

TABLE DES MATIERES

I. INTRODUCTION	2
1. DEFINITIONS EN ECOLOGIE EVOLUTIVE	2
2. CADRE THEORIQUE	3
3. OBJECTIFS DE L'ETUDE	5
II. MATERIELS ET METHODES	7
1. LA PHYLOGENIE	7
2. L'INFORMATION BIOLOGIQUE	7
a) <i>Comportement reproducteur : solitaire ou colonial</i>	9
b) <i>Territorialité pour la nourriture : présence ou absence de territoire d'alimentation</i>	9
c) <i>Habitat : Milieu terrestre ou milieu aquatique.</i>	11
d) <i>Exposition des nids aux prédateurs.</i>	11
e) <i>Traits d'histoire de vie.</i>	11
3. LES ESPECES (TAXA)	12
4. LES METHODES D'ANALYSE	21
a) <i>Pour les caractères binaires (discrets)</i>	21
b) <i>Pour les caractères continus</i>	21
III. RESULTATS	23
1. L' EVOLUTION DE LA COLONIALITE ET DES AUTRES CARACTERES.....	23
2. VIE EN COLONIE ET FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX	23
a) <i>Vie en colonie et territoire d'alimentation</i>	23
b) <i>Vie en colonie et habitat</i>	24
c) <i>Territorialité pour la nourriture et habitat</i>	28
d) <i>Vie en colonie et exposition aux prédateurs.</i>	29
3. VIE EN COLONIE ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE.....	30
IV. DISCUSSION	31
1. LA DEFENSE D'UN TERRITOIRE D' ALIMENTATION	31
2. L' HABITAT	32
3. LA PREDATION	33
4. LES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE.....	34
V. CONCLUSION.....	35
1. SCENARII EVOLUTIFS DE LA COLONIALITE.....	35
2. CONSEQUENCES POUR L'ETUDE DE LA COLONIALITE	36
BIBLIOGRAPHIE	38

I. Introduction

1. *Notions et définitions en écologie évolutive*

Ce travail de recherche fondamentale en écologie évolutive a été conduit afin d'essayer de comprendre pourquoi certaines espèces d'oiseaux se regroupent chaque année en colonies au moment de la reproduction. Or l'étude d'un comportement peut être menée en adoptant différents points de vue, qui correspondent aux 4 questions de Tinbergen (Tinbergen 1963). La question peut être posée en terme de fonction ou survie, en terme de mécanisme, en terme d'apprentissage ou en terme d'histoire évolutive. Les réponses à ces différents types de questions ne sont pas exclusives mais complémentaires.

Les facteurs qui influencent la survie sont appelés facteurs « ultimes » (ultimate factors en anglais), et cette approche dite économique fait le bilan entre les coûts et bénéfices qu'entraînent un comportement. En effet, pour qu'un comportement ait été sélectionné au cours de l'évolution et existe aujourd'hui, il faut que les bénéfices qu'il entraîne en terme de survie soient suffisants pour contrebalancer les coûts.

L'approche mécanistique cherche à élucider la question du « comment ça marche ? », c'est celle développée par exemple par les disciplines vétérinaires.

Le niveau d'investigation peut également varier : ces approches peuvent être menées au niveau microscopique (génétique), populationnel (étude sur une espèce particulière ou intra-spécifique), ou au niveau inter-spécifique, en comparant les espèces les unes aux autres, c'est l'approche comparative.

La survie :

Les traits d'histoire de vie: ce sont les paramètres biologiques qui caractérisent un individu la taille de la ponte, la masse adulte, le succès reproducteur, le taux de survie adulte, la longévité. En ce qui concerne la longévité, on distingue deux grands groupes dans la classe des oiseaux : ceux qui ont une longévité réduite (environ 3 ans), et ceux qui ont une longévité plus grande (10 ans ou plus). Les espèces correspondantes sont dites longévives.

Les leks : ce sont des regroupements temporaires des mâles de certaines espèces dans des arènes où les femelles viennent faire leur choix pour les accouplements.

Phylopatricité : départ d'individus de la colonie partant s'installer ailleurs

Contingence : le passage d'un état à l'autre d'un caractère est facilité par un état en particulier de l'autre caractère.

Précédence : les passages d'un état à l'autre d'un caractère se font de manière significative avant les changements d'états d'un autre caractère.

2. Cadre théorique

Le mode de reproduction colonial est un mode particulier de vie sociale où les individus se rassemblent durant la période de reproduction et défendent des territoires qui ne contiennent que le site de reproduction (Perrins and Birkhead 1983). Ces colonies sont caractérisées par une densité des individus plus ou moins élevée, allant de couples espacés de quelques centaines de mètres (cas du vautour fauve *Gyps fulvus*), à des individus espacés de quelques mètres (cas des éléphants de mer *Mirounga leonina*), jusqu'à des constructions réalisées en commun dans lesquelles chacun des couples niche dans une chambre (exemple des oiseaux palmistes, *Dulus dominicus*). Cette variabilité se retrouve également au niveau intraspécifique (par exemple des nids de vautours fauves, espacés généralement de plusieurs centaines de mètres, peuvent parfois être situés à 3 à 4 mètres les uns des autres). Ce mode de vie colonial caractérise certains poissons (de Fraipont *et al.* 1993), des reptiles (Trillmich and Trillmich 1984), des mammifères marins (Sydeman *et al.* 1991, Campagna *et al.* 1992, Baldi *et al.* 1996), mais il concerne davantage la classe des oiseaux dont 13% des espèces sont coloniales (Lack 1968). Au sein même des oiseaux, la distribution de ce mode de reproduction, appelé la colonialité, est asymétrique, caractéristique de 95% des oiseaux marins, et seulement de quelques espèces de passereaux (16% des sous-familles contiennent une espèce coloniale selon Lack (1968)). C'est à la colonialité des oiseaux que nous nous sommes intéressés dans ce travail.

La colonialité est une énigme d'un point de vue évolutif car il a très vite été montré que les individus se regroupant ainsi payaient des **coûts** importants en terme de survie individuelle. Les coûts détectés sont des risques plus élevés de transmission d'ectoparasites et de maladies (Møller 1987, Brown and Bomberger Brown, 1986), une compétition intraspécifique accrue

pour les ressources (sites de nidification, partenaires, aliments, matériaux pour le nid), des risques plus élevés de prédation (Bertram 1978 ; Brown 1988a ; Siegel-Causey and Kharitonov 1990), de cocufiage, d'infanticide et de cannibalisme (Møller 1987, Wittenberger and Hunt 1985, Brown and Bomberger Brown, 1996). Malgré cela, la colonialité caractérise de nombreuses espèces d'oiseaux et il a été décrit qu'elle a évolué de manière indépendante au moins une dizaine de fois dans la classe des oiseaux (Siegel-Causey and Kharitonov 1990). Ceci implique qu'un individu se reproduisant au sein de ces agrégations de conspécifiques tire des **bénéfices** qui contrebalancent ces coûts. Trois groupes d'hypothèses concernant ces bénéfices ont été développées. Les hypothèses de type spatial : développées essentiellement pour les oiseaux marins, elles considèrent que la vie en groupe est un bénéfice du fait du défaut de sites de nidification comparé aux étendues nécessaires à la recherche de nourriture (Wittenberger and Hunt 1985 ; Cairns 1992 ; Post 1994 ; Baldi *et al.* 1996). Les hypothèses liées à la prédation : la colonialité représente un avantage par rapport à la vie solitaire car elle limite l'impact de la prédation grâce au développement de comportements de défense tels que le harcèlement du prédateur, la synchronisation des pontes, l'effet de dilution, l'effet de confusion (Siegel-Causey and Kharitonov 1990 ; Anderson and Hodum 1993 ; Endler 1995 ; Terhune and Brilliant 1996). Le troisième groupe d'hypothèses concerne l'augmentation de l'efficacité de recherche de nourriture liée à la vie en groupe (hypothèse du centre d'information : Ward and Zahavi 1973; hypothèse des deux stratégies : Weatherhead 1983, 1987; hypothèse du centre de recrutement : Richner and Heeb 1995, 1996). Ces hypothèses sont fondées sur l'existence de transferts d'information entre les individus de la colonie sur la localisation de ressources trophiques disséminées et imprévisibles. Ce transfert d'information, conséquence de la colonialité, favoriserait son maintien.

Parmi ces trois groupes, les hypothèses ont été peu étayées et aucune n'a pu être généralisée à un grand nombre d'espèces. En effet, les conclusions qui étaient dégagées de l'étude d'une espèce particulière se trouvaient souvent en désaccord avec l'étude d'autres espèces. Après une vingtaine d'années, il est toujours impossible d'énumérer des facteurs écologiques généraux dont on est sûr qu'ils soient liés à l'évolution de la colonialité.

