre I

Table 2. Effects of female tree swallow characteristics on primary brood sex-ratio.	38
---	----

Table 3. Year-dependent effects of female tree swallow characteristics on primary brood sex-ratio.	39
--	----

Chapitre II

Table 4. Breeding season and maternal characteristics effects on tree swallow primary brood sex-ratio.	54
--	----

Table 5. Effects of maternal age on tree swallow nestling mass at day 12 in (a) 2006-2007 and (b) 2008.	54
---	----

Table 6. Sex biased effects of breeding maternal age on male nestling mass at day 12 when nestling mass differences were detected (i.e., in 2006-2007).....	59
--	----

Table 7. Sex biased effects of breeding maternal age on female nestling mass at day 12 when nestling mass differences were detected (i.e., in 2006-2007).....	59
--	----

Chapitre III

Table 8. Landscape-dependent effects of female breeding parameters and characteristics on primary brood sex-ratio (n = 603 broods, 2474 nestlings) in tree swallow population in southern Québec, Canada.	75
---	----

LISTE DES FIGURES

Introduction

- Figure 1.** Relation attendue, dans un système tel que défini par Trivers et Willard (1973), entre la condition environnementale et la valeur reproductive d'un fils (ligne pleine) ou d'une fille (ligne pointillée). 8
- Figure 2.** Effet de la condition de la femelle (manipulée par un retrait successif des œufs au fur et à mesure de la séquence de ponte) sur la survie des oisillons mâles et femelles, ainsi que sur le sexe-ratio à l'éclosion chez le Goéland brun (*Larus fuscus*). 15
- Figure 3.** Importance de l'environnement dans l'expression de l'hétérogénéité individuelle et dans leurs effets conjoints sur les stratégies d'allocation selon le sexe..... 16

Chapitre I

- Figure 4.** Variations in mean daily precipitations between tree swallow arrivals and mean laying date in our study system, southern Québec, Canada 34
- Figure 5.** Reproductive parameters of female tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada, 2006-2008. 35
- Figure 6.** Population primary sex-ratio of tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada. 37
- Figure 7.** Primary brood sex-ratio (proportion of sons) of tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada, 2006-2008, according to female (a) age (SY: second-year, ASY: after second-year), (b) feather-mite parasite load and (c) body mass on sex-ratio (mean \pm S.E. ; n = 603 broods)..... 40

Chapitre II

Figure 8. Variations in yearly (a) hatching date and (b) nestling survival (mean \pm s.e.) of tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada, 2006-2008. 55

Figure 9. Variations in (a, b) brood sex-ratio (proportion of males) and (c, d) nestling mass at day 12 (mean \pm s.e.) according to maternal age (SY: second-year, ASY: after second-year) in 2006-2007 and 2008. 56

Figure 10. Variation in nestling mass at day 12 (mean \pm s.e) according both to maternal age (SY: second-year, ASY: after second-year) and to the nestling sex (a) male and (b) female when nestling mass variations occur (*i.e.*, in 2006-2007). 60

Chapitre III

Figure 11. Annual population index trend for tree swallows (*Tachycineta bicolor*) in Québec, Canada, based on Breeding Bird Survey data from 1988-2008. 69

Figure 12. Distribution of the 40 farms (each with 10 nest-boxes) used to study tree swallows along a gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada. 71

Figure 13. Effects of (a) hatching date, (b) clutch size, (c) female age and (d) parasite burden on primary brood sex-ratio (values are those fitted by a generalized linear mixed model) in tree swallow (n = 603 broods, 2474 nestlings) according to the proportion of intensive agricultural landscape. 76

PRÉAMBULE

« In no case, as far as we can see, would an inherited tendency to produce both sexes in equal numbers or to produce one sex in excess, be a direct advantage or disadvantage to certain individuals more than to others; for instance, an individual with a tendency to produce more males than females would not succeed better in the battle for life than an individual with an opposite tendency; and therefore a tendency of this kind could not be gained through natural selection. (...) I formerly thought that when a tendency to produce the two sexes in equal number was advantageous to the species, it would follow from natural selection, but I now see that the whole problem is so intricate that it is safer to leave its solution for the future »

(Darwin, 1874)

INTRODUCTION

1. Introduction générale

a. De la sélection naturelle... à l'allocation selon le sexe

Darwin (1859) place la variation individuelle, la survie et la reproduction, au centre même du processus de sélection naturelle. Il développe leurs importances primordiales dans le processus d'évolution des espèces ainsi : (i) les individus sont variables tant dans leurs comportements que dans leurs caractéristiques biologiques, (ii) ces variations héréditaires influencent la survie et la reproduction des individus en fonction de l'environnement dans lequel ils se trouvent, (iii) les individus possédant les variations les plus favorables dans un environnement donné, laissent un plus grand nombre de descendants portant ces mêmes variations, (iv) de génération en génération, ces variations favorables finissent par se retrouver chez l'ensemble des individus de la population. La sélection naturelle, ainsi théorisée par Darwin en 1859, n'était toutefois pas encore entièrement satisfaisante car, entre autres, elle ne pouvait à elle seule expliquer la présence, chez certaines espèces du moins, de caractères phénotypiques clairement « handicapant » (Zahavi 1975). En effet, comment, dans ces conditions, expliquer l'existence de plumages fortement colorés et/ou exubérants rencontrés pourtant chez de nombreuses espèces d'oiseaux? Ou encore, comment expliquer la présence de bois, ou de cornes, qui semblent souvent si disproportionnés chez de nombreuses espèces de mammifères? Pour répondre à ces questions, Darwin ajoutera une nouvelle composante à sa théorie de la sélection naturelle, celle de la sélection sexuelle (Darwin 1871, 1874). Cette forme de sélection particulière agit sur les individus d'un même sexe, à partir du moment où il existe un accès différentiel à la reproduction. Son potentiel d'action est directement lié à la variance du nombre de jeunes produits entre les individus, c'est-à-dire à la variance du succès reproducteur (Wade 1979). Le fait que la sélection naturelle favorise les individus qui laissent le plus grand

nombre de descendants, suggère en effet la mise en place de stratégies de reproduction variables d'un sexe à l'autre. Le potentiel reproductif important des mâles (Tuttle et al. 1996) impose un lien étroit entre leurs valeurs reproductives et le nombre de partenaires qu'ils sont en mesure d'obtenir. Les femelles, au potentiel reproductif généralement plus restreint (Clutton-Brock et Vincent 1991, Clutton-Brock et Parker 1992) ne peuvent, dans bien des cas, qu'agir modérément sur le nombre de jeunes qu'elles produisent. En revanche, celles-ci peuvent exercer un contrôle plus important sur les caractéristiques et la condition des jeunes qu'elles produisent (Trivers 1972) et donc *in fine* sur la valeur reproductive future de ces jeunes. Comme on le verra, il peut exister un lien étroit entre cette valeur potentielle et le sexe de l'individu produit.

Sans doute réside ici l'ensemble des idées et des logiques de pensée à la base de la présente thèse. On retiendra en particulier : (i) l'importance de l'existence d'une hétérogénéité entre les individus, (ii) que cette importance doit absolument être considérée dans son contexte environnemental, lui-même potentiellement variable et enfin, (iii) l'avantage pour la femelle d'avoir la capacité de moduler le nombre et les caractéristiques de sa progéniture. L'ensemble de ces considérations, et de celles qui suivront, se place dans le cadre général de la théorie de l'évolution par sélection naturelle. Celle-ci a été établie sous sa forme actuelle suite à l'intégration aux idées de Darwin des lois de Mendel et des mécanismes de l'hérédité (Fisher 1930).

b. L'allocation selon le sexe

L'allocation selon le sexe (*sex allocation*) se définit au sein des espèces sexuées par le ratio existant entre les ressources investies envers la production d'individus mâles, et celles investies envers la production d'individus femelles (Charnov 1979, 1982). Darwin fut le premier à s'interroger sur les règles évolutives sous-jacentes à cette question d'investissement entre les sexes (voir Annexe 2, Darwin 1871) mais fit finalement le choix de laisser cette

question en suspend pour les générations futures (voir Préambule, Darwin 1874). En 1930, Fisher proposa une hypothèse relativement simple pour expliquer les variations de sexe-ratio des jeunes produits et fut ainsi le premier à formaliser une réponse claire et argumentée aux interrogations laissées par Darwin. L'hypothèse de l'investissement égal (*equal-investment hypothesis*) qu'il développa a ainsi pour argument central que, toutes choses étant égales par ailleurs, la sélection naturelle favorisera un investissement égal entre chacun des deux sexes. Il explique cette assertion en s'appuyant principalement sur le lien logique suivant :

« Toute progéniture a une mère et un père. La valeur reproductive (c.-à-d. la contribution génétique à la prochaine génération) des individus d'un sexe, au sein d'une génération, doit donc être égale à celle de l'autre sexe ».

Lorsqu'un excès de mâles est présent dans une population, ceux-ci obtiennent en moyenne moins d'un partenaire femelle. La valeur reproductive moyenne des femelles se trouve alors automatiquement supérieure à celle des mâles. Un tel cas de figure favorise les parents produisant un excès de jeunes femelles, jusqu'à obtenir un sexe-ratio équilibré ; c'est-à-dire un retour à l'égalité entre la valeur reproductive des mâles et celle des femelles (Tableau 1). On notera avec intérêt la proximité entre l'argumentation développée par Fisher (1930) et celle proposée par Darwin soixante années auparavant (voir Annexe 2). L'argument de Fisher s'applique également aux cas de figure où mâles et femelles n'ont pas des coûts de production identiques. L'argument est alors développé en ce qui concerne les ressources investies dans chacun des sexes et la stratégie évolutivement stable est non plus de produire un nombre égal de jeunes mâles et de jeunes femelles, mais plutôt d'allouer une quantité de ressources identique à chacun des deux sexes. Ainsi, si l'on considère un cas de figure où il serait deux fois plus coûteux de produire un fils qu'une fille, la théorie de Fisher prévoit la production d'un nombre deux fois plus grand de jeunes filles que de jeunes fils. Cette théorie, bien que fondatrice, présente plusieurs problèmes à la fois pratiques et théoriques, en particulier si l'on s'intéresse aux oiseaux ou aux mammifères. Tout d'abord, il est délicat, voire impossible, de comparer les coûts de production des mâles et des femelles. Les mesures d'aptitude phénotypique nécessaires à ce type de calcul étant difficiles à appréhender et à mesurer. De

plus, poser la question du contrôle adaptatif du sexe-ratio de l'individu sur sa descendance, en basant ses hypothèses sur la vérification de l'existence d'une sélection stabilisante autour de la production d'un nombre identique de mâles et de femelles pose un réel problème méthodologique (Bull et Charnov 1988), en particulier pour de nombreuses populations naturelles où il est difficile, voire impossible, de modifier le sexe-ratio populationnel afin d'y rechercher la mise en place d'un éventuel retour à l'équilibre au cours des générations, tel que proposé par West (2009). La théorie de Fisher apporte cependant un modèle nul pour toute étude qui s'intéresse à l'existence de biais d'allocation selon le sexe. En effet, si l'on accepte ce modèle en tant qu'hypothèse nulle, alors chaque biais observé, que ce soit au niveau du sexe-ratio ou de l'allocation des ressources entre les sexes, représente une conséquence du fait que l'un ou l'autre des postulats de départ de Fisher se trouve relâché (Bull et Charnov 1988, Charnov 1993).

Tableau 1. Illustration numérique de la théorie de Fisher.

Les valeurs reproductives relatives des progénitures mâles et femelles sont données tantôt pour des populations où le sexe-ratio est biaisé en direction des mâles, des femelles, ou bien équilibré. La valeur reproductrice moyenne d'un mâle est obtenue en calculant le nombre moyen de partenaires que le mâle obtient (nombre de femelles dans la population divisé par le nombre de mâles) multiplié par la valeur reproductrice moyenne de la femelle. La valeur reproductrice moyenne d'une femelle adoptée dans cet exemple est de 1.

Sexe-ratio populationnel		Effectif dans la population	Valeur reproductrice par individu	La sélection favorise les individus produisant
Biaisé envers les mâles	Mâles	200	$100/200 = 0,5$	majoritairement des femelles
	Femelles	100	1	
Biaisé envers les femelles	Mâles	100	$200/100 = 2$	majoritairement des mâles
	Femelles	200	1	
Équilibré	Mâles	150	$150/150 = 1$	autant de mâles que de femelles
	Femelles	150	1	

c. L'hypothèse de Trivers-Willard

Trivers et Willard (1973), en se basant sur le Caribou forestier (*Rangifer tarandus*), ont proposé une des hypothèses parmi les plus influentes de l'étude des sexe-ratios et dont l'esprit peut se résumer ainsi :

« Si les conditions environnementales influencent différemment l'aptitude phénotypique des mâles et des femelles, alors le processus de la sélection naturelle doit favoriser les individus capables de modifier l'allocation des ressources entre les sexes en fonction de ces conditions ».

Plus simplement, et tel que développé dans l'exemple sur le Caribou forestier donné par Trivers et Willard (1973), les femelles ayant une condition supérieure à la moyenne doivent produire plus de mâles que de femelles. Cette hypothèse fut établie en se basant sur trois présuppositions qui se doivent d'être vérifiées : i) les femelles en meilleure condition disposent de plus de ressources à allouer à la reproduction et produisent donc une descendance elle-même en meilleure condition, ii) la condition des jeunes est positivement reliée à celle qu'ils auront au moment de leurs reproductions, iii) le succès reproducteur des mâles est très variable et est lié plus fortement à leur condition que celui des femelles. Cette dernière assertion se vérifie tout particulièrement dans le cas des espèces polygynes où un mâle monopolise plusieurs femelles, avec pour résultat d'amener bon nombre de mâles à ne pas se reproduire du tout (Arnold et Duvall 1994), ou bien par le biais des paternités hors-couples (Kempnaers et al. 2001). La condition d'une mère étant étroitement liée à celle de sa descendance chez nombre d'espèces d'oiseaux et de mammifères (Lindstrom 1999), la valeur reproductive d'un fils augmentera ainsi effectivement plus vite avec la condition de sa mère, que celle d'une fille (Figure 1). Autrement dit, une mère en bonne condition a un intérêt en termes de valeur sélective à produire une majorité de fils et ainsi à augmenter le nombre de futurs « petits-enfants » qui seront produits. À l'opposé, une femelle en mauvaise condition, plutôt que de produire des fils chétifs qui n'arriveront probablement pas, ou difficilement, à accéder aux femelles lors de la reproduction, a tout intérêt à produire des filles s'assurant ainsi d'obtenir au moins quelques « petits-enfants ». Sous ces conditions, la faculté de biaiser le

sexe-ratio de sa descendance permet une augmentation de la valeur sélective de l'individu et celle-ci devrait donc se trouver être sélectionnée par le processus de la sélection naturelle. Ce modèle de base établi tout d'abord verbalement par Trivers et Willard (1973) sera par la suite modélisé et démontré mathématiquement au sein de nombreux articles et livres, dont on retiendra en particulier celui de Charnov (1982). Dans cette monographie, Charnov établie en effet pour la première fois le lien existant entre les différentes aires de recherches touchant à l'allocation selon les sexes. Il y montre comment, par une même approche théorique et l'utilisation de concepts et de modèles mathématique identiques, il est possible de répondre à toutes les questions touchant à ce large domaine de recherche. C'est sans doute dans cet ouvrage que réside la naissance de notre vision actuelle de la théorie de l'allocation selon les sexes.

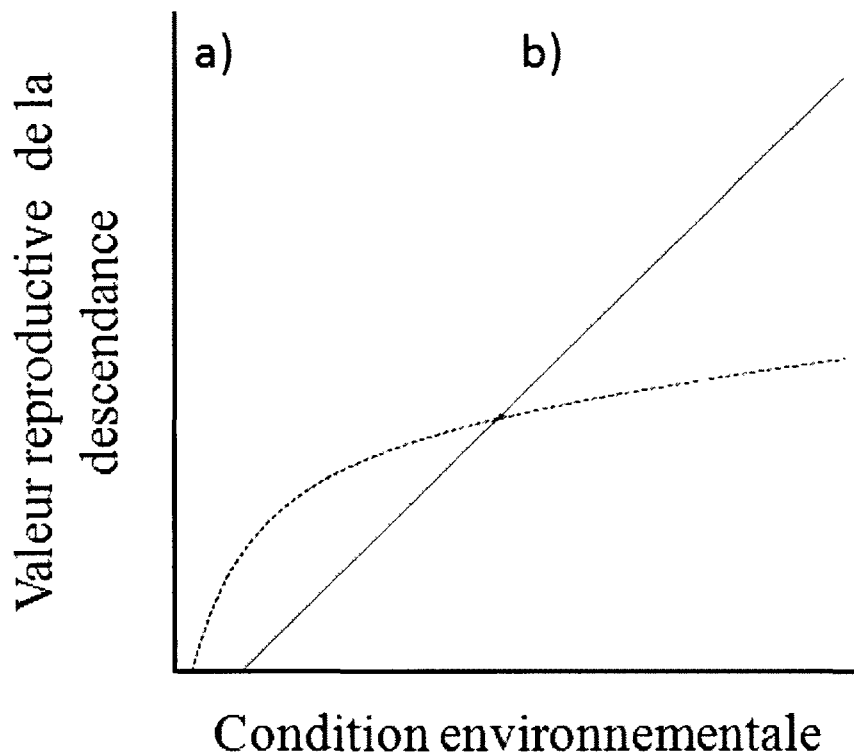


Figure 1. Relation attendue, dans un système tel que défini par Trivers et Willard (1973), entre la condition environnementale et la valeur reproductive d'un fils (ligne pleine) ou d'une fille (ligne pointillée).

La variance de la valeur reproductive d'un fils est supérieure et plus fortement corrélée à la condition environnementale dans laquelle il se développe, que celle d'une fille. Dans l'article de Trivers et Willard (1973), la condition de la mère tient lieu et place à la condition environnementale. Ainsi, a) une mère en relative moins bonne condition aura un intérêt en termes de retour en valeur reproductive à produire majoritairement des filles, alors que b) une mère en relative bonne condition aura intérêt à produire majoritairement des fils.

d. Le déterminisme du sexe : réalité évolutive ou fiction ?

Depuis 1973, l'argumentation à la base de l'hypothèse de Trivers et Willard a pu être appliquée avec un grand succès à la fois à un très grand nombre d'organismes, et en réponse à de multiples facteurs environnementaux. L'hypothèse de Trivers et Willard a ainsi permis d'expliquer : (i) pourquoi des individus ajustaient le sexe-ratio de leur descendance en réponse à une multitude de facteurs allant de la qualité du partenaire (p. ex. chez les oiseaux : Sheldon et al. 1999), à la taille de l'hôte dans lequel les œufs sont pondus (p. ex. guêpes parasitoïdes : King 1993, Godfray 1994), (ii) l'existence d'espèces où le sexe est déterminé par l'environnement et non par les parents (p. ex. crevettes : Bulnheim 1967, 1968, poissons : Conover et Kinard 1981) et, (iii) les changements de sexe d'individus au cours de leur vie (p. ex. poissons : Warner 1982, crevettes : Charnov et al. 1978). Dans chacun de ces cas de figure, la logique développée par Trivers et Willard (1973) est à la base d'une seule et unique argumentation (Charnov 1982). Ainsi, la seule chose qui varie est la manière dont est appréhendée la « condition environnementale » (cf. Figure 1, Charnov 1982). Celle-ci pouvant, à titre d'exemple, aussi bien s'appréhender sous la forme d'une mesure phénotypique liée à la condition de la mère, qu'à la proportion d'individus arborant certaines caractéristiques prédéfinies au sein d'une population.

L'étude des biais de sexe-ratio a fortement concouru à appuyer les théories évolutives en permettant de prédire, avec une grande finesse, le sexe-ratio d'une descendance (Godfray et Werren 1996, West 2009). C'est le cas par exemple de très nombreuses études portant sur les insectes haplo-diploïdes. Chez ces espèces, la femelle peut en effet facilement contrôler le sexe-ratio de sa descendance en ajustant la proportion des œufs fécondés vis-à-vis des œufs non fécondés (p. ex. Charnov et Bull 1977, Herre 1987). Ainsi, chez les guêpes parasitoïdes, plusieurs études ont pu illustrer à quel point les femelles étaient capables d'exercer ce contrôle, que ce soit en fonction des caractéristiques des parents, de l'environnement et/ou des caractéristiques de l'hôte (p. ex. King 1993b, Godfray 1994, West et Sheldon 2002). Les expériences sur *Lariophagus distinguendus* en sont sans doute l'un des plus beaux exemples

(van den Assem 1971, Charnov et al. 1981). Il s'agit d'une petite guêpe parasitoïde d'un à trois millimètres de longueur et qui pond ses œufs dans la larve du Charançon du blé (*Sitophilus granarius*). Plusieurs expériences ont en effet montré comment cette espèce était capable d'ajuster, avec une grande précision, le sexe-ratio de sa progéniture en fonction de la taille de l'hôte dans lequel elle pond (p. ex. van den Assem 1971, Charnov et al. 1981).

