

# THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1

École Doctorale N° 341  
Évolution, Écosystème, Microbiologie, Modélisation

Discipline : Écologie

Soutenue publiquement le 05/12/2025, par :  
**Julien Bouvet**

---

## Prise de décision optimale face aux compromis à travers l'exemple des soins parentaux.

---

Devant le jury composé de :

Dubois, Frédérique	Professeure, Université de Montréal	Rapporteure
Sirost, Etienne	Maître de conférences, Université de Bretagne Sud	Rapporteur
Lehmann, Laurent	Professeur, Université de Lausanne	Rapporteur
Lopes, Christelle	Maîtresse de conférences, Université Claude Bernard Lyon 1	Examinatrice
Dechaume-Moncharmont, François-Xavier	Professeur, Université Claude Bernard Lyon 1	Directeur de thèse
Moreau, Jérôme	Professeur, Université de la Rochelle	Co-directeur de thèse
Bollache, Loïc	Professeur, Université Bourgogne Europe	Invité
Gilg, Olivier	Docteur, Université Bourgogne Europe	Invité





Cette thèse a été réalisée au sein du Laboratoire d'Écologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés à Villeurbanne (LEHNA UMR 5023, CNRS, ENTPE, France).



Elle a été financée par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR-21-CE02-0024 PACS).



Ce travail a bénéficié des ressources informatiques mises à disposition par le CC LBBE / PRABI-AMSB.

Cette thèse m'a permis d'effectuer d'autres activités que mon seul travail de recherche. J'ai ainsi été impliqué dans l'encadrement de plusieurs étudiants en stage, j'ai participé à divers événements de médiation scientifique et je me suis investi dans différentes tâches collectives. Ces diverses activités sont résumées dans mon CV disponible en [Annexes](#).



# Remerciements

Si j'ai pu mener cette thèse à bien, je le dois en grande partie à toutes celles et ceux qui m'ont offert de leur temps et qui m'ont apporté leur aide, leurs conseils, leur soutien, leur motivation ou leurs rires. Ces remerciements ne sont qu'une modeste tentative pour exprimer ce que je ressens réellement à leur égard.

En premier lieu, je souhaite remercier tout particulièrement les membres de mon jury qui ont accepté d'évaluer mon travail de thèse. Frédérique Dubois, Etienne Sirot, Laurent Lehmann et Christelle Lopes, je vous remercie pour le temps et l'attention que vous m'accordez en cette occasion.

Je tiens également à remercier les membres de mon comité de suivi de thèse, Samuel Venner, Emmanuel Desouhant, Gilles Escarguel et Glenn Yannic. Merci pour nos échanges et pour les conseils que vous m'avez donnés, qui m'ont permis d'avancer et de progresser tout du long de ma thèse.

Je remercie l'école doctorale E2M2 et son équipe de direction, Sandrine Charles, Marc Lemaire et Bénédicte Lanza. Je tiens aussi à remercier les représentantes et représentants des doctorants qui m'ont accompagné dans cette mission. Merci Xavier, Nicolas, Anaïs, Levi, Nils, Emma et Cécile. Enfin, je remercie l'ensemble des membres successifs de l'association DocE2M2 avec qui j'ai eu le plaisir de participer à l'animation des divers événements de l'asso. Merci Pauline, Margot, Simon, Grégory, Annaëlle, Elisabeth, Tim, Myriam, Nils, Victor, Clément, Chloé, Mélanie, Matthieu et Imane pour tous les bons moments partagés.

Je remercie le laboratoire du LEHNA pour son accueil. Merci à tous les membres permanents et non-permanents que j'ai eu l'occasion de croiser durant ces trois dernières années. Je tiens en particulier à remercier les membres passés et présents du pôle de direction, Nathalie Mondy, Emilien Luquet, Nadine Brochet, Christophe Douady et Gilles Escarguel. Je remercie tout particulièrement les membres actuels du pôle administratif, Nadine Brochet, Clara Mercoiret, Robin Plancher et Nathalie Lyvet, ainsi que celles et ceux qui y ont contribué auparavant. Votre aide s'est avérée précieuse et sans vous rien n'aurait été possible.