Ainsi, jusqu'à récemment, l'étude du pourquoi de la colonialité s'est faite par une approche en termes de coûts et bénéfices (facteurs ultimes) et n'a pas permis d'arriver à une conclusion claire quant à son origine et à son maintien. Des hypothèses proposées récemment ouvrent de nouvelles perspectives pour l'étude de la colonialité et évitent les difficultés rencontrées à établir un bilan entre coûts et bénéfices. Elles s'appuient sur les théories de la sélection

sexuelle (Morton *et al.* 1990 ; Wagner 1993, 1997 ; Danchin *et al.* 1998a) et de la sélection de l'habitat (Shields *et al.* 1988 ; Brown *et al.* 1990 ; Boulinier and Danchin 1997). Dans le cadre de la théorie de la sélection sexuelle, l'idée est que la recherche d'un partenaire crée une force d'agrégation, et que les femelles ayant accès à davantage de partenaires potentiels pour des copulations hors couple, il se passe un phénomène comparable à celui de la formation des leks (Wagner 1993) et les sites de nidification se rapprochent.

Dans le cadre de la sélection de l'habitat, la présence et le succès reproducteur des congénères sont une source d'information sur la qualité du site de nidification qui va représenter une force d'agrégation.

Ainsi, l'approche actuelle fait l'hypothèse que les forces agrégatives (choix du partenaire et de l'habitat) sont toujours présentes mais s'expriment (mode de reproduction colonial) ou ne s'expriment pas (état solitaire) selon le type de densité- dépendance auquel sont soumises les espèces.

On a vu que les approches faites au niveau intra- spécifique pour appréhender le problème n'apportaient pas de conclusion satisfaisante. Or, l'approche comparative permet de se situer à un autre niveau d'investigation, le niveau interspécifique, et offre la possibilité de s'affranchir de la variabilité intra- spécifique du caractère étudié. Ainsi, les contradictions trouvées par des études de type 'coûts et bénéfices' menées sur des espèces différentes vont être avantageusement exploitées afin de détecter des évolutions corrélées de deux caractères. Il est même possible, avec certaines méthodes, de donner des informations sur la contingence ou la précédence d'un caractère par rapport à un autre (cas de la méthode développée par Pagel (1994)).

3. Objectifs de l'étude

La nouvelle approche théorique d'une part et le développement des méthodes d'analyse comparative d'autre part permettent d'aborder le problème de la colonialité de manière nouvelle. L'objectif principal était de trouver des facteurs biologiques et écologiques liés à l'évolution de la vie en groupe qui soient unifiant pour l'ensemble de la classe des oiseaux.

Dans un premier temps, nous avons étudié la manière dont la colonialité a évolué au cours du temps : la colonialité est étudiée indépendamment des autres facteurs grâce à l'examen de la distribution de ses changements d'état (solitaire ou colonial) le long de la phylogénie. Ceci permet de déterminer l'état ancestral de ce caractère ainsi que le nombre de fois où la

colonialité est apparue dans cette portion de l'arbre phylogénique des oiseaux. Dans un second temps, le but est de déterminer quels sont les facteurs importants susceptibles de diminuer les coûts liés à la densité des nids sur les sites de reproduction et donc susceptibles d'avoir favorisé l'apparition de la colonialité. Ces facteurs peuvent être liés soit à des caractéristiques intrinsèques de l'oiseau (biologie, traits d'histoire de vie), soit à des facteurs environnementaux. Les facteurs environnementaux étudiés sont les suivants : le milieu de vie, le mode d'alimentation, la prédation, qui ont été les sujets de nombreuses investigations antérieures au niveau intraspécifique.

Dans la pratique, cette étude a été menée sur plus de 300 espèces d'oiseaux afin d'aborder le problème de manière globale et de rechercher des facteurs unifiant pour l'ensemble des oiseaux. Le logiciel utilisé pour la reconstruction de l'évolution des caractères est MacClade 3.04 (Maddison and Maddison, 1992). Nous utilisons la méthode de Pagel (1994) afin de trouver des facteurs environnementaux qui auraient pu évoluer de manière corrélée avec la colonialité, pour chercher si la colonialité est contingente de certains d'entre eux, ou même s'il existe une précedence de ces facteurs par rapport à l'apparition de la colonialité. Enfin, nous appliquons la méthode des contrastes (Felsenstein 1985; Garland *et al.* 1992) pour analyser le rôle des traits d'histoire de vie (masse adulte et taille de ponte) comme possibles variables confondantes dans l'étude de l'évolution de la colonialité chez les oiseaux.

II. Matériels et Méthodes

1. La phylogénie

Le développement des techniques moléculaires a permis de confronter les phylogénies basées sur des caractères morphologiques à de nouvelles données, et ceci a souvent mené à des perturbations des classifications acceptées jusqu'alors. Ce fut le cas pour les oiseaux lorsqu'en 1990 Sibley et Ahlquist ont publié une nouvelle classification, basée sur la technique d'hybridation d'ADN, qui regroupait pas moins de 1200 genres et espèces d'oiseaux (Sibley and Ahlquist 1990). Accueillie tout d'abord avec réticence (Houde 1987 ; Lanyon 1992), cette phylogénie a un avantage incontestable : celui d'avoir utilisé la même technique sur un grand nombre d'espèces, ramenant ainsi à une unique source les erreurs possibles, alors que la juxtaposition de petites phylogénies les unes aux autres multipliait d'autant les erreurs. Aujourd'hui, cette phylogénie sert de matériel d'étude pour de nombreuses analyses comparatives réalisées en écologie évolutive et c'est elle que nous avons utilisée pour cette étude.

2. L'information biologique

Les données relatives à la biologie des espèces ont été collectées dans de nombreux ouvrages de comportement, écologie et biologie des oiseaux (par exemple Cramp and Simmons 1975-1983; Cramp and Perrins 1985-1990 pour les oiseaux du paléarctique). Ce sont : le comportement reproducteur, la territorialité pour la nourriture, le type d'habitat lors de la reproduction, l'exposition des nids aux prédateurs, et deux traits d'histoire de vie : la masse adulte et le nombre moyen d'œufs pondus par femelle et par an. L'habitat lors de la reproduction, la territorialité pour la nourriture, et l'exposition des nids ont été codées comme des variables binaires. Les traits d'histoire de vie sont des variables continues. Le comportement reproducteur était en général considéré comme une variable binaire, sauf lors des analyses de contraste (voir ci-dessous). Pour des raisons méthodologiques, les espèces polymorphes pour un certain caractère (présentant à la fois les états 0 et 1 pour un même caractère) ne pouvaient être incluses dans les analyses contenant ce caractère. Les informations biologiques collectées sur l'ensemble des 320 espèces peuvent être obtenues auprès de l'auteur sous forme d'un tableau Word.

a) Comportement reproducteur : solitaire ou colonial

Le comportement reproducteur est défini comme une variable à 4 états, définition qui découle de celle de Perrins and Birkhead (1983) :

- (1) état **solitaire strict**, oiseaux nicheurs qui défendent toujours un territoire qui contient davantage que le nid ;
- (2) état **généralement solitaire**, oiseaux qui nichent la plupart du temps de manière solitaire, mais dont on observe parfois des groupes lâches de nids (exemple de la tourterelle triste *Zenaida macroura*) ;
- (3) état **généralement colonial**, oiseaux nichant en colonies, mais dont on observe parfois des paires solitaires (exemple de l'hirondelle rustique *Hirundo rustica*, ou des albatrosses *Diomedea* spp.) ;
- (4) état **colonial strict**, nichant toujours en colonies.

Selon les analyses, le comportement reproducteur a été utilisé soit comme une variable continue à 4 états (pour les analyses de contrastes) ou comme une variable discrète à deux états (tests de corrélation, de contingence et de temporalité). Dans ce cas, les deux premiers états étaient groupés en un état solitaire, et les deux derniers états en un état colonial.

b) Territorialité pour la nourriture : présence ou absence de territoire d'alimentation

Les études précédentes sur le rôle joué par les ressources trophiques sur la colonialité ont mis l'accent sur la prévisibilité spatiale et temporelle de la nourriture, classant les ressources en défendables ou non défendables. Cependant, une telle distinction amène à classer comme non défendables des ressources qui sont en réalité défendues par certaines espèces, compte tenu de leur technique de chasse ou leur capacité à la garder face à d'autres compétiteurs (taille relative). Par exemple le grand gravelot *Charadrius hiaticula* se nourrit d'invertébrés sur les plages, type de nourriture habituellement classé comme non défendable. Cependant, il chasse de manière solitaire et défend des territoires d'alimentation car il chasse à vue des proies sensibles aux vibrations, il a donc besoin d'être discret, rapide et isolé (Goss-Custard 1970). Cet exemple n'est pas une exception et montre qu'une nourriture que l'on considère « non défendable » peut en réalité être défendue par certaines espèces. Nous avons donc classé les espèces selon l'existence ou l'absence d'un territoire d'alimentation. Notre hypothèse de départ était que l'existence d'un territoire d'alimentation empêche l'apparition de la colonialité.

c) Habitat : Milieu terrestre ou milieu aquatique.

La colonialité est très présente chez les oiseaux d'eau (Lack 1968). Nous avons donc testé si l'habitat était impliqué dans l'évolution de la colonialité. Notre hypothèse de départ était que le milieu terrestre générerait certaines contraintes empêchant l'apparition de la colonialité. Le passage au milieu aquatique favoriserait l'évolution de la colonialité. A cause de la très forte incidence de la colonialité chez les oiseaux marins, nous avons subdivisé le milieu aquatique en milieu marin et milieu dulcicole afin d'approfondir les investigations.