Contrairement à ce type d'insectes, le déterminisme du sexe chez les oiseaux et les mammifères est lié à l'hétérogamie chromosomique. Depuis longtemps ce déterminisme chromosomique du sexe a été vu comme un mécanisme empêchant le contrôle adaptatif du sexe-ratio de sa descendance par l'individu (Williams 1979), ou alors le limitant très fortement (Charnov 1982, Bull 1983). Toutefois, depuis les années 90, cette vision strictement mendélienne de l'allocation des sexes s'est vu totalement remise en question par les nombreux exemples illustrant le contrôle que pouvait avoir certains individus sur le sexe-ratio de leur descendance (p. ex. mammifères : Clutton-Brock et Iason 1986 ; oiseaux : Sheldon 1998). Ainsi, Komdeur et ses collaborateurs ont pu montrer que la Fauvette des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis*) était capable de faire varier le pourcentage de mâles au sein de leurs nichées entre 10% et 90% en fonction des conditions environnementales (Komdeur 1996, Komdeur et al. 1997, Komdeur 1998, Komdeur et Pen 2002). À peu près au même moment, chez la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) et le Gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*), Sheldon et ses collaborateurs montraient la capacité des femelles à ajuster le sexe de leur descendance en fonction de l'attractivité du mâle avec lequel elles se reproduisaient (voir aussi Burley 1981) ; celles-ci produisant une plus forte proportion de fils lorsqu'elles étaient accouplées avec les mâles présentant la tache frontale blanche la plus grande (Ellegren et al. 1996), ou bien le plumage émettant le plus fortement dans l'ultra-violet (Sheldon et al. 1999). Chez les mammifères, Clutton-Brock et ses collaborateurs ont pu montrer chez le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) que les biches ajustaient le sexe-ratio de leur descendance, celui-ci pouvant varier par exemple en fonction du rang social de la mère (Clutton-Brock et al. 1984, 1986). Les recherches portant sur les oiseaux et les mammifères ont toutefois depuis

également rapporté des résultats fréquemment équivoques (p. ex. Albrecht 2000 vs. Johnson et al. 2005; Weatherhead 1983 vs. Weatherhead 2009; Howe 1977 vs. Maddox et Weatherhead 2009 ; Wauters et al. 1995 vs. Hewison et Gaillard 1996) et qui font planer, encore à l'heure actuelle, un doute quant à la représentativité des études publiées sur le sujet (Festa-Bianchet 1996, Palmer 2000). Ainsi, bien que plusieurs études aient déjà supporté les prédictions de Trivers et Willard (1973), plusieurs autres n'ont pu mettre en évidence les relations attendues, ou bien même, ont obtenu des relations inverses (p. ex. Wauters et al. 1995, Hewison et Gaillard 1996). Depuis la mise en place par Fisher (1930) du principe d'investissement égal, le potentiel de manipulation adaptative du sexe-ratio de sa progéniture par un individu est certes devenu l'un des sujets les plus étudiés en écologie évolutive (West 2009), mais aussi l'un des sujets parmi les plus controversés, en particulier chez les oiseaux et les mammifères (Charnov 1982).

2. Objectifs

L'objectif principal de cette thèse est de mettre en évidence, principalement par la prise en compte des interactions entre la condition des individus et leur environnement, la capacité qu'ont les femelles Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) à moduler le sexe-ratio de leurs nichées et comment ces effets individuels peuvent être influencés fortement par l'environnement. Plus spécifiquement, j'ai analysé dans un premier temps les patrons d'allocation selon le sexe au niveau de l'ensemble de la population étudiée, puis au niveau de l'individu. J'ai par la suite intégré aux effets de l'hétérogénéité individuelle sur l'allocation selon le sexe, la possibilité de l'existence d'interactions entre les caractéristiques individuelles et les variations de l'environnement auquel les individus se trouvent confrontés, et cela, tant dans le temps, que dans l'espace.

3. Intérêt du projet

Un très grand nombre d'études portant sur l'allocation selon le sexe et/ou les biais de sexe-ratio ont été réalisées chez les oiseaux (West 2009). Comme nous l'avons vu précédemment, certaines ont apporté des résultats probants et soutenu l'hypothèse de Trivers et Willard. D'autres, par la suite, sont néanmoins venues remettre en question certains de ces résultats, ou du moins l'analyse qui en était tirée (p. ex. Maddox et Weatherhead 2009, 2010). Toutefois, bien que la majorité de ces recherches ait été menée en populations naturelles, il est surprenant de voir à quel point celles-ci ont fréquemment négligé l'importance que pouvait avoir les fluctuations environnementales sur l'expression de l'hétérogénéité individuelle vis-à-vis des stratégies de reproduction et donc, sur les résultats obtenus (mais voir Kruuk et al. 1999a). Les conditions environnementales sont pourtant connues pour avoir un effet important sur les stratégies de reproduction des individus (Roff 2002, Stearns 1992). Ainsi, alors que les débats sur la capacité des oiseaux à agir sur le sexe de leurs oisillons ont toujours lieu, cette question primordiale de l'effet de l'environnement est demeurée étonnement éludée, ou alors seulement discutée de manière périphérique (p. ex. Radford et Blakey 2000). L'hypothèse de Trivers et Willard se généralise pourtant aux fluctuations de l'environnement dans lequel la descendance est conçue et la condition de la mère n'en est qu'une des nombreuses formes possibles (Charnov 1982). Ce n'est ainsi, non pas la condition de la mère qui est centrale aux hypothèses de Trivers et Willard, mais plutôt, peut-on penser, sa capacité et/ou l'avantage que celle-ci peut avoir, à fournir un environnement de qualité à sa descendance.

L'importance que peut avoir l'environnement sur les dynamiques d'allocations selon les sexes a déjà pu être mise en évidence chez les mammifères (Kruuk et al. 1999). Chez les oiseaux, cela a également pu être mis en évidence, bien que de manière détournée, dans au moins deux études expérimentales (Nager et al. 1999, Kalmbach et al. 2001). Nager et al. (1999) ont manipulé la condition de plusieurs femelles Goéland brun (*Larus fuscus*) et examiné les

conséquences que cela pouvait avoir sur la survie de leurs oisillons et sur le sexe-ratio de leurs descendances. La condition de la mère fut réduite expérimentalement par un retrait successif des œufs pondus, ce qui obligeait la femelle à toujours pondre de nouveaux œufs, comportement dont le coût se reflétait dans la masse de plus en plus faible des œufs pondus. Parallèlement, la condition d'un autre groupe de mères fut augmentée par des apports en nourriture. Les auteurs observèrent que la diminution de la condition des mères, au fur et à mesure du retrait des œufs pondus, engendrait une diminution de la survie des oisillons mâles, mais non de celle des oisillons femelles (Figure 2a). Tel que prévu par Trivers et Willard (1973), les femelles dont la condition était expérimentalement diminuée donnèrent naissance à de plus en plus d'oisillons femelles au fur et à mesure de l'allongement de la séquence de ponte (Figure 2c), alors que les femelles qui étaient supplémentées en nourriture et qui ne voyaient pas de survie différentielle s'établir entre oisillons mâles et femelles (Figure 2b), n'exprimèrent aucune variation dans le sexe-ratio de leur descendance (Figure 2c). Une expérience similaire a été menée par Kalmbach et al. (2001) chez le Grand Labbe (*Stercorarius skua*), une espèce où la femelle est le sexe le plus coûteux à produire et des résultats similaires furent obtenus. Dans ce cas de figure, les auteurs observèrent une augmentation du nombre d'oisillons mâles au long de la séquence de ponte, là encore uniquement chez les femelles non supplémentées. En faisant varier les contraintes environnementales (c.-à-d. la quantité de nourriture disponible), ces auteurs ont ainsi montré à quel point la même manipulation de retrait des œufs pouvait, ou non, affecter les stratégies d'allocation des femelles. Bien que ces deux études ne soient pas passées inaperçues (elles sont citées à elles deux 249 fois selon une recherche sur Google Scholar en date du 28 décembre 2010), leurs conséquences sur notre compréhension des résultats observés en populations naturelles ont été jusqu'à présent relativement négligées et une question primordiale demeure : dans quelle mesure l'influence de l'hétérogénéité individuelle sur l'allocation selon le sexe peut-elle varier, en conditions naturelles, en fonction des conditions environnementales auxquelles doivent faire face les individus (Figure 3)?

L'intérêt de ce projet est ainsi de permettre une première approche du rôle des interactions entre les individus et leurs environnements dans les variations de biais d'allocation selon le

sexe observables en nature. Un système d'étude composé de très nombreux niohoirs à Hirondelle bicolore et réparti sur une large aire d'étude a permis d'obtenir un échantillon parmi les plus grands jamais utilisés dans ce type de recherche. Les données récoltées ont ainsi pu être analysées de manière fiable et être discutées dans un contexte de variations spatio-temporelles de l'environnement.

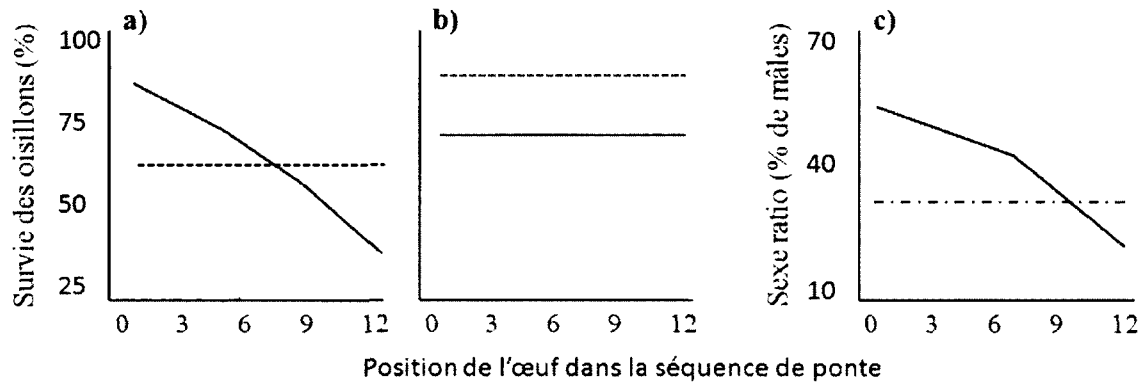


Figure 2. Effet de la condition de la mère (manipulée par un retrait successif des œufs au fur et à mesure de la séquence de ponte) sur la survie des oisillons mâles et femelles, ainsi que sur le sexe-ratio à l'éclosion chez le Goéland brun (*Larus fuscus*).

a) Cas où les parents n'ont pas accès à de la nourriture supplémentaire, la survie des oisillons mâles (ligne pleine) décline fortement contrairement à celle des oisillons femelles (ligne en tirets) qui reste stable. b) Lorsque les parents ont accès à de la nourriture supplémentaire, la survie des oisillons n'est pas affectée par la position de l'œuf dans la séquence de ponte et cela, quelque soit le sexe de l'oisillon (oisillons mâles = ligne pleine, oisillons femelles = ligne en tirets). c) Le sexe-ratio des nichées provenant des individus non supplémentés en nourriture devient de plus en plus biaisé en faveur des femelles (ligne pleine), celui des individus supplémentés ne varie en revanche aucunement avec la séquence de ponte (ligne en tiret-pointillés). (Modifié de Nager et al. 1999).

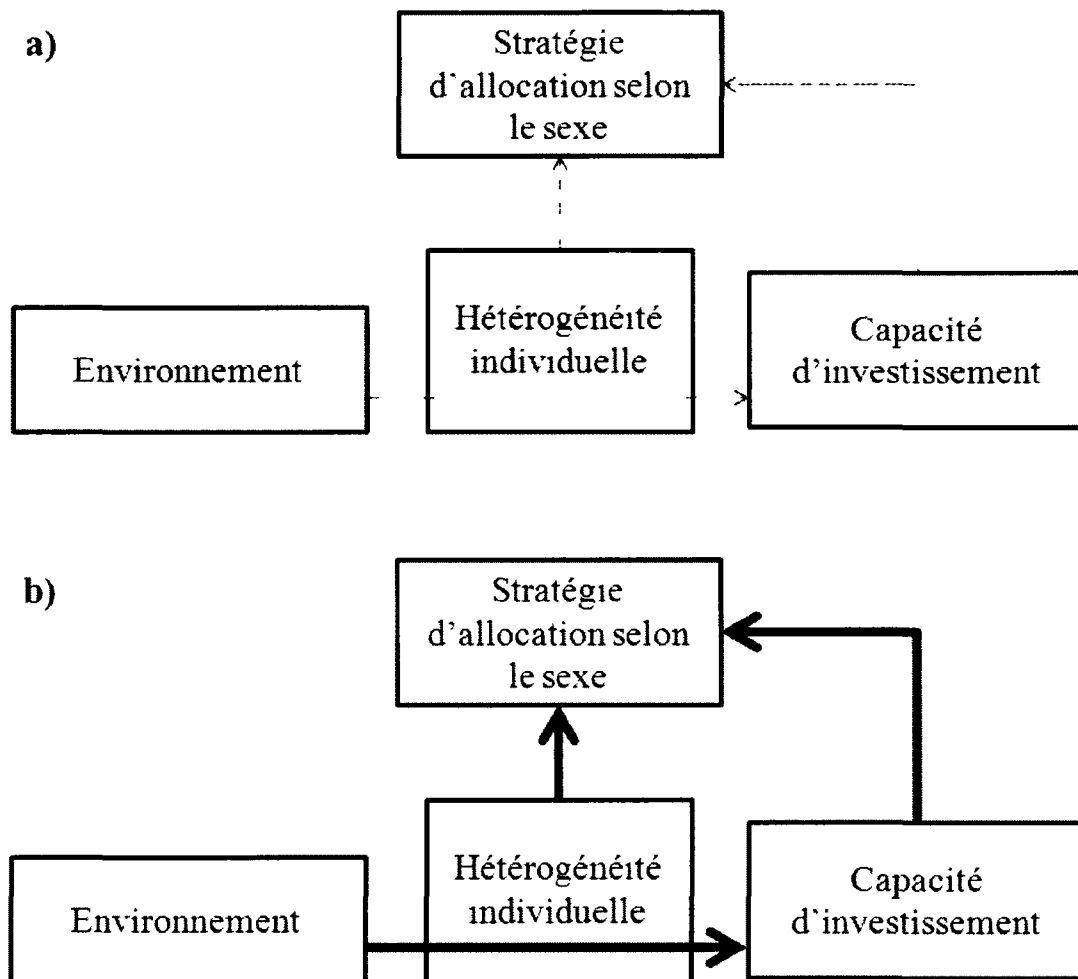


Figure 3. Importance de l'environnement dans l'expression de l'hétérogénéité individuelle et dans leurs effets conjoints sur les stratégies d'allocation selon le sexe.

a) Cas d'un environnement peu contraignant où l'ensemble des individus disposerait d'une capacité d'investissement plus ou moins identique, on s'attend alors à ce que la mise en évidence de stratégies d'allocation selon le sexe, en fonction des caractéristiques des individus, soit rendue difficile. b) Cas d'un environnement contraignant accroissant les effets des différences interindividuelles et facilitant la mise en évidence de relation entre stratégies d'allocation et caractéristiques individuelles.

4. Méthodologie générale

a. Écologie de l'Hirondelle bicolor

L'Hirondelle bicolor est un passereau migrateur de la famille des Hirundinidae dont la masse varie autour d'une vingtaine de grammes, qui hiverne en Amérique centrale et niche dans une grande partie de l'Amérique du Nord (Robertson et al. 1992). Cette espèce, largement répandue dans le Sud du Québec, se nourrit principalement d'insectes qu'elle chasse en vol entre 0 et 50 mètres d'altitude en patrouillant les airs au-dessus des terres, des lacs et des rivières (Robertson et al. 1992). Elle niche naturellement dans les cavités laissées par les pics, mais s'adapte aussi très facilement aux nichoirs qui sont mis à sa disposition, ce qui facilite grandement l'étude de sa reproduction (Jones 2003). Comme cette espèce est incapable de creuser les cavités dans lesquelles elle niche, une forte compétition pour l'acquisition des sites de ponte a lieu dès l'arrivée des oiseaux sur les zones de reproduction. Cette forte compétition pousse les Hirondelle bicolor à revenir le plus tôt possible sur leur site de nidification (c.-à-d. en mars au Québec), alors même qu'il reste encore bien souvent de la neige au sol. Par la suite, les nids sont activement défendus tant vis-à-vis des compétiteurs interspécifiques, qu'intraspécifiques. Cette compétition pour l'acquisition d'un site de ponte peut d'ailleurs entraîner des blessures et même, dans certains cas, causer la mort. Plus souvent, on observe l'évincement de l'un ou l'autre des individus du couple, ou bien du couple lui-même, et cela tout au long de la période de ponte et de couvaison (Leffelaar et Robertson 1985, Rendell et Robertson 1989, Robertson et Rendell 1990, Rendell 1993).

L'Hirondelle bicolor est une espèce socialement monogame (Leffelaar and Robertson 1986). Elle possède toutefois l'un des plus hauts taux de paternités hors-couples observés chez les oiseaux et ce, tant chez les individus nichant en cavités naturelles qu'en nichoirs (p. ex. Lifjeld et al. 1993, Barber et al. 1996, Kempnaers et al. 1999). Cette caractéristique entraîne une forte variance du succès reproducteur des mâles et en fait donc un modèle de choix pour

l'étude des biais d'allocation selon le sexe (Whittingham et Dunn 2000, Kempenaers et al. 2001). Les copulations ont principalement lieu dans les 5 jours qui précèdent la ponte, mais peuvent parfois commencer plusieurs semaines avant celle-ci (Robertson et al. 1992). Les femelles n'effectuent qu'une ponte par saison de reproduction, à moins que la (ou les) première(s) ponte(s) ait échoué (Rooneem et Robertson 1997). Le nombre d'œufs pondus varie de 2 à 8, le plus souvent entre 4 et 7 (Stutchbury et Robertson 1988). L'incubation débute habituellement lorsque le dernier œuf est pondu. Dans quelques cas, celle-ci peut toutefois débiter un ou deux jours plus tôt ou être retardée, en particulier lors de conditions environnementales défavorables (Zach 1982). La période d'incubation dure de 11 à 19 jours, mais dans la grande majorité du temps se situe entre 14 et 15 jours (Kuerzi 1941). L'envol des jeunes peut se produire entre 15 et 30 jours après l'éclosion, mais à lieu, le plus souvent, lorsque les oisillons sont âgés de 18 à 22 jours (Kuerzi 1941, Winkler 1993). La capacité des Hirondelle bicoloré à agir sur le sexe-ratio de leurs descendances a déjà pu être mise en évidence ces dernières années (Whittingham et Dunn 2000, Whittingham et al. 2005, Delmore et al. 2008).

Le succès reproducteur de l'Hirondelle bicoloré est fortement dépendant des conditions environnementales auxquelles doivent faire face les individus (McCarty et Winkler 1999b). Cette espèce est ainsi particulièrement sensible aux conditions météorologiques (McCarty et Winkler 1999b), ainsi qu'à l'intensification des pratiques agricoles (Ghilain et Bélisle 2008). Intensification qui, bien souvent, est considérée comme l'une des raisons pouvant expliquer l'actuel déclin de nombreuses populations d'oiseaux (p. ex. -5,7% par an pour les populations d'Hirondelle bicoloré au Québec pour la période 1998-2008, Collins et Downes 2009). L'espérance de vie de l'Hirondelle bicoloré est seulement de 2-3 ans (Butler 1988), principalement en raison de la forte mortalité chez les individus de moins d'1 an. L'âge maximum connu en nature chez cette espèce est de 12 ans (Hussel 1982).

b. Système d'étude

La population d'Hirondelle bicolor sur laquelle repose cette thèse évolue au sein d'un réseau de 400 nichoirs équitablement répartis entre 40 fermes, lesquelles sont distribuées le long d'un gradient d'intensification agricole couvrant une superficie de $\sim 10\,200\text{ km}^2$ dans le Sud du Québec. L'avantage de ce système, en plus d'offrir une population d'étude à une échelle spatiale largement supérieure à celle que l'on rencontre dans la plupart des systèmes d'études de ce type (c.-à-d. $< 100\text{ km}^2$), est donc de couvrir une large gamme de paysages. De plus, le fort taux d'occupation des nichoirs ($\sim 75\%$) rend possible l'obtention rapide d'un important jeu de données et ce, pour chaque saison de reproduction. Ainsi, entre 2004 et 2010, 7922 individus ont pu être bagués, dont 6046 en tant qu'oisillons. Le taux de recapture annuel est respectivement de $\sim 50\%$ et $\sim 5\%$ pour les adultes et les juvéniles.

c. Données récoltées

Chaque année les Hirondelle bicolor utilisant les nichoirs sont capturées, sexées (les adultes morphologiquement et les oisillons à l'aide d'outils de biologie moléculaire au laboratoire), âgées, mesurées (masse, longueur de l'aile, longueur du tarse) et baguées. De plus, pour chaque adulte capturé, la charge parasitaire en acariens et mallophages est estimée. Chaque nichoir est visité tous les 2 jours afin de noter la date de ponte, le nombre d'œufs pondus, la date d'éclosion, le nombre d'œufs éclos, le nombre de jeunes à l'envol et la croissance en masse des oisillons. Le paysage autour de chaque nichoir est caractérisé à différentes échelles spatiales à l'aide d'un système d'information géographique dont les couches d'informations proviennent d'images satellitaires Landsat-7 (pixel = $25\text{ m} \times 25\text{ m}$) classifiées par le Service canadien de la faune (Environnement Canada), d'orthophotoplans (1 : 20 000) et de la base de données des cultures assurées de la Financière agricole du Québec. Cette caractérisation est révisée et validée annuellement par des relevés sur le terrain. Les données présentées dans cette thèse portent, majoritairement, sur les années 2006-2008.

5. Structure de la thèse

Le **chapitre I** de cette thèse explore les biais de sexe-ratio présents au sein de la population d'étude et vérifie l'hypothèse d'une manipulation adaptative du sexe-ratio des nichées produites par les femelles en fonction de leur âge, de leur masse et de leur charge parasitaire. Chez l'Hirondelle bicolore, une mère en bonne condition aura intérêt à produire une nichée biaisée envers une surproduction de mâles. Les résultats obtenus soutiennent cette hypothèse, mais montrent à quel point la mise en évidence de celle-ci est très largement sous la dépendance de la qualité de la saison de reproduction. Lorsque les conditions environnementales semblent particulièrement peu contraignantes, les mères agissent toutes plus ou moins de la même façon. En revanche, lors des années où la reproduction est plus difficile, l'hétérogénéité présente entre les individus s'exprime pleinement et les variations dans les biais de sexe-ratio observées y sont nettement marquées. Par exemple, alors que les biais de sexe-ratio envers la production de filles observés chez les jeunes femelles primo-reproductives, c'est-à-dire âgées de 2 ans, sont très fortement marqués lors des saisons de reproduction difficiles, l'effet de l'âge de la mère sur le sexe-ratio de la nichée disparaît totalement lorsque la saison de reproduction est particulièrement bonne.