Un très grand merci à l'ensemble de l'équipe E2C au sein de laquelle j'ai eu la chance d'évoluer pour ma thèse. Merci pour toutes les discussions et les rires partagés qui ont rythmé nos déjeuners. En particulier, je tiens à remercier Caro et Loïc qui ont toujours été présents et à l'écoute au labo comme en dehors, et qui ont toujours cherché à s'assurer que je puisse être serein dans mon quotidien au cours de ma thèse.

J'ai eu la chance de travailler dans un bureau particulièrement agréable, et je le dois en grande partie à celles et ceux avec qui je l'ai partagé. Merci à mes co-bureaux actuelles Chloé, Julia, Prune et Artemis pour votre joie de vivre, ainsi qu'à toutes celles et ceux que j'ai pu y rencontrer depuis le début de ma thèse.

Je remercie toutes les étudiantes et étudiants que j'ai eu la chance d'encadrer à l'occasion de leurs stages. Merci à Agnès, Augustin, Léo, Joachim, Romain, Chloé, Océane, Antoine, Colin, Duzguncan et Alexis pour votre motivation et votre curiosité.

Je ne peux décemment pas écrire ces remerciements sans prendre le temps de remercier l'ensemble de celles et ceux qui travaillent au restaurant du personnel de *Maison d'hôtes*, dont les pizzas ont constitué ma source principale d'alimentation tout du long de ma thèse.

Je souhaite remercier toutes celles et ceux avec qui j'ai pu collaborer au cours de ces dernières années. Merci à Thomas Koffel, Jean-Baptiste Ferdy, Etienne Sirot et Frédéric Hamelin d'avoir spontanément accepté de prendre le temps de m'éclairer lorsque je vous ai demandé des conseils sur des méthodes mathématiques qui étaient nouvelles pour moi. Merci à Alex Jordan, mon ancien maître de stage de Master 1, de m'avoir invité à effectuer de nouveau un séjour de recherche d'une semaine à Konstanz. Merci à l'ensemble des membres du *Jordan lab*, et en particulier Alex, Eti et Kaz, pour votre accueil et votre bonne humeur.

Je remercie l'ensemble des membres du projet ANR PACS. Merci Loïc pour ton optimisme, pour avoir lancé ce projet et permis qu'il voie le jour. Merci Laura, David, Frédéric et Maria : bien que n'étant pas dans mon équipe d'encadrements, vous avez joué un rôle essentiel dans mon travail de thèse à travers les discussions et les idées que nous avons échangées. Merci Olivier pour le partage de tes connaissances encyclopédiques sur l'Arctique, pour ton regard précis et ta curiosité sur les modèles que nous avons développés, et pour la confiance que tu m'as accordée en me proposant de t'accompagner sur le terrain dans la toundra norvégienne. Merci également à Léa, Thomas et Brigitte qui m'y ont accompagné : ces moments de rencontres et de découvertes ont beaucoup compté à mes yeux.

Jérôme et FX, je vous suis réellement reconnaissant de m'avoir offert cette thèse avec vous. Ça a été un réel plaisir de pouvoir travailler ensemble. Si j'ai pu être aussi épanoui durant ces trois années, c'est principalement grâce à vous. Vous avez toujours été attentifs et présents pour s'assurer que j'aie bien, vous avez su me garder curieux et motivé, et votre complémentarité a été essentielle pour l'aboutissement de ma thèse.

Jérôme, merci pour ton investissement pour une thèse qui se déroulait pourtant loin de chez toi et reposait sur des méthodes qui ne t'étaient pas familières. Tu as toujours su m'épauler quand j'en avais besoin malgré la distance, et ton avis et tes conseils ont toujours été très pertinents pour améliorer mon travail. J'étais très heureux de pouvoir compter sur toi tout du long de ma thèse.

FX, merci pour toutes les longues discussions que nous avons pu avoir à propos de ma thèse comme des sujets les plus absurdes, pour ta curiosité permanente, pour tout ce que tu m'as appris sur les sciences et au-delà, et pour ta profonde humanité. J'ai adoré travailler avec toi, et que mon avenir soit ou non dans le monde de la recherche académique, je sais que cela continuera. Je voulais faire une thèse qui puisse m'amuser, et je n'ai clairement pas été déçu. Je m'estime très chanceux d'avoir pu effectuer ma thèse à tes côtés.

