

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Effet du rang social sur la performance métabolique hivernale
de la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*)**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats en vue de
l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© Agnès Lewden

Octobre 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

François Vézina, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Denis Réale, examinateur externe, Université du Québec à Montréal

Dépôt initial le 12.08.2011

Dépôt final le 01.11.2011

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier François Vézina, mon superviseur, pour m'avoir fait confiance il y a deux ans en me proposant ce projet, pour tous les conseils qu'il m'a prodigués tout au long de ma maîtrise, pour sa très grande disponibilité, pour m'avoir soutenue et encouragée pendant les périodes difficiles et m'avoir transmis son intérêt pour les questions d'écophysiologie. J'ai pu également apprécier pendant ces deux années ses nombreuses idées, son enthousiasme, ses expressions québécoises toujours très colorées, ses achats attentionnés de beignets et de ketchup et sa gentillesse.

Je tiens aussi à remercier Magali Petit, ma collègue mais surtout mon amie qui a eu la gentillesse de répondre à toutes mes questions toujours avec beaucoup de pédagogie, de me supporter sur le terrain et de me remonter le moral. Je la remercie pour tous les bons moments qu'on a passés ensemble, pour sa patience, pour son sens de l'orientation qui nous a beaucoup fait rire, pour son calme et sa sagesse en toutes circonstances.

Je veux également remercier Joël Bêty pour avoir accompagné mes débuts dans le monde de la recherche en DESS et m'avoir donné l'envie de continuer dans cette voie. Les nombreuses formalités administratives m'ont paru beaucoup moins compliquées grâce à Danie Massé et Pauline Dubé du département de biologie, chimie et géographie, que je tiens à remercier tout particulièrement pour leur bonne humeur, leur compréhension, leur gentillesse et leur grande disponibilité.

Merci à Clément Mandin pour sa collaboration sur mon projet que ce soit lors des discussions de bureau ou sur le terrain. Je remercie également les nombreuses personnes qui sont venues nous aider sur le terrain dont Josée-Anne et Virginie.

J'ai bien évidemment une pensée pour mes amis, sans qui ces deux années de maîtrise n'auraient pas été aussi agréables, drôles et absolument géniales. Je pense tout particulièrement à Limoilou, Stéphanie, Dom, Fred et Remi. Un dernier merci, mais non des moindres pour Frédéric et ma famille, pour leur soutien, leurs encouragements, leur réconfort, leur écoute et leurs conseils. Pour avoir vécu avec moi les bons et les mauvais moments, la fatigue et les bonnes nouvelles, pour leur soutien inconditionnel face à ma décision de faire cette maîtrise et face à toutes les autres décisions.

RÉSUMÉ

L'hiver des régions nordiques induit des ajustements chez les passereaux résidents. En effet, l'acclimatation au froid augmente les coûts de maintenance métabolique (BMR pour *Basal Metabolic Rate*), mesurés par la consommation d'énergie au repos, et l'endurance au froid (M_{sum} pour sommet métabolique), mesurée par la capacité maximale de production de chaleur. De plus, en hiver certaines espèces se réunissent en groupe sociaux, créant des différences entre les individus selon le rang hiérarchique. Ainsi, la taille des organes ou encore les coûts de maintenance métabolique peuvent être impactés par le statut social. La performance métabolique (ensemble du BMR et du M_{sum}) de ces espèces peut alors refléter l'ensemble complexe des ajustements combinés à des variations saisonnières climatiques et à l'environnement social. Nous avons étudié l'effet du statut social sur les paramètres associées à l'acclimatation (masse corporelle, taille des réserves de gras et des muscles pectoraux, BMR et M_{sum}) sur des individus de mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*). En effet, ce passereau résidant en région nordique montre un patron classique d'acclimatation hivernale et un regroupement social des individus en hiver. Il représente ainsi un bon modèle pour notre étude. Les résultats indiquent que des différences de masse, de réserves de gras et de muscles pectoraux sont bien présentes entre les individus de rang différents mais ne montrent pas de patron clair d'effet du rang social sur la performance métabolique. Ces résultats, contradictoires avec les précédentes études basées sur des espèces européennes, semblent montrer que le patron observé n'est pas généralisable à toutes les espèces de passereaux. Il serait pertinent que les futures recherches s'orientent vers la compréhension des mécanismes qui relient les ajustements physiologiques et la performance métabolique, ainsi que sur les autres impacts que pourrait avoir le statut social sur la physiologie (i.e. stress).

Mots clés : BMR, M_{sum} , acclimatation hivernale, dominance, interaction sociale, flexibilité phénotypique, *Poecile atricapillus*

ABSTRACT

Winter cold acclimatization requires physiological adjustments in northern resident passerines, including an elevation of both basal metabolic rate (BMR, reflecting maintenance energy cost), and maximal thermogenic capacity (M_{sum} , reflecting cold enducance). However, several northern species also forms social groups in winter and a bird's hierarchical position may influence components of metabolic performance such as BMR. Winter metabolic performance (BMR and M_{sum}) in these species may therefore reflect a complex set of adjustments to both seasonal climatic variations and social environment. We studied the effect of social status on parameters of cold acclimatization (body mass, size of fat reserves and pectoral muscles, BMR and M_{sum}) in free-living black-capped chickadees, a resident passerine species that form social groups in winter and shows a classic pattern of elevation in winter metabolic performance. Results show an effect of social status on structural body size as well as the size of fat reserves and pectoral muscles but no effect of social rank on metabolic performance. These results, contrast with previous studies and suggest that the metabolic cost of dominance observed in wintering European passerines is not a generalized phenomenon. Future research should focus on the underlying mechanisms regulating variations in winter metabolic performance as well as non-energetic aspects of social interactions that could affect the physiology of these birds (i.e. stress).

Key words: BMR, M_{sum} , winter acclimatization, dominance, social interaction, phenotypic flexibility, *Poecile atricapillus*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
RÉSUMÉ.....	IX
ABSTRACT	XI
LISTE DES TABLEAUX	XV
LISTE DES FIGURES.....	XVII
LISTE DES ANNEXES	XIX
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. La migration.....	1
2. La résidence	2
2.1 Ajustements physiologiques	2
2.2 Ajustements comportementaux.....	5
2.3 Effets du comportement sur la performance métabolique	8
3. Contribution originale.....	9
CHAPITRE 1 LES DOMINANTS DE LA MESANGE A TETE NOIRE NE PAYENT PAS DE COUTS ENERGETIQUES DE MAINTENANCE SUPPLEMENTAIRES POUR LEUR STATUT HIVERNAL ET NE SONT PAS PLUS ENDURANT AU FROID QUE LES INDIVIDUS SUBORDONNES	11
RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L' ARTICLE.....	11
Introduction.....	13
Materials and methods	15
Results.....	22
Discussion	23
Acknowledgments.....	28
CHAPITRE 2.....	45
CONCLUSION.....	45
2.1 Importance et implications des résultats	45
2.1.1 Résultats contradictoires	45

2.1.2 Implications de nos résultats	46
2.2 Perspectives d'avenir.....	47
2.2.1 Performance métabolique et mécanismes physiologiques	47
2.2.2 Environnement social	50
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	55

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Analysis of covariance testing for factors affecting body mass in wintering black-capped chickadees	38
Tableau 2 : Analysis of covariance testing for factors affecting BMR, considered whole or in covariation with body mass or structural body size, in wintering black-capped chickadees Analysis of covariance testing for factors affecting body mass in wintering black-capped chickadees	38
Tableau 3 : Analysis of covariance testing for factors affecting M_{sum} , considered whole or in covariation with body mass or structural body size, in wintering black-capped chickadees	39
Tableau 4 : Body mass, BMR, M_{sum} and percent difference in their values in winter 2009-10 relative to winter 2010-11 in black-capped chickadees. Values are least square means controlling for the effects of social rank, date of capture, time of capture, capture site and either body mass or body size	39

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: Relationship between social rank and structural size (A) and residual body mass (B). Residuals in (B) control for the effect of year, date of capture, time of capture, capture site and structural size. Most dominant individuals have the lowest rank number. Open circles: females, closed circles: males.....41
- Figure 2: Relationship between muscle score and residual body mass (A) and between fat score and residual body mass (B). Residuals control for the effects of structural size42
- Figure 3: Relationship between residual BMR and social rank. Residuals control for the effects of year, date of capture, time of capture, capture site and body mass. Most dominant individuals have the lowest rank number. Open circles: females, closed circles: males.....43
- Figure 4: Relationship between residual BMR and residual M_{sum} . Residual in (A) control for the effects of year, date of capture, time of capture and capture site. Residuals in (B) control for the effects of year, date of capture, time of capture, capture site and body mass on BMR and M_{sum} . Residuals in (C) control for the effects of year, date of capture, time of capture, capture site and structural size on BMR and M_{sum} . Open circles: females, closed circles: males.....44

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Illustration de la relation entre la masse du muscle pectoral corrigé par la taille structurelle et le M_{sum} corrigé par la taille structurelle.	67
Annexe 2 : Corrélation entre le rang social et le nombre total d'interaction, corrigé par le site d'observation des individus.....	68
Corrélation entre le rang social et le nombre de comportement d'attaque corrigé par le site d'observation des individus.....	68
Annexe 3 : Effet croisé du rang de dominance et de la saison sur (a) le BMR et (b) le M_{sum}	69

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

BMR	« Basal Metabolic Rate » soit le coût de maintenance métabolique qui représente la consommation d'énergie d'un individu adulte, à jeun, en phase de repos mesurée en condition de thermoneutralité.
M_{sum}	« Summit Metabolic rate » soit le sommet métabolique qui représente la consommation d'énergie maximale par frissonnement d'un individu soumis à un environnement froid.
RMR	« Resting Metabolic Rate » soit la consommation d'énergie au repos mais chez un individu qui peut être en digestion, en croissance ou à une température nécessitant une activité de thermorégulation.
DEE	« Daily energy expenditure » soit la quantité totale d'énergie dépensée sur une période de 24h.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'hiver des régions continentales froides induit une détérioration des conditions climatiques et une baisse de la productivité des habitats. Afin de faire face à ces contraintes, on observe deux stratégies chez les espèces aviaires affrontant des hivers difficiles : la migration vers des habitats plus cléments ou la résidence. Que ce soit pour effectuer de longs déplacements en vol ou pour faire face aux basses températures, les oiseaux doivent ajuster leurs fonctions physiologiques et leurs comportements afin de répondre au mieux aux contraintes imposées par l'utilisation de ces deux stratégies.

1. La migration

La migration peut impliquer des dépenses énergétiques considérables et représenter un défi physiologique appréciable (Piersma 2011). Si la migration peut prendre plusieurs formes en fonction des espèces (Berthold 2001), la migration de longue distance chez les limicoles est probablement celle qui demande les changements physiologiques les plus importants. Par exemple, la barge rousse (*Limosa lapponica baueri*) peut parcourir jusqu'à 11 500 kilomètres sans escale (Piersma et Gill 1998, Gill et al 2008). Ainsi, ce type de migration printanière de longue distance vers l'arctique est associé à de longues périodes de vol, ce qui nécessite une réorganisation physiologique à différentes échelles durant les périodes pré-migratoires et migratrices (Piersma 1998 ; Piersma et al 1999). Ainsi lors de ces migrations printanières vers les aires de reproduction arctiques, on observe, chez plusieurs espèces telles que le bécasseau maubèche (*Calidris canutus*), une hypertrophie des organes nutritionnels pendant l'accumulation des réserves en préparation pour le premier envol et pendant les pauses migratoires (Piersma et al 1999 ; Bauchinger et al 2005). Dans les jours précédant le départ, ces oiseaux subissent ensuite une atrophie des organes nutritionnels (estomac, intestin et foie) au profit d'une hypertrophie des organes

liés à l'exercice (muscles pectoraux, cœur) (Piersma 1998 ; Piersma et al 1999), augmentant ainsi leur capacité de vol. Les périodes de vol sont caractérisées par une perte de masse de la majorité des organes internes (Battley et al 2000), qui se reconstruisent à l'arrivée sur les aires de reproduction (Morrison et al 2005).

2. La résidence

Si la migration permet d'éviter les climats hivernaux rigoureux, les espèces non migrantes qui passent l'année dans les régions de hautes latitudes doivent faire face en hiver à de basses températures nécessitant une production de chaleur coûteuse en énergie tandis que les ressources alimentaires diminuent et sont moins accessibles (Hogstad 1989 ; Cooper 2000). Les petites espèces sont d'autant plus affectées par ces mauvaises conditions en raison de leur faible ratio surface/volume (Aschoff 1981 ; Calder 1984) qui augmente les pertes de chaleur, et de leur petite taille qui limite l'accumulation de réserves lipidiques.

Ainsi, bien que la reproduction ait été considérée comme la période de demande maximale chez les espèces nidicoles (Drent et Daan 1980 ; Vézina et Salvante 2010), certaines études ont récemment démontré que les dépenses énergétiques quotidiennes (DEE pour daily energy expenditure) hivernales chez les paridés des régions nordiques peuvent être égales ou supérieures à celles de leur reproduction (Cooper 2000 ; Doherty et al 2001). En effet, si les raisons de ces dépenses énergétiques hivernales élevées ne sont pas claires (Doherty et al 2001) il semble que la réduction de la disponibilité alimentaire (Weathers et al 1999) et l'augmentation du coût de la thermorégulation (Dawson et O'Connor 1996 ; Broggi et al 2004) en soient les causes les plus probables.

2.1 Ajustements physiologiques

Afin de faire face aux contraintes engendrées par l'hiver, plusieurs ajustements corporels se mettent en place lors du processus d'acclimatation hivernale. L'acclimatation réfère à la réponse adaptative de l'organisme à un changement dans l'environnement (McKechnie 2008) et est à la base du processus de flexibilité phénotypique (Piersma et Drent 2003) qui s'exprime à plusieurs niveaux.

2.1.1 La Mue

En hiver, afin de réduire les pertes de chaleur causées par les basses températures, plusieurs espèces de passereaux augmentent la densité de leur plumage et améliorent ainsi son isolation (Cooper 2002 ; Lill et al 2006). C'est le cas de la mésange de Gambel (*Poecile gambeli*) dont la masse du plumage est 104 % plus élevée en hiver qu'en été (Cooper 2002), ou du junco ardoisé (*Junco hyemalis*) qui est 32% plus isolé en hiver comparativement à l'été (Swanson 2001). Cependant, les espèces de petite taille sont limitées dans les ajustements apportés à leur isolation, car l'augmentation de la densité du plumage peut affecter leurs habilités de vol et ainsi augmenter leur vulnérabilité face aux prédateurs (Metcalfé et Ure 1995).

2.1.2 La performance métabolique

On observe également en hiver une augmentation de la performance métabolique rassemblant deux indicateurs : le taux métabolique de base (BMR pour basal metabolic rate) et la capacité maximale de production de chaleur par frissonnement (M_{sum} pour summit metabolic rate).

Le BMR correspond à la consommation minimale d'énergie d'un animal adulte, à jeun, dans un état de repos, en condition de thermoneutralité et représente la demande énergétique nécessaire pour maintenir les fonctions physiologiques (Swanson 2010). Chez les espèces résidentes de petites tailles hivernant en climat froid, le BMR est généralement plus élevé en hiver qu'en été (Cooper et Swanson 1994, Liknes et Swanson 1996 ; Swanson et Olmstead 1999 ; Liknes et al 2002 ; Cooper 2002 ; Arens et Cooper 2005 ; Mckechnie 2008 ; Zheng et al 2008). C'est le cas du moineau domestique (*Passer domesticus*) dans le Wisconsin, pour qui l'on observe une augmentation de 69% du BMR en hiver comparativement à l'été (Arens et Cooper 2005). Si les causes des variations saisonnières du BMR ne sont pas claires (Mckechnie 2008; Swanson 2010), on s'accorde généralement à dire que ces variations reflètent les changements de taille des organes internes et de leur

intensité métabolique (i.e. consommation d'énergie par unité de masse). En effet, certains organes tels que le cœur ou les reins, bien que peu représentés dans la masse corporelle totale (Daan et al 1990), sont très actifs même au repos (Krebs 1950). Une variation significative de leur taille peut alors augmenter ou réduire la quantité totale de tissu actif et avoir un effet marqué sur le BMR (McKechnie 2008).