Par oiseaux marins nous entendons les espèces nichant en pleine mer ou sur les rivages, et par oiseaux dulcicoles ceux vivant sur les marais, rivières ou lacs. Comme précédemment, l'hypothèse de départ est que la colonialité est contingente du milieu marin, c'est à dire que le passage de solitaire à colonial est facilité lorsqu'on est dans l'habitat marin.

d) Exposition des nids aux prédateurs.

La prédation a souvent été invoquée comme étant une des forces principales dans l'évolution de la colonialité (Anderson and Hodum 1993). Comme très peu de données fiables sur les effets réels de la prédation existent dans la littérature, nous avons considéré l'effet de la prédation comme une variable binaire selon l'exposition des nids aux prédateurs. Lorsque des données sur les taux de prédation existaient (seulement pour les passereaux ; Martin 1995), nous avons utilisé le seuil de 45% pour séparer les nids exposés des nids non exposés. Lorsqu' aucune donnée chiffrée n'était disponible, nous avons utilisé la position verticale du nid dans l'espace pour estimer l'exposition aux prédateurs. En effet, Martin (1993) a montré qu'il existe une corrélation entre la position du nid et les taux réels de prédation au nid chez les passereaux. Utilisant cette étude et la généralisant aux non-passereaux, nous avons classé comme exposés les sites suivants : le sol, les buissons, la cime des arbres dans des environnements ouverts, les buissons en forêt, et les falaises. Ont été classés non-exposés: les frondes des arbres, les îles isolées, les marécages, les sites cachés au sol (terriers ou nids cryptiques).

e) Traits d'histoire de vie

De manière intuitive, la colonialité semble davantage présente chez les espèces longévives. Ces espèces sont plus lourdes et ont des tailles de ponte plus petites que les espèces solitaires. Ainsi, les corrélations observées entre la colonialité et divers facteurs environnementaux pourraient être dues simplement à des corrélations avec ces traits d'histoire de vie. Nous avons donc testé les relations existant entre colonialité et taille de ponte et masse adulte, les hypothèses de départ étant que les oiseaux coloniaux sont d'une masse plus grande et d'une taille de ponte plus petite que les oiseaux solitaires.

3. Les espèces (taxa)

A cause de la distribution asymétrique de la colonialité dans la phylogénie des oiseaux, nous avons sélectionné trois superordres présentant différentes incidences de la colonialité : les Apodimorphae, Strigimorphae, et Passerimorphae (fig.1). Dans cette portion de l'arbre, on supposait plusieurs apparitions indépendantes de l'état colonial, ce qui est favorable aux analyses statistiques et interprétations biologiques de ces changements évolutifs. Le superordre des Apodimorphae contient des espèces coloniales (ordres des Apodiformes ; les martinets) et des espèces solitaires (ordre des Trochiliformes ; les oiseaux mouches) dans un milieu terrestre, ce qui évite le biais de ne travailler qu'avec des espèces aquatiques (la plupart des Ciconiiformes). Le superordre des Passerimorphae contient les ordres des Passériformes, Columbiformes, Gruiformes, et Ciconiiformes (fig. 1). Les Ciconiiformes constituent un vaste ordre regroupant 29 familles. Il contient tous les oiseaux marins, qui sont coloniaux à 95% (Lack 1968; Wittenberger and Hunt 1985). L'ordre des Passériformes contient 700 espèces parmi lesquelles la colonialité est relativement rare : 16% des sous-familles seulement contiennent une espèce coloniale (Lack 1968; Wittenberger and Hunt 1985; del Hoyo *et al.* 1992). Une partie seulement de cet ordre (77 espèces) a été incluse dans l'étude (fig. 1). Le superordre des Strigimorphae, situé entre les deux autres superordres considérés a été inclus dans l'étude afin d'avoir une vision exhaustive de l'évolution de la colonialité dans cette portion de la phylogénie (fig. 1). Pour chaque test, seules les espèces pour lesquelles l'information sur les caractères biologiques en question était disponible ont été incluses. Lorsque seulement le genre était indiqué dans la phylogénie, nous avons utilisé l'espèce la plus répandue comme représentative de ce genre. L'arbre phylogénique étudié regroupe 55 familles et un total de 320 taxa lorsque les polymorphismes (coexistence des deux traits d'un même caractère chez une espèce) sont conservés ou 301 taxa lorsqu'ils sont écartés (fig. 2).

La prévalence de la colonialité étant très élevée chez les oiseaux marins, nous voulions tester la relation entre la colonialité et l'habitat dans la portion de l'arbre concernée. Nous avons donc restreint l'analyse aux non passereaux Passerimorphae et plus spécifiquement à l'ordre contenant les oiseaux marins (Ciconiiformes) ainsi qu'aux deux plus proches ordres frères : les Gruiformes et les Columbiformes. Ceci a formé un ensemble de 178 taxa (figs. 1, 2C – E).

FIG. 1: Superordres, ordres et familles de la phylogénie des oiseaux inclus dans l'étude (tiré de Sibley and Ahlquist 1990).

A

FIGURE 2 : Reconstruction de l'évolution de la colonialité pour 301 espèces d'oiseaux (polymorphismes exclus de l'arbre). branches noires : colonial, branches blanches : solitaire, et branches grises : équivoque. reconstruction pour les A) Apodimorphae et Strigimorphae, B) Passeriformes ; et (C – E) les non-passereaux Passerimorphae (178 taxa). Les longueurs de branches sont arbitraires.

Rapport-Gratuit.com

B

Fig. 2 (suite)

C

Fig. 2 (suite)

D

Fig. 2 (suite)



E

Fig. 2 (suite)

4. Les méthodes d'analyse

a) Pour les caractères binaires (discrets)

*** La méthode de Pagel (1994)**

Cette méthode développe des maxima de vraisemblance afin d'estimer les vitesses de transition de chaque caractère discret et teste l'hypothèse d'une évolution corrélée de ces caractères. Elle ne dépend pas de la reconstruction de l'état ancestral (Pagel 1994). Un test statistique du ratio de vraisemblance est utilisé pour choisir entre deux modèles appliqués aux données, l'un autorisant seulement l'évolution indépendante des traits de caractères (modèle à 8 paramètres), et l'autre impliquant une évolution corrélée (modèle à 4 paramètres). Ce test est appelé test omnibus. On peut également tester des hypothèses reposant sur une évolution dans une direction particulière. Ainsi, on peut tester si les changements d'une variable sont plus ou moins vraisemblables selon l'état de l'autre variable (appelé test de contingence), et on peut également tester la chronologie des changements et leur direction (appelé test de temporalité). On teste ces hypothèses en forçant les paramètres correspondants de la matrice de transition à prendre des valeurs identiques et on adapte le modèle aux données par le maximum de vraisemblance. Ce modèle est ensuite comparé au modèle d'évolution corrélée des deux variables par un test du ratio de vraisemblance. Ces tests seront distribués de manière asymptotique comme un χ^2 avec 1 degré de liberté (voir Pagel 1994 pour les détails).

*** Le diagramme des flux évolutifs**

De la même manière, on peut forcer chaque paramètre (q_{ij}) du modèle à prendre la valeur zéro et comparer les modèles à 7 paramètres obtenus dans chacun des cas au modèle complet à 8 paramètres. Ceci permet de dessiner un diagramme des flux évolutifs qui retrace l'évolution depuis l'état ancestral de deux variables vers l'état dérivé de ces deux variables.

b) Pour les caractères continus

Pour étudier s'il existe une corrélation entre les traits d'histoire de vie et la colonialité, nous avons utilisé la méthode des contrastes. Garland *et al.* (1992, 1993) ont passé en revue les

exploitations possibles de la méthode décrite par Felsenstein (1985) pour tester l'indépendance des changements entre deux variables continues sur un arbre phylogénétique. Les auteurs ont montré que cette méthode est très puissante et ne produit qu'un faible taux d'erreur de type I comparé à d'autres méthodes. Le principe est de contraster chaque paire de clades sœurs de l'arbre par une combinaison linéaire des états des taxa terminaux ; ces contrastes sont indépendants et une corrélation significative des contrastes de deux caractères montrerait que ces caractères n'ont pas évolué de manière indépendante. Le logiciel PDAP (Phenotypic Diversity Analysis Program ; Garland *et al.* 1993) a été utilisé avec des longueurs de branches constantes (égales à 1), en vérifiant que les autres options (Grafen 1989 ; Pagel 1992) amenaient au même résultat (voir Garland *et al.* 1993).

III. Résultats

1. L' évolution de la colonialité et des autres caractères

Pour l'ensemble des reconstructions possibles de l'évolution de la colonialité à partir des 320 espèces d'oiseaux de l'échantillon, l'état ancestral est l'état solitaire ($P = 0,99$; fig.2). En ce qui concerne les autres caractères, on trouve que l'ancêtre défendait un territoire pour se nourrir ($P = 0,84$), était terrestre ($P = 1$), et avait probablement un nid exposé aux prédateurs ($P = 0,65$). Cependant, cette dernière probabilité n'est pas significative. Il y a en fait de nombreux passages de l'état « exposé » à « non exposé » puis des réversions le long de l'arbre. Ainsi, on trouve avec MacClade 3.04 un état ancestral équivoque pour cette variable. Le groupe frère est celui des Apodimorphae, qui n'avait pas été inclus dans l'étude de l'exposition des nids aux prédateurs. Ce groupe possède un ancêtre au nid non exposé (on trouve dans ce groupe les martinets et les chouettes), et on considèrera donc dans la discussion qui suit que l'ancêtre commun à ces deux groupes possède un nid non exposé.