J'aimerais également remercier toutes celles et ceux qui comptent énormément pour moi, et qui bien que plus ou moins éloignés de mon travail de thèse, m'ont permis d'en arriver là aujourd'hui. J'ai beau avoir un retard monstrueux dans mes réponses à vos tentatives désespérées de me joindre sur l'ensemble des systèmes de messageries imaginables, je peux vous assurer que vous avez toutes et tous une place importante dans mon cœur.

Merci Arnaud, Hortense, Marie-Debrice et Armand. Vous êtes mes amis les plus anciens et vous me suivez depuis le collège ou le lycée, merci d'être toujours présents aujourd'hui et d'avoir su m'accompagner et me conseiller durant toutes ces années. J'ai la chance d'avoir toujours pu compter sur votre solide amitié en dépit des années qui passent.

Les deux années de prépa ont été intenses en rencontres et en amitié. Merci Gabi, Victor, Alice, Capu, Etienne, Jojo et Tanguy, sans vous ces deux ans auraient été bien ternes, et aujourd'hui j'ai toujours autant de joie de vous retrouver. Merci Alexia pour ton amitié pleine et sincère, pour ta franchise et ton honnêteté, et pour avoir depuis toujours été présente pour moi.

Les quatre années passées à l'ENS à Lyon m'ont également offert leur lot de rencontres : Hugo, Laetitia, Raphaël, Nathan, Bastien, Anne-Laure, Jérémy, Maëlan, Tanguy et Stéphane, je vous ai toutes et tous rencontrés dans des circonstances différentes, et je suis très chanceux que vous m'ayez accordé votre confiance et votre amitié. Merci pour vos rires et pour tous les moments partagés à Lyon ou ailleurs depuis lors.

L'année de prépa agreg parsemée de confinements et de couvre-feu n'était pas celle où je pensais me découvrir de nouveaux amis. Je me suis rarement autant trompé, et l'année s'est soldée par la genèse d'une merveilleuse bande d'amis. Merci Loïc, Dédé, Léonard,

Ulysse, Zozo, Marion, Quentin, Martin, Fanny, Romain et Tom pour toute la joie et l'amour que vous m'apportez depuis quatre ans. Merci également aux enseignants qui se sont démenés pour nous tout du long de cette année, et merci tout particulièrement Jean-Pierre pour ton accueil toujours chaleureux aux portes de la Dombes et pour tes connaissances que tu partages sans compter.

Enfin, un immense merci à toutes les trois Ambre, Annaëlle et Jess. Vous m'avez accueilli dans votre bureau à mon arrivée au labo, et grâce à vous je m'y suis très vite senti parfaitement à l'aise. Merci pour votre présence tout du long de ma thèse, pour vos mots vos post-it et vos messages, et pour votre amitié sur laquelle je peux compter. C'est aussi grâce à vous que j'ai eu la chance de rencontrer Laura. Laura, merci du fond du cœur pour ton soutien et ta présence quand j'en ai eu besoin, et pour la grande confiance que tu m'as offerte.

Enfin, merci à ma famille pour tout l'amour que j'ai reçu. Maman, Papa, Grégoire, Etienne, Eugénie, Thibault et Baudouin, c'est de vous dont j'ai toujours tiré ma force, et je chéris les moments où l'on peut se retrouver tous ensemble. Merci Grand-Père, Mamithé et Mamie pour avoir su nourrir ma curiosité et développer mon émerveillement face à la nature. Merci à mon parrain et à ma marraine pour leurs présences toujours attentives, ainsi qu'à tous mes oncles et tantes, ainsi que mes cousines et cousins. Merci tout particulièrement à JB qui m'a tant appris pour tous les moments partagés ensemble. Merci Jacqueline et Pierre-Yves de m'avoir accueilli parmi vous, pour votre sourire et votre grande générosité.

Merci Coco de m'avoir offert ton amitié alors que tu subis mon humour depuis la chambre d'internat. Merci pour les joies et les peines partagées ensemble. Merci d'être là depuis tout ce temps, tu sais combien je tiens à toi.

Gwen, merci pour tout : ton rire, ta confiance, ta folie, ton honnêteté, ta générosité, ton soutien sans faille et ta présence à mes côtés. La thèse est (presque) finie, promis je vais essayer d'apprendre la salsa.