Un certain nombre d'études suggèrent que les organes digestifs seraient la force motrice de l'augmentation du BMR chez les oiseaux hivernant en climat froid (Williams et Tieleman 2000 ; McKechnie 2008 ; Cavieres et Sabat 2008 ; Zheng et al 2008). En effet, la DEE en hiver peut surpasser celle mesurée en été chez les oiseaux résidents (Swanson 2010). Ces dépenses énergétiques forceraient l'individu à se nourrir d'avantage et à développer son système digestif. De plus, en hiver plusieurs espèces changent leur alimentation, passant d'une diète estivale composée d'insectes à une diète hivernale composée de graines moins digestibles (Karasov 1990), or une étude réalisée sur les cailles japonaises (*Coturnix japonica f. dom*) a montré une augmentation de la taille du gésier et de la longueur de l'intestin en réponse à une proportion élevée de fibres végétales dans l'alimentation (Starck et Rahmaan 2003). Ainsi le développement du système digestif, influencé par les dépenses énergétiques totales, ferait augmenter le BMR en hiver en raison de la consommation disproportionnée d'énergie par ces organes chez l'animal au repos (Williams et Tieleman 2000 ; Zheng et al 2008).

Si l'acclimatation au froid est souvent associée à une augmentation du BMR, elle se traduit aussi par un accroissement du sommet métabolique (M_{sum}) associé à un gain d'endurance musculaire pour supporter le frissonnement (Swanson 2010). En effet, M_{sum} représente la limite supérieure de consommation d'énergie lors de la production de chaleur par frissonnement (Marsh et Dawson 1989). Il se mesure en laboratoire par des tests de respirométrie dans un environnement d'heloxy (mélange d'hélium et d'oxygène) accélérant la perte de chaleur pour une température donnée (Rosenmann et Morrison 1974). Le M_{sum} est considéré comme un indicateur d'endurance à un environnement froid parce qu'il est corrélé au temps que l'oiseau peut endurer une température froide sans entrer en

hypothermie contrôlée (Swanson 1990a ; Cooper et Swanson 1994 ; O'Connor 1995a ; Swanson et Liknes 2006). Plusieurs études ont d'ailleurs démontré une augmentation de la taille des muscles en hiver (Swanson 1991b ; O'Connor 1995a ; Cooper 2002), notamment des muscles pectoraux (Marjoniemi et Hohtola 1999) qui sont les principaux acteurs dans l'activité de frissonnement (Hartman 1961). Ce développement musculaire serait sous contrôle endocrinien et ferait partie intégrante du mécanisme d'acclimatation au froid, contribuant de cette façon à l'amélioration de la capacité thermogénique (Swanson et al 2009).

Ainsi, chez les espèces résidentes, la performance métabolique hivernale (BMR et M_{sum}) augmente en hiver afin de permettre aux individus de répondre aux contraintes induites notamment par les basses températures, ce qui nécessite une allocation d'énergie plus importante dans la thermorégulation et donc un métabolisme adapté.

2.2 Ajustements comportementaux

2.2.1 L'utilisation de cavité nocturne et de l'hypothermie contrôlée

En plus des ajustements physiologiques, des changements comportementaux se mettent en place durant l'hiver et contribuent à rendre les espèces résidentes mieux acclimatées à cet environnement contraignant. Par exemple, pour réduire les pertes de chaleur pendant la nuit, certaines espèces utilisent des cavités faites par excavation dans des troncs d'arbres ou dans la neige (Hogstad 1989 ; Cooper 1999). Ces petits espaces réduisent la perte de chaleur convective et radiative, et permettent à l'individu d'élever la température ambiante de la cavité (Andreev 1980 ; Walsberg 1986). Ces espaces à demi-fermés protègent aussi l'oiseau contre les précipitations. Ainsi, l'utilisation de cavités permet de réduire les dépenses énergétiques liées à la thermorégulation en hiver. Par exemple, La mésange boréale (*Poecile montanus*) peut économiser jusqu'à 38% des coûts de thermorégulation nocturne en se réfugiant dans une cavité (Cooper 1999). Cependant, si l'utilisation d'une cavité réduit les coûts de thermorégulation, ces derniers peuvent toutefois s'avérer suffisamment élevés pour nécessiter des ajustements additionnels.

L'utilisation de l'hypothermie nocturne contrôlée, émanant d'une décision de l'individu, permet de réduire d'avantage les dépenses énergétiques en diminuant la température corporelle. Ainsi, une réduction de la température corporelle de 3 à 11°C peut conduire à une économie d'énergie allouée à la thermorégulation de 50% chez la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) comparativement à une nuit où la température corporelle serait maintenue à la même température que durant le jour (Olson et Grubb, 2007).

2.2.2 L'organisation sociale

Plusieurs espèces de passereaux non migrant passent l'hiver en groupe. En effet, une formation grégaire fournit plusieurs avantages tels qu'un meilleur succès dans la recherche de nourriture et une augmentation du temps moyen d'alimentation, tout en réduisant le risque de prédation individuel (Hogstad 1989). Ainsi, Pravosudov et Lucas (2000) ont démontré que pour des mésanges de Caroline (*Poecile carolinensis*) maintenues en captivité à une température de 19°C, les individus appartenant à un groupe ont une masse corporelle plus importante que lorsqu'ils sont solitaires. De plus, lors d'une attaque, un prédateur a moins de chance de capturer un individu au sein d'un groupe que lorsque celui-ci est solitaire (Caraco 1979).

La définition structurale de la dominance de Drews (1993) indique que : « La dominance est le résultat d'interactions répétées et agonistiques entre deux individus caractérisés par la victoire répétée en faveur du même individu et la défaite répétée de son adversaire. Le statut du gagnant est désigné dominant et celui du perdant est subordonné ». C'est pourquoi, en fonction du statut des individus, la vie en groupe hiérarchique influence plusieurs éléments tels que l'accès à la nourriture, la survie ou encore la reproduction. En effet, le rang de dominance a un impact sur plusieurs variables liées à l'aptitude adaptative et cela se transpose généralement en un meilleur succès de reproduction (Mennill et al 2004) et un meilleur taux de survie pour les dominants (Ekman et Askenmo 1984 ; Desrochers et al 1988). Par exemple, les dominants ont un meilleur accès à la nourriture, parce qu'ils excluent les subordonnés des sites riches (Pravosudov et Lucas 2000), et parce qu'ils monopolisent les meilleurs endroits pour cacher leur nourriture (Glase 1974). Les

dominants peuvent également chasser les subordonnés des habitats sécuritaires (Ekman et Askenmo 1984 ; Ekman 1989 ; Desrochers 1989), augmentant ainsi le risque de prédation des subordonnés. De plus, les subordonnés sont moins compétents face aux prédateurs parce qu'ils sont généralement plus jeunes et moins expérimentés (Glase 1974 ; Ekman 1989 ; Desrochers 1989 ; Koivula et al 1994). Enfin, dans un environnement avec ajout de nourriture, les subordonnés s'exposent à un plus grand risque de prédation en attendant leur tour près des mangeoires pour y accéder (Waite 1987).

Les oiseaux accumulent leurs réserves énergétiques sous forme de lipides (Blem 1990), or plusieurs études réalisées sur les passereaux ont mis en évidence l'impact du rang social sur la taille de ces réserves (Piper et Wiley 1990 ; Ekman et Lilliendahl 1993 ; Koivula et al 1995 ; Verhulst et Hogstad 1996 ; Pravosudov et Lucas 2000). Cependant, l'impact peut différer selon les espèces et les conditions environnementales. De façon générale, il semble que les subordonnés accumulent plus de réserves sur une base journalière que les dominants (Pravosudov et Grubb 1997). Ce phénomène est interprété comme le résultat d'un environnement moins prévisible pour les subordonnés (Ekman et Lilliendahl 1993 ; Pravosudov et al 2003). En effet, parce qu'ils occupent des habitats moins riches en nourriture (Ekman et Askenmo 1984 ; Desrochers 1989), les subordonnés sont probablement forcés de maintenir plus de réserves afin de faire face à des demandes énergétiques imprévues ou à un manque de nourriture (Ekman et Lilliendahl 1993 ; Clark et Ekman 1995 ; Pravosudov et al 2003). De plus, les individus subordonnés se font constamment déplacer par les dominants, ce qui réduit d'avantage la prévisibilité de l'accès à la nourriture (Piper et Wiley 1990 ; Ekman et Lilliendahl 1993 ; Clark et Ekman 1995 ; Verhulst et Hogstad 1996). Par conséquent les subordonnés, lorsqu'ils le peuvent, ont des réserves énergétiques supérieures aux dominants (Pravosudov et Grubb 1997).

En revanche, chez d'autres espèces telle que le bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*) en Caroline du Nord (USA) (Piper et Wiley 1990), la mésange boréale de Norvège (Verhulst et Hogstad 1996) ou de Finlande (Koivula et al 1995), la mésange charbonnière (*Parus major*) en Espagne (Carrascal et al 1998) ou encore chez la mésange

de Caroline en Indiana (USA)(Pravosudov et Lucas 2000), les dominants ont plus de réserves que les subordonnés. Ce patron inverse semble s'expliquer par le fait qu'en conditions hivernale plus rigoureuses (i.e. nourriture moins accessible, températures plus basses), le monopole exercé par les individus dominants auraient plus d'impact sur une ressource de nourriture limitée ce qui empêcherait les subordonnés d'accumuler plus de réserves que les dominants (Verhulst et Hogstad, 1996 ; Carrascal et al 1998 ; Van oort 2007).

L'effet de la hiérarchie sur l'accès à la ressource implique donc que les dominants et les subordonnés ont des routines journalières différentes (Ekman et Lilliendahl 1993). C'est le cas pour la mésange boréale dont les subordonnés accumulent plus de réserves au début et à la fin du jour (Ekman et Lilliendahl 1993), qui sont des périodes où la visibilité est moins bonne et donc où le risque de prédation est plus élevé. En ayant un accès prioritaire aux ressources, les dominants peuvent maintenir un gain de masse constant au cours de la journée et atteindre leur masse optimale avant le crépuscule. Ils passent ainsi plus de temps dans les cavités nocturnes (Lima 1988) évitant les périodes de faible visibilité et donc de forte prédation.

2.3 Effets du comportement sur la performance métabolique

Si les conditions hivernales froides mènent à des ajustements de performance métabolique, la performance peut aussi être affectée par le statut social. En effet quelques études ont démontré, chez les mésanges boréales et charbonnières, que les individus dominants avaient un BMR plus élevé (Roskaft et al 1986 ; Hogstad 1987). Roskaft (1986) a exploré les causes sous jacentes de cette variation et a démontré que les dominants de mésange charbonnière avaient un cœur plus développé que les individus subordonnés. Cette observation a été interprétée comme le résultat d'une plus grande activité physique chez les individus dominants pour le maintien de leur statut social et donc comme le résultat d'une physiologie ajustée à une DEE plus élevée. En revanche, Vézina et Thomas (2000) n'ont pas trouvé d'effet de la hiérarchie sociale sur le RMR (resting metabolic rate un équivalent du BMR) du junco ardoisé.

Ainsi les conditions hivernales et le statut social agissent tous les deux sur les composantes de la performance métabolique pour des raisons différentes. Cependant, le statut social n'a jamais été considéré dans les études sur l'acclimatation saisonnière. Or, il est pertinent de le considérer dans un contexte d'acclimatation hivernale en raison de la variabilité inter-individuelle que pourrait causer le statut social. Ainsi, la prise en compte du rang de dominance peut amener une compréhension à plus fine échelle de la variation de la performance métabolique.

Notre modèle d'étude, la mésange à tête noire, est une espèce largement répandue en Amérique du Nord, qui affronte des hivers considérés comme difficiles (Desrochers et Hannon 1989). Cette espèce montre un schéma classique d'augmentation de la performance métabolique sous l'effet de l'acclimatation hivernale (Cooper et Swanson 1994; Swanson et Olmstead 1999; Swanson and Liknes 2006; McKechnie 2008; Swanson 2010). De plus, les individus se réunissent en groupes sociaux hiérarchisés, pendant l'hiver (Smith, 1991). Cette hiérarchie engendre des différences d'aptitude adaptative individuelle, incluant des effets sur la reproduction (Mennill et al 2004), sur le risque de prédation (plus élevé chez les subordonnés) (Zanette et al 1994 ; Schubert et al 2008) et sur la survie (meilleure chez les dominants) (Desrochers et al 1988). De plus, la hiérarchie crée aussi des différences entre les individus sur d'autres aspects tel que l'exploitation du microhabitat (Desrochers 1989). Parce que la mésange à tête noire montre les caractéristiques d'une espèce sociale résidant sur une aire de répartition avec des hivers froids, elle représente un excellent modèle pour étudier l'effet couplé de l'acclimatation saisonnière et du statut social sur la performance métabolique

3. Contribution originale

L'objectif général de cette étude est d'investiguer la performance métabolique hivernale chez les oiseaux résidents dans un contexte social. .

Hypothèse 1

Roskaft et al (1986) et Hogstad (1987) ont observé une consommation d'énergie au repos plus élevée chez les individus dominants de mésanges boréales et charbonnières en conditions hivernales. Mon modèle d'étude, la mésange à tête noire, est une espèce apparentée à celles examinées dans ces études. Cela m'amène à émettre l'hypothèse que **le coût énergétique de maintenance physiologique est également affecté par le rang social chez la mésange à tête noire, avec la prédiction d'un BMR plus élevé chez les dominants comparativement aux subordonnés.**

Hypothèse 2

Les individus dominants sont généralement plus agressifs lors de la défense du territoire que les individus subordonnés (Ekman 1990; Otter et al 1997). En effet, la nécessité de soutenir une plus grande activité physique associée à ce statut social expliquerait l'observation par Roskaft et al (1986) d'un cœur plus développé chez les individus dominants de mésange charbonnière. Or, les activités impliquant un niveau important de locomotion peuvent aussi être associées à un développement de la musculature de vol. Parce que les muscles pectoraux sont les plus gros muscles chez les oiseaux (15-25% de la masse corporelle, Hartman 1961) et parce qu'ils semblent jouer un rôle prédominant dans la capacité thermogénique (Swanson 1991b; O'Connor 1995a; Cooper 2002; Swanson et al 2009; Vézina et al 2006; 2007; 2010), **mon hypothèse est que, comme le BMR, le M_{sum} devrait subir l'effet du rang social des individus.** Cette hypothèse m'amène à prédire des **muscles pectoraux plus développés et un M_{sum} plus élevé chez les individus dominants comparativement aux individus subordonnés.**

CHAPITRE 1

LES DOMINANTS DE LA MESANGE A TETE NOIRE NE PAYENT PAS DE COUTS ENERGETIQUES DE MAINTENANCE SUPPLEMENTAIRES POUR LEUR STATUT HIVERNAL ET NE SONT PAS PLUS ENDURANT AU FROID QUE LES INDIVIDUS SUBORDONNES

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L' ARTICLE

L'hiver requiert des ajustements physiologiques chez les passereaux résidents qui passent l'hiver dans les environnements nordiques. L'acclimatation au froid est généralement associée à une augmentation des coûts de maintenance, mesurés par le taux métabolique de base (BMR), et de l'endurance au froid, reflétée par le sommet métabolique (M_{sum}). Cependant, plusieurs espèces nordiques forment aussi des groupes sociaux en hiver et la position hiérarchique des oiseaux peut aussi bien influencer la taille des organes métaboliquement actifs que le BMR. La performance métabolique hivernale de ces espèces peut alors refléter un ensemble complexe d'ajustements combinés en réponse aux variations climatiques saisonnières et à l'environnement social. Nous avons étudié l'effet du statut social sur les paramètres de l'acclimatation au froid (masse corporelle, taille des réserves de gras et des muscles pectoraux, BMR et M_{sum}) chez des mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) en liberté et de rang social connus. Les oiseaux structurellement plus grands étaient les individus les plus dominants, portaient plus de réserves (masse corporelle par unité de taille) et de plus gros muscles pectoraux. Cependant, la performance métabolique semble indépendante du statut social. En effet, si le BMR corrigé pour la masse corporelle était faiblement et inversement relié au rang de dominance, les évidences suggèrent que ce résultat est probablement dû à un effet mathématique de « dilution » causé par de plus importantes réserves de gras métaboliquement inactif chez les dominants. Le BMR et le M_{sum} , considéré d'une part sans correction, et d'autre part corrigés pour la masse corporelle et pour la taille corporelle sont néanmoins corrélés, ce qui suggère un lien fonctionnel entre ces composantes métaboliques. Nos résultats indiquent finalement que le coût de

maintenance énergétique des dominants n'est pas un phénomène généralisé chez les petits oiseaux hivernants.