En utilisant MacClade 3.04, ont été trouvées 750 reconstructions équiparcimonieuses pour l'évolution de la colonialité, avec entre 21 et 24 apparitions indépendantes de la colonialité sur l'ensemble de l'arbre, et entre 8 et 11 réversions (c'est à dire retour de l'état colonial à l'état solitaire).

2. Vie en colonie et facteurs environnementaux

a) Vie en colonie et territoire d'alimentation

La défense d'un territoire pour se nourrir est corrélée de manière très forte avec l'état solitaire ($P = 0,0001$, $N = 256$ taxa), mais aucun des tests de contingence n'est significatif (Tableau 1). Le diagramme des flux évolutifs (comme dans la figure 3) montre qu'il n'y a pas de chemin évolutif préférentiel entre l'état ancestral (i.e. solitaire avec un territoire d'alimentation) et l'état dérivé (i.e. colonial sans territoire d'alimentation) par un état intermédiaire solitaire sans territoire ou colonial avec un territoire, toutes les transitions étant significativement différentes de zéro.

b) Vie en colonie et habitat

*** Colonialité et milieu aquatique**

En travaillant sur l'ensemble des données (N=301 passereaux et non passereaux), on trouve une corrélation très marquée entre la colonialité et la vie en milieu aquatique (test omnibus : $P < 0,0001$; tableau 1). Aucune contigence n'apparaît entre les deux traits. L'analyse du diagramme des flux (fig. 3A) suggère des transitions non significatives de l'état colonial / terrestre à l'état colonial / aquatique et inversement. Les paramètres de transition q_{34} et q_{43} ont des valeurs qui sont parmi les 3 plus faibles des 8 valeurs de paramètres (la troisième étant $q_{12} = 0,024$, qui est trouvée significativement différente de zéro, fig. 3A). Ceci montre qu'il ne s'agit pas d'un manque de puissance du test. Il semble que l'unique chemin possible de l'état ancestral solitaire / terrestre à l'état dérivé colonial / aquatique passe par un état intermédiaire où les espèces étaient solitaires et aquatiques (fig. 3A).

TABLEAU 1: Rôle des facteurs environnementaux et comportementaux dans l'évolution de la colonialité chez les oiseaux.

CARACTERE TESTE ET TYPE DE TEST	N (nb taxa)	χ^2	d.f.	P
TERRITORIALITE POUR LA NOURRITURE*	256			
Test omnibus (colonialité corrélée avec l'absence de territoire)		35.8	4	<0.0001
Test de contingence				
Non territorialité → colonialité		2.48	1	NS
Colonialité → non territorialité		1.14	1	NS
HABITAT :	301			
Terrestre ou aquatique†		27.7	4	<0.0001
Test omnibus (colonialité plus présente chez les espèces aquatiques)				
Tests de contingence				
Habitat aquatique → colonialité		1.12	1	NS
Colonialité → habitat aquatique		0.22	1	NS
Dulcicole ou non dulcicole‡	290	5.2	4	NS
Test omnibus				

Marin ou non marin[§], arbre total	301			
Test omnibus (colonialité plus présente chez les espèces marines)		41.2	4	<0.0001
Tests de contingence				
Marin → colonial		0.54	1	NS
Colonial → marin		7	1	<0.01
Test de temporalité (colonialité avant l'habitat marin)		9.4	1	<0.01
Marin ou non marin^μ, arbre partiel	178			
Test omnibus (colonialité plus présente chez les espèces marines)		26.6	4	<0.0001
Tests de contingence				
Marin → colonial		2.14	1	NS
Colonial → marin		4.42	1	<0.05
Test de temporalité (colonialité avant l'habitat marin)		5.00	1	<0.05
TERRITORIALITE POUR LA NOURRITURE ET MILIEU MARIN[#]	256			
Test omnibus (absence de territoire chez les espèces marines)		28.3	4	<0.0001
Tests de contingence				
non marin → non territorial		5.2	1	<0.05
non territorial → marin		5.4	1	<0.05
Test de temporalité (non territorial avant marin)		5.2	1	<0.05
EXPOSITION DES NIDS ou non exposition^{**}	229			
Test omnibus (colonialité corrélée avec l'exposition des nids)		10.3	4	<0.05
Tests de contingence				
Nid exposé → colonial		0.08	1	NS
Colonial → nid exposé		1.48	1	NS

Note: Les flèches utilisées pour les tests de contingence signifient que les changements de l'une des variables sont contingentes (facilités) par un état de l'autre variable: par exemple colonial → marin signifie que les changements de non marin à marin sont susceptibles de se produire de manière plus significative quand l'espèce est coloniale.

- Le test Omnibus analyse la corrélation entre l'évolution de la colonialité et celle du caractère étudié.
- Le test de contingence analyse si l'état d'un caractère (exemple l'absence de territoires d'alimentation) favorise l'évolution du second caractère (exemple de solitaire à colonial).
- Le test de temporalité analyse si les changements du caractère contingent se produisent de manière significative après les changements de l'autre caractère.

* Existence *ou* absence d'un territoire d'alimentation

† cf. diagramme des flux (figure 3A)

‡ i.e. terrestres et marins

§ i.e. terrestres et dulcicoles (cf. diagramme des flux, figure 3B)

μ i.e. terrestres et dulcicoles (cf. diagramme des flux, figure 3C)

cf. diagramme des flux (figure 4)

** cf. diagramme des flux (figure 5)

* Colonialité et milieu dulcicole

Aucune corrélation n'est détectée entre l'évolution vers la colonialité et l'évolution vers un habitat d'eau douce.

* Colonialité et milieu marin

En revanche, une très forte corrélation est détectée entre la colonialité et la vie en milieu marin (*versus* les autres habitats) sur l'ensemble de l'arbre (301 taxa) (tableau 1). De plus, il apparaît que les changements de l'état non marin à l'état marin se font de manière significativement plus importante lorsque les oiseaux sont coloniaux que lorsqu'ils sont solitaires ($P < 0,01$; tableau 1). Enfin, l'état colonial est apparu de manière significative avant le passage des oiseaux d'un habitat non marin à un habitat marin (test de temporalité, $P < 0,01$).

Le diagramme des flux montre qu'il n'y a pas de passage d'un habitat non marin à l'habitat marin lorsque les espèces sont solitaires : q_{12} non significativement différent de zéro, fig. 3B. De plus, une fois dans l'état colonial, les espèces ne passent plus d'un habitat marin à un habitat non marin ($q_{43} = 0,00$; fig. 3B).

Les mêmes analyses ont été restreintes à la portion de l'arbre dans laquelle on trouve toutes les transitions vers l'état marin, c'est à dire les 178 taxa de non passereaux Passerimorphae (figs. 1, 2C-E, tableau 1). Nous avons trouvé de manière similaire que les oiseaux coloniaux étaient plus enclins à devenir marins (test de contingence : $P < 0,05$, $N = 178$; tableau 1). Ceci est illustré par le diagramme des flux évolutifs qui montre également que la transition de l'habitat non marin à l'habitat marin est quasi impossible pour les espèces solitaires (fig. 3C ; $q_{12} = 0,008$, valeur estimée du paramètre de transition la plus petite pour ce diagramme). Toutes les autres transitions sont significatives, de sorte que les espèces coloniales marines actuelles ont d'abord du devenir coloniales dans un environnement non marin.