## Résumé

Au cours de leurs existence, les organismes sont continuellement confrontés à la nécessité de prendre des décisions. Face à plusieurs options disponibles, ils peuvent les comparer entre elles avant d'arrêter leur choix. Cette diversité d'options place fréquemment les individus face à des compromis, dès lors que favoriser l'une se fait au détriment des autres. En examinant les règles de décision suivies par les individus dans un cadre évolutif, il est possible d'identifier quelles seraient les règles de décision optimales pour résoudre les compromis auxquels ils font face. Cette thèse vise à aborder la vaste question de l'évolution des règles de décision à travers le contexte écologique spécifique des soins parentaux lors de l'incubation des œufs. Durant cette période, les individus sont confrontés à des demandes conflictuelles à l'origine de compromis variés : ils doivent alterner entre des périodes de présence au nid pour incuber les œufs et des périodes d'absence du nid pour s'alimenter, ce qui occasionne de fréquents allers-retours susceptibles d'attirer l'attention des prédateurs. Ces contraintes sont d'autant plus marquées pour les organismes exposés aux conditions des milieux arctiques. Afin d'étudier ces compromis, ce travail est centré sur un modèle écologique typique de l'Arctique et connu pour la grande diversité de ses stratégies de soins parentaux : le groupe des limicoles. Cette thèse vise donc à identifier les stratégies adaptatives face aux différents compromis associés à l'incubation des œufs chez les limicoles arctiques, tout en ouvrant des perspectives plus générales sur la prise de décision face aux compromis. Le premier chapitre examine l'effet du risque de prédation dans les compromis pouvant mener à la coexistence de soins uniparentaux et biparentaux. Il vise à estimer si les soins biparentaux mènent à une plus grande visibilité des nids que les soins uniparentaux due

à l'activité de deux parents au lieu d'un seul, ce qui résulterait en un plus grand risque de prédation. Bien que fréquemment invoquée dans la littérature comme un avantage éventuel en faveur des soins uniparentaux, cette hypothèse n'avait jusqu'alors jamais été testée. À l'aide d'un modèle mathématique, nous avons pu mettre en évidence qu'en réalité les soins uniparentaux n'expose pas les jeunes à un plus grand risque de prédation que les soins biparentaux.

Le deuxième chapitre se concentre sur l'étude du compromis entre incubation des œufs et quête de nourriture. Nous avons pu estimer les routines optimales d'incubation d'un adulte incubant seul ses œufs en développant un modèle dynamique état-dépendant. Les stratégies obtenues présentent une bimodalité dans la durée des périodes d'absence du nid du parent, qui alterne entre absence courte limitant la perte de température des œufs et absence longue permettant de reconstituer ses réserves, y compris dans un environnement constant. Ce chapitre a permis de souligner l'importance de considérer non seulement le budget temporel mais également la planification temporelle lorsqu'on étudie des contraintes d'allocations temporelles.

Le dernier chapitre étudie la coévolution des réponses des proies et des prédateurs face au compromis existant entre dissimulation et visibilité des alentours. Nous avons pu mettre en évidence que les stratégies optimales des proies ne mènent qu'à la plus grande dissimulation possible ou à la vue la plus dégagée, contraignant celles des prédateurs à devoir s'ajuster sur l'ensemble du spectre des stratégies possibles selon les conditions environnementales.

En définitive, en s'appuyant sur le cas des soins parentaux chez les limicoles arctiques, cette thèse a permis de mieux comprendre les stratégies de prise de décision face aux différents compromis rencontrés dans ce le contexte écologique. Au-delà de ce contexte

spécifique, nous avons eu à cœur de considérer nos résultats dans un cadre écologique plus large permettant de penser la prise de décision face aux compromis.

## Abstract

Throughout their lives, organisms constantly face the need to make decisions. When confronted with multiple possible options, they may compare them before settling on a choice. In many cases, these options involve trade-offs, as prioritizing one inevitably comes at the expense of another. By examining the decision rules that individuals follow within an evolutionary framework, it becomes possible to identify which rules would be optimal for resolving such trade-offs. This PhD thesis aims to address the broad question of the evolution of decision rules through the specific ecological context of parental care during egg incubation. During this period, individuals face conflicting demands that generate multiple trade-offs: they must alternate between attending the nest to incubate the eggs and leaving it to forage, which results in frequent movements that may attract the attention of predators. These constraints are particularly strong for species breeding under the environmental conditions of the Arctic. To study these trade-offs, this work focuses on an ecological group well known for its wide diversity of parental care strategies: the shorebirds. This PhD thesis therefore seeks to identify adaptive strategies for dealing with the different trade-offs associated with egg incubation in Arctic shorebirds, while also providing broader insights into how organisms respond to trade-offs in general.