L'article intitulé "*Dominant black-capped chickadees pay no maintenance energy costs for their wintering status and are not better at enduring cold than subordinate individuals*" a été corédigé par moi-même, l'étudiante en doctorat à l'Université du Québec à Rimouski Magali Petit, et le professeur François Vézina de la même université. Sa version finale sera soumise dans les prochains jours au journal « *Journal of Comparative Physiology* ». En tant que premier auteur, j'ai participé à l'élaboration du protocole, j'ai réalisé la grande majorité de la récolte de données sur le terrain, j'ai effectué les analyses statistiques et rédigé l'article. Magali Petit a participé à la mise en place du protocole, à la récolte des données et à la révision du manuscrit. François Vézina a fourni l'idée originale, a supervisé les étapes d'élaboration du protocole, de récolte des données, des analyses statistiques et de la révision des différentes versions du manuscrit. Une partie des résultats de cet article ont été présentés aux congrès de la Société Québécoise pour l'étude Biologique du Comportement (SQEBC) à Montréal en Novembre 2010, au congrès international « Society for Integrative and Comparative Biology » (SICB) à Salt Lake City, UT (USA) en janvier 2011, et au congrès de la « Society of Canadian Ornithologists – Société des Ornithologistes Canadiens » (SCO-SOC) à Moncton en Août 2011.

Dominant black-capped chickadees pay no maintenance energy costs for their wintering status and are not better at enduring cold than subordinate individuals

Introduction

Over the course of a year, birds go through several life history stages that are considered energetically costly (Dawson et al. 1983a; Drent and Daan 1980; Murphy and King 1984). Among those, reproduction is widely regarded as the most demanding period for altricial species (e.g. Drent and Daan 1980). However, wintering at northern latitudes can be an equally demanding task for non-migratory birds (Cooper 2000; Doherty et al. 2001; but see Dawson and O'Connor 1996). Indeed, high winter energy demands may result from a suite of seasonal conditions such as shorter days, leading to reduced foraging time and increased nighttime starvation (Marsh and Dawson 1989), low ambient temperatures, forcing higher thermoregulation costs, and sporadic reduction in food availability due to snow or ice cover (Cooper 2000). In small species, winter energy demands are exacerbated because more heat is lost to the environment per unit body mass than in larger species (Calder 1984). Furthermore, there is limited body space to improve plumage insulation (Aschoff 1981; Calder 1984; Liknes and Swanson 1996; Swanson 2001).

Small northern resident species respond to winter conditions mainly by physiological acclimatization, which involves flexible adjustments at several levels of integration (see McKechnie and Swanson 2010 and Swanson 2010 for reviews). Among those, an elevation of metabolic performance is typically observed. Indeed, an increase in summit metabolic rate (M_{sum} , a measure of maximal heat production capacity), is typical in wintering species such as our study model, the black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*, Cooper and Swanson 1994; Swanson 2010; Swanson and Liknes 2006;). Pectoral muscles, being the largest avian muscle group (15%-25% of body mass, Hartman 1961) are often larger in winter (Cooper 2002; O'Connor 1995a; Swanson 1991b) and seem to play a predominant

role in shivering heat production (Cooper 2002; O'Connor 1995a; Swanson 1991b; Swanson et al. 2009; Vézina et al. 2006; 2007; 2010). In fact, increases in pectoral muscle size associated with periods of high locomotor activity, such as migration, are known to result in elevated M_{sum} , independently of any temperature effects (Swanson 1995; Swanson and Dean 1999; Vézina et al. 2007). In northern resident species, M_{sum} has been experimentally confirmed as a correlate of cold endurance and is therefore interpreted as reflecting long term tolerance to cold (Swanson 2001).

Another component of metabolic performance that changes in response to cold winter conditions is basal metabolic rate (BMR). BMR reflects an organism's physiological maintenance costs (McKechnie 2008; Piersma 2011) and is generally higher in winter compared to summer in northern resident species (McKechnie 2008; McKechnie and Swanson 2010; Swanson 2010). Because BMR is measured in a resting, post-absorptive animal maintained at thermoneutrality, its variations are often explained by size differences in organs, such as the heart, kidney and brain, that remain metabolically active at rest (Daan et al. 1990; McKechnie 2008; Piersma 2002; Sacher and Duffy 1979). In the context of cold acclimation or acclimatization however, larger digestive organs in response to increased food intake has been suggested as the main driver of a higher BMR (Cavieres and Sabat 2008; McKechnie 2008; Williams and Tieleman 2000; Zheng et al. 2008).

Several small species wintering at northern latitudes also form social flocks during the cold season. Living in a flock offers advantages such as lower individual predation risk (Caraco 1979; Hogstad 1989) and the capacity to maintain larger average fat reserves (Pravosudov and Lucas 2000; Morand-ferron and Quin 2011). However, social life may also involve winter energy costs that are dependent on an individual's rank (Bryant and Newton 1994; Hogstad 1987b; Roskaft et al 1986, but see Vézina and Thomas 2000), and these costs may in turn be reflected in parameters of winter metabolic performance. For example, Roskaft et al. (1986) showed that variations in winter resting metabolic rate (RMR), measured during the day at -10°C in captive non-fasted great tits (*Parus major*), was explained at 59% by social rank, with dominant birds experiencing higher RMR.

Hogstad (1987b) showed a similar pattern in Willow tits (*Parus montanus*), finding 67% of variation in daytime RMR explained by dominance rank. Social rank was also positively correlated with heart size in great tits, suggesting that elevated locomotor activity and daily energy expenditure in individuals of higher ranks might result in larger supporting organs and higher RMR (Roskaft et al. 1986). Therefore, winter metabolic performance in northern resident species may reflect a complex set of adjustments to both seasonal climatic variation and social environment. As far as we know, no studies on winter acclimatization have considered the potential confounding effect of social rank on cold endurance.

In this study we investigated how social rank relates to components of metabolic performance associated to cold acclimatization (BMR and M_{sum}) in individual black-capped chickadees. Chickadees form stable and linearly structured social flocks in winter (Smith 1991) and have been shown to increase both their BMR and M_{sum} during the cold season (Cooper and Swanson 1994; McKechnie 2008; Swanson 2010; Swanson and Liknes 2006; Swanson and Olmstead 1999). We followed six social flocks over two years and, based on available data for comparable European tit species (Hogstad 1987b; Roskaft et al 1986), predicted that dominant chickadees would exhibit elevated BMR relative to subordinate individuals. Because dominant individuals are also expected to be engaged in a higher level of aggressive territorial activities (Ekman 1990; Otter et al. 1997) and assuming that larger hearts in dominant great tits reflect the supporting machinery for a higher level of locomotor activity (Roskaft et al 1986), we also expected larger pectoral muscles and M_{sum} in dominant chickadees relative to subordinate individuals.

Materials and methods

Capture site and biometric measurements

This study was carried out within the Forêt d'Enseignement et de Recherche Macpès, Québec, Canada (48°30' N, 68°52' W) during two consecutive winters, from November

2009 to March 2010 and from November 2010 to March 2011 (including set up of feeding stations, capture and banding, behavioral observations and metabolic measurements). We followed two social flocks the first year, three flocks the second year and one additional flock in both years. Birds were caught at feeding stations where a metal feeder (Perky-Pet® 10" Sunflower Seed and Peanut Feeder) was suspended between trees 1.5 m above the snow. Each station was set up with a 1.5 m wooden post near the feeder on which a plastic tray was fixed. Stations were installed on average 1.9 km away from one another to avoid mixing between flocks. Feeders were filled with black sunflower seeds 1-2 times per week. Captures were made using homemade potter traps (15cm H x 15cm L x 15cm W) deployed on the tray. On capture days, feeders were removed and traps were baited with seeds. All birds were handled in the minutes following capture.

All birds experienced the same set of routine measurements in the field. They were first weighed (± 0.1 g) on an electronic balance (OHAUS® CS series) and birds captured for a first time were banded with a USGS numbered metal band. Birds were also marked with a unique combination of 3 plastic color bands to allow for observations of social interaction from a distance. A blood sample was then collected for DNA sex determination (Griffiths et al. 1998). This was done by puncturing the left brachial vein with a needle and collecting the blood with a capillary tube. We then recorded structural body size by measuring the length of several indicators (beak, head plus beak, tarsus, tail, wing) according to Pyle (1997). Fat stores were assessed by scoring the size of furcular fat reserves (on a scale of 1-5) according to Gosler (1996) while pectoral muscle size was estimated using a score of 1 to 4 with 1 corresponding to the lowest level (muscles forming a concave shape between the tip of the keel and the side of the ribs) and 4 the highest (muscles bulging and making the keel difficult to distinguish under the skin). Following these measurements, birds were either released or taken to the field station to measure metabolic performance.

One month before the observations, we began catching and banding individuals of each flock until no more unbanded individuals were captured for several days. Then, we

conducted observations of social interactions (see below, six weeks of observation on average per flock) and began capturing birds of known rank for metabolic performance measurements. On the day preceding capture, interactions were observed to confirm previously determined social positions, and then 1-4 individuals were captured the following day and brought to the field laboratory for M_{sum} and BMR measurements. The number of birds measured per day depended on catching success and logistical constraints associated with other projects using the respirometry equipment.

Social rank determination

Social hierarchy was determined for every flock by observation of agonistic interactions. All observations were made by the same person (AL) from a distance of approximately 5 m. For each observation session, feeders were first removed and a wooden board (47 cm x 34 cm) was disposed on the plastic tray with a small amount of sunflower seeds disposed in a Petri dish (diameter 10 cm) in the center. Agonistic encounters between pairs of individuals were then recorded over a period lasting on average 75 minutes and, for each encounter, the individual winning the interaction was determined according to four standardized behaviors following Fickens et al. (1990). Briefly, an individual was considered the winner of an interaction when it was (1) forcing another individual to wait before accessing the seeds, (2) chasing another bird from the board, (3) resisting an attack by another bird or (4) displacing an individual that was already at the food tray.

Food supplementation has no impact on individual hierarchical positions in black-capped chickadees (Grava et al. 2009) but does attract birds from neighboring flocks (Desrochers and Hannon 1989). We therefore excluded all observations involving individuals that were observed in less than 20 interactions for a given flock (average number of interaction observed: 1062 ± 460 per flock). All observations were analyzed using a data matrix for each flock following De Vries (1995, 1998). Linearity of social hierarchies was confirmed using the software Matman (De Vries 1998). Flocks differed in size (range 8 to 15 birds per flock) and therefore the biological significance of a specific rank number may be affected by flock size (i.e. being the most dominant individual may

require more work in a flock of 15 compared to a flock of 8). We therefore weighed social positions by flock size (i.e. individual rank / flock size). This correction assigns a smaller rank number to birds from large flocks with the most dominant individuals, considering all flocks, being those with the smallest corrected rank number. Performing our analysis using the uncorrected rank values did not change the biological significance of our results.

Measurements of metabolic performance

We measured metabolic performance between January and March the first year (sample sizes: Jan. = 9, Feb. = 18, Mar. = 5) and between November and February the second year (Nov. to Jan. = 7, Feb. = 32). Individuals of known social rank were captured between 8h and 14h. They were then brought to the field laboratory and put in a holding cage (44 x 44 x 35 cm, one bird per cage) with food (sunflower seed and mealworms *Tenebrio* sp.) and water until M_{sum} measurements. Cages were kept in a separate room maintained quiet with minimal disturbance.

Summit metabolic rate were measured in two consecutive trials per day, where a maximum of two birds were measured simultaneously (maximum 4 birds per day). The first trial began between noon and 13h and the second sequence began between 14h and 15h. In each case, we first measured body temperature, using a copper-constantan thermocouple inserted into the cloacae approximately 10 mm deep and reading temperature with a thermocouple reader (Omega model HH-25KC, NIST-traceable, Omega, Montréal, Qc, Canada). Each bird had then its body mass (± 0.1 g) recorded and was put in a stainless steel metabolic chamber (effective volume = 1120 ml) fitted with a perch and a thermistor for chamber temperature measurements (part of Sable Systems UI2 AD converter, Sable Systems, Las Vegas, NV, USA). Chambers were installed in a cabinet (modified freezer) where we could control chambers temperature with a computer (using the software EXPDATA, Sable Systems, Las Vegas, NV, USA). All M_{sum} recordings began with a 10 minutes habituation period where the birds were exposed to air at an average flow rate of 539 ml/min and an ambient temperature of 0°C. We then switched the air input to a mixture of 21% oxygen and 79% helium (helox) using a average flow rate of

1109 ml/min. Flow rate was recorded in real time and controlled by mass flow valves (Sierra Instruments, Side-Trak® Model 840 (Monterey, CA, USA) calibrated for air and helox with a bubble-O-meter (Dublin, OH, USA). We then measured a reference helox value (baseline) for 5 minutes, also allowing for the complete replacement of air by helox in the system, before recording oxygen consumption of our birds for the duration of the trial using a separate FOXBOX oxygen analyzer (Sable Systems, Las Vegas, NV, USA) per chamber. We used a sliding cold exposure protocol (Swanson et al. 1996) with a decrease in ambient temperature of 3°C every 20 minutes, starting at 0°C. We ended the trials when the birds became hypothermic, which was easily identifiable in real time as a steady decline in oxygen consumption for several minutes, or after 125 minutes (end of the -15°C period). Body temperature for each bird was measured again after the trial, confirming a hypothermic state in all cases (average body temperature $34.3 \pm 3.1^\circ\text{C}$). Birds were then weighed again and average body mass was used when analyzing M_{sum} data.

Following M_{sum} measurements, birds were put back in their cages with access to food and water until BMR measurements, which started at 19h00. Recording BMR followed the same protocol and used the same instruments as for M_{sum} with the following exceptions. We measured four birds per session and birds were exposed to air with a controlled average flow rate of 470 ml/min. Birds were maintained at thermoneutrality throughout the measurements (30°C, Chaplin 1974), which lasted until 6h the following morning. Oxygen analyzers were used to record BMR in two birds at a time. During recording, the air received by the analyzers was alternated between reference air for 10 minutes and chamber air for 40 minutes (alternating between chambers each time) throughout the night using a multiplexer (Model RM-4 Sable Systems, Las Vegas, NV, USA). Birds were weighed before and after measurements and the average mass was used in analyses of BMR.

Oxygen analyzers were calibrated before each M_{sum} trial and again before each BMR trial using CO₂-free dry air (scrubbed with soda lime and Drieritetm). We used a sampling interval of 5 second for M_{sum} and 20 second for BMR, which were calculated based on the highest and lowest averaged 10 minutes of VO₂ recorded for their respective trial using

equation 10.1 in Lighton (2008, air scrubbed again after the chambers, before measurements). Calculations of M_{sum} used the instantaneous measurement technique (Bartholomew et al. 1981), whereas BMR calculations were based on the steady state approach. Birds use lipids as fuel during shivering (Swanson 2010) and the duration of BMR trials insured that our birds attained a post-absorptive state by the time they had reached BMR (found within the last 6h of recordings). Energy consumption was therefore estimated using a constant equivalent of 19.8 kJ/ LO_2 and converted to watts (Gessaman and Nagy 1988). Following BMR measurements, birds were fed again for 2h before being released on the site where they were captured.

Statistical analyses

We used ANCOVA models to investigate the effect of social status on physiological parameters involved in cold acclimatization. In independent sets of analyses, we tested whether body mass, M_{sum} and BMR were related to social rank. Metabolic parameters covary with body mass and this effect must therefore be considered. However, small wintering passerines, including chickadees, undergo daily cycles of body mass where the birds gain mass during the day by accumulating fat reserves for the nighttime fast (Blem 1990; Turcotte and Desrochers 2008). Because adipose tissues have low mass-specific energy consumption (Scott and Evans 1992), the proportion of body mass made of fat, if substantial, can create a “dilution effect” in statistical analyses of metabolic rate when considering whole body mass as a covariate (Petit et al. 2010). Therefore our analyses on BMR and M_{sum} were performed separately, first on whole-animal values and then while including either body mass or structural body size as a covariate. Since structural body size may drive variations in body mass, we also added body size in the model when investigating effects of social rank on body mass. To control for structural body size, we included in the model the first principal component generated by a PCA based on all morphometric measures (Freeman and Jackson 1990; Rising and Somers 1989; Senar and Pascual 1997). Several potentially confounding variables associated with our field conditions were also considered. Our analyses therefore also included independent

variables year, date of capture (to consider seasonal changes throughout winter), capture site and time of capture (corrected for day length).