Le **chapitre II** évalue les effets de cette variabilité entre saisons de reproduction sur l'investissement parental réalisé par les mères, en fonction à la fois de leur âge et du sexe des oisillons qu'elles produisent. En utilisant la masse asymptotique des oisillons mesurée à 12 jours et l'âge de la mère, l'objectif de ce chapitre est de faire le lien entre environnement, hétérogénéité individuelle, capacité d'investissement et stratégie d'allocation selon le sexe, tel que proposé dans la Figure 3. Les résultats obtenus soutiennent notre hypothèse de l'importance de la capacité d'investissement des individus dans les choix d'allocations des sexes, ainsi que de leurs variations observées en nature. En comparant les masses des oisillons mâles à celles des oisillons femelles, nous montrons également à travers ce chapitre comment

les jeunes femelles maintiennent la qualité de leurs fils, au détriment de celle de leurs filles, maximisant sans doute ainsi leur retour en valeur reproductive.

Alors que l'importance de la qualité de la saison de reproduction sur l'expression de l'influence de l'hétérogénéité individuelle sur l'allocation selon le sexe a été mise en évidence au sein des chapitres précédents, **le chapitre III** s'intéresse à vérifier si l'hétérogénéité environnementale, exprimée au niveau du paysage cette fois, peut jouer un rôle similaire. En s'intéressant au paysage agricole, l'article présenté dans ce chapitre cherche à la fois : (i) à montrer l'importance que peut avoir le paysage dans les stratégies d'allocation des sexes observées en nature (et donc aussi dans la capacité d'un chercheur à détecter, ou non, l'existence de biais d'allocation selon le sexe au sein de sa population d'étude) mais aussi, (ii) à appliquer les concepts d'écologie évolutive aux questions primordiales de conservation de la biodiversité. L'agriculture et l'intensification des pratiques agricoles sont en effet actuellement considérées comme un changement global majeur et donc, comme l'un des grands enjeux de conservation de la biodiversité du XXI^{ème} siècle (p. ex. Le Roux et al. 2008). Compte tenu des résultats des précédents chapitres, je m'attendais à ce que les paysages les plus intensifs, souvent considérés comme étant de piètre qualité, voient une surexpression de l'hétérogénéité individuelle et donc, des biais de sexe-ratio plus extrêmes. Bien que les résultats obtenus confirment sans ambiguïté le rôle primordial que peut jouer le paysage dans notre capacité à détecter l'existence de biais de sexe-ratio, le sens des effets observés est quant à lui surprenant. En effet, plutôt que d'accroître l'hétérogénéité entre les individus, l'intensification des pratiques agricoles agit comme le ferait un milieu dit « de bonne qualité ». La condition des femelles n'a ainsi que peu d'effet sur le sexe-ratio des nichées produites dans ce type de milieu où pourtant, plus tard en saison, celles-ci peineront à élever leurs oisillons. Bien que surprenant, ces résultats soutiennent l'hypothèse déjà posée par une précédente étude publiée sur notre système et selon laquelle les zones d'agricultures intensives agiraient comme de véritables trappes écologiques pour l'Hirondelle bicolore.

La conclusion de ce travail revient sur l'importance primordiale de ces interactions entre les caractéristiques des mères et celles de leur environnement.

CHAPITRE I : HÉTÉROGÉNÉITÉ INDIVIDUELLE & INFLUENCE DES SAISONS DE REPRODUCTION

**ARTICLE: DETERMINANTS OF SEX ALLOCATION VARY WITH BREEDING
SEASON QUALITY IN TREE SWALLOWS**

Renaud Baeta, Marc Bélisle et Dany Garant

Description et contribution

Le manuscrit présenté ci-après analyse les variations de sexe-ratio des oisillons produits par les femelles d'Hirondelle bicoloré en fonction de leur âge, de leur masse corporelle, de leur charge parasitaire, ainsi que de la qualité de la saison de reproduction. Les résultats obtenus supportent l'hypothèse selon laquelle la condition des femelles est positivement corrélée avec la production d'oisillons mâles. Cet article supporte également l'hypothèse selon laquelle la mise en évidence de relations entre les caractéristiques de la mère et sexe-ratio de la nichée, dépend grandement des caractéristiques de la saison de reproduction. Le rôle clé des variations temporelles dans notre compréhension des biais de sexe-ratio observés en populations naturelles a ainsi pu être mis en évidence. L'idée de l'article a été développée lors de divers échanges avec le Prof. Dany Garant. J'ai contribué à la récolte de données lors de 3 saisons de

terrain, ainsi qu'aux travaux de laboratoire (extraction de l'ADN et sexage moléculaire). J'ai également réalisé l'ensemble des analyses statistiques et rédigé l'article. La production de cet article a été effectuée sous la direction du Prof. Dany Garant et du Prof. Marc Bélisle qui ont tous deux apporté leurs conseils et révisé différentes versions du manuscrit.

Determinants of sex allocation vary with breeding season quality in tree swallows

Par

BAETA, RENAUD¹, BÉLISLE, MARC¹ & GARANT, DANY¹

Soumis le 20/04/2011 à *Oikos*.

¹Département de biologie, Université de Sherbrooke, Québec, J1K 2R1, Canada

Corresponding author: Renaud Baeta

Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Qc,
J1K 2R1 Canada. Tel. 819 821 8000 ext. 66008

Email: Renaud.Baeta@USherbrooke.ca

Abstract

Sex-ratio theory predicts that if the costs and benefits of producing sons or daughters differ, selection should favour individuals with the capacity to bias their offspring sex-ratio accordingly. Yet, whereas adaptive maternal sex allocation has been convincingly established in haplodiploid insects, studies conducted in birds and mammals have generally provided equivocal results. Here we assessed the importance of taking into account environmental heterogeneity to explain apparently conflicting results. We collected a large data-set ($n = 603$ broods) over three contrasted breeding seasons (2006-2008) to examine how primary brood sex-ratio varies according to mother characteristics in a wild population of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). Overall, we found that females consistently biased their brood sex-ratio toward daughters (57%). This bias was linked to various indicators of mother condition (age, feather parasites, body mass) depending on year. Importantly, our results indicated significant inter-annual variation in female sex allocation choice, with females adjusting their brood sex-ratio according to breeding season quality. Our results thus suggest that taking into account environmental heterogeneity and their effects on breeding parameters should help understanding maternal sex allocation in wild animal populations.

Keywords: Environmental heterogeneity, maternal condition, primary sex-ratio, *Tachycineta bicolor*, tree swallow.

Introduction

Males experience a greater variance in reproductive success than females in many mating systems (Trivers and Willard 1973). This is particularly true in polygynous mammals (Trivers and Willard 1973) and in socially monogamous birds where extra-pair paternities are widespread (Whittingham and Dunn 2005 for a review). In such systems, for a given unit of parental investment, a high quality son has thus the potential to mate with several females, to produce more offspring and to provide greater fitness returns to parents than high quality daughters (Trivers and Willard 1973).

When the relative fitness costs and benefits of producing sons or daughters differ, selection should favour individuals with the capacity to bias their offspring sex-ratio towards the sex that provides the greatest fitness return (Trivers and Willard 1973). Thus while adult females in better condition may gain some fitness benefits by producing high quality sons, females in poorer condition may in turn improve their fitness by investing in daughters rather than in poor quality sons. Several factors may, however, influence the relative reproductive value of sons and daughters, including the quality of their genes (Foerster et al. 2003) and parental care they receive (Clutton-Brock 1991). In birds and mammals, there is a growing body of evidence indicating that gene quality and parental care will influence the phenotypic quality of offspring and their eventual performance later in life (Lindström 1999), sometimes with different outcomes depending on sexes (Kruuk et al. 1999b; Wilkin and Sheldon 2009).

Maternal sex allocation has been convincingly established in haplodiploid insects where females can easily control their offspring sex-ratio by adjusting the proportion of fertilized eggs (e.g., Charnov and Bull 1977). Moreover, numerous studies on haplodiploid parasitoid wasps, for example, showed that females can exert this control over their offspring sex-ratio according to parental, environmental, and host characteristics (e.g., reviewed by King 1987). The mechanism - or mechanisms - by which maternal sex allocation may operate in mammals are however much less clear (West and Sheldon 2004) and studies addressing the determinants

of sex-ratio variation in mammals have yielded equivocal results leading to a lack of general interpretation (Hewison and Gaillard 1999). In birds, despite the potential for offspring sex control due to female heterogamety (Krackow 1995), studies have again provided mixed results regarding the determinants of maternal sex allocation. Indeed, while some studies found that primary sex-ratio was adaptively associated with various traits or ecological factors, like brood status (e.g., primary brood vs. secondary brood), hatching date, resource abundance, paternal and maternal traits, or need for helpers (reviewed in Sheldon 1998, West and Sheldon 2002), many others failed to find such relationships (e.g., Radford and Blackey 2000, Ewen et al. 2004).

The inconsistencies found among studies addressing the ecological determinants of maternal sex allocation in birds and mammals may stem from several factors. For instance, the influence of explanatory variables on offspring sex-ratio has frequently been measured using small data samples, leading to a lack of statistical power (Palmer 2000). Moreover, studies were typically based on data collected over a single year, which may have presented good or bad overall breeding conditions. Even when studies were performed over multiple years, they rarely controlled for environmental heterogeneity when measuring the effects of different variables over several breeding seasons (but see Kruuk et al. 1999). For example, Radford and Blackey (2000) found a significant relationship between laying date and brood sex-ratio in only one of five years (a seasonal increase in sex-ratio toward males) and argued that the influence of laying date may vary according to environmental conditions, such as food availability. An alternative explanation for apparently variable results may be that the effects of individual heterogeneity on maternal sex allocation are also context dependent. Under favourable environmental conditions, the expected differences in parental quality among individuals may remain undetected because most individuals may manage to reproduce more or less equally (Gebhardt-Henrich and van Noordwijk, 1991). Under poor environmental conditions, however, the effects of individual heterogeneity may become more apparent and result in greater variation among individuals in the relative costs of reproduction (Barbaud and Weimerskirch 2005). Hence, individual breeding investment ability can be greatly affected by current and past environmental conditions (e.g. Barbaud and Weimerskirch 2005) and the

strength of this effect may vary according to individual heterogeneity. Yet, in cases where inconsistencies in sex allocation were found among years, the possible interactions between individual breeding investment ability, as measured through condition indexes, and environmental conditions were usually neglected or impossible to control for (e.g., Radford and Blakey 2000, Maddox and Weatherhead 2009). We suggest that an approach integrating both individual and environmental heterogeneity across populations or years is potentially fruitful in order to better understand maternal sex-ratio allocation and its variation in natural populations.

In this study we use a large data set collected over multiple years to examine variation in primary brood sex-ratio in a wild population of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). Tree swallows are socially monogamous passerines with one of the highest levels of extra-pair paternity documented in birds (reviewed in Barber et al. 1996) that results in highly variable male reproductive success (Kempnaers et al. 2001). Moreover, maternal condition in this species has been previously shown to influence positively the condition of male offspring (Whittingham and Dunn 2000) and juveniles in better condition are known to survive and recruit better than others in the breeding population (McCarty 2001). In addition, Whittingham and Dunn (2000) shown that maternal condition may influence sex-ratio in this species (see also Whittingham et al. 2005). Thus, in this study we were specifically interested to examine how such effects - if they are verified in our study system - may fluctuate under contrasting breeding seasons.

Material and Methods

Study location and sampling scheme

We monitored the breeding activities of tree swallows (*Tachycineta bicolor*, Vieillot 1808) nesting in a network composed of 400 nest-boxes distributed equally among 40 farms over an

area of $\approx 10\,200\text{ km}^2$ in southern Québec, Canada, since 2004 (see Ghilain and Bélisle 2008 for details). The data used in this study originate from the first three years during which we blood sampled birds, and thereby were able to sex offspring, namely 2006-2008. Specifically, we monitored all nest-boxes in this system from nest building until all nestlings have fledged. Precipitations were recorded with rain-gauge placed on each farm. For each nest we recorded laying date (first egg), clutch size, hatching date (first egg), the number of eggs that hatched and the number of fledglings. Breeding females were trapped in their nest-boxes halfway throughout incubation. Each female was ringed and its body mass recorded ($\pm 0.1\text{g}$). As an index of parasite load in adult birds, we counted the number of holes and eggs made by feather mites in the two outer tail feathers (e.g., Whittingham and Dunn 2000). We determined the sex of adult birds directly in the field based on the presence of a brood patch. Adult females were classified as second-year (SY) or as after second-year (ASY) according to plumage coloration (Hussell 1983). We weighed nestlings ($\pm 0.01\text{g}$) at two days old and used this measure to infer laying order (Clotfelter et al. 2000). Blood or tissue samples were collected for egg/offspring sex determination. Blood samples of each nestling (12 days old) were taken from the brachial vein and transferred to a qualitative P8 grade filter paper (Fisher Scientific), air-dried and individually stored in hermetically sealed plastic bags at room temperature until DNA extraction. For nestlings that died before sampling, or for un-hatched eggs with embryos, we used tissue as the source of DNA. These tissues were stored at -20°C until DNA extraction.

DNA extraction and molecular sexing

DNA extractions were carried out from a 25mm^2 piece of filter paper impregnated with blood and from tissue samples. In both cases, we used a proteinase K overnight digestion at 60°C followed by NaCl extraction as detailed in Aljanabi and Martinez (1997). All nestlings and embryos were sexed by PCR amplification of a part of the chromo-helicase-DNA binding gene (CHD) on the sex chromosomes, using the P2 and P8 primers (Griffiths et al. 1998). The final PCRs were carried out in a total volume of $20\mu\text{L}$. Conditions were as follows: 8mM Tris-HCl (pH 9.0), 40mM KCl, 3.0 mM MgCl_2 , 0.008 mg BSA, $80\ \mu\text{M}$ dNTPs, 500mM of each

primer, 2U AmpliTaq Gold (Applied Biosystems) and 20-40 ng DNA template. Reactions were performed using a GeneAmp 9700 thermalcycler (Applied Biosystems) with the following temperature profile: initial denaturation at 95°C for 6 min, 35 cycles of denaturation at 95°C for 1 min, annealing at 52°C for 45 s and template extension at 72°C for 45 s, final annealing and extension at 52°C for 1 min and 72°C for 10 min. In birds, the female is the heterogametic sex, having one W and one Z chromosome, whereas males have two Z chromosomes. Due to the different length of the non coding intron between the CHD-W and the CHD-Z genes, PCR products from females and males were easily separated by electrophoresis on a 3% agarose gel stained with ethidium bromide (Griffiths et al. 1998). PCR products were visualized under UV light (G-Box, Syngene) and scored as follows: two bands as female and one band as male. We also used this molecular technique to verify the sex of 249 adults that were sexed phenotypically in the field and found a perfect match. In this case, sex determination was performed with several assays containing both nestlings and adults.

Statistical analyses

Breeding season heterogeneity

Precipitations recorded between tree swallow arrivals on nest sites and mean laying date were used to contrast years (2006-2008) in terms of weather conditions experienced before and during the period of eggs formation. Variations in precipitations among years were tested with generalized linear mixed model (GLMM) with a normal distribution of errors and identity link function. Farm identity was included as a random term to control for pseudoreplication.

Also, four indicators of breeding season quality were used to contrast years in terms of relative costs and benefits of reproduction for females: (i) mean clutch size (number of eggs), (ii) mean hatching rate (proportion of eggs that hatched), (iii) mean fledging rate (proportion of hatched young that fledged), and (iv) mean overall reproductive success (probability for one egg to give one fledgling). Differences in clutch size among years were tested with GLMM

with a normal distribution of errors and identity link function. Variation in yearly hatching rate, fledging rate and overall reproductive success were tested with GLMMs with binomial errors and logit link function. We accounted for the possible effect of variation in brood sex-ratio among years by including this variable in those models. As brood sex-ratio effect was not significant in any of them, it was dropped from our final models. Female and farm identities were first included as random terms in those models. Because farm effect was not significant in any of them, only female identity was kept as a random term. Models were fitted by REML using GenStat 10.2 (VSN intl.).

Sex-ratio: population level

Offspring sex was scored as 0 for female and 1 for male. Using the individual as the unit of analysis, we tested for sex-ratio deviation from parity at the population level using binomial tests following Wilson and Hardy (2002). We tested for variation in sex-ratio among years using a GLMM with binomial errors and logit link function that included year as a single explanatory factor. We also examined the sex of individuals in relation to both laying order and clutch size in a GLMM. Both models included clutch and female identities as random terms; farm identity was not significant and therefore dropped from the final model. Models were fitted by REML using GenStat 10.2 (VSN intl.).

Sex-ratio: maternal effects

Because sex-ratios are proportions, it is crucial to control for the size of the samples from which the proportions are calculated (Wilson and Hardy 2002). We accordingly modelled primary brood sex-ratio originating from two vectors composed of the number of sons and daughters found in each brood, respectively (Crawley 1993). We fitted GLMMs to those vectors using a quasibinomial error distribution and a logit link function. A quasibinomial error distribution was preferred to a binomial one due to underdispersion in our dataset (Crawley 1993). We first fitted a model including year (2006, 2007 and 2008), female mass (g), female age (SY or ASY), female feather mites (groups of 5 from 0-5 up to 20-25 and then >25 as the last category) to assess the influence of maternal effects on primary brood sex-ratio

over the three years of our study. In order to assess if the influence of maternal effects varied among years, we then fitted a model including all main effects and second-order interactions between female characteristics and year. All models also included hatching date (Julian day) as covariate and female identity as a random term. Sample sizes varied slightly among analyses because it was not always possible to measure every variable for each brood or individual. Models were fitted by the Laplace approximation in the R statistical environment v. 2.9.1 (R Development Core Team 2009) using the lmer function of the lme4 package. We fixed the alpha level at 0.05 for all statistical tests. Study location and sampling scheme

Results

Breeding season heterogeneity

Breeding seasons differed in their quality based on average precipitations ($F_{2,2412} = 37.35$, $p < 0.001$), clutch size ($F_{2,647} = 3.52$, $p = 0.030$), fledging rate ($F_{2,694} = 5.37$, $p = 0.005$), and overall reproductive success ($F_{2,724} = 6.82$, $p = 0.001$). Hatching rate differed marginally among years ($F_{2,739} = 2.63$, $p = 0.073$). All indexes suggest that 2006 was a season of low breeding quality for female tree swallows (Fig. 4 and 5). While 2007 was typical in all aspects, 2008 was characterized by lower precipitations, larger clutch sizes and higher fledging rates, as well as by a greater overall reproductive success (Fig. 4 and 5).

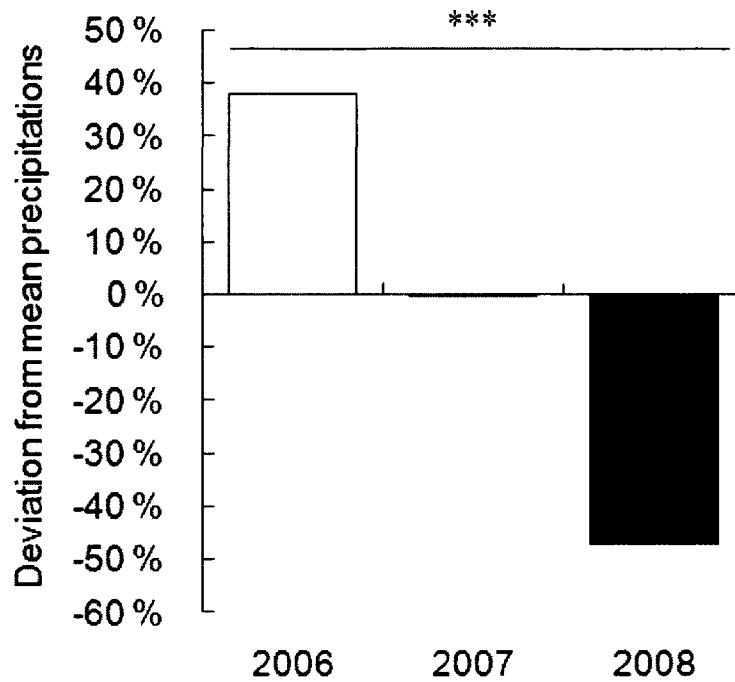


Figure 4. Variations in mean daily precipitations between tree swallow arrivals and mean laying date in our study system, southern Québec, Canada.

Mean value \pm SE among years = 5.370 ± 0.206 (n = 2415); in 2006 = 7.410 ± 0.397 (n = 803); mean value in 2007 = 5.356 ± 0.370 (n = 966); in 2008 = 2.855 ± 0.163 (n = 646). Asterisks indicate significant differences among years as determined by GLMM (***) $p \leq 0.001$.

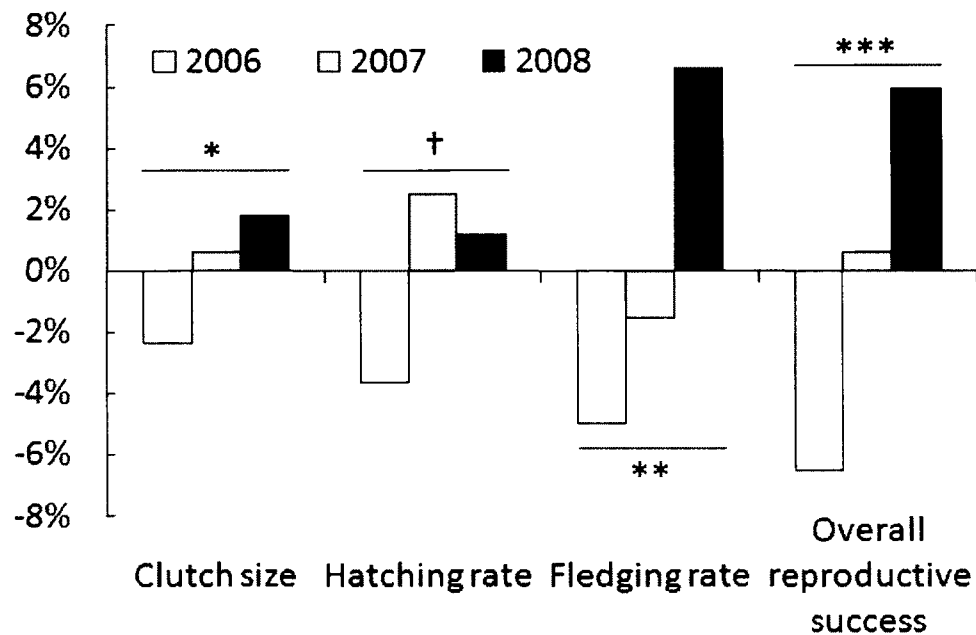


Figure 5. Reproductive parameters of female tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada, 2006-2008.