The first chapter examines the effect of predation risk on the trade-offs that may lead to the coexistence of uniparental and biparental care. It aims to assess whether biparental care increases nest detectability compared to uniparental care, due to the activity of two parents instead of one, which could result in a higher predation risk. Although this idea has often been suggested as a potential advantage of uniparental care, it had never been

formally tested. Using a mathematical model, we show that uniparental care does not in fact expose offspring to a higher risk of predation than biparental care.

The second chapter focuses on the trade-off between egg incubation and foraging. We estimated the optimal incubation routines of a single parent through the development of a state-dependent dynamic model. The resulting strategies show a bimodal pattern in the duration of absences from the nest: parents alternate between short absences, which limit egg cooling, and long absences, which allow them to replenish their reserves, even under constant environmental conditions. This chapter highlights the importance of considering not only time budgets but also time schedule when studying time allocation constraints.

The last chapter explores the coevolution of prey and predator responses to the trade-off between concealment and visibility of the surroundings. We show that the optimal strategies of prey lead either to maximal concealment or to maximal visibility, thereby forcing predators to adjust their own strategies across the full range of possibilities depending on environmental conditions.

Overall, by focusing on the case of parental care in Arctic shorebirds, this PhD thesis provides new insights into how organisms make decisions in the face of ecological trade-offs. Beyond this specific context, it offers a broader perspective on decision-making processes under conflicting ecological demands.



# Table des matières

<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>5</b>
<b>RÉSUMÉ .....</b>	<b>10</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>13</b>
<b>PRÉAMBULE .....</b>	<b>19</b>
<b>LEXIQUE.....</b>	<b>22</b>
<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE.....</b>	<b>24</b>
1. PENSER LA PRISE DE DÉCISION : FORMALISME THÉORIQUE ET APPLICATION À UN CADRE ÉVOLUTIF ...	25
2. L'INFORMATION EN ÉCOLOGIE : UNE RESSOURCE CLÉ POUR POUVOIR PRENDRE DES DÉCISIONS .....	33
3. LA PRISE DE DÉCISION FACE AUX COMPROMIS.....	41
4. LES SOINS PARENTAUX, UN CONTEXTE ÉCOLOGIQUE À L'ORIGINE DE DIVERS COMPROMIS .....	50
5. LES LIMICOLES ARCTIQUES, UN GROUPE IDÉAL POUR ÉTUDIER LES CONTRAINTES ÉCOLOGIQUES LIÉES AUX SOINS PARENTAUX .....	58
6. CONTEXTE ET OBJECTIFS DE CETTE THÈSE .....	63
<b>CHAPITRE 1 : DES SOINS UNIPARENTAUX PLUTÔT QUE BIPARENTAUX PERMETTENT-ILS DE RÉDUIRE LE RISQUE DE PRÉDATION DU NID ? .....</b>	<b>71</b>
1. INTRODUCTION.....	72
2. TWO IS TOO MANY: DOES BEING A SINGLE PARENT REDUCE THE RISK OF NEST PREDATION? .....	81
3. DISCUSSION .....	113
<b>CHAPITRE 2 : ROUTINES OPTIMALES D'INCUBATION : GÉRER LE COMPROMIS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS ET LE MAINTIEN DES RÉSERVES DU PARENT. ....</b>	<b>122</b>
1. INTRODUCTION.....	124
2. EXTENDED RECESSES AS PART OF OPTIMAL INCUBATION STRATEGIES: ADDRESSING TIME SCHEDULES IN TIME ALLOCATION TRADE-OFFS. ....	129
3. MESURE EXPÉRIMENTALE DES VARIATIONS DE MASSE DURANT L'INCUBATION : PREUVE DE CONCEPT POUR LE CAS DES BÉCASSEAUX .....	168
4. DISCUSSION .....	186
<b>CHAPITRE 3 : COMMENT LE COMPROMIS DE VISIBILITÉ FAÇONNE LES STRATÉGIES DE DISSIMULATION DES PROIES ET DES PRÉDATEURS. ....</b>	<b>193</b>
1. INTRODUCTION.....	194
2. TRADING CONCEALMENT FOR VISIBILITY: ASYMMETRIC STRATEGIES OF INFORMATION ACQUISITION IN PREDATOR-PREY INTERACTIONS. ....	198