In black-capped chickadees, males are structurally larger and are socially dominant over females (Desrochers 1989). This was confirmed in our population by preliminary ANOVA analyses showing a significant effect of sex on structural size ($F_{1,69} = 32.5$, $P < 0.0001$, see Fig. 1) and social rank ($F_{1,69} = 45.6$, $P < 0.0001$). Consequently, social rank and sex both reflect hierarchical status and are redundant. We therefore chose to omit the variable sex from our models (including it did not change the outcome of our analyses) but represented the distribution of points in each graph by sex. M_{sum} was measured in two trials each day but whether a bird was measured in the first or second trial did not affect the results. This effect is therefore not considered in the analyses presented here. Since muscle and fat scores are ordinal variables, we used ordinal logistic models to determine whether muscle size and fat reserves varied with social rank, body mass and structural size.

We measured metabolic performance in 71 birds. However, one individual was a clear outlier in our BMR dataset and was excluded from the analyses. Technical problems also prevented us from measuring M_{sum} in 4 other birds. Individuals used in this study originated from five different flocks studied over two years but as one feeding station was used on both years, a sixth flock was studied twice. However, only five individuals from this flock were measured in each year. Given that these birds only represent 7% of our total sample, and that all these birds changed rank between years, we considered values from these birds as independent measurements. Randomly removing one of the two measures for each of these birds did not change the outcome of our analyses.

Relationships between continuous variables were analyzed by Pearson correlations. When effects of confounding variables were found significant, residuals were extracted from ANCOVAs before performing correlations. We confirmed normality of residuals and homogeneity of variances for all analyses.

Results

Body mass at capture was significantly affected by social rank and structural body size when controlling for the effects of capture site and time of capture (Table 1). Indeed, birds occupying the most dominant positions, mainly males, were structurally larger than lower ranking individuals (Fig. 1a, $r = 0.37$, $n = 70$, $P < 0.005$) and were heavier for a given structural size, year, date of capture, time of capture and capture site than subordinate birds (Fig. 1b, $r = 0.23$, $n = 70$, $P < 0.05$). Muscle score was not related to social rank ($P = 0.7$), body mass ($P = 0.1$) or structural size ($P = 0.9$) but significantly increased with size-independent body mass ($\chi^2 = 4.1$, $P < 0.05$, Fig. 2a). Fat score was positively related to whole ($\chi^2 = 20.5$, $P < 0.0001$) and size-independent body mass ($\chi^2 = 26.9$, $p < 0.0001$, Fig. 2b), but was independent of structural size ($P = 0.6$) and social rank ($P = 0.2$). Therefore, dominant individuals were structurally larger and heavier for their structural size than lower ranking birds and, although social rank did not affect fat and muscle scores *pre se*, birds that were heavy for their structural size had proportionally larger lipid reserves and significantly larger pectoral muscles.

Winter BMR, whether considered in terms of whole-animal or independent of body mass or structural size, varied through time and space (significant effect of date of capture and capture site, Table 2). BMR was also higher during the first winter of the experiment, with values 10.5 - 11.7% higher depending on whether it was considered in terms whole-animal values or independent of body mass or structural size (Table 2, Table 4). Social rank had no significant effect on BMR but body mass-independent BMR varied with social rank (Table 2). However, the relationship was contrary to our predictions. Indeed, individuals expressing the highest BMR were those occupying subordinate ranks. Fig. 3 shows the effect of social rank on residual BMR ($r = 0.22$, $n = 68$, $P < 0.1$). When controlling for structural size instead of body mass, social rank had no significant effect on BMR (Table 2).

As for BMR, M_{sum} differed between years. It was 24.8 - 31.2% higher during the first winter of the experiment, depending on whether it was considered in terms of whole-

animal values or corrected for body mass or structural size (Table 3, Table 4). There was a tendency for an effect of social rank on mass-independent M_{sum} ($P = 0.07$) but no other variables had a significant effect on thermogenic capacity.

BMR was significantly correlated with M_{sum} (Fig. 4a, $r = 0.40$, $n = 65$, $P < 0.001$) and this was not simply an effect of body mass or structural size. Indeed, residual analysis revealed that these variables were still positively correlated once the effects of body mass or structural size and the other confounding effects (Tables 2 and 3) were factored out (mass independent, Fig. 4b: $r = 0.33$, $n = 64$, $P < 0.01$, size independent, Fig. 4c: $r = 0.36$, $n = 65$, $P < 0.01$).

Discussion

We predicted that social status would affect metabolic parameters associated with cold acclimatization. We found that birds holding a dominant position were heavier for their body size than lower ranking individuals. Heavy birds also carried more fat reserves and larger pectoral muscles, which are considered important thermogenic organs in birds (Swanson 2010). However, social rank had no significant effect on M_{sum} , suggesting that birds of all positions were equally good at producing heat and enduring cold. In contrast, mass-independent BMR was higher in subordinate individuals, a finding contrary to our predictions that suggests higher maintenance energy costs in low-ranking individuals.

Body composition

Our findings confirmed the well-documented relationship between structural body size, sex and social rank in black-capped chickadees (Desrochers and Hannon 1989; Otter et al. 1999; Ramsay and Ratcliffe 2003; Schubert 2003; Smith 1991). Indeed, birds occupying the most dominant positions, mainly males, were structurally larger. Dominant birds were also heavier for a given body size, suggesting that the relative amount of tissues carried by

individuals (muscles, internal organs and fat reserves) was greater in those of high-ranking positions. Accordingly, although body mass variations in small wintering passerines are thought to reflect mainly fat accumulation (Blem 1976; Dawson and Smith 1986), chickadees expressing a heavy mass for their size not only had a higher fat score, but also a higher pectoral muscle score. Ordinal logistic analyses could not detect an effect of social rank on fat and muscle scores but, taken together, our findings nevertheless suggest that dominant birds, being structurally larger, had more fat reserves and larger muscles on average. This is consistent with previous observations of larger fat stores in dominant small passerine (Carrascal et al. 1998; Koivula et al. 1995; Pravosudov and Lucas 2000; Verhulst and Hogstad 1996), but contrast with findings in Willow tits (Clark and Ekman 1995; Ekman and Lilliendahl 1993) and in Carolina chickadees (Pravosudov et al. 2003), where the reverse pattern seems to prevail.

Metabolic performance

We measured an average whole-animal BMR of 0.27 W (average of both years, Table 4) in black-capped chickadees wintering in eastern Canada. This value is comparable to those obtained by others in individuals of the same species wintering in Wisconsin, South Dakota, Ohio and New York (range 0.25 - 0.32 W) but is lower than that of chickadees wintering in Alaska (0.43 W, Olson et al. 2010) where winters may be much colder (Sharbaugh 2001). Similarly, our observations of a mean M_{sum} of 1.70 W (average of both years, Table 4) is comparable to that of chickadees measured in Wisconsin, South Dakota and Ohio (range 1.5 - 2.1 W, Olson et al. 2010).

Metabolic performance was variable in chickadees. Indeed, BMR varied among capture sites, changed with date of capture and was up to 12% higher on the first year of the experiment. M_{sum} was not affected by capture site or date of capture but was nevertheless up to 31% higher on the first winter. Swanson and Olmstead (1999) analyzed inter and intraseasonal variations in BMR and M_{sum} of wintering black-capped chickadees, dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) and American tree sparrows (*Spizella arborea*) and found higher averaged performance on colder winters and colder months within winter. In

our experiment, average minimal ambient temperature ($\pm$ SD) for the months during which we have measured performance was $-7.4 \pm 1.7^{\circ}\text{C}$ in 2010 and $-9.8 \pm 6.5^{\circ}\text{C}$ in 2011. Although the difference between years is minimal, this finding is in the opposite direction to the pattern observed by Swanson and Olmstead (1999). The reasons for this are not clear. One possibility is, as our birds live in a densely forested habitat, that ambient temperature and wind chill may have less effect on chickadees' metabolic performance in our system than in the relatively open South Dakota forest patches studied by Swanson and Olmstead (Olson et al. 2010; Olson and Grubb 2007). Other variables such as humidity or wind speed may therefore have to be considered. Our results nevertheless indicate that metabolic adjustments to winter conditions may be relatively rapid and differ between components of performance. BMR varied between days and capture sites while M_{sum} only changed between years. This suggests rapid physiological adjustments to maintenance metabolism in response to variations in microclimatic or microhabitat conditions, while thermogenic capacity in our population may be maintained to a level compatible with average climatic conditions.

Social rank had no effect on size-independent and whole-animal BMR but was negatively related to mass-independent BMR, suggesting higher maintenance costs per unit mass in subordinate individuals. This result was contrary to our predictions and contrasted with earlier findings. Indeed, Roskaft et al. (1986) found higher mass-specific RMR and larger hearts in dominant wintering great tits and Hogstad (1987) found a similar result in Willow tits. The discrepancy between our findings and that of other studies suggests that the energy cost of dominance may not be generalizable across species (e.g. van Oort et al. 2007). For example, using similar measurement conditions as Roskaft et al. (1986) and Hogstad (1987), Vézina and Thomas (2000) found no significant costs of dominance in captive wintering dark-eyed juncos. In contrast, Bryant and Newton (1994) found a 10% higher BMR (as we defined it here) in dominant males compared to subordinate females dippers (*Cinclus cinclus*). It should also be noted that experiments by Roskaft et al. (1986), Hogstad (1987) and Vézina and Thomas (2000) were based on unfasted birds measured during the day at relatively cold temperatures (e.g. -10°C). Although dominant great tits

were found to have a larger heart (Roskaft et al. 1986), these measurements were likely not an accurate reflection of maintenance metabolism. Moreover, Hogstad (1987) reported the effect of social rank on RMR disappearing during nighttime measurements, presumably when birds entered a resting state closer to BMR. Therefore, if social dominance entails maintenance energy costs, patterns can clearly differ between species and measurement conditions.

Two interpretations are possible for our finding. Firstly, subordinate individuals may indeed live with higher physiological maintenance costs. Dominant chickadees are known to monopolize the best food sources (Piper 1990) and may force other birds to endure longer fasting periods (Fickens et al. 1990) and higher nighttime thermoregulation costs. Subordinate individuals also cache less food than dominants (Hitchcock and Sherry 1995; Lahti 1998) and spend more time exploring their environment for food (Barta and Giraldeau 1998; Fox et al. 2009; Tiebout et al. 1996), a behavior that has been associated with a high BMR (Mathot et al. 2009). Low ranking individuals could therefore face higher daily energy demands while having a reduced access to conspicuous food sources. Assuming subordinate birds experienced less predictability in their access to feeders, one would expect these birds to have consumed more seeds per visit because of the risk of being displaced by a dominant individual. Consuming more food per unit time may require larger digestive organs, in turn leading to a higher BMR (Cavieres and Sabat 2008; McKechnie 2008; Williams and Tieleman 2000; Zheng et al. 2008).

The second interpretation for this finding is based on body composition of birds differing in ranks. Dominant individuals were typically structurally large and heavy for their size and fat score increased with whole and size-independent body mass. Therefore, the proportion of body mass made of fat was likely higher in individuals holding high-ranking positions. Fat tissues have low metabolic intensity (Scott and Evans 1992) and a high proportion of body mass taken by fat can lower corrected metabolic rates when statistically controlling for body mass (Petit et al. 2010). In fact, this has led several authors to only report whole-animal metabolic data in studies of small wintering birds

(Cooper 2002; Cooper and Swanson 1994; Dawson and Smith 1986; Sharbaugh 2001). We therefore suspect that a “fat dilution effect” generated by the statistical correction for body mass (Petit et al. 2010) is the most likely explanation for the unexpected cost of dominance reported here. This would also be consistent with the tendency for a lower mass-independent M_{sum} in dominant birds.

If the effect of social rank on maintenance energy costs was genuine, it would likely have little impact on the bird’s overall winter energy budget. Using doubly-labeled water, Karasov et al. (1992) measured an average daily energy expenditure (DEE) of 66.3kJ/d in five wintering black-capped chickadees (mean ambient temperature of -10°C, comparable to our study site). With an average winter BMR of 22.5kJ/d, this suggest that our chickadees experienced daily energy costs representing about 2.95 x BMR, an estimate comparable to that reported by Cooper (2000) (2.70 x BMR) in mountain chickadees (*Poecile gambeli*) and to our calculated value of 3 x BMR in Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*, from Doherty et al. 2001 and Olson et al. 2010). Based on the relationship between BMR and social rank (Fig. 3), the maximal average difference between the highest and lowest ranking individuals is 0.01W (0.9 kJ/d). Therefore, compared to the most dominant individual of its flock, the lowest ranking bird would experience an additional maintenance cost representing at most 1.3% of its DEE.

We predicted larger pectoral muscles and higher thermogenic capacity in dominant individuals but our results do not support this prediction. Dominant birds were heavy for their size and birds with a high size-independent body mass also had high pectoral muscle scores. However, thermogenic capacity was independent from social status. Therefore, since M_{sum} reflects long-term cold endurance (Swanson 2001), low ranking individuals were likely as good as dominants in enduring the winter cold. Dominant individuals may use better thermal shelters at night (Koivula et al. 1995), but all birds presumably face sufficiently demanding thermostatic costs to require upregulation of M_{sum} to a level that is independent of rank.

BMR was correlated with M_{sum} in chickadees and this was not the result of body mass or body size variations. Therefore bird expressing a high thermogenic capacity per unit mass or size also had higher physiological maintenance costs. Positive relationships between mass residuals of BMR and M_{sum} have been documented at the interspecific level (Dutenhoffer and Swanson 1996; Rezende et al. 2002) in northern temperate species but could not be detected in tropical species (Wiersma et al. 2007). This led McKechnie and Swanson (2010) to suggest that northern species experiencing cold and variable climates may face more selective pressure for high metabolic performance. However, discrepancy between species also seems to exist at the intraspecific level. Vézina et al. (2006) reported a significant correlation between BMR and M_{sum} in captive red knots (*Calidris canutus*) living under various thermal treatments but the relationship did not hold when based on mass residuals. A functional link between BMR and M_{sum} may therefore exist in birds (McKechnie and Swanson 2010) but it is likely context or species specific. The exact underlying mechanisms linking these components of wintering metabolic performance remain to be identified.

Acknowledgments

We are grateful to the Corporation de la Forêt de recherche et d'enseignement Macpès who granted us access to the field facilities. We especially thank Clement Mandin for his constructive comments and his support as well as Josée-Anne Otis, Roland Vergilino, Myriam Milbergue and Stéphane Orio for their help in both the lab and the field. We are also grateful to Yves Turcotte for training A.L. in bird catching and banding. This work was funded by a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada Discovery grant as well as a Fonds Québécois de la recherche sur la nature et les technologies Nouveaux chercheurs grant to FV.