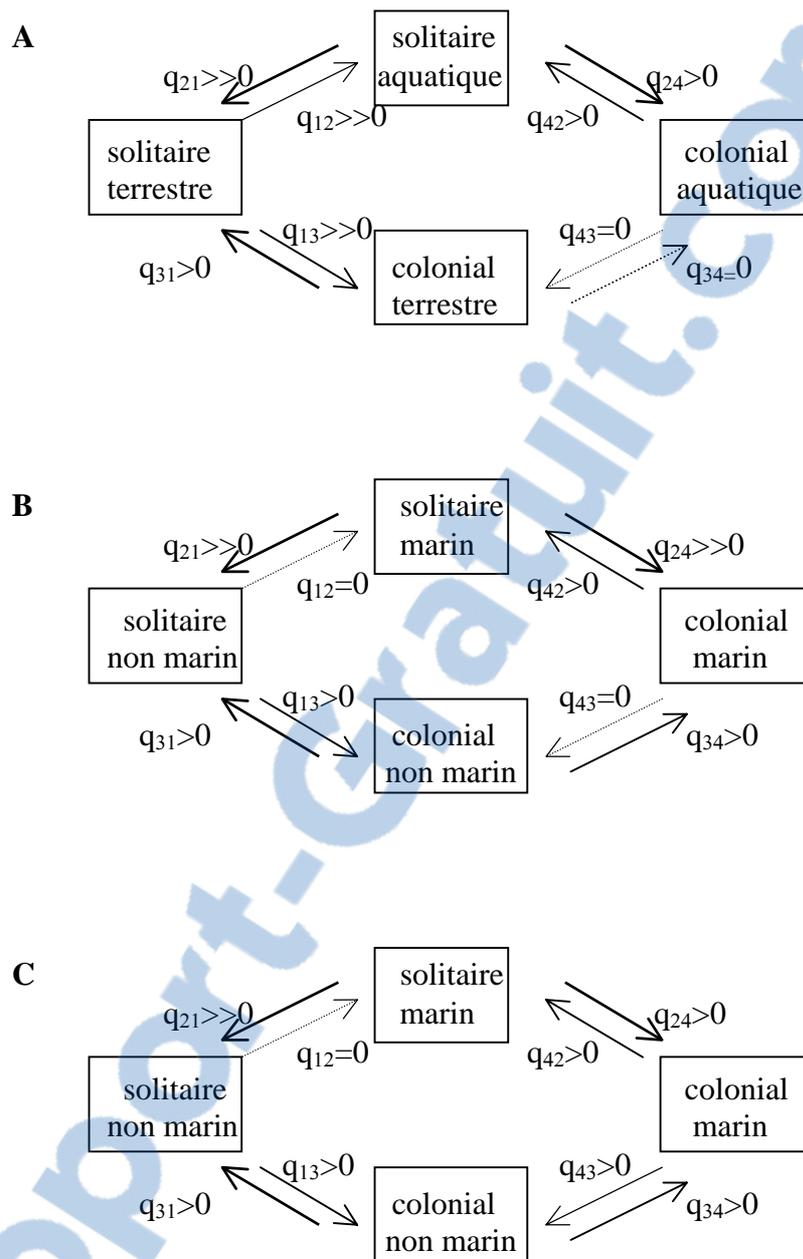


Figure 3. Diagramme évolutif retraçant les chemins significativement différents de zéro (flèches pleines) ou non différents de zéro (flèches pointillées) impliqués dans l'évolution de la colonialité en fonction du milieu. **A**, colonialité et milieu aquatique (301 espèces). **B**, colonialité et milieu marin pour l'ensemble de l'arbre (301 espèces). **C**, colonialité et milieu marin pour la portion de l'arbre dans laquelle l'évolution vers la vie marine s'est produite (178 espèces). Les q_{ij} sont les paramètres de la vitesse de transition, les indices renvoient aux états de départ et d'arrivée des caractères pour chaque transition, avec 1 = 0,0 ; 2 = 0,1 ; 3 = 1,0 et 4 = 1,1. Par exemple, q_{12} représente la transition de l'état $X = 0, Y = 0$ à l'état $X = 0, Y = 1$.

c) Territorialité pour la nourriture et habitat

Comme le milieu marin contient essentiellement de la nourriture « non défendable », il se pourrait que le lien trouvé entre milieu marin et colonialité soit du en réalité à l'effet de l'absence de territorialité pour la nourriture. Nous avons donc étudié la relation entre l'habitat (marin / non marin) et la territorialité pour l'alimentation. Le test omnibus a mis en évidence une corrélation très forte entre milieu marin et absence de territoire d'alimentation ($P < 0,0001$, $N = 256$ taxa ; tableau 1). Mais les tests de contingence ont montré que les oiseaux étaient davantage susceptibles de perdre la territorialité pour la nourriture dans un environnement non marin ($P < 0,05$; tableau 1) et d'entrer dans l'environnement marin une fois perdue la territorialité pour la nourriture. De plus, un test de temporalité significatif a montré que la perte du territoire d'alimentation précède le passage au milieu marin ($P < 0,05$; tableau 1). Ceci est illustré par le diagramme des flux correspondant qui montre que le seul passage possible de l'état ancestral territorial / non marin vers l'état dérivé non territorial / marin est par l'état intermédiaire non territorial / non marin (fig. 4).

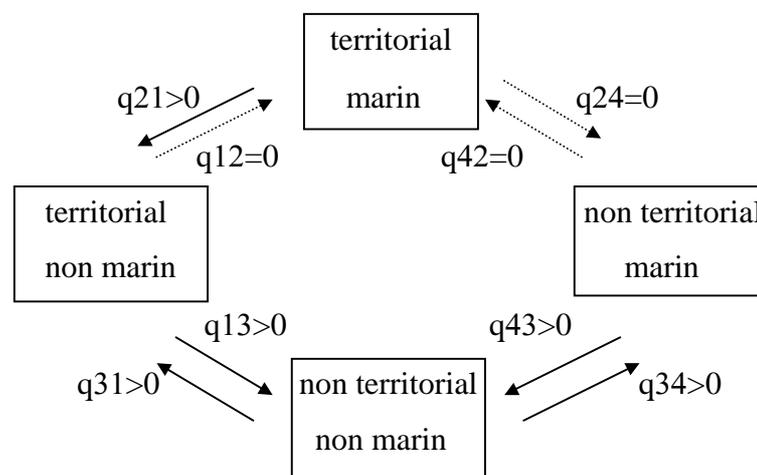


Figure 4 Diagramme des flux évolutifs montrant les chemins évolutifs possibles entre l'état ancestral territorial et non marin (terrestre ou dulcicole) et l'état dérivé non territorial et marin (256 taxa de l'arbre complet pour lesquels des données étaient disponibles). Les flèches pleines indiquent des transitions significatives, et les flèches en pointillé des transitions non significatives.

d) Vie en colonie et exposition aux prédateurs

Le test omnibus a mis en évidence une corrélation significative entre l'exposition des nids aux prédateurs et la vie en colonie ($P < 0,05$; tableau I) : les espèces coloniales construisent plus souvent des nids exposés aux prédateurs. Cependant, aucun des tests de contingence n'est significatif (tableau I). La reconstruction de l'évolution de la variable « exposition des nids » le long de l'arbre phylogénique en utilisant MacClade 3.04 a révélé de nombreuses apparitions puis réversions de l'état « exposé ». Néanmoins, le diagramme des flux évolutifs montre que les réversions depuis l'état colonial / exposé vers les états intermédiaires sont non significatives, suggérant que l'état colonial / exposé représente un cul-de-sac évolutif (fig. 5). Cependant, l'estimation de l'un des taux de transition correspondant ($q_{42} = 0,094$) est élevée comparé à d'autres taux de transition qui sont pourtant significatifs ($0,052$, $0,067$ et $0,061$ pour q_{34} , q_{24} et q_{13} respectivement), ce qui pourrait être dû à un manque de puissance du test.

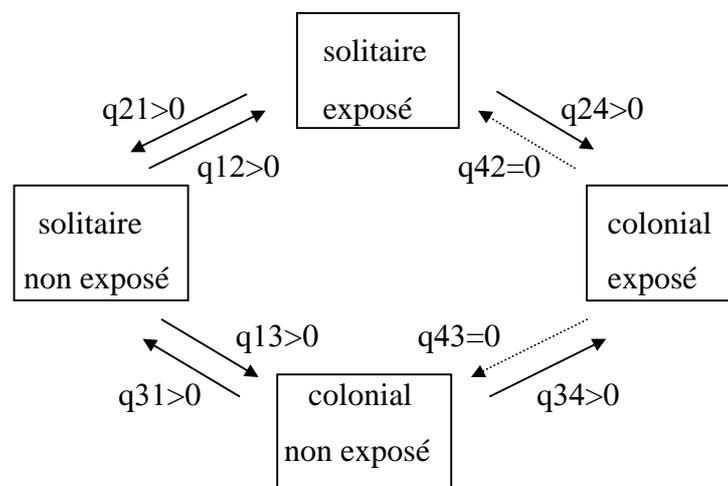


Figure 5 Diagramme des flux évolutifs montrant les transitions significatives (flèches pleines) ou non significatives (flèches pointillées) impliquées dans l'évolution de la colonialité et de l'exposition des nids aux prédateurs.

3. Vie en colonie et traits d'histoire de vie

Lorsqu'on ne tient pas compte du lien phylogénétique reliant les espèces pour faire les analyses, on trouve une corrélation très forte entre le comportement lors de la nidification (pris comme une variable continue, à 4 états) et la masse adulte (N= 149 taxa d'oiseaux passereaux et non passereaux, $P = 0,0001$, $r = 0,48$; pour des variables transformées en log) et la taille de ponte ($P = 0,0001$, $r = - 0,49$; pour des variables transformées en log).

Cependant, après avoir pris en compte de lien phylogénétique des espèces en utilisant la méthode des contrastes, aucune relation n'est significative ($P = 0,94$ pour la relation entre colonialité et masse adulte ; $P = 0,83$ pour celle entre colonialité et taille de ponte ; $P = 0,80$ pour celle entre la colonialité et les résidus de la régression entre taille de ponte et masse adulte).

IV. Discussion

Nos résultats montrent que dans la portion de la phylogénie des oiseaux étudiée, la colonialité a évolué de manière indépendante au moins 21 fois (comparé aux 10 fois rapportées par Siegel-Causey and Kharitonov 1990, sur l'ensemble de la classe des oiseaux). Nous avons également détecté un nombre significatif de réversions de la colonialité vers l'état solitaire et parfois même des cas d'apparitions, disparitions et réapparitions de l'état colonial le long de mêmes branches. Ceci suggère que la colonialité est un trait relativement labile. A cause du nombre élevé de convergences et de réversions observé, il est probable que la colonialité a été la réponse comportementale à des pressions environnementales variées. Cependant nous avons tout de même pu mettre en évidence des mécanismes généraux. La colonialité des oiseaux apparaît fortement corrélée à certains caractères biologiques (absence de territoire d'alimentation, habitat aquatique, exposition des nids aux prédateurs), mais non contingente de ces caractères. En revanche, il apparaît que l'évolution d'autres caractères (liés à l'habitat utilisé lors de la reproduction) était probablement contingente du type de comportement reproducteur existant (solitaire *ou* colonial). Enfin, aucune corrélation n'a été mise en évidence entre le comportement reproducteur et deux traits d'histoire de vie : la masse adulte et la taille de ponte.