3. DISCUSSION .....	225
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>233</b>
1. SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RÉSULTATS EN LIEN AVEC LES STRATÉGIES DE SOINS PARENTAUX DES LIMICOLES ARCTIQUES .....	234
2. PERSPECTIVES SUR LES STRATÉGIES DE SOINS PARENTAUX DES LIMICOLES ARCTIQUES.....	245
3. CONCLUSION ET PERSPECTIVES DANS UN CADRE BIOLOGIQUE ÉLARGI .....	259
4. QUELLE EST LA PLACE D'UN THÉORICIEN AU SEIN D'UN PROJET CENTRÉ SUR UNE APPROCHE EXPÉRIMENTALE OU DE TERRAIN ? .....	269
5. QUELLES SUITES POUR MOI APRÈS CETTE THÈSE ?.....	277
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>285</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>318</b>



## Préambule

Nous sommes toutes et tous constamment confrontés à des situations qui nous imposent de faire des choix. Chacune des décisions que nous prenons en conséquence conditionnent directement notre futur. Ainsi, la vie peut finalement être vue comme une succession continue de décisions seulement interrompue par la mort. Prendre une décision ne suppose pas nécessairement l'existence d'une conscience (Ogas and Gaddam, 2022), et je n'en parlerai donc pas dans la suite de ce manuscrit. Il m'est ainsi possible de discuter de la prise de décision pour toutes entités autonomes aussi bien d'origine biologique (Ogas and Gaddam, 2022) qu'artificielle (Duan et al., 2019). En effet, chacun à leur manière, les plantes (Schmid, 2016; Severino, 2021), les unicellulaires procaryotes comme eucaryotes (Perkins and Swain, 2009; Reid et al., 2016), les animaux (Dill, 1987; Stephens, 2008), les champignons (Alekklett and Boddy, 2021; Kaaronen, 2020) ou même les virus (Aframian et al., 2022; Weitz et al., 2008) peuvent être considérés comme des agents doués de décision. Similairement, la question de la décision est un aspect crucial des diverses applications en robotique (Maroto-Gómez et al., 2023) ainsi que des développements actuels dans le domaine de l'intelligence artificielle (Duan et al., 2019). Si les processus et les mécanismes qui sous-tendent les décisions varient fortement en fonction des agents auxquelles on s'intéresse, la question du choix est ainsi omniprésente dans le monde dans lequel nous vivons. Pour autant, les raisons qui expliquent et justifient ces décisions nous restent bien souvent confuses et ambiguës. C'est pour cela que je me suis intéressé à l'étude de la prise de décision. Travailler sur ce sujet offre l'opportunité de chercher à mieux comprendre à la fois les mécanismes et les

raisons qui nous amènent à prendre nos décisions. C'est dans cette optique là que se placent les réflexions que j'ai menées au cours de ma thèse.



# Lexique

**Décision** : Ensemble du processus qui mène à l'expression d'un choix entre plusieurs options significativement différent d'un choix purement aléatoire.

**Choix** : Sélection d'une option parmi plusieurs possibles.

**Préférence** : Tendence à privilégier un même choix, sans qu'il ne soit nécessairement réalisé.

**Fitness** : Capacité à contribuer aux générations suivantes.

## Information :

1. *Définition syntactique* : Tout élément qui tend à réduire l'incertitude d'un système.

2. *Définition fonctionnelle* : Tout élément tel qu'un individu récepteur, capable d'interprétation, peut réagir à cet élément et à ses variations de manière fonctionnelle.

**Compromis (*trade-off*)** : Situation dans laquelle l'investissement accru dans une option parmi plusieurs se fait nécessairement au détriment des autres.

**Contrainte** : Limite qui restreint l'espace des possibles que peuvent explorer l'évolution ou le comportement des individus.

## Soins parentaux :

1. *Définition large* : Toute forme d'investissement parental susceptible d'augmenter la *fitness* des jeunes.

2. *Définition restreinte* : Toute forme de comportement parental susceptible d'augmenter la *fitness* des jeunes.