References

- Aschoff J (1981) Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size circadian phase. *Comp Biochem Physiol* 64:611-619
- Barta Z, Giraldeau LA (1998) The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: A phenotype-limited producing-scrounging game. *Behav Ecol Sociobiol* 42:217-223
- Bartholomew GA, Vleck D, Vleck CM (1981) Instantaneous measurements of oxygen consumption during pre-flight warm-up and post-flight cooling in sphingid and saturniid moths. *J Exp Biol* 90:17-32
- Blem CR (1976) Patterns of lipid storage and utilization in birds. *Amer Zoo* 16:671-684
- Blem CR (1990) Avian energy storage. *Curr Ornithol* 7:59-113
- Bryant DM, Newton AV (1994) Metabolic costs of dominance in dippers *Cinclus-cinclus*. *Anim Behav* 48:447-455
- Calder WA (1984) Size, function, and life history. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Caraco T (1979) Time budgeting and group size: a theory. *Ecology* 60:611-617
- Carrascal LM, Senar JC, Mozetich I, Uribe F, Domenech J (1998) Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in great tits. *Auk* 115:727-738
- Cavieres G, Sabat P (2008) Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? *Funct Ecol* 22:509-515
- Chaplin SB (1974) The physiology of hypothermia in the Black-capped Chickadee, *Parus atricapillus*. *J Comp Physiol* 112:335-344

- Clark CW, Ekman J (1995) Dominant and subordinate fattening strategies – a dynamic game. *Oikos* 72:205-212
- Cooper SJ, Swanson DL (1994) Seasonal acclimatization of thermoregulation in the black-capped chickadee. *Condor* 96:638-646
- Cooper SJ (2000) Seasonal energetics of Mountain Chickadees and Juniper Titmice. *Condor* 102:635-644
- Cooper SJ (2002) Seasonal metabolic acclimatization in mountain chickadees and juniper titmice. *Physiol Biochem Zool* 75:386-395
- Daan S, Masman D, Groenewold A (1990) Avian basal metabolic rates – Their association with body-composition and energy expenditure in nature. *Am J Physiol* 259:R333-R340
- Dawson WR, Marsh RL, Buttemer WA, Carey C (1983a) Seasonal and geographic variation of cold resistance in house finches. *Physiol Zool* 56:353-369
- Dawson WR, Smith BK (1986) Metabolic acclimatization in the American Goldfinch (*Carduelis tristis*). In: Heller HC et al (eds) *Living in the cold: physiological and biochemical adaptations*. Elsevier, Amsterdam, pp 427-434
- Dawson WR, O'Connor TP (1996) Energetic features of avian thermoregulatory responses. In: Carey C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, New York, pp 85–124
- De Vries H (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationship. *Anim Behav* 50:1375-1389
- De Vries H (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Anim Behav* 55:827-843

- Desrochers A (1989) Sex, dominance, and microhabitat use in wintering black-capped chickadees – A field experiment. *Ecology* 70:636-645
- Desrochers A, Hannon SJ (1989) Site-related dominance and spacing among winter flocks of black-capped chickadees. *Condor* 91:317-323
- Doherty PF, Williams JB, Grubb TC (2001) Field metabolism and water flux of Carolina Chickadees during breeding and non-breeding seasons: A test of the "peak-demand" and "reallocation" hypotheses. *Condor* 103:370-375
- Drent R, Daan S (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225–252
- Dutenhoffer MS, Swanson DL (1996) Relationship of basal to summit metabolic rate in passerine birds and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. *Physiol Zool* 69:1232–1254
- Ekman J (1990) Alliance in winter flocks of willow tits- Effects of rank on survival and reproductive success in male-female associations. *Behav Ecol* 26:239-245
- Ekman JB, Lilliendahl K (1993) Using priority to food access fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behav Ecol* 4:232-238
- Ficken MS, Weise CM, Popp JW (1990) Dominance rank and resource access in winter flocks of black-capped chickadees. *Wilson Bull* 102:623-633
- Fox RA, Ladage LD, Roth TC, Pravosudov VV (2009) Behavioural profile predicts dominance status in mountain chickadees, *Poecile gambeli*. *Anim Behav* 77:1441-1448
- Freeman S, Jackson WM (1990) Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *Auk* 107:69-74

- Gessaman JA, Nagy KA (1988) Energy metabolism: errors in gas-exchange conversion factors. *Physiol. Zool.* 61: 507-513
- Gosler AG (1996) Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 65:1-17
- Grava T, Grava A, Otter KA (2009) Supplemental feeding and dawn singing in black-capped chickadees. *Condor* 111:560-564
- Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJG (1998) A DNA test to sex most birds. *Mol Ecol* 7:1071-1075
- Hartman FA (1961) Locomotor mechanisms of birds. *Smithsonian Misc Coll* 143:1–91
- Hitchcock CL, Sherry DF (1995) Cache pilfering and its prevention in pairs of black-capped chickadees. *J Avian Biol* 26:187-192
- Hogstad O (1987b) It is expensive to be dominant. *Auk* 104:333-336
- Hogstad O (1989) Social-organization and dominance behavior in some *Parus* species. *Wilson Bull* 101:254-262
- Karasov WH (1992) Daily energy expenditure and the cost of activity in mammals. *Am Zool* 32:238-248
- Koivula K, Orell M, Rytönen S, Lahti K (1995) Fatness, sex and dominance – seasonal and daily body-mass changes in willow tits. *J Avian Biol* 26:209-216
- Lahti K (1998) Social dominance and survival in flocking passerine birds: A review with an emphasis on the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Fennica* 75:1-17
- Lighton JRB (2008) *Measuring metabolic rates, a manual for scientists*. Oxford, university press

- Liknes ET, Swanson DL (1996) Seasonal variation in cold tolerance, basal metabolic rate, and maximal capacity for thermogenesis in White-breasted Nuthatches *Sitta carolinensis* and Downy Woodpeckers *Picoides pubescens*, two unrelated arboreal temperate residents. *J Avian Biol* 27:279-288
- Marsh RL, Dawson WR (1989) Avian adjustments to cold, in: *Advances in Comparative and Environmental Physiology 4: Animal Adaptation to Cold*. In: Wang LCH, (ed) Springer-Verlag, Berlin, pp 206-253
- Mathot KJ, Godde S, Careau V, Thomas DW, Giraldeau LA (2009) Testing dynamic variance-sensitive foraging using individual differences in basal metabolic rates of zebra finches. *Oikos* 118:545-552
- McKechnie AE (2008) Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review. *J Comp Physiol B* 178:235-247
- McKechnie AE, Swanson DL (2010) Sources and significance of variation in basal, summit and maximal metabolic rates in birds. *Curr Zool* 56:741-758
- Morand-Ferron J, Quinn JL (2011) Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild. *P Natl Acad Sci USA* 108:15898-15903
- Murphy ME, King JR (1984) Dietary sulfur amino acid availability and molt dynamics in White-crowned sparrows. *Auk* 101:164-167
- O'Connor TP (1995a) Metabolic characteristics and body composition in house finches: effects of seasonal acclimatization. *J Comp Physiol B* 165:298-305
- Olson JR, Grubb C Jr (2007) Winter adaptations in chickadees and titmice and the added effect of habitat fragmentation. In: K.A. Otter (ed) *Ecology and behavior of chickadees and titmice an integrative approach*, Oxford university press, 16 pp263-275

- Olson JR, Cooper SJ, Swanson DL, Braun MJ, Williams JB (2010) The relationship of metabolic performance and distribution in Black-Capped and Carolina Chickadees. *Physiol Biochem Zool* 83:263-275
- Otter K, Chruszcz B, Ratcliffe L (1997) Honest advertisement and song output during the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behav Ecol* 8:167-173
- Otter K, Ratcliffe L (1999) Relationship of bib size to age and sex in the black-capped Chickadee. *J Field Ornithol* 70:567-577
- Petit M, Vezina F, Piersma T (2010) Ambient temperature does not affect fuelling rate in absence of digestive constraints in long-distance migrant shorebird fuelling up in captivity. *J Comp Physiol B* 180:847-856
- Piersma T (2002) Energetic bottlenecks and other design constraints in avian annual cycles. *Integr Comp Biol* 42:51-67
- Piersma T (2011) Why marathon migrants get away with high metabolic ceilings: towards an ecology of physiological restraint. *J Exp Biol* 214:295-302
- Piper WH (1990) Exposure to predators and access to food in wintering white-throated sparrows *Zonotrichia albicollis*. *Behaviour* 112:284-298
- Pravosudov VV, Lucas JR (2000) The effect of social dominance on fattening and food-caching behaviour in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Anim Behav* 60:483-493
- Pravosudov VV, Mendoza SP, Clayton NS (2003) The relationship between dominance, corticosterone, memory, and food caching in mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *Horm Behav* 44:93-102
- Pyle P (1997) Identification Guide to North American Birds. Part 1. *Columbidae* through *Ploceidae*. Slate Creek Press, Bolinas, California

- Ramsay SM, Ratcliffe LM (2003) Determinants of social rank in female black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). Can J Zool 81:117-121
- Rezende EL, Swanson DL, Novoa FF, Bozinovic F (2002) Passerines versus nonpasserines: so far, no statistical differences in the scaling of avian energetics. J Exp Biol 205:101-107
- Rising JD, Somers KM (1989) The measurement of overall body size in birds. Auk 106:666-674
- Roskaft E, Jarvi T, Bakken M, Bech C, Reinertsen RE (1986) The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). Anim Behav 34:838-842.
- Sacher GA., Duffy PH (1979) Genetic relation of life span to metabolic rate for inbred strains and their hybrids. Fed Proc 38:184-188.
- Schubert KA (2003) Lifespan, social rank and lifetime reproductive success in black-capped chickadees. Msc thesis, Queen's University, Kingston, Canada
- Scott I, Evans PR (1992) The metabolic output of avian (*sturnus vulgaris*, *Calidris alpina*) adipose tissue, live and skeletal muscle. Implications for BMR/Body mass relationships. Comp Biochem Physiol A 103A:329-332
- Senar JC, Pascual J (1997) Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. Ardea 85:269-274
- Sharbaugh SM (2001) Seasonal acclimatization to extreme climatic conditions by black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*) in interior Alaska (64 degrees N). Physiol Biochem Zool 74:568-575
- Smith SM (1991) The black-capped chickadee: behavioral ecology and natural history. Ithaca, New York: Comstock Publishing

- Swanson DL (1991b) Substrate metabolism under cold stress in seasonally acclimatized dark-eyed juncos. *Physiol Zool* 64:1578-1592
- Swanson DL (1995) Seasonal variation in thermogenic capacity of migratory Warbling Vireos. *Auk* 112:870-877
- Swanson DL, Drymalski MW, Brown JR (1996) Sliding vs. static cold exposure and the measurement of summit metabolism in birds. *J Therm Biol* 21:221-226
- Swanson DL, Olmstead KL (1999) Evidence for a proximate influence of winter temperature on metabolism in passerine birds. *Physiol Biochem Zool* 72:566-575
- Swanson DL, Dean KL (1999) Migration-induced variation in thermogenic capacity in migratory passerines. *J Avian Biol* 30:245-254
- Swanson DL (2001) Are summit metabolism and thermogenic endurance correlated in winter-acclimatized passerine birds? *J Comp Physiol B* 171:475-481
- Swanson DL, Liknes ET (2006) A comparative analysis of thermogenic capacity and cold tolerance in small birds. *J Exp Biol* 209:466-474
- Swanson DL, Sabirzhanov B, VandeZande A, Clark TG (2009) Seasonal Variation of Myostatin Gene Expression in Pectoralis Muscle of House Sparrows (*Passer domesticus*) Is Consistent with a Role in Regulating Thermogenic Capacity and Cold Tolerance. *Physiol Biochem Zool* 82:121-128
- Swanson DL (2010) Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates. *Curr Ornithol* 17:75-129
- Tiebout HM (1996) Costs and benefits of interspecific dominance rank: Are subordinates better at finding novel food locations? *Anim Behav* 51:1375-1381
- Turcotte Y, Desrochers A (2008) Forest fragmentation and body condition in wintering black-capped chickadees. *Can J Zool* 86:572-581

- Van Oort H, Otter KA, Fort KT, McDonell Z (2007) Habitat, dominance, and the phenotypic quality of male Black-capped Chickadees. *Condor* 109:88-96
- Verhulst S, Hogstad O (1996) Social dominance and energy reserves in flocks of Willow Tits. *J Avian Biol* 27:203-208
- Vezina F, Thomas DW (2000) Social status does not affect resting metabolic rate in wintering dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Physiol Biochem Zool* 73:231-236
- Vezina F, Jalvingh KM, Dekinga A, Piersma T (2006) Acclimation to different thermal conditions in a northerly wintering shorebird is driven by body mass-related changes in organ size. *J Exp Biol* 209:3952-3952
- Vezina F, Jalvingh KM, Dekinga A, Piersma T (2007) Thermogenic side effects to migratory disposition in shorebirds. *Am J Physiol* 292: R1287 - R1297
- Vezina F, Dekinga A, Piersma T (2010) Phenotypic compromise in the face of conflicting ecological demands: an example in red knots *Calidris canutus*. *J Avian Biol* 41:88-93
- Wiersma P, Munoz-Garcia A, Walker A, Williams JB (2007) Tropical birds have a slow pace of life. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:9340-9345
- Williams JB, Tieleman BI (2000) Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *J Exp Biol* 203:3153-3159
- Zheng WH, Li M, Liu JS, Shao SL (2008) Seasonal acclimatization of metabolism in Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). *Comp Biochem Physiol A* 151:519-525

Table 1: Analysis of covariance testing for factors affecting body mass in wintering black-capped chickadees.

	Body mass		
	df	F	P
Social rank	1.59	4.2	<0.05
Year	1.59	0.3	0.6
Date of capture	1.59	0.9	0.4
Time of capture	1.59	8.4	<0.005
Capture site	5.59	3.2	<0.05
Structural size	1.59	36.7	<0.0001
R ²	0.65		

Table 2: Analysis of covariance testing for factors affecting BMR in wintering black-capped chickadees.

	BMR (whole)			BMR (mass)			BMR (structural size)		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Social rank	1.58	0.2	0.7	1.57	4.4	<0.05	1.57	1.5	0.2
Year	1.58	6.4	<0.05	1.57	8.9	<0.005	1.57	7.8	<0.01
Date of capture	1.58	6.7	<0.05	1.57	5.7	<0.05	1.57	4.6	<0.05
Time of capture	1.58	1.9	0.2	1.57	3.5	0.07	1.57	2.9	0.1
Capture site	5.58	2.5	<0.05	5.57	2.7	<0.05	5.57	3.2	<0.05
Body mass				1.57	11.0	<0.005			
Structural size							1.57	5.0	<0.05
R ²	0.27			0.39			0.33		

Table 3: Analysis of covariance testing for factors affecting M_{sum} in wintering black-capped chickadees.

	Msum (Whole)			Msum (Mass)			Msum (Structural size)		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Social rank	1, 57	0.4	0.5	1, 55	3.3	0.07	1, 56	2.6	0.1
Year	1, 57	6.4	<0.05	1, 55	5.7	<0.05	1, 56	8.5	<0.005
Date of capture	1, 57	1.0	0.3	1, 55	0.1	0.8	1, 56	0.3	0.6
Time of capture	1, 57	0.0	0.8	1, 55	2.4	0.1	1, 56	0.2	0.6
Capture site	5, 57	0.2	1.0	5, 55	0.5	0.8	5, 56	0.3	0.9
Body mass	-	-	-	1, 55	12.0	<0.001	-	-	-
Structural size	-	-	-	-	-	-	1, 56	7.9	<0.01
R^2	0.26			0.39			0.35		

Table 4: Body mass, BMR, M_{sum} and percent difference in their values in winter 2009-10 relative to winter 2010-11 in black-capped chickadees. Values are least square means controlling for the effects of social rank, date of capture, time of capture, capture site and either body mass or body size (see table 1-3 for analyses).

	Year		% difference
	2009-2010	2010-2011	
Body mass (g)	11.8 ± 0.2	11.6 ± 0.1	1.7
Whole-animal BMR (W)	0.285 ± 0.007	0.258 ± 0.005	10.5
Mass-independent BMR (W)	0.286 ± 0.006	0.256 ± 0.005	11.7
Size-independent BMR (W)	0.286 ± 0.006	0.257 ± 0.005	11.3
Whole-animal M_{sum} (W)	1.909 ± 0.101	1.488 ± 0.076	28.3
Mass-independent M_{sum} (W)	1.873 ± 0.094	1.501 ± 0.071	24.8
Size-independent M_{sum} (W)	1.931 ± 0.096	1.472 ± 0.072	31.2

Figure Legends

Fig. 1: Relationship between social rank and structural size (A) and residual body mass (B). Structural size is the first principal component generated by a PCA based on morphometric measures (see text for details). Residuals in (B) control for the effect of year, date of capture, time of capture, capture site and structural size. The most dominant individuals have the lowest rank numbers. Open circles: females, closed circles: males.

Fig. 2: Relationship between muscle score and residual body mass (A) and between fat score and residual body mass (B). Residuals control for the effects of structural size.

Fig. 3: Relationship between residual BMR and social rank. Residuals control for the effects of year, date of capture, time of capture, capture site and body mass. The most dominant individuals have the lowest rank numbers. Open circles: females, closed circles: males.