Back transformed mean value \pm SE across years: clutch size = 5.47 ± 0.06 (n = 927); hatching rate = 0.75 ± 0.03 (n = 927); fledging rate = 0.77 ± 0.03 (n = 705); overall reproductive success = 0.58 ± 0.04 (n = 927). Asterisks indicate significant differences among years as determined by GLMMs ($\dagger p \leq 0.10$ * $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$).

Sex-ratio: population level

We sexed a total of 2474 nestlings from 603 broods over the three breeding seasons (2006: 763; 2007: 840; 2008: 871). Among these nestlings, 43% were males (binomial test vs. 50%, $p < 0.001$) and this biased proportion did not differ across years ($F_{2,1103} = 0.97$, $p = 0.379$) (Fig. 6). Unhatched eggs and nestlings that died before 12 days old ($n = 81$) were also female biased (sex-ratio = 0.36) and deviated from a sex-ratio of 0.50 but not from 0.43 (binomial test, $p = 0.014$ and $p = 0.217$, respectively). The sex of nestlings was not related to either clutch size ($F_{1,366} = 0.54$, $p = 0.465$) or laying order ($F_{1,1950} = 2.01$, $p = 0.157$) ($n = 2117$ nestlings with known laying order).

Sex-ratio: maternal effects

When the influence of female characteristics was not allowed to vary among years, the production of sons decreased with female parasite load but increased with the age of the mother (Table 2). On the other hand, the proportion of sons was not related to female mass or hatching date (Table 2). Allowing the influence of female characteristics to vary among years led to a more complex picture. Indeed, significant interactions were detected between year and hatching date, as well as between year and every female characteristic, suggesting important inter-annual variations in female sex allocation (Table 3). More specifically, the magnitude of the effects of female parasite load and age decreased with breeding season quality, being strongest in 2006 and much less contrasted in 2008 (Fig. 7a, b; Table 3). According to our expectations, female mass was positively related to the production of sons in 2008 (Fig. 7c; Table 3). Unexpectedly, though, female mass was unrelated to sex-ratio in 2006 and negatively related to the production of sons in 2007 (Fig. 7c; Table 3). Finally, hatching date was negatively related to the production of sons in 2006, unrelated in 2007 and positively related to the production of sons in 2008 (Table 3).

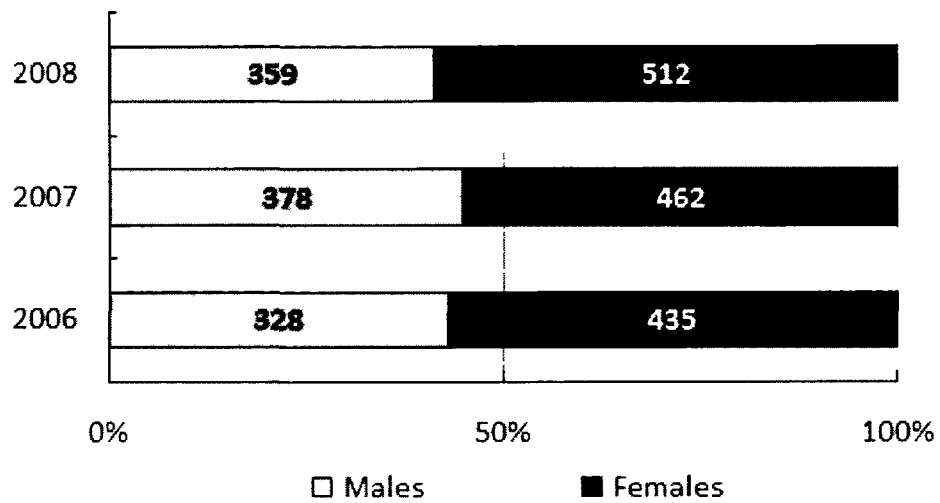


Figure 6. Population primary sex-ratio of tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada.

Proportion and number of males vs. females sexed over three breeding seasons (2006-2008).

Table 2. Effects of female tree swallow characteristics on primary brood sex-ratio.

Results are extracted from a generalized linear mixed model (quasibinomial errors and logit link function) without interaction between year (reference: 2006) and possible determinants of sex allocation. Hatching date (Julian) was included as a fixed effect (to control for within season heterogeneity) and female identity as a random term ($n = 603$ broods). Female age was coded as SY (second-year) or ASY (after second-year) with SY being the reference category.

Fixed effects	Estimates	SE	t-value	p-value
Intercept	-0.127	0.360	-0.35	0.724
year2007	0.048	0.027	1.80	0.073
year2008	-0.095	0.028	-3.42	<0.001
hatching date	-0.001	0.002	-0.63	0.528
feather mite	-0.016	0.002	-9.22	<0.001
female mass	0.003	0.006	0.54	0.591
female age	0.137	0.039	3.48	<0.001

Table 3. Year-dependent effects of female tree swallow characteristics on primary brood sex-ratio.

Results are extracted from a generalized linear mixed model (quasibinomial errors and logit link function) with hatching date included as a fixed effect (to control for within season heterogeneity) and female identity as a random term (n = 603 broods). Effects are presented using 2006 as reference. Female age was coded as SY (second-year) or ASY (after second-year) with SY as reference.

Fixed effects	Estimates	SE	t-value	p-value
Intercept	3.409	0.653	5.23	<0.001
year2007	1.697	0.933	1.82	0.072
year2008	-9.434	0.849	-11.11	<0.001
hatching date	-0.026	0.003	-7.85	<0.001
feather mites	-0.025	0.003	-8.13	<0.001
female age	0.599	0.095	6.29	<0.001
female mass	0.012	0.011	1.10	0.274
feather mites*year2007	0.013	0.005	2.77	0.007
feather mites*year2008	0.016	0.004	3.90	<0.001
female age*year2007	-0.430	0.114	-3.78	<0.001
female age*year2008	-0.446	0.113	-3.94	<0.001
female mass*year2007	-0.127	0.015	-8.35	<0.001
female mass*year2008	0.062	0.015	4.02	<0.001
hatching date*year2007	0.009	0.005	1.91	0.059
hatching date*year2008	0.052	0.004	11.51	<0.001

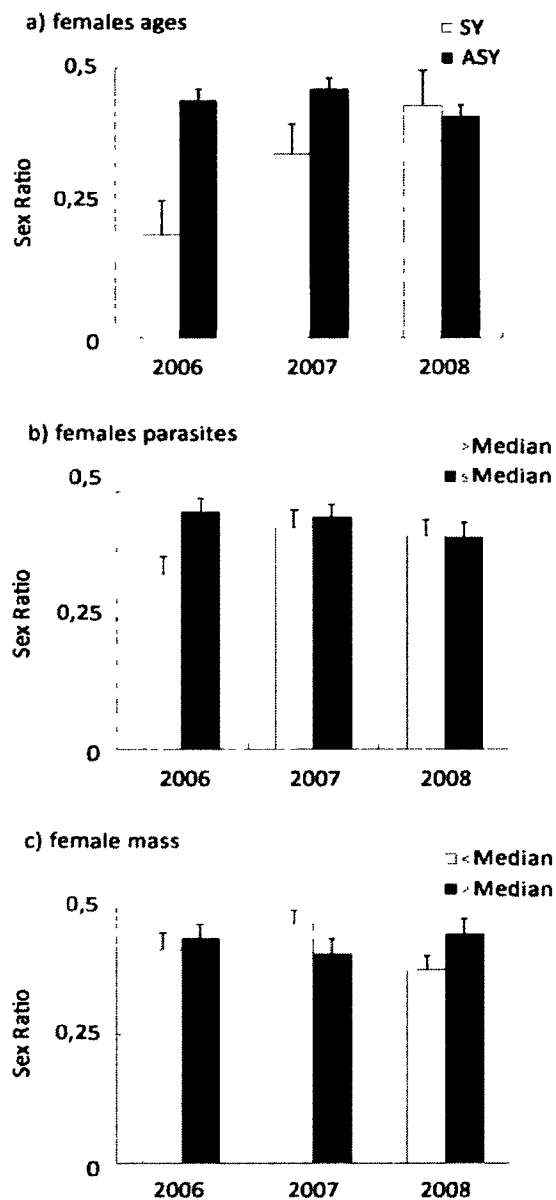


Figure 7. Primary brood sex-ratio (proportion of sons) of tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada, 2006-2008, according to female (a) age (SY: second-year, ASY: after second-year), (b) feather-mite parasite load and (c) body mass on sex-ratio (mean \pm S.E. ; n = 603 broods).

Discussion

Here we used a large data set collected over three years differing in their quality for breeding to examine variation in primary brood sex-ratio in a wild population of tree swallows. We found that (i) primary sex-ratio was highly and consistently biased toward females (57%), (ii) different indicators of female condition varied in their capacity to predict primary sex-ratio when data were analysed over all years combined, and (iii) taking into account breeding season heterogeneity helped explain apparent inconsistencies in female condition – sex-ratio relationships, indicating important inter-annual variation in female sex allocation.

Population level

In our study system the mean primary brood sex-ratio was consistently biased towards females. This result contrasts with previous findings reported in other tree swallow populations where male biased or unbiased sex-ratios were observed. For example, males composed 57% of a population in Wisconsin, USA, in 1998 (Whittingham and Dunn 2000), 51% in the same population in 2001-2002 (Whittingham et al. 2005), and 49% in Ontario, Canada, in 2006 (Delmore et al. 2008). Under poor environmental conditions, the cost of reproduction hypothesis predicts that females should avoid raising sons because they are expected to be unable to bear the associated extra fitness costs (Myers 1978). The fact that tree swallow populations are declining both in Québec (-5.7% per year since 1998; Breeding Bird Survey 2009) and in our study system (-5.8% per year between 2004-2009; own unpublished data) could be symptomatic of poor environmental conditions and thereby potentially explain such a large and constant bias towards female production. Furthermore, using a population genetic model, Wade et al. (2003) showed that female-biased brood sex-ratio can be favoured when there is a sufficiently large difference in male reproductive success among environments. Wade et al. (2003) assume that the evolution of sex-ratio biasing involves simultaneously the action of three evolutionary processes: (i) maternal sex-ratio biasing, which creates a sex difference in gene frequency at birth; (ii) sexual selection, which favours males

from good environments; and (iii) sex-ratio selection, which favours genes in the minority sex. Under particular conditions, such as when there is a high difference among environments in male reproductive success, which seems the case in our system (see Ghilain and Bélisle 2008, for example), their model predicts that both sexual selection and sex-ratio selection can act together to favour female-biased broods.

Individual level

Under relatively poor breeding conditions, young inexperienced females (SY) mainly produced daughters (only 19% of their nestlings were sons in 2006), probably because of the higher costs of raising sons. In nestling tree swallows, males are larger than females (mean \pm SE body mass at 12 days: males = 22.34 ± 0.08 g; females = 21.40 ± 0.06 g; $t = 9.33$, $p < 0.001$, $n = 2258$; see also Whittingham and Dunn 2000) and more likely to die during embryonic development (Whittingham and Dunn 2001). These nestling characteristics, combined with the very high rate of extra-pair paternity documented in this species, present a clear advantage for producing daughters under poor conditions, rather than sons destined to be losers in reproductive competition with other males (Trivers and Willard 1973, Whittingham and Dunn 2000). Hence, young females producing daughters when conditions are unfavorable should both reduce the direct costs of reproduction and improve the probability that their progeny will survive and reproduce. Contrastingly, experienced females (ASY) did not adjust their primary brood sex-ratio according to breeding season heterogeneity. In fact, when breeding conditions were relatively good, differences in sex allocation between ASY and SY females disappeared. These results suggest age differences in parental investment strategy (Blank and Nolan 1983, Saino et al. 2002). Tree swallows show a standard pattern of senescence with an increase in breeding capacity up to four years before it declines, suggesting that young females have a higher future reproductive value than old ones (Robertson and Rendell 2001). As a result, old females are expected to endure the costs of a bad breeding season, allocating resources toward maintaining brood quality. In contrast, young females have higher residual reproductive value due to their higher probability of survival, and thus, would be less likely to sustain significant costs themselves (Stearns 1992).

Female-biased sex-ratios were also positively associated with female parasite load but, as for the age effect, only when breeding conditions were relatively poor. While Whittingham and Dunn (2000) found that female tree swallows with more mite holes in their feathers tended to bias their brood sex-ratio toward females, Delmore et al. (2008) failed to find such a relationship in spite of a larger data set. These two studies were based on one-year data sets and thus had limited leverage to control for the quality of the breeding conditions. Our assessment of the effect of breeding season heterogeneity on sex allocation offers a possible explanation for such apparent inconsistencies and stresses, as for age effects, that the influence of parasite load on sex allocation may be condition dependent.

Relationships between morphological measurements of condition, such as body mass and individual performance or investment ability are likely to be complex (McNamara and Houston 1996). For instance, complex trade-offs must exist between the amount of fat reserves an individual should carry in order to avoid starvation or invest in certain activities and the increased energetic costs and vulnerability to predation implied by carrying such a load (Witter and Cuthill 1993). Accordingly, an individual that can harvest food efficiently is expected to carry less fat reserves than what it could actually accumulate and carry (Sheldon and West 2004). It is therefore not surprising, for example, that in some species dominant individuals carry lower fat reserves than subordinates (Ekman and Lilliendahl 1993). Decision rules involved in trade-offs implying fat reserves are likely to depend on both the state of individuals and environmental conditions (e.g., Witter and Cuthill 1993, McNamara et al. 2001), which makes intuitive interpretation of results involving body mass hazardous. Moreover, few empirical studies have addressed potential interactions between body mass and environmental conditions on individual breeding investment ability, leaving us with no solid basis on which to compare our results regarding female body mass. Whereas all previous studies on tree swallow found a positive relationship between body mass (or indexes derived from body mass) and son production (Whittingham and Dunn 2000, Whittingham et al. 2005, Delmore et al. 2008), we found such a positive relationship only in 2008. Future studies should definitely assess the influence of maternal condition on sex allocation through a series of variables, which could include female body condition indexes, previous reproductive

investment and age, along with environmental variables, and not solely base their evaluation of maternal condition on body mass (McNamara and Houston 1996, Sheldon and West 2004).

Studies have generally failed to replicate previous research reporting skewed sex-ratios in birds and mammals (e.g., Howe 1977 vs. Maddox and Weatherhead 2009, Wauters et al. 1995 vs. Hewison and Gaillard 1996). Our results suggest that apparently ambiguous or equivocal results could be re-assessed by considering environmental heterogeneity in either space or time. Indeed, females are expected to adjust their brood sex-ratio in response to a specific context. Fine-tuning of sex-ratio adjustment is therefore more likely to be detected and understood using such approach.

Acknowledgements

We are grateful to the research assistants who helped collecting data in the field and to the 40 farm owners who allowed us to use their land for our research. We also acknowledge C. Gayet and A. Lessard for their help with laboratory work. This work was supported by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Discovery Grants (DG and MB) and by the Canada Research Chair in Spatial and Landscape Ecology (MB), as well as by the Canadian Foundation for Innovation (DG and MB).

CHAPITRE II : INVESTISSEMENT MATERNEL & BIAIS DE SEXE- RATIO

**ARTICLE: IMPORTANCE OF BREEDING SEASON AND MATERNAL
INVESTMENT IN STUDIES OF SEX-RATIO ADJUSTMENT: A CASE STUDY
USING TREE SWALLOWS**

Renaud Baeta, Marc Bélisle et Dany Garant

Description et contribution

Dans l'article qui suit, je me suis intéressé aux relations entre l'âge des femelles Hironnelle bicolore, la qualité de la saison de reproduction et leur investissement dans leurs descendance en termes de masse des oisillons produits et de sexe-ratio. En se basant sur un important jeu de données, cette étude soutient une prédiction développée par Trivers et Willard (1973) et qui était restée peu vérifiée jusqu'à présent chez les oiseaux. En effet, lorsque les caractéristiques parentales influencent le sexe-ratio d'une nichée, alors l'investissement en ressources entre les oisillons des deux sexes, est lui aussi biaisé. Ma contribution à ce manuscrit fut majeure, j'ai effectué la récolte des données sur le terrain, ainsi que les travaux de laboratoire, j'ai développé l'idée à l'origine de l'article, proposé et effectué l'ensemble des analyses et rédigé le manuscrit. Comme pour l'article précédent, j'ai pu discuter du manuscrit avec les Prof.

Garant et Bélisle qui m'ont apporté leurs conseils et révisé les différentes versions du manuscrit.

***Importance of breeding season and maternal investment in studies of sex-ratio adjustment:
a case study using tree swallows***

Par

BAETA, RENAUD¹, BÉLISLE, MARC¹ & GARANT, DANY¹

Soumis le 11/04/2011 à ***Biology Letters***.

¹ Département de biologie, Université de Sherbrooke, Québec, J1K 2R1, Canada

Corresponding author: Renaud Baeta

Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Qc,
J1K 2R1 Canada. Tel. 819 821 8000 ext. 66008

Email: Renaud.Baeta@USherbrooke.ca

Short title: investment and sex-ratio adjustment

Abstract

The control of primary sex-ratio by vertebrates has become a major focus in biology in recent years. Evolutionary theory predicts that a differential effect of maternal characteristics on the fitness of sons and daughters is an important route whereby selection is expected to favour a bias toward the production of one sex. However, despite experimental evidence for adaptive brood sex-ratio manipulation, support for this prediction remains a major challenge in vertebrates where inconsistencies between correlative studies are frequently reported. Here, we used a large dataset (2230 nestlings over 3 years) from a wild population of tree swallows (*Tachycineta bicolor*) to show that variations in breeding conditions may affect female sex allocation. Our results also suggest that such variation in sex-allocation due to breeding season heterogeneity modifies the relationships between maternal characteristics and maternal investment. Indeed, we detect a positive effect of maternal age on brood sex-ratio only when age also affects offspring condition (in low quality breeding seasons). Importantly, our results indicate that including measures of both breeding season quality and maternal investment may help to better understand sex-allocation pattern in wild vertebrate populations.

Keywords: birds, breeding season heterogeneity, maternal investment, sex-allocation, sex-ratio, tree swallows.

Introduction

Variation in the production of sons and daughters is a key parameter in life-history and evolutionary theory. Theory predicts that when fitness returns of producing sons or daughters vary with environmental or parental characteristics, selection should favour individuals capable of adjusting their offspring sex-ratio accordingly. Given this, the Trivers-Willard hypothesis advocates that if one sex has a greater variance in reproductive success than the other, then mothers in better condition should invest more in one sex, generally males (Trivers and Willard 1973). On the other hand, mothers in poorer condition may improve their fitness by producing daughters rather than poor condition, less competitive sons. Yet, despite an impressive number of studies based on a wide number of species, results obtained from vertebrates are usually equivocal (Cockburn et al. 2002). In birds, the applicability of sex-ratio adjustment theory to empirical contexts has been questioned (Komdeur and Pen 2002) and initial findings are often debated (e.g., Howe 1977 vs. Maddox and Weatherhead 2009), leading to a lack of general interpretation of the phenomenon.

However, most sex-ratio studies focus on the influence of parental characteristics without neither assessing potential variations in breeding season conditions nor the maternal investment in offspring. This simplification of the Trivers-Willard fundamentals can easily become problematic as soon as we consider that relationships between individual characteristics and individual investment are potentially unstable (Sheldon and West 2004). For example, environmental variation may mask age-related differences in female breeding performance, with individual heterogeneity being more obvious under challenging conditions (Laaksonen et al. 2002). Yet, despite its potential importance for elucidating key evolutionary processes, few studies have assessed the interplay among variation in female characteristics, sex-allocation, maternal investment and breeding conditions in the wild.

Here, we investigate the relationship between maternal age and sex-allocation under contrasted breeding seasons in a wild population of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). As

proposed by Trivers and Willard (1973), we hypothesize that sex biases should occur only when maternal characteristics also affect offspring condition.

Material and Methods

(a) Species, study area and sampling

Tree swallows are socially monogamous birds with one of the highest levels of extra-pair paternity (Griffiths et al. 2002). As a consequence, variance in reproductive success of males is higher than that of females (Dunn et al. 1994). Also, nestling condition influences both post-fledging survival and territory ownership (McCarty 2001) and females are known to adjust their primary brood sex-ratio adaptively (Whittingham and Dunn 2000).

Our study area contains 400 nest-boxes equally distributed among 40 farms over a 10200 km² area in southern Québec, Canada (Ghilain and Bélisle 2008, Porlier et al. 2009). Since 2004, all nest-boxes are monitored every two days (during the breeding season) and both hatching date and nestling survival (proportion of hatched young that fledged) were routinely recorded. Breeding females are trapped in nest-boxes during the first days of incubation, ringed, sexed according to the presence (or not) of a brood patch, and classified as second-year (SY) or as after second-year (ASY) (Hussel 1983). Over 3 breeding seasons (2006-2007-2008) we recorded asymptotic nestling mass (± 0.01 g) at 12 days old for 2230 nestlings (603 broods). Asymptotic body mass reflects parental feeding rate (Ricklefs 1983), which is a major energy and time investment in offspring (Ricklefs 1974). A blood (or tissue) sample from each nestling (or un-hatched eggs with embryos) was collected for molecular sex determination.

(b) DNA extraction and sexing

DNA was extracted using a proteinase K digestion followed by salt extraction (Aljanabi and Martinez 1997). Nestlings were sexed by PCR amplification of the chromo-helicase DNA binding genes using the P2 and P8 primers (Griffiths et al. 1998, Porlier et al. 2009). PCR products were visualized under UV light (G-Box, Syngene). We also used molecular sexing to verify the sex of 249 adults of known sex, and molecular sex matched our phenotypic assessments in every case.