# Introduction générale

<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE .....</b>	<b>24</b>
<b>1. PENSER LA PRISE DE DÉCISION : FORMALISME THÉORIQUE ET APPLICATION À UN CADRE ÉVOLUTIF ...</b>	<b>25</b>
1.1 AVANT TOUT, QU'EST-CE QU'UNE DÉCISION ?.....	25
1.2 COMPRENDRE LE PROCESSUS DE DÉCISION : UNE QUESTION À LA CROISÉE DE NOMBREUSES DISCIPLINES DIFFÉRENTES .....	26
1.3 ÉMERGENCE ET DÉVELOPPEMENT DU CHAMP DISCIPLINAIRE DE LA THÉORIE DE LA DÉCISION .....	27
1.4 MODÈLES NORMATIF ET DESCRIPTIF : DEUX APPROCHES COMPLÉMENTAIRES POUR PENSER LES PROBLÈMES LIÉS À LA PRISE DE DÉCISION .....	30
1.5 PRISE DE DÉCISION ET ÉTUDE DU COMPORTEMENT ANIMAL .....	31
<b>2. L'INFORMATION EN ÉCOLOGIE : UNE RESSOURCE CLÉ POUR POUVOIR PRENDRE DES DÉCISIONS .....</b>	<b>33</b>
2.1 DEUX APPROCHES DIFFÉRENTES POUR DÉFINIR LA NOTION D'INFORMATION : L'INFORMATION SYNTACTIQUE ET L'INFORMATION FONCTIONNELLE .....	34
2.2 LA DIVERSITÉ DES SOURCES D'INFORMATION POTENTIELLES.....	35
2.3 USAGE DE L'INFORMATION ET GAINS ASSOCIÉS POUR LA PRISE DE DÉCISION .....	37
2.4 CONTRAINTES ET LIMITES À L'ACQUISITION, LE TRAITEMENT ET L'USAGE DE L'INFORMATION .....	38
<b>3. LA PRISE DE DÉCISION FACE AUX COMPROMIS.....</b>	<b>41</b>
3.1 LES COMPROMIS ÉMERGENT DES CONTRAINTES AUXQUELLES SONT SOUMIS LES ORGANISMES .....	41
3.2 DIVERSITÉ DES COMPROMIS ENTRE PLUSIEURS TRAITS OU TÂCHES DIFFÉRENTS .....	42
3.2.1 Des compromis dont la résolution est médiée par le seul biais de la sélection sans requérir de prise de décision active des individus .....	42
3.2.2 Des compromis relevant de causes proximales et dont la résolution est médiée par une prise de décision active des individus .....	43
3.2.3 Des compromis relevant de causes ultimes et dont la résolution est médiée par une prise de décision active des individus .....	45
3.3 DIVERSITÉ DES COMPROMIS RENCONTRÉS DANS LA RÉALISATION D'UNE TÂCHE UNIQUE .....	46
3.4 STRUCTURE ET FORME DES COMPROMIS SELON LES CONTRAINTES CONSIDÉRÉES .....	47
3.5 L'INTÉRÊT D'UN EXEMPLE BIOLOGIQUE CONCRET LORSQU'ON S'INTÉRESSE À DES CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES .....	49
<b>4. LES SOINS PARENTAUX, UN CONTEXTE ÉCOLOGIQUE À L'ORIGINE DE DIVERS COMPROMIS .....</b>	<b>50</b>
4.1 DÉFINITION DES SOINS PARENTAUX ET DIVERSITÉ DES STRATÉGIES.....	51
4.2 LES CONTRAINTES LIÉES AUX SOINS PARENTAUX À L'ÉCHELLE D'UNE SAISON DE REPRODUCTION .....	53
4.3 LES CONTRAINTES LIÉES AUX CONFLITS PARENTS - ENFANTS .....	54
4.4 LES CONTRAINTES LIÉES AUX CONFLITS SEXUELS .....	55
<b>5. LES LIMICOLES ARCTIQUES, UN GROUPE IDÉAL POUR ÉTUDIER LES CONTRAINTES ÉCOLOGIQUES LIÉES AUX SOINS PARENTAUX .....</b>	<b>58</b>
5.1 LE GROUPE DES LIMICOLES .....	58
5.2 L'ÉCOSYSTÈME ARCTIQUE, UN MILIEU DE REPRODUCTION AUX CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES CONTRAIGNANTES .....	59
5.3 LA DIVERSITÉ DES STRATÉGIES DE SOINS PARENTAUX CHEZ LES BÉCASSEAUX .....	61
<b>6. CONTEXTE ET OBJECTIFS DE CETTE THÈSE .....</b>	<b>63</b>
6.1 UNE THÈSE QUI S'INSCRIT DANS UN LARGE PROJET ANR D'ÉTUDE DES STRATÉGIES DE SOINS PARENTAUX DES LIMICOLES ARCTIQUES .....	63
6.2 LES OBJECTIFS DE CETTE THÈSE .....	65
6.3 ANNONCE DU PLAN DE THÈSE .....	67