1. La défense d'un territoire d'alimentation

La très forte corrélation obtenue entre la colonialité et l'absence de territoire d'alimentation pourrait sembler être un résultat évident car découlant de la définition même de la colonialité. Cependant, ce n'est pas exactement le cas. En effet, l'absence de territoire d'alimentation n'implique pas forcément que les oiseaux soient coloniaux car de nombreux oiseaux solitaires (terrestres ou aquatiques) ne défendent pas de territoire d'alimentation (exemple de la plupart des Columbidae, Gruidae, Pteroclididae et certains Rallidae, Charadriidae, Accipitridae, et Passeridae tels que *Corvus corone*, *Vireo solitarius*, *Ficedula* sp.). L'inverse n'est pas vrai non plus : certains hérons comme *Ardea melanocephala* ou *Ardea cinerea* et *Casmerodius albus* sont coloniaux alors qu'ils défendent des territoires d'alimentation qui peuvent être situés à quelques kilomètres du site de nidification. Enfin, l'analyse du diagramme des flux évolutifs entre colonialité et territoire d'alimentation montre que les deux états intermédiaires

menant à la colonialité sont équiprobables. Ainsi, dans de nombreux cas, les espèces sont passées par un état intermédiaire colonial / défendant un territoire d'alimentation.

Lorsque la compétition pour la nourriture est importante, défendre un territoire d'alimentation devient bénéfique, et il semble plus logique d'y construire également son nid et de nicher de manière solitaire. Quand les individus n'ont pas besoin de (ou ne peuvent) défendre un territoire pour se nourrir, des oiseaux déjà nicheurs peuvent éviter les coûts liés à la défense de leur site de nidification en laissant d'autres couples s'installer à côté, ouvrant la voie à la colonialité. Dans le cas d'oiseaux solitaires ne défendant pas de territoire pour leur nourriture, sans doute des contraintes spécifiques entrent elles en jeu les empêchant de s'agréger davantage. Pour les oiseaux coloniaux défendant des territoires de nourriture éloignés de la colonie, comme les hérons, des contraintes spécifiques liées au site de nidification les empêchent de construire leur nid à l'intérieur de leur territoire d'alimentation.

2. L' habitat

Une corrélation très forte a été trouvée entre l'évolution de l'état solitaire à l'état colonial et l'évolution du milieu terrestre vers les milieux aquatiques (tableau I). Cependant, aucune contingence n'a été mise en évidence entre ces deux variables, les changements d'états d'une des deux variables ne se produisant pas de manière significative en présence d'un état particulier de l'autre variable. Après avoir scindé le milieu aquatique en milieu marin et milieu dulcicole, une corrélation forte a été trouvée entre la colonialité et le milieu marin *versus* le milieu non marin (tableau I), et aucune corrélation entre la colonialité et le milieu dulcicole (tableau I). Ceci montre que l'essentiel de la relation trouvée entre colonialité et milieu de vie est expliqué par la corrélation existant entre colonialité et milieu marin. En effet, le χ^2 obtenu lors du test marin / non marin est plus grand que celui obtenu lors du test avec milieu terrestre / milieu aquatique (tableau I).

Contrairement à l'hypothèse de départ, les tests de contingence et de temporalité appliqués à la colonialité et au milieu marin ont montré que la colonialité a évolué de manière significative avant le passage au milieu marin. De plus, le diagramme des flux montre qu'il n'y a pas eu de transition entre les milieux non marins vers le milieu marin pour les espèces solitaires (fig. 3B, C). Ces résultats ont été trouvés à la fois lors de l'analyse sur l'ensemble de l'arbre phylogénique (301 taxa) et sur la portion de l'arbre contenant tous les oiseaux marins (178 taxa d'oiseaux non-passereaux). Autre résultat allant dans le même sens, nous avons trouvé qu'un état non marin favorise la perte de la territorialité vis à vis de la nourriture qui

favorise à son tour le passage vers le milieu marin (tableau 1 ; fig. 4). De plus, la perte de la territorialité vis à vis de la nourriture précède de manière significative le passage au milieu marin. Tous ces résultats concordent et amènent à penser que ce n'est pas le milieu marin qui a « façonné » les espèces et qu'elles sont ainsi devenues coloniales secondairement (idée acceptée jusqu'à présent), mais au contraire que c'est la colonialité qui a permis aux espèces d'exploiter un milieu dans lequel la nourriture est vraisemblablement trop dispersée et non prévisible pour les solitaires. Ceci impliquerait que les bénéfices sociaux communément acceptés tels que le transfert d'information sur la position des sites de nourriture, l'accroissement de la vigilance et de la dilution, ou le houspillage collectif des prédateurs par exemple, pourraient avoir favorisé secondairement la conquête du milieu marin.

3. La prédation

La prédation est un des facteurs cité de nombreuses fois comme ayant pu jouer un rôle dans l'évolution de la colonialité chez les oiseaux. Mais les études menées en termes de coûts et bénéfices ont donné des résultats contradictoires selon les espèces étudiées (Hoogland and Sherman 1976 ; Clode 1993). Notre étude n'a pas permis de déterminer avec précision l'état ancestral (nid exposé aux prédateurs ou non exposé) ce qui renforce l'idée qu'il est très difficile de séparer la cause de l'effet pour ce caractère. Nous avons cependant trouvé que la vie coloniale favorise l'exposition physique des nids aux prédateurs. Il est possible que ceci résulte du fait que de nombreux oiseaux coloniaux vivent dans des falaises ou sur des plages (en milieu marin) et qu'il y soit impossible de cacher son nid du fait de la nature physique même de l'environnement. Il est également possible que, une colonie ayant beaucoup moins de chance de passer inaperçue qu'un nid isolé (à cause des bruits émis ou des odeurs qui sont multipliés), chercher à cacher son nid ne soit qu'une dépense d'énergie inutile, alors que le harcèlement des prédateurs, l'effet de dilution et l'augmentation de la vigilance soient plus efficaces pour lutter contre la prédation. Ainsi, les nids coloniaux sont exposés mais pas forcément davantage victimes de la prédation que des nids d'espèces solitaires. La récolte des taux de prédation dans diverses espèces (données encore trop insuffisantes aujourd'hui) est nécessaire pour que le lien entre cette exposition des nids et la prédation qui en résulte soit éclairci.

En ce qui concerne le lien évolutif existant entre le mode de reproduction colonial et l'exposition des nids aux prédateurs, différents chemins évolutifs ont sans doute été empruntés selon les espèces, certaines espèces étant devenues coloniales avant d'exposer

leurs nids, et d'autres ayant d'abord exposé leurs nids (par exemple dans un environnement favorable où la prédation était faible) avant de devenir coloniales. Nos résultats ne favorisent pas de chemin évolutif en particulier. Ceci associé au fait que l'état ancestral ne soit pas déterminé de manière sûre est le signe que ce caractère évolue de manière très rapide, et notamment plus rapide que n'évolue la colonialité.

4. Les traits d'histoire de vie

De manière intuitive, la colonialité semble davantage présente chez les espèces longévives et nous avons en effet trouvé, lorsqu'on ne tient pas compte du lien phylogénique liant les espèces, que c'est le cas. Cependant, une fois que l'on en tient compte, les corrélations disparaissent avec les traits d'histoire de vie. Une augmentation de la masse ou une diminution de la taille de ponte ne sont pas corrélées avec le passage de l'état solitaire à l'état colonial. Les traits d'histoire de vie ne semblent donc pas être impliqués dans l'apparition et le maintien de la colonialité chez les oiseaux.

V. Conclusion

1. Scenarii évolutifs de la colonialité

Nos résultats peuvent être résumés sous forme d'un scénario évolutif à deux étapes depuis l'état ancestral terrestre et solitaire vers l'état dérivé colonial et marin de certaines espèces d'oiseaux (fig. 6).