(c) Statistical analyses

Breeding season heterogeneity

Breeding seasons were compared using both hatching date and nestling survival. Hatching date affects several components of fitness (Nilsson 1994) and offspring survival usually declines with date of hatching (e.g. Hochachka 1990). Also, the optimum reproductive investment of parents may increase with early breeding, because more time will be available for improving both adult and fledging body condition before migration. Differences in hatching date among breeding seasons were tested with a general linear mixed model with a normal distribution of errors and identity link function. Variations in nestling survival rate were tested with a generalised linear mixed model (GLMM) with binomial errors and logit link function. If a significant effect of breeding season was found, then similar models were successively run with divided data-sets to allow for pairwise breeding season comparisons and were pooled in a given season type when not different.

Sex-allocation, maternal age and investment

We modelled sex-allocation (i.e. primary brood sex-ratio) from two vectors composed of the number of sons and daughters found in each brood. We fitted GLMM to those vectors using a quasibinomial error distribution (due to underdispersion) and a logit link function. To assess if the influence of maternal age varied with season quality, we fitted a model including an

interaction between season-type and maternal age. If a significant effect of the interaction was found, then similar models were run with divided data-sets according to each season-type. Both hatching date and clutch size were included as covariates. For each season-type we then assessed the effect of maternal age on nestling mass using GLMMs with normal distribution of errors and identity link function. We accounted for possible effects of nestling sex, brood size and brood sex ratio by including them as covariates.

Female and farm identities were first included as random terms in all models but, since farm effect was never significant (results not shown), only female identity was kept as a random term. Models were performed in the R statistical environment v. 2.9.1 (lme4package).

Results

Breeding season heterogeneity

Breeding seasons differed in their quality based both on hatching date ($F_{2,600} = 8.21$, $p < 0.001$; Figure 8a) and nestling survival ($F_{2,693} = 5.82$, $p = 0.003$; Figure 8b). In pairwise season comparisons, 2008 was characterized by both earlier hatching period (2006-2008: $F_{1,472} = 7.57$, $p = 0.006$ and 2007-2008: $F_{1,315} = 19.60$, $p < 0.001$) and higher nestling survival (2006-2008: $F_{1,472} = 10.42$, $p = 0.001$ and 2007-2008: $F_{1,432} = 6.10$, $p = 0.014$). Both indexes were equivalent in 2006-2007 (hatching period: $F_{1,482} = 1.04$, $p = 0.309$ and nestling survival: $F_{1,482} = 0.82$, $p = 0.365$). Hence, 2008 was considered as a high quality breeding season compared to 2006 and 2007 which were considered (and pooled accordingly) as low.

Sex-allocation, maternal age and investment

Maternal age effect on brood sex-ratio varied significantly among season-type (Table 4) and was significant in 2006-2007 ($F_{1,413} = 9.86$, $p = 0.002$; Figure 9a) but not in 2008 ($F_{1,186} = 0.06$, $p=0.813$; Figure 9b). Also, maternal age was a significant predictor of nestling mass in 2006-2007 (nestlings of ASY were heavier) (Table 5a, Figure 9c), but not in 2008 (Table 5b, Figure 9d). Brood size had a negative effect on nestling mass when maternal age also affected this variable and sons were heavier than daughters under both types of seasons (Table 5). Brood sex-ratio had no effect on nestling mass (Table 5).

Table 4. Breeding season and maternal characteristics effects on tree swallow primary brood sex-ratio.

Fixed effects	Estimate	SE	t-value	p value
Hatching date	-0.002	0.002	-0.845	0.398
Clutch size	0.081	0.012	6.970	<0.001
Season-type (2006-2007 vs. 2008)	0.264	0.071	3.695	<0.001
Maternal age	0.274	0.050	5.523	<0.001
Maternal age*Season-type	-0.433	0.076	-5.733	<0.001

Table 5. Effects of maternal age on tree swallow nestling mass at day 12 in (a) 2006-2007 and (b) 2008.

	Fixed effects	Estimate	SE	p value
(a) 2006-2007	Maternal age (ASY)	1.029	0.392	0.009
	Nestling sex (male)	1.109	0.095	<0.001
	Brood size	-0.448	0.070	<0.001
	Brood sex-ratio	-0.270	0.348	0.439
(b) 2008	Maternal age (ASY)	0.136	0.440	0.758
	Nestling sex (male)	1.068	0.114	<0.001
	Brood size	-0.134	0.120	0.262
	Brood sex-ratio	-0.709	0.533	0.185

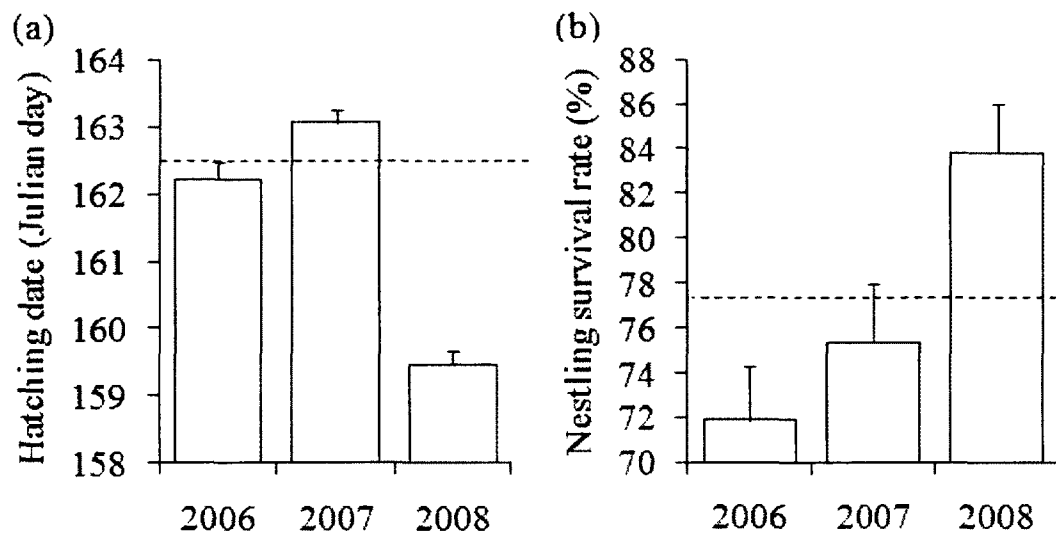


Figure 8. Variations in yearly (a) hatching date and (b) nestling survival (mean \pm s.e.) of tree swallows breeding in nest-boxes located in southern Québec, Canada, 2006-2008. Dash line represents the mean value in our study population.

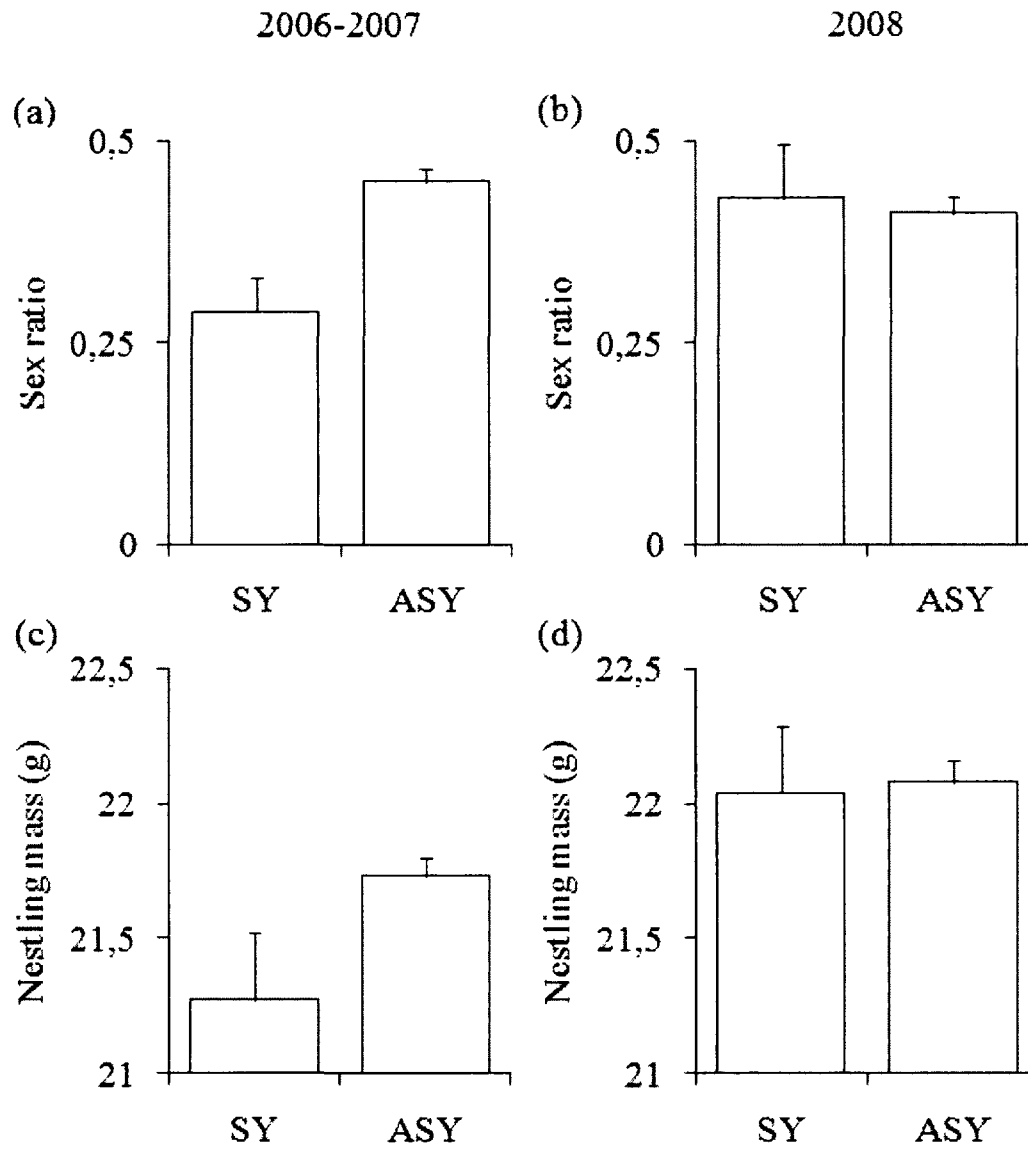


Figure 9. Variations in (a, b) brood sex-ratio (proportion of males) and (c, d) nestling mass at day 12 (mean \pm s.e.) according to maternal age (SY: second-year, ASY: after second-year) in 2006-2007 and 2008.

Discussion

We showed that maternal age affect brood sex-ratio in tree swallows. Importantly, we found that such an effect was only detectable in relatively low quality seasons, when maternal age also affected offspring condition. Tree swallows show a standard pattern of senescence (Robertson and Rendell 2001) and as a result, ASY females are expected to allocate resources toward maintaining nestling mass, enduring the costs of reproduction. In contrast, SY females have higher residual reproductive value and are not yet experienced, and thus should be less likely to sustain significant costs themselves (Stearns 1992). Variations in SY female strategies may be explained by the strong heterogeneity observed during these breeding seasons. Indeed, in contrast with 2006-2007, the 2008 season was characterized by high quality breeding conditions. Such conditions have probably masked any age-experience-related differences in female investment (and associated sex-ratio adjustment), as well as brood size effect on nestling mass. Interestingly, our post-hoc analyses (see supplementary material) support a rarely verified assumption: that when a bias in sex-ratio occurs according to parental characteristic, parental investments between nestlings should also be sex-biased (Trivers and Willard 1973). Hence, in 2006-2007, young females (compared to ASY) reduced the direct costs of reproduction, by producing more daughters (i.e., the lighter sex), but improved their potential fitness return, by maintaining the condition of their sons. However, in 2008 both old and young females produced broods with similar sex-ratios and nestlings with comparable fledging weights.

Our findings emphasize that including measures of both breeding season quality and maternal investment in studies of sex-ratio adjustment is a valuable and relatively simple way to account for potential environmental variation and allow comparisons among studies. We thus strongly encourage authors to assess such links when analysing sex-ratio variation in wild animal populations.

Acknowledgements

We thank the research assistants and the 40 farm owners. We also thank two anonymous reviewers for comments on a previous version of this manuscript. This work was supported by Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada discovery grants (DG and MB), by a NSERC strategic grant (to DG, MB, Jade Savage and Jacques Brodeur), by the Canada Research Chair in Spatial and Landscape Ecology (MB) and by the Canadian Foundation for Innovation (DG and MB).

Electronic Supplementary Material

Sex-biased variations in nestling mass

When a bias in sex-ratio occurs one might then expect differential parental investments depending on the fitness return associated with offspring's sex and condition (Trivers and Willard 1973).

As an effect of maternal age on both brood sex-ratio and nestling mass was detected in 2006-2007 (see main results), we tested for sex-biased variations in nestling mass according to maternal age using *general linear mixed models with a normal distribution of errors and identity link function*. Female identity was kept as a random term (farm identity was not significant) and both brood size and brood sex-ratio (to account for potential sibling competition) were included as covariates. The model was first run including an interaction between maternal age and nestling sex, then separately according to each nestling sex.

Results

Interaction between maternal age and nestling sex was not significant (results not shown) most likely due to a lack of power originated from the relative small size of our sample. Indeed, from the 2230 nestlings included in our main analyses, only a small part was related to sons born in 2006-2007 from a SY female (i.e. 42 nestling from 21 broods). However, when nestling mass was analysed separately according to each nestling sex, analyses showed that SY females managed to maintain the mass of their sons at the same level as those of ASY females in 2006-2007 (Table 6, Figure 10a). The effect of maternal age on nestling mass, detected in 2006-2007 (see main results), was thus mainly affecting daughters (Table 7, Figure 10b).

Table 6. Sex biased effects of breeding maternal age on male nestling mass at day 12 when nestling mass differences were detected (i.e., in 2006-2007).

Fixed effects	Estimate	SE	<i>p</i> value
Maternal age (ASY)	0.588	0.533	0.272
Brood size	-0.415	0.103	<0.001
Brood sex-ratio	-0.755	0.582	0.195

Table 7. Sex biased effects of breeding maternal age on female nestling mass at day 12 when nestling mass differences were detected (i.e., in 2006-2007).

Fixed effects	Estimate	SE	<i>p</i> value
Maternal age (ASY)	0.813	0.391	0.038
Brood size	-0.385	0.088	<0.001
Brood sex-ratio	0.249	0.436	0.568

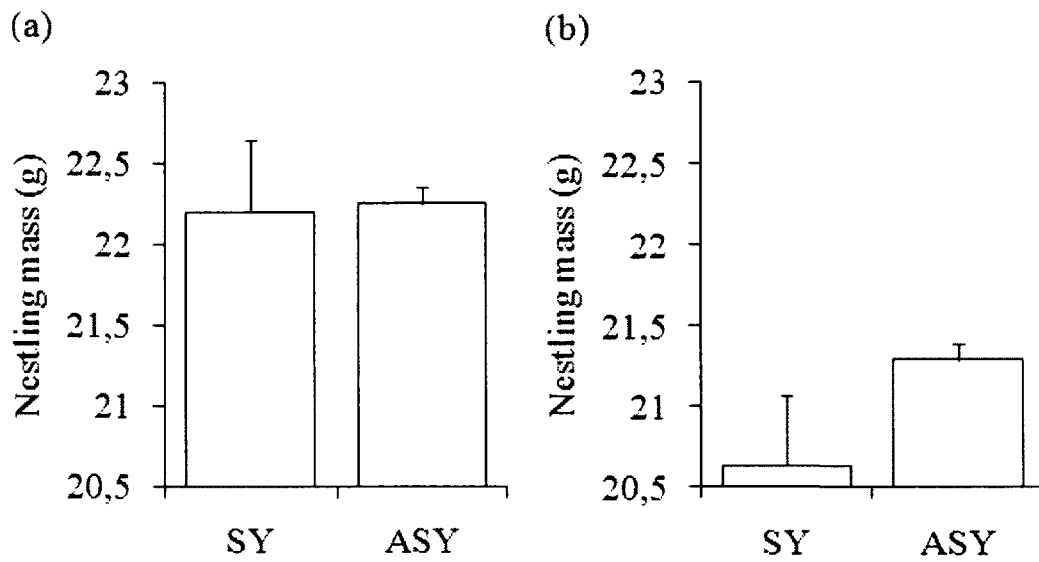


Figure 10. Variation in nestling mass at day 12 (mean \pm s.e) according both to maternal age (SY: second-year, ASY: after second-year) and to the nestling sex (a) male and (b) female when nestling mass variations occur (*i.e.*, in 2006-2007).

CHAPITRE III : HÉTÉROGÉNÉITÉ INDIVIDUELLE & INFLUENCE DU PAYSAGE

**ARTICLE: AGRICULTURAL INTENSIFICATION STRONGLY MODIFIES SEX
ALLOCATION IN TREE SWALLOWS**

Renaud Baeta, Marc Bélisle et Dany Garant

Description et contribution

Ce manuscrit traite de l'effet des facteurs environnementaux sur les relations entre les *caractéristiques des individus* et le *sexe-ratio* de leur nichée chez l'Hirondelle bicolore. Contrairement au manuscrit présenté dans le chapitre I qui s'intéressait aux fluctuations environnementales dans le temps (c.-à-d. entre saisons de reproduction), ce manuscrit porte sur l'influence de l'environnement au niveau spatial (c.-à-d. au niveau du paysage). Ainsi, pour la première fois, il est montré que l'utilisation que nous faisons de nos territoires agricoles influence fortement les règles d'allocation des sexes au niveau intra-populationnel. Cet article fait ainsi le lien entre des concepts de biologie évolutive et des problématiques liées à biologie de la conservation. En effet, à l'heure actuelle, plus de 1500 millions d'hectares sont directement sous l'emprise de l'agriculture et l'intensification des pratiques utilisées est

considérée par beaucoup comme l'un des changements globaux parmi les plus dommageables en termes de perte de biodiversité. L'idée de cet article a été développée tout au long de mon doctorat. Comme pour les articles précédant, ma contribution fut majeure. J'ai effectué la récolte des données ainsi que le travail de laboratoire, effectué les analyses et rédigé le manuscrit sous la direction des Profs. Garant et Bélisle. Leur contribution à l'article s'est faite par le biais de nombreuses discussions, en particulier au moment du choix des modèles statistiques. L'ensemble de la production de l'article fut effectué sous la direction des Profs. Garant et Bélisle qui ont révisé le manuscrit.

Agricultural intensification strongly modifies sex allocation in tree swallows

Par

BAETA, RENAUD¹, BÉLISLE, MARC¹ & GARANT, DANY¹

En préparation pour soumission à *Evolutionary Applications*

¹ Département de biologie, Université de Sherbrooke, Québec, J1K 2R1, Canada

Corresponding author: Renaud Baeta

Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Qc,
J1K 2R1 Canada. Tel. 819 821 8000 ext. 66008

Email: Renaud.Baeta@USherbrooke.ca

Abstract

With 1500 million hectares directly used by agriculture around the world, anthropic exploitation of land resources is the main artificial disturbance of the landscape. Land use impacts directly entire ecosystems from landscape structure to biodiversity. Birds are especially affected by agricultural modifications as shown by the well-documented declines of farmland species in both Europe and North America. However, few studies have directly assessed the relation between land use and possible effects at the individual level that could directly influence population dynamics. Several bird studies have shown that sex-ratio is not always fully constrained by Mendelian processes and may be adaptive. Furthermore, several studies suggested that mother body condition may influence the production of one sex instead of the other. However, little is known about the way selection acts on sex-ratio variation in natural bird populations and the potential connections between environmental and individual characteristics in sex allocation choices. Using molecular techniques, we quantified the primary sex-ratio in a tree swallow (*Tachycineta bicolor*) population nesting in contrasted environments associated to an agricultural intensification gradient that covers 10 200 km² in Southern Québec, Canada. We sexed 2474 nestlings over 603 broods and combined these data with indicators of both landscape structure and mother condition to assess their relative roles on sex-ratio variability. We found that intensive agricultural practices strongly modified female condition – sex-ratio relationships. The magnitude of the effects of hatching date, female age and female parasite load, decreased with agricultural intensification and the positive relationship between clutch size and the production of sons was weaker in extensive landscapes. Thus, female sex allocation rules found in intensive landscapes before laying are similar to those expected in high quality environments. We suggest that intensively-cultivated agricultural landscapes potentially act as an ecological trap for tree swallows.

Keywords: agricultural intensification, ecological trap, environmental change, landscape structure, maternal condition, primary sex-ratio, *Tachycineta bicolor*, tree swallows

Introduction

Agriculture is a widespread form of land use in most countries. Agricultural landscapes have increased by 466% between 1700 and 1980 and now represent one of the major ecosystems of our world, occupying 1500 Million ha in total (Meyer and Turner 1992). Such important development and spread of human-dominated agro-ecosystems have been associated with a distinctive and diverse flora and fauna (Potts 1991, 1997), and these ecosystems currently hold a large portion of the world's biodiversity (Pimentel et al. 1992). However, during the last decades, several studies have raised concerns over the impacts of farming (e.g. Swift and Anderson 1993; Lawton and May 1995; Matson et al 1997; Sotherton 1998; Altieri 1999; Tilman et al. 2001; Tilman et al. 2002; Wilby and Thomas 2002); most of these being related to changes in agricultural practices occurring since the second half of the 20th century (e.g. Chamberlain et al. 2000; Donald et al. 2001). Changes include an intensification of resource use and a shift from diverse mixed-farming or dairy-farming systems to large scale, intensive arable farms. Spatially, this shift led to a decrease in habitat heterogeneity through lower crop diversity and conversion of marginal habitats (e.g. hedgerows, woodlots, and wetlands) into vast monocultures (Bélanger and Grenier 2002; Robinson and Sutherland 2002; Benton et al. 2003; Tscharntke et al. 2005). Agro-ecosystem dynamics have also been modified through increased use of pesticides and chemical fertilizers, development of mechanization, earlier planting and harvesting, and the simplification or loss of traditional crop rotations (Robinson and Sutherland 2002; Benton et al. 2003; Tscharntke et al. 2005). Altogether, agricultural intensification thus transformed traditional farmlands into structurally simplified ecosystems, which is suggested to have triggered the ongoing decline of agro-ecosystem biodiversity (Matson et al. 1997; Tscharntke et al. 2005).