Fig. 4: Relationship between residual BMR and residual M_{sum} . Residuals control for the effects of year, date of capture, time of capture, capture site and structural size on BMR and M_{sum} . Analyses on residuals factoring out body mass instead of structural size or all variables except body mass or size gave the same results (see text for details). Open circles: females, closed circles: males.

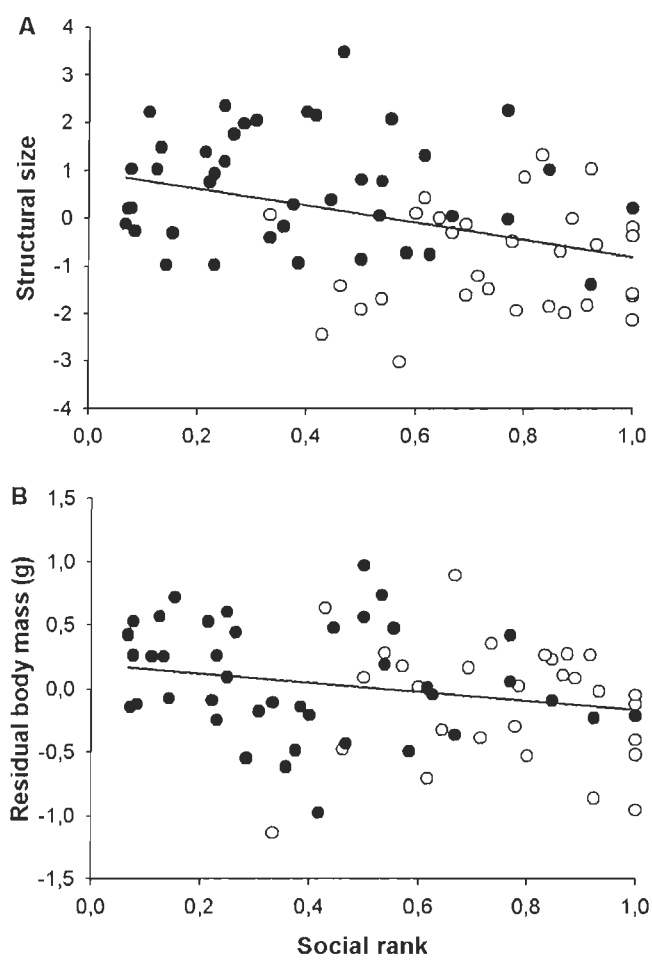


Fig. 1

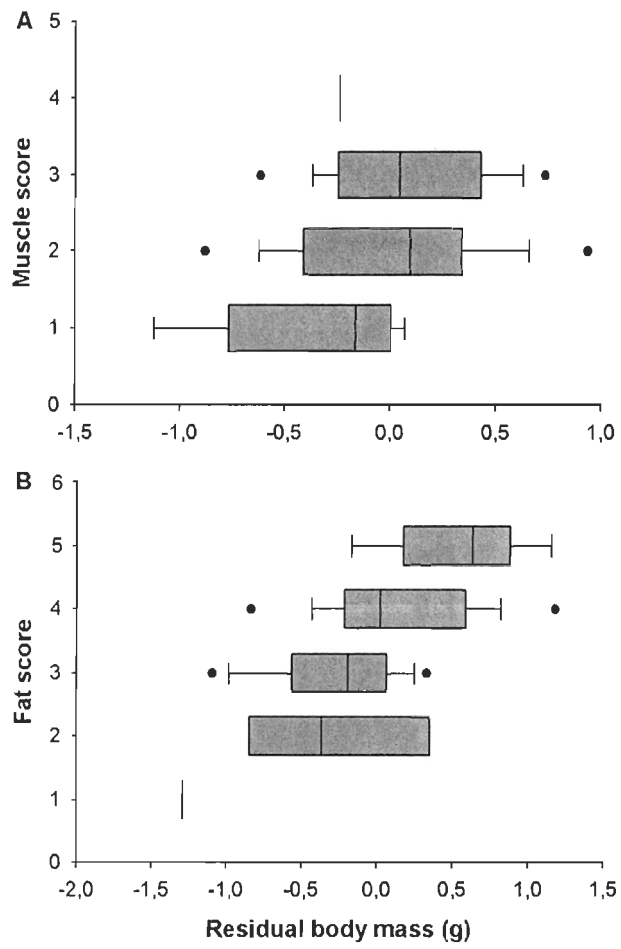


Fig. 2

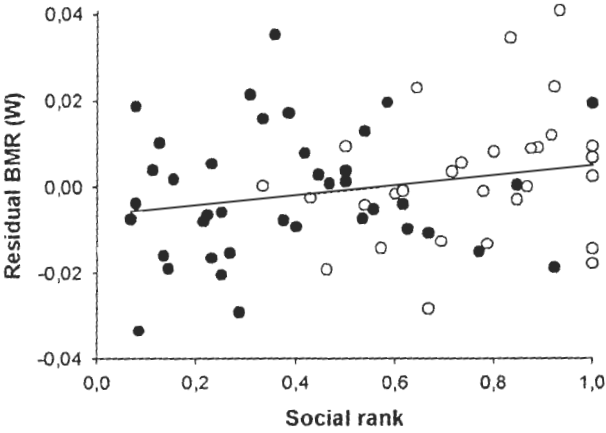


Fig. 3

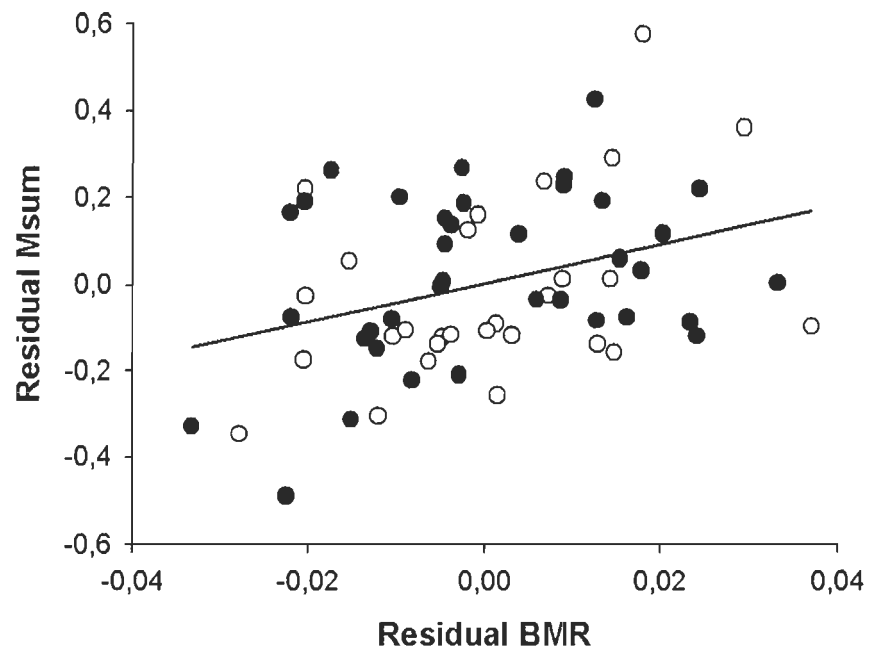


Fig. 4

CHAPITRE 2

CONCLUSION

2.1 Importance et implications des résultats

2.1.1 Résultats contradictoires

Notre étude a permis d'analyser l'effet couplé de l'acclimatation saisonnière et du statut social chez un modèle représentatif des passereaux résidents d'Amérique du Nord. En effet, l'acclimatation hivernale augmente la performance métabolique (Cooper et Swanson 1994, Liknes et Swanson 1996 ; Swanson et Olmstead 1999 ; Liknes et al 2002 ; Cooper 2002 ; Arens et Cooper 2005 ; Mckechnie 2008 ; Zheng et al 2008) tandis que la formation de groupes hivernaux chez plusieurs espèces de paridés semble augmenter les coûts de maintenance métabolique chez les individus dominants (Roskaft 1986, Hogstad 1987). Donc, tout laisse croire que l'acclimatation au froid et l'environnement social peuvent interférer dans leurs effets sur la performance métabolique. Le statut hiérarchique pourrait en effet expliquer une partie de la variabilité de la performance hivernale à l'échelle inter-individuelle. Cependant, les résultats obtenus dans cette étude diffèrent de ceux observés chez les paridés d'Europe, et ne supportent pas cette hypothèse.

Le patron contradictoire trouvé dans la présente étude peut provenir d'un contexte environnemental ou expérimental différent entre les études. Par exemple, les travaux de Roskaft et al (1986), Hogstad (1987) ainsi que ceux de Bryant et Newton (1994) ont été

effectués sur des espèces qui affrontent des conditions climatiques plus clémentes que celles rencontrées au Canada. En effet, la température hivernale moyenne estimée sur l'aire d'étude de Roskaft et al (1986) est de $-1,7^{\circ}\text{C}$ (World Weather information service, 2011) ce qui est au dessus des moyennes observées sur notre aire d'étude ($-5,7^{\circ}\text{C}$, Environnement Canada, 2011). Il en est de même pour l'étude de Bryant et Newton (1994) réalisée en automne en Ecosse où les températures hivernales descendent rarement en dessous de 0°C et où la neige n'est présente qu'occasionnellement (UK climate summaries, 2011). Ainsi, l'hiver plus rigoureux sur notre aire d'étude, la différencie des précédentes et supprime possiblement l'effet du rang social observé dans les autres études. En effet, la rudesse de l'hiver oblige peut-être les individus à accroître leur performance métabolique à un niveau s'approchant de leur capacité maximale, éliminant ainsi les variations résultant du statut social des individus.

Par ailleurs, l'étude de Vézina et Thomas (2000) a été réalisée en captivité avec de la nourriture fournie *ad libitum*, ce qui peut affecter les paramètres de la performance métabolique. En effet, la captivité est souvent associée à une activité réduite, et la nourriture est généralement de quantité et de qualité équivalente à chaque jour (McKechnie et al 2006). Or ces facteurs sont susceptibles d'avoir un impact sur les organes digestifs, comme l'a montré l'étude sur le lagopède des saules (*Lagopus lagopus*) avec une diminution de la taille du caecum et du petit intestin en captivité (Moss 1972), ce qui pourrait réduire les différences individuelles de BMR (McKechnie et al 2006).

2.1.2 Implications de nos résultats

Notre étude a démontré que chez la mésange à tête noire la performance métabolique hivernale n'est pas affectée par le rang social. Les recherches sur la performance métabolique hivernale ne sont donc pas tenues de considérer le facteur social comme effet potentiellement confondant chez cette espèce. Notre étude suggère aussi que la réponse métabolique à l'environnement social diffère entre les espèces et possiblement en fonction des conditions expérimentales. Les observations chez les espèces européennes ne sont donc pas généralisables à toutes les espèces.

Nos résultats mettent aussi en évidence l'importance d'effectuer des mesures standardisées afin de pouvoir comparer les études entre elles. Bien que plusieurs indicateurs peuvent représenter la consommation d'énergie au repos (BMR, RMR) ou en activité (PMR pour peak metabolic rate, MMR pour maximum metabolic rate, M_{sum} , DEE), ces derniers présentent, néanmoins, des variations au niveau des protocoles qui peuvent limiter la capacité de comparaison. Par exemple, le BMR correspond à la consommation d'énergie d'un individu en phase de repos, sans activités métaboliques autres que celles assurant les fonctions vitales (i.e. l'individu mesuré n'est ni en croissance ni en digestion) et en condition thermoneutre (McNab 1997; Dawson et Whittow 2000), là où le RMR est la consommation d'énergie au repos mais chez un individu qui peut être en digestion, en croissance ou à une température nécessitant une activité de thermorégulation (e.g. Speakman et al 2004; Careau et al 2008). Ainsi, comme c'est le cas pour notre étude, il peut être difficile de comparer des résultats obtenus dans un même contexte (i.e. effet de la dominance sur l'énergétique) si les indicateurs utilisés sont différents (RMR, BMR) car ils ne reflètent pas les mêmes phénomènes.

2.2 Perspectives d'avenir

L'organisation en structure sociale hiérarchisée des groupes de mésange à tête noire n'interfère pas avec les paramètres de l'acclimatation au froid mesurés en hiver. Cependant, il reste encore de nombreuses zones d'ombres quant aux mécanismes impliqués dans l'augmentation hivernale de performance métabolique observée chez plusieurs espèces de passereaux résidents (Swanson 2010). De plus, l'environnement social, bien que n'impactant pas la performance métabolique, pourrait engendrer des variations interindividuelles à d'autres niveaux physiologiques (e.g. stress) dont les conséquences sont encore méconnues.

2.2.1 Performance métabolique et mécanismes physiologiques

Les indicateurs de la performance métabolique, BMR et M_{sum} , sont des signaux globaux nous renseignant sur la somme d'énergie consommée par l'ensemble des tissus d'un organisme sans pour autant fournir d'informations sur l'allocation de l'énergie entre les fonctions physiologiques. En effet, s'ils nous permettent d'observer les conséquences d'un changement dans la physiologie d'un individu (qui consomme plus ou moins d'oxygène), ils ne nous permettent pas de connaître les modifications physiologiques sous-jacentes à ce changement. D'après le principe de symmorphose, l'élévation de la demande énergétique (e.g. augmentation des coûts de thermorégulation en hiver) devrait être accompagnée de l'ajustement d'autres composantes impliquées, par exemple, dans l'approvisionnement d'énergie (Swanson 2010). Ainsi, les changements physiologiques qui s'opèrent en hiver, se répercutent sur les indicateurs de la performance métabolique mais sont probablement le résultat de l'accumulation de plusieurs adaptations de l'organisme à différentes échelles. Voici quelques uns des éléments qui pourraient permettre de mieux comprendre les mécanismes induisant l'augmentation de la performance métabolique hivernale.

2.2.1.1 *Le transport lipidique*

L'activité de frissonnement des muscles en hiver nécessite une augmentation de l'apport des lipides aux tissus musculaires (Dawson et al 1983a). La capacité de frissonnement serait en fait supportée par une augmentation de la concentration des protéines de transport des lipides (H-FABP pour « heart-type fatty acids binding protein ») dans les muscles (Pelsers et al 1999). Ainsi, l'expression de cette protéine dans les muscles pectoraux de la sitelle à poitrine blanche (*Sitta carolinensis*) et de la mésange à tête noire, est plus élevée en hiver qu'en été (Liknes 2005). L'augmentation de la concentration de cette protéine se faisant parallèlement à une amélioration de la tolérance au froid, il semble qu'un lien fonctionnel soit présent entre la H-FABP et le M_{sum} . Cependant, ce lien reste à démontrer.

2.2.1.2 *L'Activité oxydative musculaire*

L'activité de plusieurs enzymes, intervenant à différentes étapes du mécanisme de production de l'ATP, augmente en hiver chez certaines espèces de passereaux résidents, ce qui pourrait permettre d'accroître la performance des muscles (Swanson 2010). Ainsi, Liknes (2005) a observé dans les muscles pectoraux et les muscles de la jambe de la mésange à tête noire une augmentation de l'activité de la HOAD (pour «3-hydroxyacyl-CoA dehydrogenase»), enzyme impliquée dans la β -oxydation. De même, la citrate synthase, une enzyme intervenant dans le cycle de Krebs, montre une activité plus importante en hiver dans les muscles pectoraux du moineau domestique et de la mésange à tête noire (Liknes 2005). Ainsi, l'accroissement de l'activité enzymatique dans les principaux muscles producteurs de chaleur (Carey et al 1989 ; Marjoniemi and Hohtola 1999) en hiver pourrait être reliée à l'augmentation du M_{sum} et ainsi de l'endurance au froid. Des analyses plus poussées sont toutefois nécessaires pour mettre ce lien en évidence.