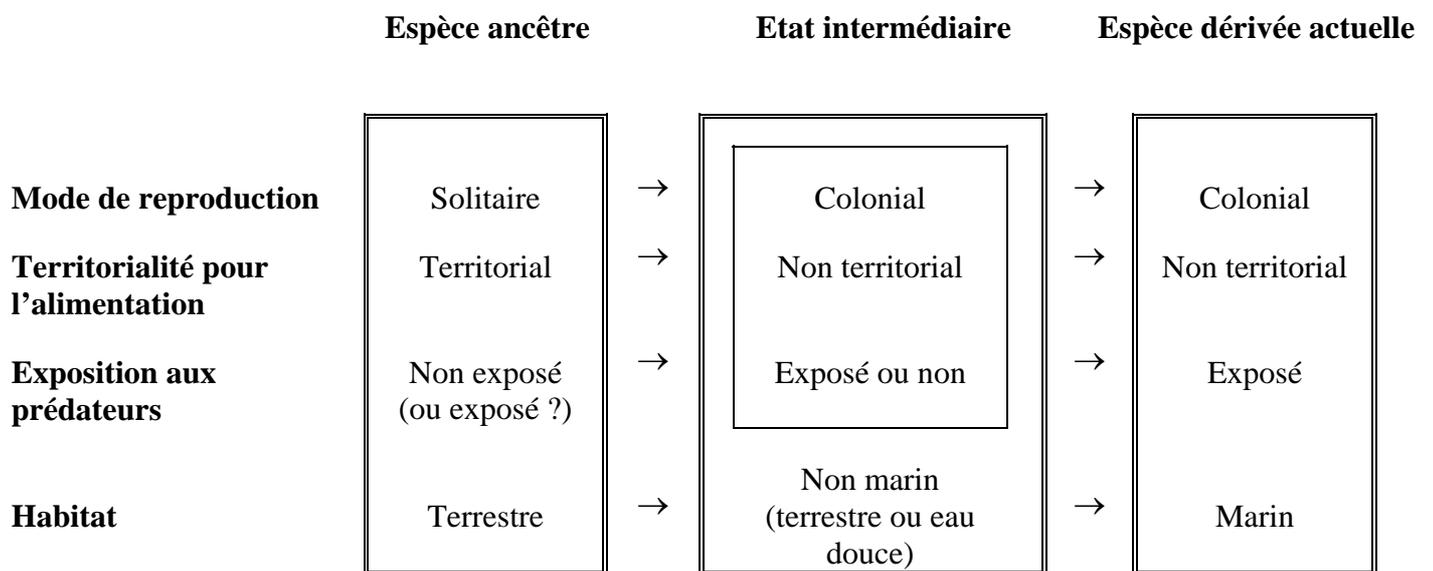


Figure 6. Schéma résumant les résultats concernant l'évolution de la colonialité pour les espèces marines. Les seuls chemins évolutifs possibles menant les oiseaux de l'état ancestral solitaire et terrestre vers l'état dérivé colonial et marin passent par un état intermédiaire dans lequel les espèces étaient coloniales et ne défendaient pas de territoire pour s'alimenter. Ces espèces étaient susceptibles d'avoir des nids exposés ou non aux prédateurs, mais vivaient dans un environnement non marin.

Dans une première étape, les espèces sont devenues coloniales, ont abandonné plus ou moins simultanément la défense d'un territoire de nourriture, et ont construit des nids exposés ou non aux prédateurs. Ces espèces vivaient dans un environnement non marin. Nos résultats ne permettent pas de tirer de conclusion plus spécifique sur le rôle de la prévisibilité de l'environnement par rapport à l'absence de territoire de nourriture. Le rôle de la prédation sur

ces espèces non marines n'est pas non plus élucidé. C'est seulement dans un second temps que ces espèces sont devenues marines (fig. 6). De plus, aucun changement significatif des traits d'histoire de vie n'est intervenu au cours de ces deux étapes.

Nos résultats ne permettent pas de déterminer le scénario qui concerne les oiseaux coloniaux terrestres. Cependant chez les Hirundinidae et les Apodidae, la plupart des espèces coloniales se nourrissent pendant le vol sur des nuages d'insectes qui possèdent une prévisibilité spatio-temporelle comparable à celle de la nourriture des oiseaux marins. Pour ces espèces, l'absence de territoire de nourriture a pu permettre le rapprochement des individus lors de la nidification.

2. Conséquences pour l'étude de la colonialité

C'est à notre connaissance la première fois que la méthode comparative est appliquée à l'étude de l'évolution de la colonialité, une énigme non résolue jusqu'à présent. Il était donc tentant de replacer nos résultats dans le cadre des différentes hypothèses proposées pour expliquer cette énigme.

Il y a trois groupes d'hypothèses fondées sur l'approche de type coûts et bénéfiques. Les hypothèses de type spatial qui invoquent une limitation des sites de nidification n'est pas en accord avec nos résultats puisque chez les oiseaux marins le passage au milieu marin semble s'être fait secondairement pour des espèces devenues coloniales qui ne défendent pas de territoire d'alimentation. Le second groupe d'hypothèses concerne la prédation. En accord avec Clode (1993), nous suspectons que la prédation n'est qu'un coût dérivé de la colonialité, mais nos résultats ne permettent pas de conclure formellement sur ce point. Le troisième groupe d'hypothèses concerne l'efficacité augmentée pour détecter des sites de nourriture, fondée sur l'idée que le transfert d'information découlant de la vie en groupe favoriserait secondairement son maintien. Or, l'antériorité de la colonialité et de la perte de la territorialité pour la nourriture par rapport au passage vers le milieu marin, et l'absence de transition des milieux non marins vers le milieu marin pour les espèces solitaires, suggère que les espèces étaient déjà coloniales et sans territoire d'alimentation avant de conquérir le milieu marin. Ainsi, les hypothèses relatives au transfert d'information ne sont pas corroborées par nos résultats.

Il semble donc que la colonialité ait évolué pour des raisons autres que ces bénéfices « ultimes » mis en avant par les hypothèses classiques.

D'autres facteurs écologiques s'inscrivant dans le cadre actuel de l'étude sur l'évolution de la colonialité restent à exploiter. Plusieurs études récentes permettent d'orienter le choix de ces variables. Tout d'abord, les études menées dans le cadre de la théorie de la sélection sexuelle ont mis en évidence l'importance du taux de copulation hors-couple (Extra pair copulation ou EPC en anglais) chez les oiseaux coloniaux (Moller and Birkhead, 1993). Ces auteurs ont montré que les EPC étaient plus fréquentes chez les oiseaux coloniaux, qui ne pratiquent pas la garde du partenaire, que parmi les oiseaux solitaires (79 taxa étudiés). Ainsi, il serait intéressant d'étudier si la colonialité est à l'origine de ce phénomène, ou si celui-ci peut être dans une certaine mesure une explication de la mise en colonie chez les oiseaux. Cette idée irait dans le sens du développement fait par Wagner (1993).

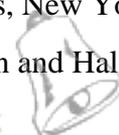
Dans le cadre de la sélection de l'habitat, il serait intéressant d'étudier les taux de philopatrie ou l'âge du premier retour à la colonie des différentes espèces en fonction du degré de colonialité afin de mettre en évidence une relation entre la récolte d'information sur le succès reproducteur des congénères et la colonialité. Mais pour le moment trop peu de données sont disponibles.

En recherchant des facteurs écologiques corrélés à la colonialité unifiants pour l'ensemble des oiseaux, nous avons pu négliger des facteurs plus spécifiques importants pour certaines familles ou groupes de familles. En effet, les méthodes utilisées ne sont pas assez puissantes pour détecter des événements évolutifs inhabituels. Certaines espèces peuvent avoir une histoire différente d'un ensemble plus grand montrant pourtant une séquence établie d'apparition des traits de caractères. Par exemple, malgré la très forte corrélation trouvée entre l'absence de territoire d'alimentation et la colonialité, certaines espèces coloniales comme les hérons continuent de défendre un territoire pour se nourrir pendant la reproduction. L'étude de ces cas particuliers pourrait amener une vision complémentaire pour notre compréhension de l'évolution de la colonialité chez les oiseaux.

Bibliographie

- Anderson, D. J., and P. J. Hodum. 1993. Predator behavior favors clumped nesting in an oceanic seabird. *Ecology* 74:2462-2464.
- Baldi, R., C. Campagna, S. Pedrazza, and B. J. Le Boeuf. 1996. Social effects of space availability on the breeding behaviour of elephant seals in Patagonia. *Animal Behaviour* 51:717-724.
- Bertram, B. C. R. 1978. Living in groups: predators and preys. Pages 64-96 in J. R. Krebs, and N. B. Davies, eds. *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. 2nd edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Birkhead, T. R., and A. P. Møller. 1992. Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences. Academic Press Ltd, London.
- Brown, C. R. 1988a. Enhanced foraging efficiency through information centers: a benefit of coloniality in cliff swallows. *Ecology* 69:602-613.
- Brown, C. R. 1988b. Social foraging in cliff swallows: local enhancement, risk sensitivity, competition and the avoidance of predators. *Animal Behaviour*. 36:780-792.
- Brown, C. R., and M. B. Bomberger Brown. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows *Hirundo pyrrhonota*. *Ecology* 67:1206-1218.
- Brown, C. R. and Brown, M. B. 1996. Coloniality in the Cliff Swallow. The Effect of Group Size on Social Behavior. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, C. R., B. J. Stutchbury, and P. D. Walsh. 1990. Choice of colony size in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 5:398-403.
- Cairns, D. K. 1992. Population regulation of seabirds colonies. Pages 37-61 in D. M. Power, ed. *Current Ornithology*. Vol. 9. Plenum Press, New York.
- Campagna, C., C. Bisioli, F. Quintana, F. Perez, and A. Vila. 1992. Group breeding sea lions: pups survive better in colonies. *Animal Behaviour* 43:541-548.
- Clode, D. 1993. Colonially breeding seabirds: predators or prey? *Trends in Ecology and Evolution* 8:336-338.
- Cramp, S., and C. M. Perrins. 1985-1990. The birds of the western Palearctic. Vols. 4-7. Oxford University Press, Oxford.

- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1975-1983. The birds of the western Palearctic. Vols. 1-3. Oxford University Press, Oxford.
- de Fraipont, M., G. J. Fitzgerald, and H. Guderley. 1993. Age-related differences in reproductive tactics in the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 46:961-968.
- del Hoyo, J., A. Elliott, and J. Sargatal. 1992, 1995. Handbook of the Birds of the world. Vol. 1 and 2. Lynx edicions, Barcelona.
- Draulans, D. 1988. The importance of heronries for mate attraction. *Ardea* 76:187-192.
- Endler, J. A. 1995. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends in Ecology and Evolution* 10:22-29.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1-15.
- Garland, T., Jr., P. H. Harvey, and A. R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18-32.
- Garland, T., Jr., A. W. Dickerman, C. M. Janis, and J. A. Jones. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology* 42:265-292.
- Goss-Custard, J. D. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. Pages 3-34 in J. H. Crook, ed. *Social behavior in birds and mammals*. Academic press, London.
- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 326:119-157.
- Harshman, J. 1994. Reweaving the tapestry: what can we learn from Sibley and Ahlquist (1990). *Auk* 111:377-388.
- Heeb, P., and H. Richner. 1994. Seabirds colonies and the appeal of the Information Center Hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 9:25.
- Hochberg, M. E. 1991. Viruses as costs to gregarious feeding behavior in the Lepidoptera. *Oikos* 61:291-296.
- Hoogland, J. L., and P. W. Sherman. 1976. Advantages and disadvantages of bank swallow *Riparia riparia* coloniality. *Ecological Monographs*. 46:33-58.
- Houde, P. 1987. Critical evaluation of DNA hybridization studies in avian systematics. *Auk* 104:17-32.
- Kharitonov, S. P., and D. Siegel-Causey. 1988. Colony formation in seabirds. Pages 223-272 in R. F. Johnston, ed. *Current Ornithology*. Vol 5. Plenum Press, New York.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Chapman and Hall, London.



- Lanyon, S. M. 1992. Book reviews: Phylogeny and classification of birds. A study in Molecular Evolution. *Condor* 94:304-310.
- Maddison, W. P. 1990. A method for testing the correlated evolution of two binary characters: are gains or losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree. *Evolution* 44:539-557.
- Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 1992. MacClade 3. 0. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141:897-913.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65:101-127.
- Møller, A. P. 1987. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 35:819-832.
- Møller, A. P., and T. R. Birkhead. 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds. *American Naturalist* 142:118-140.
- Mooers, A. O., and P. Cotgreave. 1994. Sibley and Ahlquist's tapestry dusted off. *Trends in Ecology and Evolution* 9:458-459.
- Morton, E. S., L. Forman, and M. Braun. 1990. Extrapair fertilization and the evolution of colonial breeding in Purple Martins. *Auk* 107:275-283.
- Pagel, M. D. 1992. A method for the analysis of comparative data. *Journal of Theoretical Biology* 156:431-442.
- Pagel, M. D. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 255:37-45.
- Perrins, C. M., and T. R. Birkhead. 1983. *Avian ecology*. Blackie. Glasgow and London.
- Post, W. 1994. Are female boat-tailed grackle colonies neutral assemblages? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 35:401-407.
- Pulliam, H. R., and T. Caraco. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? Pages 122-147 in J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. *Behavioral Ecology: an evolutionary approach*. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Richner, H., and P. Heeb. 1995. Is the Information Center Hypothesis a flop? *Advances in the study of behavior* 24: 1-45.

- Richner, H., and P. Heeb. 1996. Communal life: honest signaling and the recruitment center hypothesis. *Behavioral Ecology* 7:115-118.
- Shields, W. M., J. R. Crook, M. L. Hebblethwaite, and S. S. Wiles-Ehmann. 1988. Ideal free coloniality in the swallows. Pages 189-228 *in* C. N. Slobodchikoff, ed. *The ecology of social behavior*. Academic Press, San Diego.
- Sibley, C. G., and J. E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds, a study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven and London.
- Siegel-Causey, D., and S. P. Kharitonov 1990. The evolution of coloniality. Pages 285-330 *in* D. M. Power, ed. *Current Ornithology*. Vol. 7. Plenum Press, New York.
- Stamps, J. A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *American Naturalist* 131:329-347.
- Sydeman, W. J., H. R. Huber, S. D. Emslie, C. A. Ribic, and N. Nur. 1991. Age-specific weaning success of northern elephant seals in relation to previous breeding experience. *Ecology* 72:2204-2217.
- Temrin, H., and B. Sillén-Tullberg. 1995. A phylogenetic analysis of the evolution of avian mating systems in relation to altricial and precocial young. *Behavioural Ecology* 6:296-307.
- Terhune, J. M., and S. W. Brilliant. 1996. Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Animal Behaviour* 51:757-763.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. *Z. tierpsychol.* 20:410-433.
- Trillmich, F., and K. Trillmich. 1984. The mating system of pinnipeds and marine iguanas: convergent evolution of polygyny. *Biological Journal of the Linnean Society* 21:209-216.
- Wagner, R. 1993.
- Ward, P., and A. Zahavi. 1973. The importance of certain assemblages of birds as "Information-centres" for food finding. *Ibis* 115:517-534.
- Weatherhead, P. J. 1983. Two principal strategies in avian communal roosts. *American Naturalist* 121:237-243.
- Weatherhead, P. J. 1987. Field tests of information transfer in communally roosting birds. *Animal Behaviour* 35:614-615.
- Wittenberger, J. F., and G. L. Hunt, Jr. 1985. The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian Biology* 8:1-78.

Zahavi, A. 1986. Some further comments on the gathering of birds. Pages 919-920 *in* Proceedings of the VII International Ornithological Congress. Moscow.

Étude comparative de l'évolution de la vie en colonie chez les oiseaux

NOM et Prénom : ROLLAND Cécile

RESUME

Le mode de reproduction en colonies chez les oiseaux a été étudié de manière intense en terme de coûts et bénéfices, mais aucune conclusion générale n'a pu être apportée par cette approche à la question de son pourquoi évolutif. Nous rendons compte ici d'une étude comparative menée sur 320 espèces d'oiseaux et mettant à profit la méthode générale d'analyse comparative pour variables discrètes ainsi que la méthode des contrastes pour analyser l'évolution de la colonialité chez les oiseaux. Montrant une moyenne de 23 apparitions indépendantes et 10 réversions, la colonialité apparaît comme un caractère plutôt labile. Le mode de reproduction colonial est fortement corrélé avec l'absence de territoire d'alimentation, avec la vie en milieu aquatique, et l'exposition des nids aux prédateurs mais n'est pas corrélée avec des traits d'histoire de vie (poids corporel et taille de ponte). La corrélation de la colonialité avec le milieu aquatique s'explique en fait par une forte corrélation avec le milieu marin. De manière inattendue, nous avons trouvé que l'évolution vers le milieu marin était contingent d'un état colonial chez les oiseaux, et que la colonialité avait évolué avant le passage au milieu marin. De plus, il y a absence de transition d'un milieu non marin vers le milieu marin pour les espèces solitaires, et disparition de la territorialité pour la nourriture avant le passage au milieu marin. L'ensemble de ces résultats est en contradiction avec les hypothèses classiquement acceptées aujourd'hui pour expliquer la colonialité et suggère d'utiliser un cadre différent pour étudier cette énigme évolutive.

Mots-clés :

vie coloniale, analyse comparative, nourriture, prédation, habitat, traits d'histoire de vie

JURY :

Président

Directeur Pr KOLF-CLAUW

Assesseur Pr COURREAU

Adresse de l'auteur :

Melle Cécile ROLLAND

16 rue de la Drouette

78120 Rambouillet

A comparative analysis of coloniality in birds

SURNAME : ROLLAND

Given name : Cecile

SUMMARY :

Coloniality in birds has been intensively studied under the cost and benefit approach, but no general conclusion can be given concerning its evolutionary function. Here we report on a comparative analysis carried out on 320 species of birds using the general method of comparative analysis for discrete variables and the contrast method to analyze the evolution of coloniality. Showing a mean of 23 convergences and 10 reversals, coloniality appears to be a rather labile trait. Colonial breeding appears strongly correlated with the absence of feeding territory, the aquatic habitat, and nest exposure to predators but was not correlated with changes in life-history traits (body mass and clutch size). The correlation of coloniality with the aquatic habitat is in fact explained by a strong correlation with the marine habitat. Unexpectedly, we found that the evolution toward a marine habitat in birds was contingent on coloniality and that coloniality evolved before the passage to a marine life. These results – along with the lack of transitions from the nonmarine to marine habitat in solitary species and the precedence of the loss of feeding territoriality on the passage to a marine life – contradict most of the hypotheses classically accepted to explain coloniality and suggest that we use a different framework to study this evolutionary enigma.

KEYWORDS :

Coloniality, comparative analysis, food, nest predation, habitat, life-history traits

JURY :

President

Director Pr KOLF-CLAUW

Assessor Pr COURREAU

Author's Address :

Cecile ROLLAND

16 rue de la Drouette

78120 Rambouillet