Birds are especially affected by agricultural modifications as shown by the well-documented decline of farmland species in both Europe and North America (Wilson et al. 2009). For example, in North America, bird population indices of abundance show important and significant declines, with populations of grassland species decreasing by a total of 28% since

1968 (North American Bird Conservation Initiative, 2009). A similar trend was documented in Europe where farmland birds have decreased by 48% since 1980 (PECBMS, 2009). Yet, although many studies have aimed to document these declines (e.g., Tucker and Heath 1994; Fuller et al. 1995; Krebs et al. 1999; Aebischer et al. 2000a; Chamberlain et al. 2000; Pitkänen and Tiainen 2001; Donald et al. 2001; Benton et al. 2002; Hole et al. 2002; Vickery et al. 2004), very few have empirically assessed the mechanisms through which agriculture could affect life history components. Only a handful of studies assessing breeding performance (Potts 1986; Shrubbs 1990; Green and Stowe 1993; Aebischer et al. 2000b; Brickle et al. 2000; Ghilain and Bélisle 2008) or survival (Evans and Smith 1994; Peach et al. 1999; Siriwardena et al. 1999; Hole et al. 2002) in a relatively small number of grassland species facing changing agricultural practices have been performed. This is especially surprising given that agricultural intensification likely represents a major selective force acting on individual processes and thereby population dynamics. Given this, evolutionary concepts may be instrumental to understand how agricultural intensification affects agro-ecosystem biodiversity (see Thrall et al. 2010).

An important process related to both the evolution and dynamics of population is sex-ratio allocation. Indeed, population sex-ratio is central to both the notions of effective population size (Frankham 1995) and Allee effect (Stephens et al. 1999) and studies integrating sex-ratio theory in conservation plans are currently emerging (e.g., Robertson et al. 2006; Lenz et al. 2007). Evolutionary theory predicts that individuals should adjust the sex-ratio of their offspring in relation to the specific fitness benefits of producing sons and daughters (Hamilton 1967; Trivers and Willard 1973; Charnov 1982). Empirical studies suggest that sex-ratios may fluctuate depending on many factors such as laying date, resource abundance, paternal and maternal traits, or need for helpers (reviewed in Sheldon 1998; West and Sheldon 2002) and many convincing examples of sex allocation are documented in birds (e.g., Heinsohn et al. 1997; Komdeur et al. 1997; Nager et al. 1999; Whittingham and Dunn 2000). For example, studies have highlighted the influence of maternal traits on primary brood sex-ratios (e.g., Nager et al. 1999; Whittingham and Dunn 2000) but also the importance of considering breeding season quality when assessing the influence of such traits (Baeta et al. submitted-a).

Although sex-ratio allocation studies often produced equivocal results (e.g. Howe 1977; Maddox and Weatherhead 2009; Howe 2010; Maddox and Weatherhead 2010), we suggest that such disputes could potentially be resolved by considering interactions among contrasted environments (Martin and Festa-Bianchet, 2010; Baeta et al. submitted-a). For example, under favourable environmental conditions, the expected differences among individuals may remain undetected because most individuals may manage to reproduce more or less equally (Gebhardt-Henrich and van Noordwijk 1991; Baeta et al. submitted-b). However, individuals living in recurrently changing human-dominated ecosystems, such as agro-ecosystems, may continually face with new, mostly “unpredictable”, selective pressures. In this context, interactions among individuals and their environments, and resulting individual strategies, could be more difficult to appreciate. Indeed, living in such fast-changing ecosystems may certainly lead to strong, but repeatedly changing selection, potentially preventing the emergence and detection of clear individual strategies. To our knowledge, despite its importance for elucidating both conservation issues and evolutionary processes, no studies have directly assessed the link between variations in female characteristics, sex allocation and landscape characteristics in the wild. We contend that an approach integrating both individual data and landscape information is crucial in order to understand maternal sex allocation in natural populations.

Here, we used a large data set to investigate how maternal characteristics and agricultural landscape parameters affect primary brood sex-ratio in a wild tree swallow (*Tachycineta bicolor*) population sampled throughout a gradient of agricultural intensification in Southern Québec, Canada. Tree swallows are migrant aerial insectivores that breed in North America over a large number of open ecosystems, from wild marshes (Robertson et al. 1992) to intensive monocultures (Ghilain and Bélisle 2008). Over the last decades, this species was shown to be directly affected by pesticides (Bishop et al. 2000; Smits et al. 2005) and other modifications due to intensification of agricultural practices (Ghilain and Bélisle 2008). Moreover, populations have been in constant decline, with an average population size reduction of 4.8% per year in the province of Québec since 1988 (Collins and Downes 2009; Figure 11). Tree swallows show high level of extra-pair paternity (Kempnaers et al. 2001),

and as a result, males have a greater variance in reproductive success than females. Mothers in good condition may thus gain fitness benefits by producing sons rather than daughters (Whittingham and Dunn 2000). Such a condition dependant effect on primary brood sex-ratio would be expected to be amplified under poor environmental conditions (Baeta et al. submitted-a, Baeta et al. submitted-b).

Our specific research objective was to assess the effects of agricultural practices on primary brood sex-ratio in tree swallows using a geographic information system (GIS) and molecular sexing techniques. Specifically, we evaluated the relationships between maternal characteristics and agricultural intensification. Since intensively managed agricultural areas are considered as poor quality habitats for tree swallows (Ghilain and Bélisle 2008; but see Porlier et al. 2009), we assessed whether maternal characteristics was a stronger predictor of sex allocation under such environmental conditions.

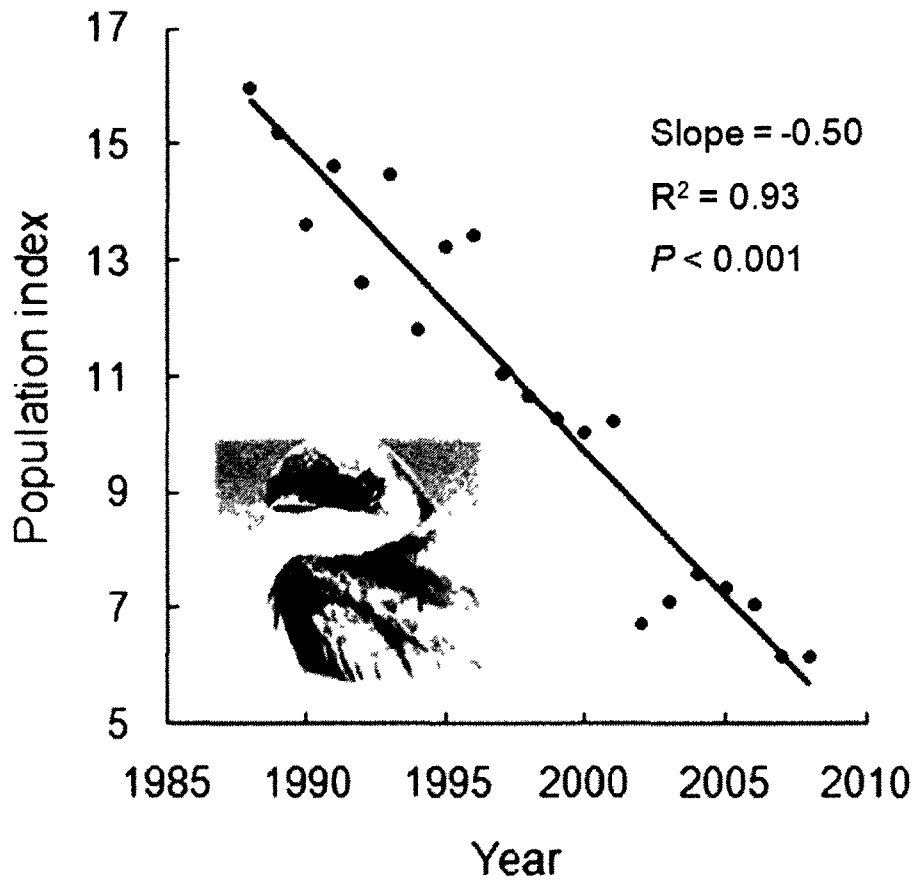


Figure 11. Annual population index trend for tree swallows (*Tachycineta bicolor*) in Québec, Canada, based on Breeding Bird Survey data from 1988-2008.

The annual index is an estimate of the average number of individual birds detected on a randomly selected standard transect in a given year (Adapted from Collins and Downes 2009).

Material and Methods

Study system

We studied tree swallows nesting in 400 nest-boxes distributed equally among 40 farms over a 10 200 km² gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada (see Ghilain and Bélisle 2008 and Porlier et al. 2009 for details; Figure 12). The study system, as Southern Québec, is characterized by an East-West longitudinal gradient of agricultural intensification ranging from small scale farms with a huge proportion of pastures and diverse mixed farming to large scale, intensive arable farms of maize, soybean and other cereal crops (Bélanger and Grenier 2002; Jobin et al. 2005).

Breeding birds monitoring

Since 2004, we monitored all nest-boxes every 2 days from nest building until all nestlings have fledged. For each nest we recorded clutch size (number of eggs) and hatching date (first egg). Breeding females were trapped in their nest-boxes during first days of incubation, banded with a US Fish and Wildlife Service aluminum band, sexed according to the presence (or not) of a brood patch, and classified as second-year (SY) or as after second-year (ASY) according to plumage coloration (Hussel 1983). As indices of female condition, we used parasite load defined as the number of holes and eggs made by feather mites and chewing lice in the two outer tail feathers (Baeta et al. submitted-a) and we measured body mass (± 0.1 g). From 2006 to 2008 a blood sample from each nestling was collected from the brachial vein for molecular sex determination. For nestling that died before sampling and for unhatched eggs with embryos, we used tissue as a source of DNA. We accordingly sexed a total of 2474 nestlings from 603 broods over the 3 breeding seasons. Sex biased mortality does not occurs between egg laying (i.e., unhatched eggs with embryos) and 12-day old nestlings in this study system (Baeta et al. submitted-a).

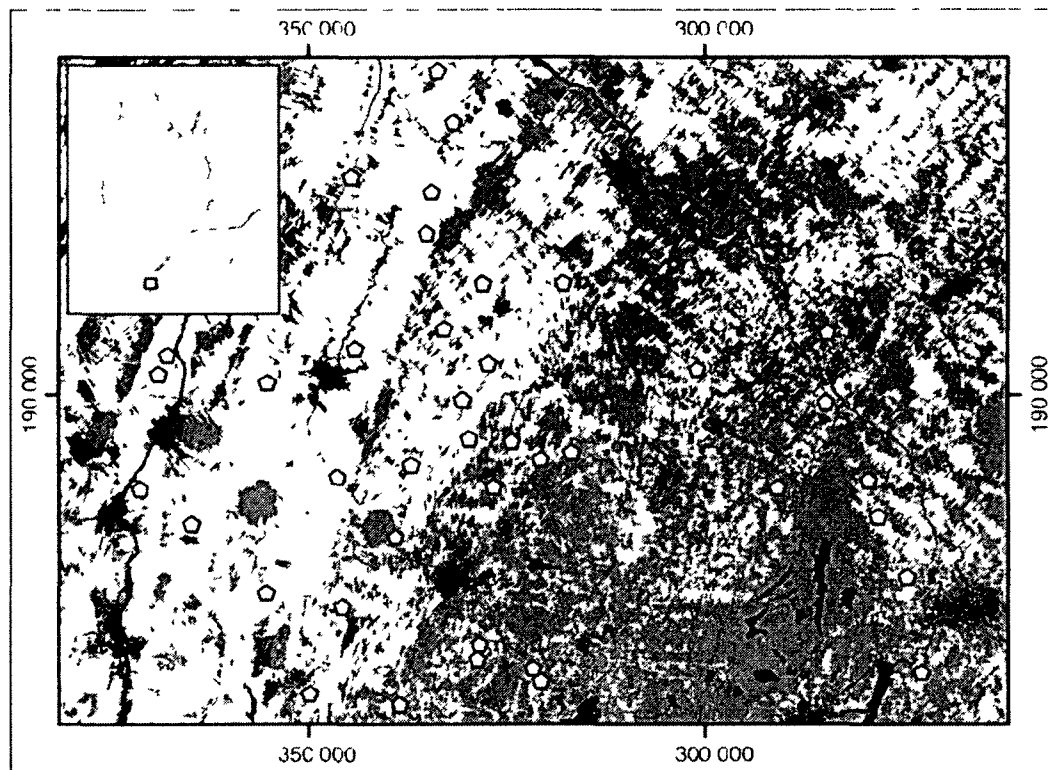


Figure 12. Distribution of the 40 farms (each with 10 nest-boxes) used to study tree swallows along a gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada.

Land cover types are based on a mosaic of classified Landsat-TM satellite images (Canadian Wildlife Service 2004) and include forest cover (medium grey), extensive cultures (e.g. hayfields and pastures; light grey) and intensive cultures (e.g., maize, soybean, other cereals; white). Open pentagons indicate farm locations. Coordinates are Lambert Conic Conform and refer to the number of meters from a reference point.

Quantification of ecological variables

Agricultural intensification is reflected by changes in relative areas covered by extensive and intensive cultures (Roschewitz et al. 2005). Hence, for each nest-box, we measured the relative proportion of extensive and intensive cultures at different spatial scales. First, previous studies have suggested that pre-incubating females are mostly using an area of 5 km radius around their nest (Dunn and Whittingham 2005; Stapleton and Robertson 2006) and landscape effects on brood parameters have been shown to be maximal at this scale in our system (Ghilain and Bélisle 2008). We thus estimated the proportion of intensive cultures, relative to all cultures, within a radius of 5 km around each nest-box (large spatial scale). Landscape composition at the 5 km scale was based on geo-referenced, classified Landsat-7 satellite images (Canadian Wildlife Service 2004). Second, as tree swallows seem to use an area that is more restricted in space while provisioning food to nestlings (McCarty and Winkler, 1999a), and as we have previously shown that landscape composition within 0.5 km affects the number of insects delivered by parents to nestlings (Lamoureux 2010), we also assessed the proportion of intensive culture relative to all cultures at this local spatial scale. Here, the type of culture was determined each year for each parcel of land either using the Generalized Crop Data Base (Financière Agricole du Québec 2007) or by visual assessment of culture type using laser rangefinders and orthophotos (see Porlier et al. 2009 for details). Proportions of land cover types were obtained with ArcView GIS Spatial Analyst 2.0a (ESRI 2005) for both the large (5 km) and local (0.5 km) spatial scale.

DNA extraction and molecular sexing

DNA was extracted using a proteinase K digestion followed by salt extraction as detailed in Aljanabi and Martinez (1997). Nestlings were sexed by PCR amplification of the CHD genes using the P2 ad P8 primers (Baeta et al. submitted-a, Griffiths et al. 1998). PCR products were visualized under UV light (G-Box, Syngene). We also confirmed the sex of 249 adults that

were sexed phenotypically in the field and found a perfect match. Sex determination was performed with several assays containing both nestlings and adults.

Statistical analysis

We modelled primary brood sex-ratio (proportion of males) originating from two vectors composed of the number of sons and daughters found in each brood, respectively (as in Baeta et al. submitted-a; see also Crawley 1993; Wilson and Hardy 2002). We fitted a generalized linear mixed model (GLMM) to assess the interaction between agricultural landscape and maternal characteristics. This model included female mass (g), female age (SY or ASY), parasite load (female feather mite counts), hatching date, clutch size, both large (5 km) and local (0.5 km) scale proportion of intensive agricultural cultures around each nest-box. This model also includes second-order interactions between all main individual effects and the proportion of intensive cultures at both large and local scale. We accounted for variation in breeding season quality by including year type (high-quality vs. poor-quality breeding seasons; see Baeta et al. submitted-b) in our models. Female and farm identities were first included as random terms in all models but, since farm effect was never significant (results not shown) only female identity was kept as a random term. Models were fitted using a quasibinomial error distribution and a logit link function (see Baeta et al. submitted-a for details) in the R statistical environment v. 2.9.1 (R Development Core Team 2009).

Results

We found significant interactions between female traits and the proportion of intensive cultures at 5 km, but not at 0.5 km. More specifically, the effect of intensive cultures at 5 km interacted with hatching date and clutch size as well as with female age and parasite load,

which suggest a key effect of large-scale landscape composition on the influence of female traits on sex allocation (Table 9). Unexpectedly, we observed that the magnitude of the effects of hatching date, female age and female parasite load, decreased with agricultural intensification (Figure 12a, 12c and 12d; Table 8) and that the positive relationship between clutch size and the production of sons was weaker in extensive landscapes (Figure 12b; Table 8). These results suggests that individuals managed to reproduce more or less equally in intensive agricultural landscapes (i.e., reduced effects of hatching date, female age, female parasite load) and that such landscapes allow individuals to relax intrinsic trade-offs among brood characteristics (i.e., stronger positive relationship between clutch size and production of sons in more intensive landscapes). Thus, female sex allocation rules found in intensive landscapes are similar to those expected in high quality environments.

Table 8. Landscape-dependent effects of female breeding parameters and characteristics on primary brood sex-ratio (n = 603 broods, 2474 nestlings) in tree swallow population in southern Québec, Canada.

Results are extracted from a generalized linear mixed model with year-type as a fixed effect (to control for heterogeneity between breeding season) and female identity (n = 484) as a random term.

Fixed effects	Estimate	SE	t-value	d.f.	p-value
Intercept	2.989	0.660	4.53	1	<0.001
Year-type (2006-7 vs. 2008)	-0.129	0.023	-5.63	1	<0.001
Hatching date (first egg)	-0.022	0.004	-5.57	1	<0.001
Parasite load (feather mites and chewing lice)	-0.030	0.003	-9.05	1	<0.001
Female age (ASY vs. SY)	0.262	0.073	3.61	1	<0.001
Clutch size (number of eggs)	0.051	0.018	2.84	1	0.005
Intensive cultures within 5 km (proportion)	-8.718	1.294	-6.74	2	<0.001
Hatching date X Intensive cultures 5 km	0.050	0.008	6.67	2	<0.001
Parasite burden X Intensive cultures 5 km	0.032	0.006	5.21	2	<0.001
Female age X Intensive cultures 5 km	-0.349	0.140	-2.50	2	0.013
Clutch size X Intensive cultures 5 km	0.120	0.040	2.99	2	0.003

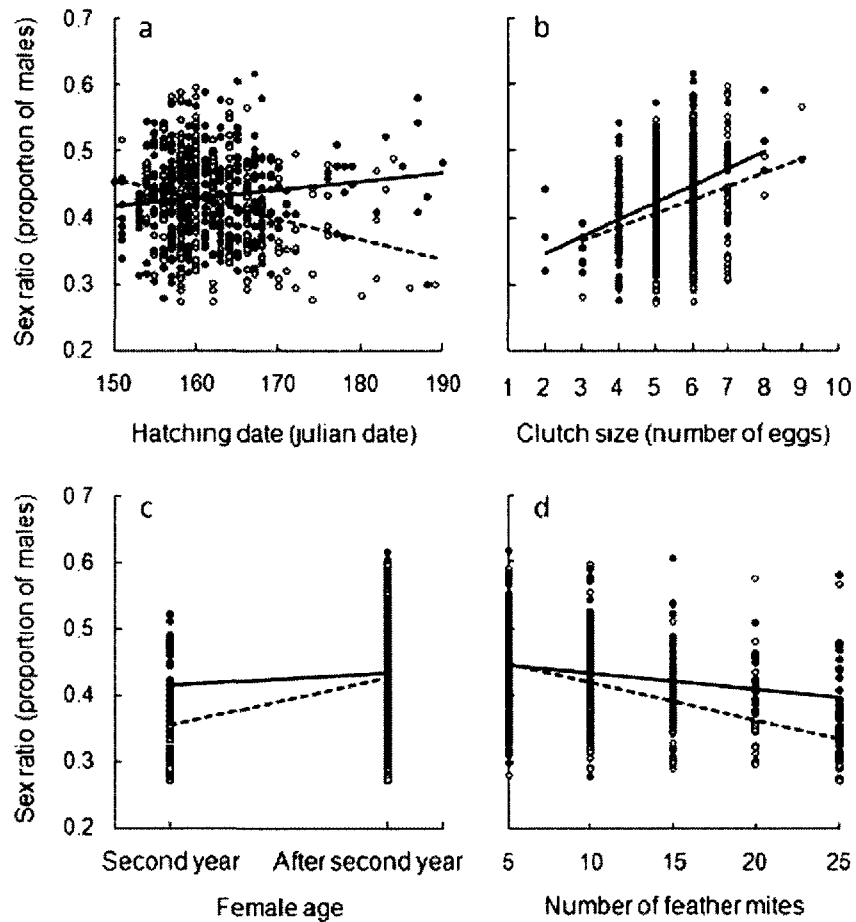


Figure 13. Effects of (a) hatching date, (b) clutch size, (c) female age and (d) parasite load on primary brood sex-ratio (values are those fitted by a generalized linear mixed model) in tree swallows (n = 603 broods, 2474 nestlings) according to the proportion of intensive agricultural landscape.

For illustration purposes we separated the nest-box location in two categories: i) highly intensive: proportion of agricultural land that is covered by intensive cultures within 5 km around each nest-box $\geq 40\%$, filled circles and solid lines; and ii) mildly intensive: proportion of intensive cultures at $5 \text{ km} < 40\%$, open circles and dashed lines. All interactions with landscape characteristics were significant (see Table II).

Discussion

This research is, to our knowledge, the first to reveal an impact of agricultural practices on sex-ratio allocation rules. Our analyses showed that birds adjust the sex of their progeny in relation to both their environment and their own characteristics but also, that these effects highly interact. Specifically, we found that sex allocation varies as a function of agricultural intensification, maternal age, maternal parasite load, and clutch size. Taking into account interactions with landscape composition revealed how agricultural practices strongly modify female condition – sex-ratio relationships. Agricultural intensification at a large scale (5 km) affected sex allocation rules in tree swallows while no effects were detected at a local (0.5 km) scale. This is perhaps not surprising given that female tree swallows use a greater area and even sometimes roost away from their nest site during their fertile period and at time of egg formation (see Dunn and Whittingham 2005; Stapleton and Robertson 2006). Hence, sex-ratio allocation seems to be influenced by landscape characteristics of the area used by individuals during this period, rather than by area closer to the nest and used by parents when they feed their nestlings.