2.2.1.3 La composition corporelle

Plusieurs études ont démontré l'impact de la taille des organes sur les indicateurs de la performance métabolique (McKechnie, 2008 ; Swanson, 2010). Ainsi, les organes centraux dont ceux du système digestif (i.e. l'estomac, le foie, l'intestin) semblent avoir un impact sur les variations du BMR (Burness et al 1998 ; Chappell et al 1999 ; Hammond et al 2000 ; Williams et Tieleman 2000 ; Liknes 2005). D'autres études ont montré que la variation de masse des organes périphériques impliqués dans l'activité physique (i.e. muscle de la poitrine, cœur) avaient un effet sur le M_{sum} (Chappell et al 1999 ; Hammond et al 2000, Vézina et al 2006). Cependant, si acclimatation au froid est un phénomène étudié depuis longtemps chez les passereaux résidents (Cooper et Swanson 1994, Liknes et Swanson 1996 ; Swanson et Olmstead 1999 ; Liknes et al 2002 ; Cooper 2002 ; Arens et Cooper 2005 ; McKechnie 2008 ; Zheng et al 2008), peu d'études se sont penchées sur les conséquences de l'acclimatation sur la taille des organes internes et sur les liens entre les changements de composition corporelle et la performance métabolique (mais voir Cavieres et Sabat 2008; Zheng et al 2008). Lors de la réalisation d'une étude parallèle à ce projet, nous avons obtenus des résultats préliminaires permettant de se pencher sur cette

problématique chez la mésange à tête noire (Annexe 1). Ces données supportent notamment l'hypothèse que l'accroissement de la taille des muscles en hiver relativement à l'été (Swanson 1991b; O'Connor 1995a; Cooper 2002), joueraient un rôle important dans l'augmentation du M_{sum} .

2.2.2 Environnement social

La mise en place d'une hiérarchie au sein d'un groupe crée des différences en fonction du statut des individus. En effet, le rang social affecte plusieurs éléments quotidiens tels que l'exploitation du microhabitat (Desrochers 1989), la routine journalière (Lathi et al 1997) ou encore le patron de gain de masse (Koivula et al 1995). Si l'environnement social n'impacte pas les paramètres de l'acclimatation au froid chez la mésange à tête noire, les différences interindividuelles liées au rang social pourraient néanmoins se répercuter à d'autres échelles biologique et/ou temporelle.

2.2.2.1 L'environnement social et le stress

Plusieurs études ont investigué l'effet du rang social sur les niveaux de stress pouvant impacter les dépenses énergétiques (voir la revue de Creel 2001). Les interactions agressives entre les individus peuvent en effet représenter un « stress social » induisant une augmentation de la concentration d'hormones glucocorticoïdes (Lindstrom et al 2005). Ces hormones sont responsables de changements comportementaux qui peuvent entraîner une élévation du DEE (Goymann et Wingfield 2004). Cependant, si le niveau de glucocorticoïdes peut varier en fonction du stress social, il peut aussi changer en fonction d'autres effets comme le risque de prédation ou une mauvaise condition corporelle (Lindstrom et al 2005). Ainsi, une étude sur l'oie cendrée (*Anser anser*) a montré que le niveau de corticostérone était plus élevé chez les individus subordonnés en hiver, mais que la tendance s'inversait en période de reproduction (Kotrschal et al 1998), des résultats qui contrastent avec l'étude de Lindstrom et al (2005) qui n'a démontré aucun lien entre le niveau de glucocorticoïdes et le statut des individus chez le moineau domestique.

Si le BMR et le M_{sum} ne diffèrent pas selon le rang en hiver, les individus dominants de la mésange à tête noire sont néanmoins impliqués dans plus d'interactions agressives que les individus subordonnés (Fickens et al 1990; Annexe 2). Ce fait pourrait théoriquement induire chez cette espèce un stress plus élevé, une hausse de corticostérone (tel que proposé par Lindstrom et al 2005) et une augmentation de DEE chez les individus dominants comparativement aux subordonnés (Roskaft et al 1986; Ekman 1990 ; Bryant et Newton 1993). De plus, plusieurs études ont démontré que l'acquisition du statut de dominant pouvait être associé à un niveau de testostérone plus élevé (Hegner et Wingfield 1987; Creel et al 1996). Cette hormone a pour effet d'augmenter le niveau d'activité (Wada 1982, 1986) et l'agressivité (Wingfield et al 1987). En revanche, il semblerait que le taux de testostérone diminue une fois la hiérarchie établie (Holberton et al 1989) et qu'il soit possiblement égal entre les individus appartenant à un groupe hiérarchique stable durant l'hiver tel que proposé par Vézina et Thomas (1999).

S'il est généralement supposé que les individus dominants doivent supporter une DEE plus élevée (Roskaft et al 1986; Ekman 1990 ; Bryant et Newton 1993), les preuves restent cependant à établir. Les taux élevés de corticostérone et de testostérone chez les dominants pourraient en effet être associés à des comportements générant une DEE élevée. Cependant, la relation entre les hormones de stress et le statut social semble varier selon les circonstances (Goymann et Wingfield 2004) ou encore la saison (Kotrschal et al 1998). Il serait donc pertinent d'établir en premier lieu le lien possible entre le statut des individus et leur DEE, à l'aide d'eau doublement marquée, et par la suite d'étudier les variations hormonales en lien avec les dépenses énergétiques.

2.2.2.2 La variation saisonnière de la performance métabolique

Chez les mésanges à tête noires, bien que les individus soient séparés en été, ils interagissent néanmoins entre eux pour la défense du territoire de reproduction (Zanette et Ratcliffe 1994). La qualité du territoire dépend en effet du rang de dominance maintenu

depuis l'hiver précédent (Van Oort et al 2007). Il semblerait de plus que les mâles dominants investissent plus d'énergie dans la reproduction (Van et Oort et al 2007) et fournissent plus d'avantages (i.e. approvisionnement de nourriture plus régulier en période d'incubation), à leurs femelles comparés aux mâles subordonnés, comme c'est le cas chez la mésange boréale (Koivula et al 1994). Ainsi, comme présumé en conditions hivernales, des dépenses énergétiques variables en fonction du statut social estival pourraient conduire à des modifications de la composition corporelle (e.g. cœur, Roskaft et al 1986) et impacter les composantes de la performance métabolique de façon différente selon le rang des individus (e.g. BMR). L'acclimatation au froid implique une augmentation de performance en hiver (Cooper et Swanson, 1994, Liknes et Swanson, 1996 ; Swanson et Olmstead, 1999 ; Liknes et al 2002 ; Cooper, 2002 ; Arens et Cooper, 2005 ; McKechnie, 2008 ; Zheng et al 2008) sans pour autant que l'environnement social ait d'effet sur le BMR et le M_{sum} (notre étude). Si la DEE estivale diffère en fonction du rang social, il est donc probable que le statut hiérarchique affecte *l'amplitude* des variations saisonnières de performance métabolique (i.e. entre l'hiver et l'été : coûts énergétiques de l'acclimatation au froid). Des résultats préliminaires obtenus lors d'une étude parallèle, à partir de données récoltées en été sur des individus de rang connus en hiver, nous ont d'ailleurs permis de constater un BMR et un M_{sum} plus élevé chez les dominants en été (Annexe 3). Il est toutefois trop tôt pour tirer des conclusions de ces données puisque l'échantillon d'été ne contient que 7 individus de rang connus.

2.2.2.3 La personnalité

La personnalité réfère à des comportements individuels qui sont constant et persistant dans le temps ou face à différentes situations (Réale et al 2007). Ainsi, la personnalité peut s'exprimer à travers les comportements d'exploration, de témérité, d'activité ou en encore d'agressivité (Careau et al. 2008). Plusieurs études ont montré une différence de statut social en fonction de la personnalité chez certaines espèces telles que la mésange boréale (Fox et al 2009), deux espèces d'oiseaux mouches (Tiebout et al 1996) ou encore à partir d'un modèle prédictif (Barta et Giraldeau 1998). La personnalité serait

même associée à une partie des variations du taux métabolique (Careau et al 2008). En effet, certains comportements, observés lors de notre étude, telle que l'agressivité, font partie intégrante de la personnalité (Careau et al 2008), peuvent être reliée aux dépenses énergétiques quotidienne (Careau et al 2008) et donc possiblement avoir un effet sur les coûts de maintenance métabolique et la capacité thermogénique. Ainsi, il serait pertinent de déterminer si la personnalité est associée à la performance métabolique hivernale et s'il existe un lien entre le statut de dominance et la personnalité chez la mésange à tête noire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andreev AV (1980) Adaptation of birds in subarctic winter conditions. Academy of Sciences of the Soviet Union. The far east scientific centre. Institute of the biological problems of the north. Moscow, Russia
- Aschoff J (1981) Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size circadian phase. *Comparative Biochemistry and Physiology* 64:611-619
- Arens JR, Cooper SJ (2005) Metabolic and ventilatory acclimatization to cold stress in house sparrows (*Passer domesticus*). *Physiological and Biochemical Zoology* 78:579-589
- Battley PF, Piersma T, Dietz MW, Tang S, Dekinga A, Hulsman K (2000) Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society B* 267:191–195
- Bauchinger U, Wohlmann A, Biebach H (2005) Flexible remodeling of organ size during spring migration of the garden warbler (*Sylvia borin*). *Zoology* 108:97-106
- Berthold P (2001) Bird migration a general Survey, Oxford University Press, NY
- Bryant DM, Newton AV (1994) Metabolic costs of dominance in dippers, *cinclus cinclus*. *Animal Behaviour* 48:447-455
- Burness GP, Ydenberg RC, Hochachka PW (1998) Interindividual variability in body composition and resting oxygen consumption rate in breeding tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Physiological Zoology* 71:247-256
- Calder WA (1984) Size, function, and life history. Harvard University Press, Cambridge, MA.

- Caraco T (1979) Time budgeting and group size: a theory. *Ecology* 60:611-617
- Careau V, Thomas D, Humphries MM, Reale D (2008) Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117:641-653
- Carey C, Marsh RL, Bekoff A, Johnston RM, Olin AM (1989) Enzyme activities in muscles of seasonally acclimatized House Finches. In: Bech C, Reinertsen RE (eds) *Physiology of cold adaptation in birds*. Plenum Life Sciences, New York, pp 95–104
- Carrascal LM, Senar JC, Mozetich I, Uribe F, Domenech J (1998) Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in great tits. *Auk* 115:727-738
- Cavieres G, Sabat P (2008) Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? *Functional Ecology* 22:509-515
- Chappell MA, Bech C, Buttemer WA (1999) The relationship of central and peripheral organ masses to aerobic performance variation in house sparrows. *Journal of Experimental Biology* 202:2269-2279
- Clark CW, Ekman J (1995) Dominant and subordinate fattening strategies - A dynamic, game. *Oikos* 72:205-212
- Cooper SJ (1999) The thermal and energetic significance of cavity roosting in Mountain Chickadees and Juniper Titmice. *Condor* 101:863-866
- Cooper SJ (2000) Seasonal energetics of Mountain Chickadees and Juniper Titmice. *Condor* 102:635-644
- Cooper SJ (2002) Seasonal metabolic acclimatization in mountain chickadees and juniper titmice. *Physiological and Biochemical Zoology* 75:386-395

- Cooper SJ, Swanson DL (1994) Seasonal acclimatization of thermoregulation in the black-capped chickadee. *Condor* 96:638-646
- Creel, S, Creel NM, Montford, SL (1996) Social stress and dominance. *Nature* 379:212
- Creel, S (2001) Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution* 16:491–497
- Daan S, Masman D, Groenewold A (1990) Avian basal metabolic rate – Their association with body-composition and energy-expenditure in nature. *American Journal of Physiology* 259:333-340
- Dawson WR, Marsh RL, Yacoe ME (1983a) Metabolic adjustments of small passerine birds for migration and cold. *American Journal of Physiology* 245:755–767
- Dawson WR, Whittow GC (2000) Regulation of body temperature. In:Sturkie PD (ed) *Avian physiology*. Academic, New York, pp343–390
- Desrochers A (1989) Sex, dominance, and microhabitat use in wintering black-capped chickadees – A field experiment. *Ecology* 70:636-645
- Desrochers A, Hannon SJ (1989) Site-related dominance and spacing among winter flocks of black-capped chickadees. *Condor* 91:317-323
- Drews C (1993) The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour* 125:283-313
- Duchamp C, Barre H (1993) Skeletal-muscle as the major site of nonshivering thermogenesis in colds-acclimated ducklings. *American Journal of Physiology* 265:1076-1083
- Ekman J (1989) Group-size in dominance-structured populations. *Ornis Scandinavica* 20:86-88

- Ekman J (1990) Alliances in winter flocks of willow tits – Effects of rank on survival and reproductive success in male-female associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:239-245
- Ekman JB, Lilliendahl K (1993) Using priority to food access – fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behavioral Ecology* 4:232-238
- Ekman J, Askenmo C (1984) Social rank and habitat use in Willow Tit groups. *Animal Behaviour* 32:508-514
- Environnement Canada URL:
http://www.climat.meteo.gc.ca/climateData/monthlydata_f.html?timeframe=3&Prov=QC&StationID=5836&mlyRange=1952-01-01|2011-03-01&Year=2010&Month=01&Day=01. Site consulté le 26 juillet 2011
- Fox RA, Ladage LD, Roth TC, Pravosudov VV (2009) Behavioural profile predicts dominance status in mountain chickadees, *Poecile gambeli*. *Animal Behaviour* 77:1441-1448
- Gill RE, Tibbitts TL, Douglas DC, Handel CM, Mulcahy DM, Gottschalck JC, Warnock N, McCaffery BJ, Battley PF, Piersma T (2009) Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276:447-458
- Glase J (1974) Ecology of social organization in the Black-capped Chickadee. *Living Bird* 12:235-267
- Goymann W, Wingfield JC (2004) Allostatic load, social status, and stress hormones - The costs of social status matter. *Hormones and Behavior* 46:130-130
- Hartman FA (1961) Locomotor mechanisms of birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143:1-91

- Hammond KA, Chappell MA, Cardullo RA, Lin RS, Johnsen TS (2000) The mechanistic basis of aerobic performance variation in red junglefowl. *Journal of Experimental Biology* 203:2053-2064
- Hegner RE, Wingfield, JC (1987) Social status and circulating levels of hormones in flocks of house sparrows, *Passer domesticus*. *Ethology* 76:1–14
- Hogstad O (1987b) It is expensive to be dominant. *Auk* 104:333-336
- Hogstad O (1989) Social-organization and dominance behavior in some *Parus* species. *Wilson Bulletin* 101:254-262
- Holberton RL, Able KP, Wingfield JC (1989) Status signaling in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: plumage manipulation and hormonal correlates of dominance. *Animal Behaviour* 37:681-689
- Karasov WH, Levey DJ (1990) Digestive-system trade-offs and adaptations of frugivorous passerine birds. *Physiological Zoology* 63:1248-1270
- Kotrschal K, Hirschenhauser K, Mostl E (1998) The relationship between social stress and dominance is seasonal in greylag geese. *Animal Behaviour* 55:171-176
- Koivula K, Lahti K, Rytönen S, Orell M (1994) Do subordinates expose themselves to predation –Field experiments on feeding site selection by willow tits. *Journal of Avian Biology* 25:178-183
- Koivula K, Orell M, Rytönen S, Lahti K (1995) Fatness, sex and dominance – Seasonal and daily body-mass changes in willow tits. *Journal of Avian Biology* 26:209-216
- Krebs HA (1950) Body size and tissue respiration. *Biochimica Biophysica Acta* 4:249–269
- Lahti K, Koivula K, Orell M (1997) Dominance, daily activity and winter survival in willow tits: Detrimental cost of long working hours? *Behaviour* 134:921-939

- Liknes ET (2005) Seasonal acclimatization patterns and mechanisms in small, temperate-resident passerines : phenotypic flexibility of complex traits. Ph.D. dissertation, University of South Dakota, Vermillion
- Liknes ET, Scott SM, Swanson DL (2002) Seasonal acclimatization in the American Goldfinch revisited: To what extent do metabolic rates vary seasonally? *Condor* 104:548-557
- Liknes ET, Swanson DL (1996) Seasonal variation in cold tolerance, basal metabolic rate, and maximal capacity for thermogenesis in White-breasted *Nuthatches Sitta carolinensis* and Downy Woodpeckers *Picoides pubescens*, two unrelated arboreal temperate residents. *Journal of Avian Biology* 27:279-288
- Lima SL (1988) Initiation and termination of daily feeding in darkeyed juncos: influences of predation risk and energy reserves. *Oikos* 53:3-11
- Lindström KM, Hasselquist D, Wikelski M (2005) House sparrows (*Passer domesticus*) adjust their social status position to their physiological costs. *Hormones and Behavior* 48:311-320
- Lill A, Box J, Baldwin J (2006) Do metabolism and contour plumage insulation vary in response to seasonal energy bottlenecks in superb fairy-wrens? *Australian Journal of Zoology* 54:23-30
- Marsh RL, Dawson WR (1989) Avian adjustments to cold. In: Wang LCH (ed) *Advances in comparative and environmental physiology 4: animal adaptation to cold*. Springer, Berlin, pp 206–253
- Marjoniemi K, Hohtola E (1999) Shivering thermogenesis in leg and breast muscles of Galliform chicks and nestlings of the Domestic Pigeon. *Physiological and Biochemical Zoology* 72:484-492.06