Relationship between female condition and agriculture

In a previous study on this population, we have found that both mother age and parasite load affect sex-ratios (Baeta et al. submitted-a). Here, we observed that the effects of individual heterogeneity on sex-ratio were smaller when the proportion of intensive cultures is greater around the nest-box. Indeed, we found that the strength of the effects of both female age and parasite load decreased when the proportion of intensive cultures increased. More specifically, in less intensive landscapes young inexperienced mothers produced daughters in greater proportion than older females (64% of nestlings were daughters in SY female broods vs. 57% in ASY broods). Likewise, in less intensive landscapes, mothers with important parasite loads (parasite load >25) produced fewer sons than mildly infested (parasite load \leq 5) females (66 % of nestlings were daughters in heavily infested females vs. 55 %, in mildly infested). Relationships observed between hatching date, or clutch size, and sex-ratio were also indicative that intensive landscapes may be considered by females as being good quality

habitats. Indeed, the positive relationship between clutch size and brood sex-ratio was stronger when the proportion of intensive cultures increased, which could indicate that females are able to sustain the cost of producing both sons and large clutches in those habitats. Moreover, whereas in less intensive areas we observed a greater proportion of daughters produced as the breeding season progressed, as found in other bird studies (e.g., Howe 1977; Lessels et al. 1996; Velando et al. 2002) but not yet in tree swallows (Whittingham et Dunn 2000; Delmore et al. 2008), sex-ratio in intensive landscapes remained stable (and even slightly increased) through time. Three non-mutually exclusive hypotheses could explain such results. First, the proportion of females breeding later due to the early failure of their first clutch might be lower in more intensive landscapes, leading to the negative effects of hatching date on sex-ratio observed in extensive areas. Clutch failure may influence (or be related to) female condition and its ability to invest in reproduction (Stearns 1976; Reznick 1985), thus leading to a more female-biased brood sex-ratio in extensive landscape later in the season. This hypothesis however seems rather unlikely as hatching success is not influenced by agricultural practices and as fledging success is lower in more intensive cultures in our system (Ghilain and Bélisle 2008). Second, temporal dynamics of intensive and extensive ecosystems could be different, with the quality of breeding conditions potentially decreasing earlier in less intensive landscapes than in more intensive one. Intensive agro-ecosystem phenologies were typically human-modified (e.g., through the use of fertilizers and/or herbicides) and resulting temporal variations of agro-ecosystem properties are still poorly known. Third, birds dwelling in highly intensive landscapes might be unable to accurately perceive the temporal changes in their environments and to adjust their breeding strategy accordingly.

Agro-ecosystems are characterized by temporal heterogeneity which is determined largely by human activities and actually, little is known about how species are affected by such artificial heterogeneity and how they persist in agricultural systems (McDonald and Smith 1990). Intensive agricultural landscapes are typically considered as poor quality habitats for birds (Donald et al. 2001, Wilson et al. 2009). In our tree swallow study system, more intensive areas are indeed associated with slower growth and lower survival of nestlings (Lamoureux 2010; Ghilain and Bélisle 2008). Yet, we have also previously revealed that there is little

negative effect of intensive cultures on clutch size (Ghilain and Bélisle 2008), and that a higher proportion of intensive cultures in the landscape is positively associated with the settlement of individuals with a higher genetic diversity in our study system (Porlier et al. 2009). Hence, temporal dynamics of agro-ecosystems across the breeding season seems to be complex and might have the potential to disturb the adaptive value of tree swallow reproductive strategies.

A possible ecological trap?

Our results suggest that tree swallows may assess intensively cultivated landscapes as being good breeding habitats at the onset of the breeding season and likely up to egg laying. In accordance with the idea that the best breeding sites are both occupied earlier and by the “best” individuals (e.g., Lozano et al. 1996; Aebischer et al. 1996; Møller et al. 2004), intensive agricultural landscapes are occupied earlier by tree swallows in our system and by individuals with a greater genetic diversity (Porlier et al. 2009). Furthermore, a closer inspection of our data indicates that adult body mass was positively related to the relative proportion of intensive culture at 5 km in a linear mixed model with individual identity as a random term (effect size = 0.31 gram, $F_{1,1608} = 4.52$, $p = 0.03$, $n = 2741$; see also Porlier et al. 2009). However, as the breeding season progresses, negative effects of intensive agricultural landscapes become more evident. Indeed, intensive cultures had a slightly negative effect on clutch size and both nestling growth and fledging success were reduced under intensive agricultural practices (Ghilain and Bélisle 2008; Lamoureux 2010). For instance, the effect of agricultural practices translated into a reduction from 4.8 fledglings in the more extensive zones to 2.2 in the most intensive areas (Ghilain and Bélisle 2008; Lamoureux 2010). Altogether, these results support the hypothesis that intensive agricultural areas may act as an ecological trap (see also Porlier et al. 2009). Ecological traps are defined as low-quality habitats that are preferred by individuals, causing a mismatch between habitat preference and fitness (Gate and Gysel 1978). Both the rapid habitat modifications due to recent changes in agricultural practices in our system (Bélanger and Grenier 2002) and the likely high unpredictability of human-dominated agro-ecosystems may have led to the formation of such

an ecological trap. Indeed, rapid ecological changes are usually suggested to be important factor leading to the formation of ecological traps, as individual may not have enough time to adjust to such changes (Battin 2004). Similar results documenting no effect of agricultural practices on clutch size, but strong effects on final reproductive success, were already known both in granivorous (Ryan et al. 1998, Bradbury et al. 2000, Brickle et al. 2000) and other insectivores (Smith and Bruun 2002, Müller et al. 2005, Britschgi et al. 2006) and raise the question of the generalization of our findings to other intensive agricultural areas.

Conclusion

By documenting for the first time a potentially maladaptive sex allocation strategy, due to changes in agricultural practices, we have shown that individual and landscape characteristics strongly interact to influence sex allocation in a wild bird population. Our results also support the hypothesis of agricultural areas acting as ecological traps and confirm the usefulness of the evolutionary approach to assess conservation biology issues. Our findings also highlight the value of large scale study systems to reveal the ecological impacts of landscape modification and their interactions with evolutionary processes.

Acknowledgements

We thank all the research assistants who helped collecting data in the field and to the 40 farm owners who allowed us to use their land for our research. We also acknowledge M. Lieutenant-Gosselin, C. Gayet and A. Lessard for their help with laboratory work. This work was supported by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Discovery Grants (DG and MB) and by the Canada Research Chair in Spatial and Landscape Ecology (MB), as well as by the Canadian Foundation for Innovation (DG and MB).

CONCLUSION

Au cours de cette thèse, j'ai étudié l'allocation selon le sexe des femelles Hironnelle bicolore. Pour ce faire, je me suis intéressé à comprendre l'influence que pouvait avoir les caractéristiques de la mère sur le sexe-ratio de sa nichée, mais aussi les effets que pouvait avoir l'environnement. L'environnement étant variable à la fois dans le temps et dans l'espace, je me suis intéressé à modéliser successivement les effets des interactions entre les caractéristiques de la mère et la qualité de la saison de reproduction, puis entre les caractéristiques de la mère et celles de son habitat de reproduction.

Mes analyses mettent toutes en évidence que l'allocation selon le sexe varie fortement en fonction de ces interactions. Les femelles âgées de 2 ans et qui effectuent donc leur première nichée produisent très majoritairement des filles lorsque la saison de reproduction est globalement mauvaise au sein de la population. En revanche, lorsque la saison de reproduction est particulièrement bonne, ces jeunes femelles vont adapter leur stratégie et assurer alors une nichée aux caractéristiques identiques à celles des femelles plus âgées. Cette interaction entre l'âge de la femelle et la qualité de la saison de reproduction s'explique par le fait que, lors des années difficiles, ces jeunes femelles n'arrivent pas à maintenir la qualité de leur progéniture et produisent en moyenne des oisillons plus maigres que ceux produits par les femelles plus âgées. Dans ce type de conditions, en produisant une majorité de filles, ces jeunes mères s'assurent un retour en valeur reproductive futur, tout en minimisant leurs coûts de reproduction. Cette stratégie leur permet également de maintenir la qualité des quelques rares fils qu'elles arrivent à produire. Comme pour les jeunes femelles, les femelles fortement parasitées vont produire des nichées majoritairement composées de filles, mais là encore, uniquement lorsque les conditions environnementales sont difficiles. En fait, lorsque la saison de reproduction est particulièrement bonne, aucun biais d'allocation n'est observable entre les individus, ce qui concorde avec l'idée selon laquelle l'expression de l'hétérogénéité

individuelle en présence au sein d'une population aura tendance à être maximisée en conditions limitantes. Les résultats concernant l'influence du paysage agricole ont été plus étonnants. Alors que les zones d'agricultures plus intensives étaient supposées être de piètre qualité, les résultats que j'ai obtenus semblent nous indiquer le contraire. En effet, les effets de l'âge de la mère et de sa charge parasitaire, tout comme les compromis entre la taille de ponte, ou la date d'éclosion, et le sexe-ratio de la nichée sont significativement diminués, voire absent, en milieu plus intensif. Ces résultats peuvent toutefois être rattachés aux résultats précédemment publiés et qui indiquent que, lors de l'établissement des individus dans notre système d'étude, ce type de milieu semble être celui préféré par l'Hirondelle bicolore. En documentant une telle stratégie, à priori mal-adaptative, dans les choix d'allocation selon le sexe, ces derniers résultats posent le problème de la capacité des individus à adapter leurs stratégies de reproductions à ce type d'environnement difficilement prévisible et évoluant rapidement. Dans le cas de figure que j'ai étudié, il semblerait que les femelles Hirondelle bicolore soient piégées dans un écosystème qu'elles jugent de bonne qualité au moment de la ponte et qui s'avérera se transformer en véritable trappe écologique au fur et à mesure de l'avancée de la saison de reproduction.

Un aspect primordial des résultats présentés dans cette thèse est de mettre clairement en évidence la nécessité qu'il y a à prendre en compte les variations de l'environnement, tant dans le temps que dans l'espace, lorsque l'on tente de comprendre les stratégies d'allocation selon le sexe. En effet, il est impressionnant de voir à quel point certains patrons d'allocation sont détectables et forts sous certaines conditions, pour totalement disparaître quelques années plus tard, ou lorsque les individus sont confrontés à un habitat différent. Plutôt que de voir dans ces variations un problème à la mise en évidence de la capacité des Hirondelle bicolore à biaiser le sexe-ratio de leur descendance, ces résultats montrent au contraire à quel point cette capacité est modulable et peut s'adapter aux contraintes que rencontre l'individu lorsqu'il cherche à se reproduire. Partant de ce constat, il n'est donc pas aberrant que de nombreuses études obtiennent des résultats qui ne se recoupent pas forcément et ce, même lorsque celles-ci

sont réalisées au sein d'une seule et même population. Au vu des résultats obtenus, cela ne pose toutefois aucun problème quant à la mise en évidence de la capacité des individus à moduler le sexe-ratio de leur nichée, bien au contraire. Suite à cette thèse, il serait intéressant de voir à quel point les résultats qui ont été obtenus sont généralisables. Un bon nombre de résultats précédemment publiés pourraient sans doute gagner à être ré-analysés en tenant compte de cette variabilité environnementale. La méthode relativement simple utilisée dans le chapitre I et qui vise à classifier les saisons de reproduction pourrait être appliquée relativement facilement à la quasi-totalité des systèmes d'études et des données déjà publiées. En effet, les paramètres utilisés pour classifier les années font sans doute partie de ceux les plus fréquemment mesurés et cela, sur n'importe lequel des systèmes d'étude à long terme. Il serait alors possible de chercher à comparer ces études entre elles en tenant compte de la qualité relative de l'environnement auquel les individus se trouvaient confrontés et de vérifier s'il est ainsi possible de faire émerger des patrons d'allocation plus facilement généralisables qu'ils ne le sont à l'heure actuelle. En outre, alors qu'il apparaît que les individus modulent leurs choix d'allocation selon le sexe en fonction des contraintes auxquelles ils doivent faire face, une approche statistique basée sur l'individu me semble une voie d'analyse particulièrement prometteuse. Analyser les variations de sexe-ratio qui pourraient exister entre les nichées produites par un individu au long de sa vie (par exemple, la répétabilité du sexe-ratio) est sans doute l'une des voies actuelles parmi les plus efficaces pour identifier avec précision les règles et les facteurs causant l'apparition de nichées au sexe-ratio biaisé et lever une bonne fois pour toutes le scepticisme associé aux résultats, à première vue, « contradictoires » qui ont pu être publiés.

ANNEXES

ANNEXE 1

AUTRES COLLABORATIONS RÉALISÉES DURANT LE DOCTORAT

Baeta, R., Faivre, B., Motreuil, S., Gaillard, M. and Moreau J. (2008). Carotenoid trade-off between parasitic resistance and sexual display: an experimental study in the blackbird (*Turdus merula*). **Proceedings of the Royal Society of London, B.** 275: 427-434.

Bergeron, P., **Baeta, R.**, Pelletier, F., Réale, D. and Garant, D. (2010). Individual quality: tautology or biological reality? **Journal of Animal Ecology.** On-line early, doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01770.

Baeta, R., Delahaie, B., Martin, J., Pelletier, F., and Garant, D. Global climate change boost migratory birds invasion potential. En préparation pour soumission à **Plos Biology.**

ANNEXE 2

EXTRAIT DE LA PREMIÈRE ÉDITION DE *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*

« Let us now take the case of a species producing (...) an excess of one sex - we will say of males - these being superfluous and useless, or nearly useless. Could the sexes be equalised through natural selection? We may feel sure, from all characters being variable, that certain pairs would produce a somewhat less excess of males over females than other pairs. The former, supposing the actual number of the offspring to remain constant, would necessarily produce more females, and would therefore be more productive. On the doctrine of chances a greater number of offspring of the more productive pairs would survive; and these would inherit a tendency to procreate fewer males and more females. Thus a tendency towards the equalisation of the sexes would be brought about (...). »

(Darwin 1871)

BIBLIOGRAPHIE

Aebischer, A., Perrin, N., Krieg, M., Studer, J., and Meyer, D.R. (1996). The role of territory choice, mate choice and arrival date on breeding success in the Savi's warbler *Locustella luscinioides*. *J. Avian Biol.* 27: 143-152.

Aebischer, N.J., A.D. Evans, P.V. Grice, and Vickery J.A. (2000a). *Ecology and conservation of lowland farmland birds*. British Ornithologists Union, UK.

Aebischer, N.J., Green, R.E., and Evans, A.D. (2000b). From science to recovery: four case studies of how research has been translated into conservation action in the UK. In *Ecology and conservation of lowland farmland birds* (ed. Aebischer, N. J., A. D. Evans, P. V. Grice, and J. A. Vickery), pp 43-54. British Ornithologists Union, UK.

Albrecht, D.J. (2000). Sex-ratio manipulation within broods of house wrens, *Troglodytes aedon*. *Anim. Behav.* 59: 1227-1234.

Aljanabi, S.M., and Martinez I. (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Res.* 25: 4692-4693.

Alonso-Alvarez C. (2006). Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian Poult. Biol. Rev.* 17: 1-20.

Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ* 74: 19-31.

Arnold S.J, and Duvall D. (1994). Animal mating systems - a synthesis based on selection theory. *Am. Nat.* 143: 317-348.

Baeta, R., Bélisle, M., and Garant, D. Determinants of sex allocation vary with breeding season quality in tree swallows. Submitted-a to *Oecologia*.

Baeta, R., Bélisle, M., and Garant D. The importance of maternal investment in studies of sex-ratio adjustment: a case study using tree swallows. Submitted-b to *Biol. Lett.*

Barber, C.A., Robertson, R.J., and Boag, P.T. (1996). The high frequency of extra pair paternity in tree swallows is not an artefact of nestboxes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 425-430.

- Barbraud, C., and Weimerskirch, H. (2005). Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* 86: 682-692.
- Battin, J. (2004). When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conserv. Biol.* 18: 1482-1491.
- Bélanger, L., and Grenier, M. (2002). Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landscape Ecol.* 17: 495-507.
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., and Crick, H.Q.P. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *J. Appl. Ecol.* 39: 673-687.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18: 182-188.
- Bishop, C.A.B., Collins, P., Mineau, P., Burgess, N.M., Read, W.F., and Risley, C. (2000). Reproduction of cavity-nesting birds in pesticide-sprayed apple orchards in southern Ontario, Canada, 1988-1994. *Environ. Toxicol. Chem.* 19: 588-599.
- Blank, J.L., and Nolan, V. Jr. (1983) Offspring sex-ratio in red-winged blackbirds is dependent on maternal age. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 80: 6141-6145.
- Bradbury, R.B., Kyrkos, A., Morris, A.J., Clark, S.C., Perkins, A.J., and Wilson, J.D. (2000). Habitat association and breeding success of yellowhammers on lowland farmland. *J. Appl. Ecol.* 37: 789-805.
- Breeding Bird Survey data. <http://www.cws-scf.ec.gc.ca/mgbc/trends/>. Last update: 2009-08-19.
- Brickle, N.W., Harper, D.G.C., Aebischer, N.J., and Cockayne, S.H. (2000). Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *J. Appl. Ecol.* 37: 742-755.
- Britschgi, A., Spaar, R., and Arlettaza, R. (2006). Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. *Biol. Conserv.* 130: 193-205.
- Bull, J.J. (1983). *Evolution of sex determining mechanisms*. Benjamin/Cummings, California.

- Bull, J.J., and Charnov, E.L. (1988). How fundamental are Fisherian sex ratios? In P.H. Harvey, and L. Partridge (eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, pp. 96-135. Oxford University Press, UK.
- Bulnheim, H.P. (1967). On the influence of the photoperiod on the sex realization in *Gammarus duebeni*. *Helgolander Wissenschaftliches Meeresuntersungen* 16: 69-83.
- Bulnheim, H.P. (1968). Interaction between genetic, external and parasitic factors in sex determination of the crustacean amphipod *Gammarus duebeni*. *Helgolander Wissenschaftliches Meeresuntersungen* 31: 1-33.
- Burley, N. (1981). Sex ratio manipulation and selection for attractiveness. *Science* 211: 721-722).
- Butler, R.W. (1988). Population dynamics and migration routes of tree swallows, *Tachycineta bicolor*, in North America. *J. Field Ornithol.* 59: 395-402.
- Cameron, E.Z., Lemons, P.R., Bateman, P.W., and Bennett, N.G. (2008). Experimental alteration of litter sex-ratios in mammal. *Proc. R. Soc. Lond. B* 275: 323-327.
- Cameron, E.Z. (2004). Facultative adjustment of mammalian sex-ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 1723-1728.
- Canadian Wildlife Service. (2004). Occupation du sol à partir des images classifiées Landsat-7, Sud du Québec, 1999-2003. Environnement Canada, région du Québec, Québec, Canada.
- Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.M., Duckworth, J.C., and Shrubbs, M. (2000). Changes in abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *J. Appl. Ecol.* 37: 771-788.
- Charnov, E. L. (1982). *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, New Jersey.
- Charnov, E.L., and Bull, J.J. (1977). When is sex environmentally determined? *Nature* 266: 828-830.
- Charnov, E.L. (1979). The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *Am. Nat.* 113: 465-480.
- Charnov, E.L. (1993). *Life History Invariants*. Oxford University Press, UK.

- Charnov, E.L., Gotshall, D.W., and Robinson, J.G. (1978). Sex ratio: adaptative response to population fluctuations in Pandalid shrimp. *Science* 200: 204-206.
- Charnov, E.L., Los-den Hartogh, R.L., Jones, W.T., and van den Assem, J. (1981). Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- Clotfelter, E.D., Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2000). Laying order, hatching asynchrony and nestling body mass in Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *J. Avian. Biol.* 31: 329-334.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, New Jersey.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., and Guinness, F.E. (1984). Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308: 358-360.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., and Guinness, F.E. (1986). Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.* 34: 460-471.
- Clutton-Brock, T.H., and Iason, G.R. (1986). Sex ratio variation in mammals. *Q. Rev. Biol.* 61: 339-374.
- Clutton-Brock, T.H., and Parker, G.A. (1992). Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q. Rev. Biol.* 67: 437-456.
- Clutton-Brock, T.H., and Vincent, A.C.J. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351: 58-60.
- Cockburn, A., Legge, S., and Double, M.C. (2002). Sex-ratios in birds and mammals: can the hypotheses be disentangled? In *Sex-ratios: concepts and research methods* (ed. I. Hardy), pp. 266–286. Cambridge University Press, UK.
- Collins, B.T., and Downes, C.M. (2009). Canadian Bird Trends Web site Version 2.3. Canadian Wildlife Service, Environment Canada, Gatineau, Quebec, K1A 0H3.
- Conover, D.O., and Kynard, B.E. (1981). Environmental sex determination: interaction of temperatude and genotype in a fish. *Nature* 213: 577-579.
- Crawley, M.J. (1993). *GLIM for ecologists*. Blackwell, UK.

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1st edn. John Murray, UK.

Darwin, C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, UK.

Darwin, C. (1874). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Second edition. John Murray, UK.

Delmore, K.E., Kleven, O., Laskemoen, T., Crowe, S.A., Liffield, T.J., and Robertson, R.J. (2008). Sex allocation and parental quality in tree swallows. *Behav. Ecol.* 19: 1243–1249.

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., and van Bommel, F.P.J. (2006). Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. *Agric. Ecosyst. Environ.* 116: 189-196.

Donald, R.F., Green, R.E., and Heath, M.F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond.*, B 268:25-29.

Dunn, P.O., and Whittingham, L.A. (2005). Radio-tracking of female Tree swallows prior to egg-laying. *J. Field Ornithol.* 76: 259-263.

Dunn, P.O., Robertson, R.J., Michaud-Freeman, D., and Boag, P.T. (1994). Extra-pair paternity in tree swallows - Why do females mate with more than one male. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 273-281.

Dunn, P.O., Whittingham, L.A., Liffield, J.T., Robertson, R.J., and Boag, P.T. (1994). Effects of breeding density, synchrony and experience on extra-pair paternity in tree swallows. *Behav. Ecol.* 5, 123-129.