- McKechnie AE, Freckleton RP, Jetz W (2006) Phenotypic plasticity in the scaling of avian basal metabolic rate. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273:931-937
- McKechnie AE (2008) Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 178:235-247
- McNab BK (1997) On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiological Zoology* 70:718-720
- Mennill DJ, Ramsay SM, Boag PT, Ratcliffe LM (2004) Patterns of extrapair mating in relation to male dominance status and female nest placement in black-capped chickadees. *Behavioral Ecology* 15:757-765
- Metcalf NB, Ure SE (1995) Diurnal-variation in flight performance and hence predation risk in small birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 261:395-400
- Met Office. URL : <http://www.metoffice.gov.uk/climate/uk/>. Site consulté le 20 juillet 2011
- Moss R (1972) Effects of captivity on gut lengths in red grouse. *Journal of Wildlife Management* 36:99-104
- Norwegian Meteorological Institute. URL: <http://www.worldweather.org/008/c00907.htm>. Site consulté le 26 juillet 2011
- O'Connor TP (1995a) Metabolic characteristics and body composition in house finches: effects of seasonal acclimatization. *Journal of Comparative Physiology B* 165:298-305
- Olson JR, Grubb C Jr (2007) Winter adaptations in chickadees and titmice and the added effect of habitat fragmentation. In : K.A. Otter (ed) *Ecology and behavior of chickadees and titmice an integrative approach*, Oxford university press, 16 pp263-275

- Otter K, Chruszcz B, Ratcliffe L (1997) Honest advertisement and song output during the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology* 8:167-173
- Pelsers M, Butler PJ, Bishop CM, Glatz JFC (1999) Fatty acid binding protein in heart and skeletal muscles of the migratory barnacle goose throughout development. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 276:637-643
- Piersma T, Drent J (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18:228-233
- Piersma T, Gill RE (1998) Guts don't fly: Small digestive organs in obese Bar-tailed Godwits. *Auk* 115:196-203
- Piersma T (1998) Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight? *Journal of Avian Biology* 29:511-520
- Piersma T, Gudmundsson GA, Lilliendahl K (1999) Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology* 72:405-415
- Piersma T (2011) Why marathon migrants get away with high metabolic ceilings: towards an ecology of physiological restraint. *Journal of Experimental Biology* 214:295-302
- Piper WH, Wiley RH (1990) The relationship between social-dominance, subcutaneous fat, and annual survival in wintering white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:201-208
- Pravosudov VV, Grubb TC (1997) Management of fat reserves and food caches in tufted titmice (*Parus bicolor*) in relation to unpredictable food supply. *Behavioral Ecology* 8:332-339

- Pravosudov VV, Lucas JR (2000) The effect of social dominance on fattening and food-caching behaviour in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour* 60:483-493
- Pravosudov VV, Mendoza SP, Clayton NS (2003) The relationship between dominance, corticosterone, memory, and food caching in mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *Hormones and Behavior* 44:93-102
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291-318
- Rosenmann M, Morrison P (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *American Journal of Physiology* 226:490-495
- Roskaft E, Jarvi T, Bakken M, Bech C, Reinertsen RE (1986) The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Animal Behaviour* 34:838-842
- Schubert KA, Mennill DJ, Ramsay SM, Otter KA, Ratcliffe LM, Kraus C (2008) Between-year survival and rank transitions in male Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*): A multistate modeling approach. *Auk* 125:629-636
- Smith SM (1991) The black-capped chickadee: behavioral ecology and natural history. Ithaca, New York: Comstock Publishing
- Speakman JR, Krol E, Johnson MS (2004) The functional significance of individual variation in basal metabolic rate. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:900-915
- Starck JM, Rahmaan GHA (2003) Phenotypic flexibility of structure and function of the digestive system of Japanese quail. *Journal of Experimental Biology* 206:1887-1897
- Swanson DL (1990a) Seasonal-variation in cold hardiness and peak rates of cold-induced thermogenesis in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Auk* 107:561-566

- Swanson DL (1990b) Seasonal-variation of vascular oxygen-transport in the dark-eyed junco. *Condor* 92:62-66
- Swanson DL (1991b) Substrate metabolism under cold stress in seasonally acclimatized dark-eyed juncos. *Physiological Zoology* 64:1578-1592
- Swanson DL (2001) Are summit metabolism and thermogenic endurance correlated in winter-acclimatized passerine birds? *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 171:475-481
- Swanson DL, Liknes ET (2006) A comparative analysis of thermogenic capacity and cold tolerance in small birds. *Journal of Experimental Biology* 209:466-474
- Swanson DL, Olmstead KL (1999) Evidence for a proximate influence of winter temperature on metabolism in passerine birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 72:566-575
- Swanson DL, Sabirzhanov B, VandeZande A, Clark TG (2009) Seasonal Variation of Myostatin Gene Expression in Pectoralis Muscle of House Sparrows (*Passer domesticus*) Is Consistent with a Role in Regulating Thermogenic Capacity and Cold Tolerance. *Physiological and Biochemical Zoology* 82:121-128
- Swanson DL (2010) Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates, *Current Ornithology* 17:75-129
- Tiebout HM (1996) Costs and benefits of interspecific dominance rank: Are subordinates better at finding novel food locations? *Animal Behaviour* 51:1375-1381
- Van Oort H, Otter KA, Fort KT, McDonell Z (2007) Habitat, dominance, and the phenotypic quality of male Black-capped Chickadees. *Condor* 109:88-96
- Verhulst S, Hogstad O (1996) Social dominance and energy reserves in flocks of Willow Tits. *Journal of Avian Biology* 27:203-208

- Vézina F, Thomas DW (2000) Social status does not affect resting metabolic rate in wintering dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Physiological and Biochemical Zoology* 73:231-236
- Vézina F, Jalvingh KM, Dekinga A, Piersma T (2006) Acclimation to different thermal conditions in a northerly wintering shorebird is driven by body mass-related changes in organ size (vol 209, pg 3141, 2006). *Journal of Experimental Biology* 209:3952-3952
- Vézina F, Salvante KG (2010) Behavioral and physiological flexibility are used by birds to manage energy and support investment in the early stages of reproduction. *Current Zoology* 56:767-792
- Vittoria JC, Marsh RL (1996) Cold-acclimated duckling shiver when exposed to cold. *American Zoology* 36:66A
- Wada M. (1982) Effects of sex steroids on calling, locomotor activity, and sexual behavior in castrated male Japanese quail. *Hormone Behaviour* 16:147-157
- Wada M (1986) Circadian rhythms of testosterone-dependent behaviors, crowing and locomotor activity, in male Japanese quail. *Journal of Comparative Physiology* 158A:17-25
- Waite TA, Grubb TC Jr (1987) Dominance, foraging and predation risk in the tufted titmouse. *Condor* 89:936-940
- Walsberg GE (1986) Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *Auk* 103:1-7
- Williams JB, Tieleman BI (2000) Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *Journal of Experimental Biology* 203:3153-3159
- Wingfield JC, Ball GF, Dufty AM, Hegner RE, Ramenofsky M (1987) Testosterone and aggression in birds. *American Science* 75:602-608

- Zanette L, Ratcliffe LM (1994) Social rank influences conspicuous behavior of black-capped chickadees, *Parus atricapillus*. *Animal Behaviour* 48:119-127
- Zheng WH, Li M, Liu JS, Shao SL (2008) Seasonal acclimatization of metabolism in Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology* 151:519-525

Annexe 1

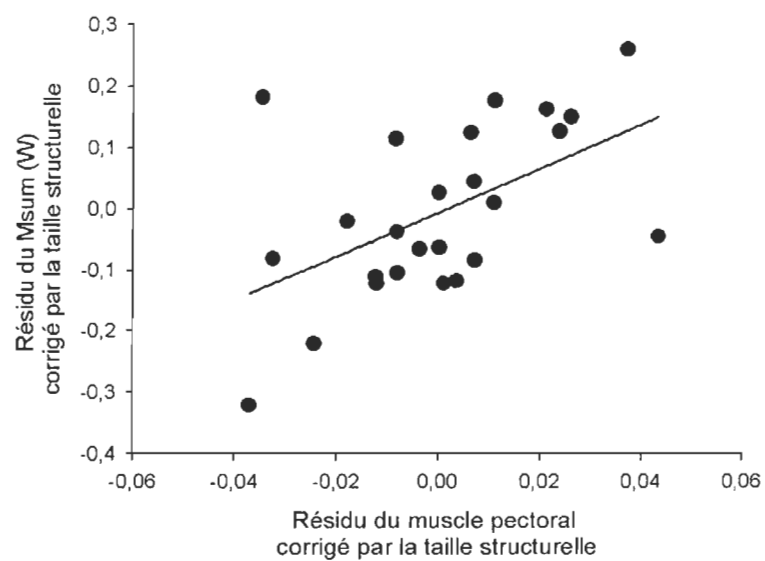
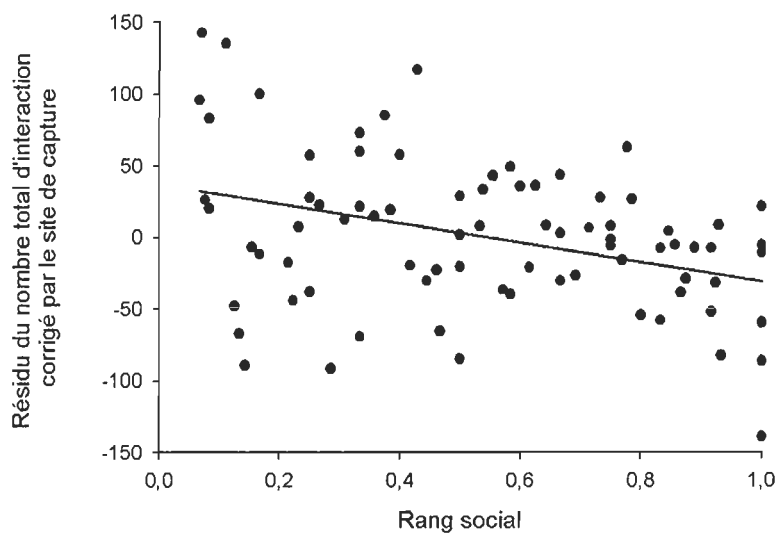
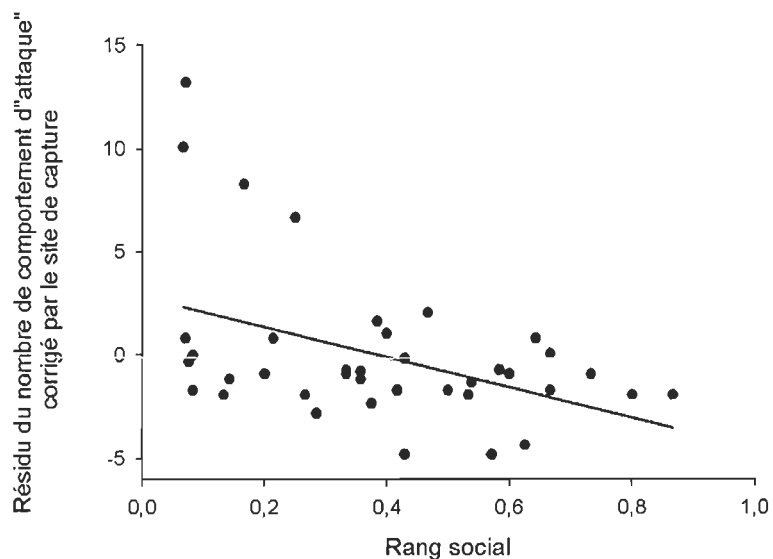


Illustration de la relation entre la masse du muscle pectoral corrigé par la taille structurelle et le M_{sum} corrigé par la taille structurelle. Pour une taille structurelle donnée, l'augmentation de la taille du muscle pectoral se fait parallèlement à une augmentation du M_{sum} ($r = 0,53$; $n = 25$; $P < 0,01$).

Annexe 2

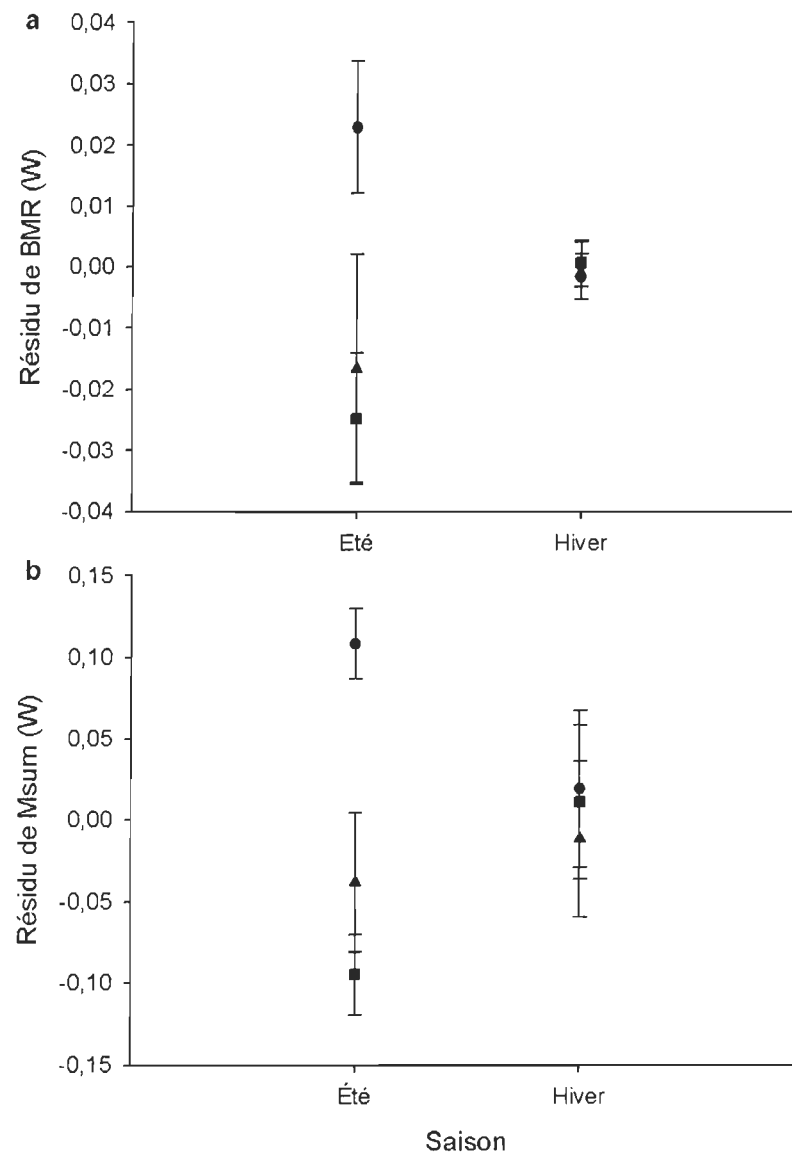


Corrélation entre le rang social et le nombre total d'interaction, corrigé par le site d'observation des individus. ($r = 0,37$; $n = 80$; $P < 0,001$). Un indice de rang faible indique les individus dominants.



Corrélation entre le rang social et le nombre de comportement d'«attaque» corrigé par le site d'observation des individus. ($r = 0,44$; $n = 38$; $P < 0,01$). Un indice de rang faible indique les individus dominants.

Annexe 3



Effet croisé du rang de dominance et de la saison sur (a) le BMR et (b) le M_{sum} . Les résidus du BMR et du M_{sum} corrigent pour l'effet de l'année ainsi que l'heure, la date et le site de capture. Les individus dominants auraient un BMR et un M_{sum} plus élevé en été comparativement à l'hiver, là où celui des individus subordonnés démontrerait une tendance

inverse. Seul l'effet croisé présenté en (a) est significatif. Cercles : dominants, triangles : intermédiaires, carré : subordonnés.