Ekman, J.B., and Lilliendahl, K.L. (1993). Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behav. Ecol.* 4: 232-238.

Ellegren, H., Gustafsson, L., and Sheldon, B.C. (1996). Sex ratio adjustment in relation to parental attractiveness in a wild bird population. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 93: 11723-11728.

ESRI. 2005. Patch analyst 2.0a patch for French language. ESRI. Redlands. California.

Evans, A.D., and Smith, K.W. (1994). Habitat selection of Cirl Bunting *Emberiza cirius* wintering in Britain. *Bird Study* 41: 81-87.

Ewen, J.G, Cassey, P., and Moller, A.P. (2004). Facultative primary a lack of evidence sex-ratio variation: a lack of evidence in birds? *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 1277-1282.

Festa-Bianchet, M. (1996). Offspring sex ratio studies of mammals: does publication depend upon the quality of the data or the direction of the results? *Écoscience* 3: 42-44.

Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon, UK.

Foerster, K., Delhey, K., Johnsen, A., Lifjeld, J.T., and Kempenaers, B. (2003). Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature* 425: 714-717.

Frank, S.A. (1990). Sex allocation theory for birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21 13–55.

Frankham, R. (1995). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genet. Res.* 66: 95-107.

Fuller, R.J., Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Marchant, J.H., Wilson, J.D., Baillie, S.R., and Carter, N. (1995). Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conserv. Biol.* 9: 1425-1441.

Galbraith, H. (1988). Effects of agriculture on the breeding ecology of lapwings *Vanellus vanellus*. *J. Appl. Ecol.* 25: 487-503.

Gates, J.E., and Gysel, L.W. (1978). Avian nest dispersion and fledging success in field–forest ecotones. *Ecology* 59: 871-883.

Gebhardt-Henrich, S.G., and van Noordwijk, A.J. (1991). Nestling growth in the Great Tit I. Heritability estimates under different environmental conditions. *J. Evol. Biol.* 3: 341-362.

Ghilain, A., and Belisle, M. (2008). Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecol. Appl.* 18: 1140-1154.

Godfray, H.C.J. (1994). *Parasitoids. Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, UK.

Godfray, H.C.J., and Werren, J.H. (1996). Recent development in sex ratio studies. *Trends in Ecol. Evol.* 11: 59-63.

- Gosler, A., and Carruthers, T. (1999). Body reserves and social dominance in the Great Tit (*Parus major*) in relation to winter weather in southwest Ireland. *J. Avian. Biol.* 30: 447-459.
- Green, R.E., and Stowe, T.J. (1993). The decline of the corncrake in Britain and Ireland in relation to habitat change. *J. Appl. Ecol.* 30: 689-695.
- Griffiths, R., Double, M.C., Orr, K., and Dawson, R.J.G. (1998). A DNA test to sex most birds. *Mol. Ecol.* 7: 1071-1075.
- Griffiths, S.C., Owens, I.P.F., and Thuman, K.A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* 11: 2195-2212.
- Hamilton, W. (1967). Extraordinary sex-ratios. *Science* 156: 477-488.
- Heinsohn, R., Legge, S., and Barry, S. (1997). Extreme bias in sex allocation in Eclectus parrots. *Proc. R. Soc. Lond., B* 264: 1325-1329.
- Herre, E.A. (1987). Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex-ratios. *Nature* 329: 627-629.
- Hewison, A.J.M., and Gaillard, J.M. (1996). Birth-sex-ratios and local resource competition in roe deer, *Capreolus capreolus*. *Behav. Ecol.* 7: 461-464.
- Hewison, A.J.M., and Gaillard, J.M. (1999). Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends Ecol. Evol.* 14: 229-234.
- Hochachka, W. (1990). Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71, 1279-1288.
- Hole, D.G., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., Anderson, G.Q.A, Lee, P.L.M., Wilson, J.D., and Krebs, J.R. (2002). Widespread local house-sparrow extinctions-agricultural intensification is blamed for the plummeting populations of these birds. *Nature* 418: 931-932.
- Howe, H.F. (1977). Sex-ratio adjustment in the common grackle. *Science* 198: 744-746.
- Howe, H.F. (2010). Seasonal sex allocation by Common Grackles? Comment. *Ecology* 91: 3421-3424.

- Hussel, D. (1983). Age and plumage color in female tree swallows. *J. of Field Ornithol.* 54: 312-318.
- Hussell, D.J.T. (1982). Longevity and fecundity records in the Tree Swallow. *N. Am. Bird Bander* 7: 154.
- Jobin, B., Grenier, M., and Laporte, P. (2005). Using satellite imagery to assess breeding habitat availability of the endangered loggerhead shrike in Quebec. *Biodivers. Conserv.* 14: 81-95.
- Johnson, L.S., Wimmers, B.G., Johnson, R.C., Milkie, E.C., Molinaro, R.L., Gallagher, B.S., and Masters, B.S. (2005). Sex manipulation within broods of house wrens? A second look. *Anim. Behav.* 70: 1323-1329.
- Jones, J. (2003). Tree swallows (*Tachycineta bicolor*): A new model organism? *Auk* 120: 591-599.
- Kalmbach, E., Nager, R.G., Griffith, R., and Furness, R.W. (2001). Increased reproductive effort results in male-biased offspring sex ratio: an experimental study in a species with reversed sexual size dimorphism. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 2175-2179.
- Kempnaers, B., Congdon, B., Boag, P., and Robertson, R.J. (1999). Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behav. Ecol.* 10: 304- 311.
- Kempnaers, B., Everding, S., Bishop, C., Boag, P., and Robertson, R.J. (2001). Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 251-259.
- King, B.H. (1987). Offspring sex-ratios in parasitoid wasps. *Q. Rev. Biol.* 62: 367-396.
- King, B.H. (1993). Sex ratio manipulation by parasitic wasps. In D.L. Wrensch and M.A. Ebbert (eds.), *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites*, pp. 418-441. Chapman and Hall, New York.
- Komdeur, J. (1996). Facultative sex-ratio biases in the offspring of the Seycheles warblers. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 661-666.
- Komdeur, J., and Pen, I. (2002). Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory to practice. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 357, 373-380.

- Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J., and Mateman, C. (1997). Extreme adaptive modification in sex-ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature* 385: 522-525.
- Kondeur, J. (1998). Long-term fitness benefits of egg sex modification by the Seychelles warbler. *Ecol. Lett.* 1: 56-62.
- Krackow, S. (1995). Potential mechanisms for sex-ratio adjustment in mammals and birds. *Biol. Rev.* 70: 225-241.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., and Siriwardena, G.M. (1999). The second silent spring? *Nature* 400: 611-612.
- Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Pemberton, J.M., and Guinness, F.E. (1999a). Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399 : 459-461.
- Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., Rose, K.E., and Guinness, F.E. (1999b). Early determinants of lifetime reproductive success differ between the sexes in red deer. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1655-1661
- Kuerzi, R.G. (1941). Life studies of the tree swallow. *Proc. Linn. Soc. N.Y.* 52-53: 1-52.
- Laaksonen, T., Korpimäki, E., and Hakkarainen, H. (2002). Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *J. Anim. Ecol.* 71: 23-31.
- Lal, R., and Stewart, B.A. (1990). *Soil degradation*. Springer-Verlag, New York.
- Lamoureux, S. (2010). Impact de l'intensification agricole sur l'effort parental, la croissance et la survie des oisillons chez l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*). M. Sc. Thesis, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada.
- Lawton, J.H., and May, R.M. (1995). *Extinction Rates*. Oxford University Press, UK.
- Leffelaar, D., and Robertson, R.J. (1986). Equality of feeding roles and the maintenance of monogamy in tree swallows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 199-206.
- Leimar, O. (1996). Life-history analysis of the Trivers and Willard sex-ratio problem. *Behav. Ecol.* 7: 316-325.

- Lenz, T.L., Jacob, A., and Wedekind, C. (2007). Manipulating sex-ratio to increase population growth: the example of the Lesser Kestrel. *Anim. Conserv.* 10: 236-244.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.P. et Trommetter, M. (2008). Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, rapport, INRA (France).
- Lessels, C.M., Mateman, A.C., and Visser, J. (1996). Great tit hatching sex ratios. *J. Avian Biol.* 27: 135-142.
- Lifjeld, J.T., Dunn, P.O., Robertson, R.J., and Boag, P.T. (1993). Extra-pair paternity in monogamous tree swallows. *Anim. Behav.* 45: 213-229.
- Lindstrom, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.* 14: 343-348.
- Lozano, G.A., Perreault, S., and Lemon, R.E. (1996). Age, arrival date and reproductive success of male American redstarts *Setophaga ruticilla*. *J. Avian Biol.* 27: 164-170.
- Macdonald, D.W., and Smith, H. (1990). Dispersal, dispersion and conservation in the agriculture ecosystems. In *Species Dispersal in Agricultural Habitats* (eds R.G.H.Bunce & D.C.Howard), pp. 18–64. Belhaven Press, UK.
- Maddox, J.D., and Weatherhead, P.J. (2009). Seasonal sex allocation by Common Grackles? Revisiting a foundational study. *Ecology* 90: 3190-3196.
- Maddox, J.D., and Weatherhead, P.J. (2010). Seasonal sex allocation by Common Grackles? Reply. *Ecology* 91: 3424-3426.
- Martin, J.G.A., and Festa-Bianchet, M. *In press*. Sex ratio bias and reproductive strategies: what sex to produce when? *Ecology*.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., and Swift, M.J. (1997). Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 25: 504-509.
- McCarty, J.P. (2001). Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *Auk* 118: 176-190.
- McCarty, J.P., and Winkler, D.W. (1999a). Foraging ecology and diet selectivity of Tree Swallows feeding nestlings. *Condor* 101: 246-254.

- McCarty, J.P., and D.W. Winkler. (1999b). Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 141: 286-296.
- McNamara, J.M., and Houston, A.I. (1996). State-dependent life histories. *Nature* 380: 2539-2554.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., and Collins, E.J. (2001). Optimality models in behavioral biology. *SIAM Rev.* 43: 413-466.
- Meyer, W.B., and Turner, B.L. (1992). Human population growth and global land-use/cover change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 39-61.
- Møller, A.P., de Lope, F., and Saino, N. (2004). Parasitism, immunity, and arrival date in a migratory bird, the barn swallow. *Ecology* 85: 206-219.
- Moss, G.L., and Croft, D.B. (1999). Body condition of the red kangaroo (*Macropus rufus*) in arid Australia: The effect of environmental condition, sex and reproduction. *Aust. J. Ecol.* 24: 97-109.
- Müller, M., Spaar, R., Schifferl, L., and Jenni, L. (2005). Effects of changes in farming of subalpine meadows on a grassland bird, the whinchat (*Saxicola rubetra*). *J. Ornithol.* 146:14-23.
- Myers, J.H. (1978). Sex-ratio adjustment under food stress: maximization of quality or numbers of offspring? *Am. Nat.* 112: 381-388.
- Nager, R.G., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D.C., and Dawson, R. (1999). Experimental demonstration that offspring sex-ratio varies with maternal condition. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 96: 570-573.
- Nilsson, J.A. (1994). Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early. *J. Anim. Ecol.* 63, 200-208.
- North American Bird Conservation Initiative, U.S. Committee. 2009. *The State of the Birds, United States of America, 2009*. U.S. Department of Interior: Washington, DC. 36 pages.
- Palmer, A.R. (2000) Quasireplication and the contract of error: Lessons from sex-ratios, heritabilities and fluctuating asymmetry. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 441-480.

- Peach, W.J., Siriwardena, G.M., and Gregory, R.D. (1999). Long-term changes in over-winter survival rates explain the decline of reed buntings *Emberiza schoeniclus* in Britain. *J. Appl. Ecol.* 36: 798-811.
- PECBMS (2009). *The State of Europe's Common Birds*. CSO/RSPB, Prague, Czech Republic. pp. 28.
- Pike, T.W., and Petrie, M. (2003). Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biol. Rev.* 78: 553-574.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'Neil, J.A.S., Onsi, D.E., and Corzilius, D.B. (1992). Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *BioScience* 42: 354-362.
- Pitkänen, M., and Tiainen, J. (2001). Biodiversity of agricultural landscapes in Finland. *Birdlife Conservation Series* (No. 3). Finland: BirdLife.
- Porlier, M., Bélisle, M., and Garant D. (2009). Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 364: 1543-1554.
- Potts, G.R. (1986). *The partridge: pesticides, predation and conservation*. Collins, UK.
- Potts, G.R. (1991). The environmental and ecological importance of cereal fields. In *The Ecology of Temperate Cereal Fields* (L. G. Firbrank, N. Carter, J. F. Darbyshire and R. R. Potts, eds), pp. 3-21. Blackwell, UK.
- Potts, G.R. (1997). Cereal farming, pesticides and grey partridges. In *Farming and Birds in Europe* (D. J. Pain and M. W. Pienkowski, eds), pp. 150-177. Academic Press, UK.
- R Development Core Team. (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna.
- Radford, A.N., and Blakey, J.K. (2000). Is variation in brood sex-ratios adaptive in the great tit (*Parus major*)? *Behav. Ecol.* 11: 294-298.
- Rendell, W.B., and Robertson, R.J. (1989). Nest-site characteristics, reproductive success and cavity availability for tree swallows breeding in natural cavities. *Condor* 91: 875-885.
- Rendell, WB. (1993). Intraspecific killing observed in tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Can. Field-Nat.* 107: 227-228.

- Reznick, D. (1985). Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- Ricklefs, R.E. (1974) Energetics of reproduction in birds. In: *Avian Energetics*, ed. R. A. Paynter, Publ. Nuttall Ornith. Club No. 15.
- Ricklefs, R.E. (1983) Avian postnatal development. In: *Avian Biology*, Vol. 7 (Ed. By D. S. Farner & J. R. King), pp. 1-83. Academic Press, New York.
- Robertson, B.C., Elliott, G.P., Eason, D.K., Clout, M.N., and Gemmell, N.J. (2006). Sex allocation theory aids species conservation. *Biol. Lett.* 22, 229-231.
- Robertson, R.J., and Rendell, W.B. (1990). A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity-nesting bird, the tree swallow (*Tachycineta bicolor*), in nest-boxes and natural cavities. *Can. J. Zool.* 68:1046-1052.
- Robertson, R.J., and 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., and Cohen, R.R. (1992). Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). In *The birds of North America* (eds A. Poole, P. Stettenheim, and F. Gill), pp. 1-28. Academy of Natural Sciences, Washington, DC.
- Robinson, R.A., and Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39: 157-176.
- Roff, D.A. (1996). The evolution of genetic correlations: An analysis of patterns. *Evolution* 50: 1392-1403.
- Rooneem, T.M., and Robertson, R.J. (1997). The potential to lay replacement clutches by tree swallows. *Condor* 99: 228-231.
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., and Thies, C. (2005). The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *J. Appl. Ecol.* 42: 873-882.
- Rutkowska, J., and Badyaev, A.V. (2008). Meiotic drive and sex determination: molecular and cytological mechanisms of sex-ratio adjustment in birds. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 363: 1675-1686.

- Ryan, M., Burger, L., Jones, D., and Wywiałowski, A. (1998). Breeding ecology of greater prairie-chickens (*Tympanuchus cupido*) in relation to prairie landscape configuration. *Am. Midl. Nat.* 140: 111-121.
- Saino, N., Ambrosini, R., Martinelli, R., Calza, S., Moller, A.P., and Pilastro, A. (2002). Offspring sexual dimorphism and sex-allocation in relation to parental age and paternal ornamentation in the barn swallow. *Mol. Ecol.* 11: 1533-1544.
- Sheldon, B.C. (1998). Recent review of avian sex-ratio. *Heredity* 80: 397-402.
- Sheldon, B.C., and West, S.A. (2004). Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex-ratio in ungulate mammals. *Am. Nat.* 163: 40-54.
- Sheldon, B.C., Andersson, S.C., Griffith, J., Ornbord, J., and Sendecka, J. (1999). Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* 402: 874-877.
- Shrubb, M. (1990). Effects of agricultural change on nesting lapwings *Vanellus vanellus* on farmland. *Bird Study* 37: 115-128.
- Siriwardena, G.M., Baillie, S.R., and Wilson, J.D. (1999). Temporal variation in the annual survival rates of six granivorous birds with contrasting population trends. *Ibis* 141: 621-636.
- Smith, H.G., and Bruun, M. (2002). The effect of pasture on starling (*Sturnus vulgaris*) breeding success and population density in a heterogeneous agricultural landscape in southern Sweden. *Agric. Ecosyst. Environ.* 92: 107-114.
- Smits, J.P. EX., Bortolotti, G.R., Sebastian, M., and Ciborowski, J.J.H. (2005). Spatial, temporal, and dietary determinants of organic contaminants in nestling Tree Swallows in Point Pelee National Park, Ontario, Canada. *Environ. Toxicol. Chem.* 24: 3159-3165.
- Sotherton, N.W. (1998). Land use changes and the decline of farmland wildlife: An appraisal of the set-aside approach. *Biol. Conserv.* 83: 259-268.
- Stapleton, M.K., and 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.
- Stearns, S.C. (1976). Life history tactics: a review of ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press, UK.

Stephens, P.A., Sutherland, W.J., and Freckleton, R.P. (1999). What is the Allee effect? *Oikos* 87: 185-190.

Stutchbury, B.J., and Robertson, R.J. (1988). Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 66: 827-834.

Swift, M.J., and Anderson, J.M. (1993). Biodiversity and ecosystem function in agroecosystems. In *Biodiversity and Ecosystem Function* (E. Schultze, and H. A. Mooney, eds), pp. 57-83. Springer, New York.

Thompson, C.W., Hillgarth, N., Leu, M., and McClure, H.E. (1997). High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *Am. Nat.* 149: 270-294.

Thrall, P.H., Bever, J.D., and Burdon, J.J. (2010). Evolutionary change in agriculture: the past, present and future. *Evol. Appl.* 3: 405-408.

Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., and Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., and Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292: 281-284.

Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (eds) *Sexual selection and the descent of Man*. Aldline, Illinois.

Trivers, R.L., and Willard, D.E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex-ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.

Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., and Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity: ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8: 857-874.

Tucker, G.M., and Heath, M.H. (1994). Bird in Europe: their conservation status. In *BirdLife International 1994*. BirdLife International, UK.

- Tuttle, E.M., Pruett-Jones, S., and Webster, M.S. (1996). Cloacal protuberances and extreme sperm production in Australian fairy-wrens. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263:1359-1364.
- van den Assem, J. (1971). Some experiments on sex ratio and sex ratio regulation in Pteromalid *Lariophagus distinguendis*. *Neth. J. Zool.* 21: 373-402.
- Velando, A., Graves, J., and Ortega-Ruano, J.E. (2002). Sex ratio in relation to timing of breeding, and laying sequence in a dimorphic seabird. *Ibis* 144: 9-16.
- Vickery, J.A., Evans, A.D., Grice, P., Brand-Hardy, R., and Aebischer, N.A. (2004). Ecology and conservation of lowland farmland birds II: the road to recovery. *Ibis* 146 (Suppl. 2): 1-258.
- Wade, M.J. (1979). Sexual selection and variance in reproductive success. *Am. Nat.* 114: 742-747.
- Wade, M.J., Shuster, S.M., and Demuth, J.P. (2003). Sexual selection favors female-biased sex-ratios: The balance between the opposing forces of sex-ratio selection and sexual selection. *Am. Nat.* 162: 403-414.
- Warner, R.R. (1982). Mating systems, sex change and sexual demography in the rainbow wrasse, *Thalassoma lucasanum*. *Copeia* 1982: 128-136.
- Wauters, L.A., de Crombrughe, S.A., Nour, N., and Matthysen, E. (1995). Do female roe deer in good condition produce more sons than daughters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 189-193.
- Weatherhead, P.J. (1983). Secondary sex-ratio adjustment in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 57-61.
- Weatherhead, P.J. (2009). Multi-year seasonal sex allocation patterns in Red-winged Blackbirds. *Auk* 126: 181-185.
- Webster, M.S., Pruett-Jones, S., Westneat, D.F., and Arnold, S.J. (1995). Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection. *Evolution* 49: 1147-1157.
- West, S.A. (2009). Sex Allocation. Princeton University Press, UK.

- West, S.A., and Sheldon, B.C. (2002). Constraints in the evolution of sex-ratio adjustment. *Science* 295: 1685-1688.
- Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2000). Offspring sex-ratios in tree swallows: females in better condition produce more sons. *Mol. Ecol.* 9: 1123-1129.
- Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2001). Survival of extrapair and within-pair young in tree swallows. *Behav. Ecol.* 12: 496-500.
- Whittingham, L.A., and Dunn, P.O., and Nooker, J.K. (2005). Maternal influences on brood sex-ratios: an experimental study in tree swallows. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272: 1775-1780.
- Whittingham, L.A., Dunn, P.O. (2005). Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds. *Behav. Ecol.* 16: 138-144.
- Wilby, A., and Thomas, M.B. (2002). Natural enemy diversity and pest control: pattern of pest emergence with agricultural intensification. *Ecol. Lett.* 5: 353-360.
- Wilkin, T., and Sheldon, B. (2009). Sex differences in the persistence of natal environmental effects on life histories. *Curr. Biol.* 19: 1998-2002.
- Williams, G.C. (1979). The question of adaptive variation in sex ratio in out-crossed vertebrates. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205: 567-580.
- Wilson, J.D., Evans, A.D., and Grice, P.V. (2009). *Bird Conservation and Agriculture*. Cambridge University Press, UK.
- Wilson, K., and Hardy, C.W. (2002). Statistical analysis of sex-ratios: an introduction. In *Sex-ratios: concepts and research methods*, (ed. C.W. Hardy), pp. 48-92. Cambridge University Press, UK.
- Winkler, D.W. (1993). Use and importance of feathers as nest lining in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 110: 29-36.
- Witter, M.S., and Cuthill, I.C. (1993). The ecological costs of avian fat storage. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 340: 73-92.
- Zach, R. (1982). Hatching, asynchrony, egg size, growth, and fledging in tree swallows. *Auk* 99: 695-700.

Zahavi, A. (1975). Mate selection: A selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.