## 1. Penser la prise de décision : formalisme théorique et application à un cadre évolutif

### 1.1 Avant tout, qu'est-ce qu'une décision ?

Le *Trésor de la langue française (TLF)* propose de définir une décision comme étant un choix entre plusieurs éventualités (« *Choix réfléchi de l'une des issues au terme d'une délibération*»), tout en définissant un choix comme étant l'expression d'une préférence entre plusieurs options (« *Action de prendre quelque chose de préférence à une ou plusieurs autres* »). Décision et choix sont ainsi couramment utilisés de manière équivalente dès lors qu'un individu compare des options avant d'en sélectionner une (Dill, 1987). Cependant, des nuances existent entre ces deux termes. Le *TLF* présente ainsi une décision comme étant à la fois l'« *activité de l'esprit et son résultat* », en insistant particulièrement sur l'importance d'une évaluation réfléchie des différentes options envisageables. Il est cependant important de noter que la notion de décision ne suppose pas forcément de considérer la notion de conscience (Ogas and Gaddam, 2022). Prendre une décision implique simplement d'avoir la capacité de comparer plusieurs options entre elles selon un critère d'évaluation donné, non nécessairement conscient (Szaniawski, 1980; Vlaev et al., 2011). On peut alors définir une décision comme étant l'ensemble du processus qui mène à l'expression d'un choix entre plusieurs options significativement différent d'un choix purement aléatoire. Un choix n'est ainsi que le résultat d'un processus de décision, c'est-à-dire la sélection stricte d'une option parmi plusieurs possibles (Eilon, 1969). On prend une décision, tandis qu'on exécute un choix. Par ailleurs, il est important de distinguer choix et décisions de la notion de préférence.

Une préférence désigne la tendance à privilégier un même choix, sans qu'il ne soit nécessairement réalisé (Dendi et al., 2023; Sen, 1973; Singer et al., 1992). En définitive, bien que les notions de décision, de choix et de préférence soient étroitement liés, il est donc essentiel de ne pas dresser d'équivalence entre ces trois termes.

## 1.2 Comprendre le processus de décision : une question à la croisée de nombreuses disciplines différentes

Comprendre les mécanismes qui gouvernent ce processus de décision ainsi que les résultats attendus et leurs conséquences est une tâche à l'interface de multiples disciplines. D'un point de vue très pragmatique, il s'agit d'un enjeu crucial dans le domaine du numérique, notamment appliqué à la robotique ou aux disciplines liées à l'intelligence artificielle (Duan et al., 2019; Maroto-Gómez et al., 2023). On peut ainsi prendre l'exemple frappant des décisions que doivent réaliser des voitures autonomes confrontées à des dilemmes à résoudre en cas d'accidents inévitables (Millar, 2016). Par ailleurs, cela a toujours constitué une question centrale pour les sciences humaines. La philosophie s'y intéresse tout particulièrement à travers les questions qui abordent les notions d'agentivité, d'intentionnalité et de libre-arbitre, notamment à travers la philosophie de l'action (Parrochia, n.d.; Szaniawski, 1980). Le travail conjoint de philosophes et de mathématiciens dans la recherche d'une abstraction conceptuelle de la prise de décision a mené au développement de la discipline de la théorie de la décision, qui a par la suite exercé des influences importantes dans les domaines de l'économie comportementale et de la psychologie cognitive (Kaplan, 1983; Peterson, 2017; Suppes, 1961; Von Neumann and Morgenstern, 1947). Enfin, la question de la prise

## INTRODUCTION GENERALE

de décision a également été abordé sous le prisme de la biologie. À travers les approches complémentaires des neurosciences, de l'éthologie et de l'écologie, les biologistes ont également cherché à mettre en évidence les mécanismes gouvernant la prise de décision du vivant (Bossaerts and Murawski, 2015; Dechaume-Moncharmont, 2014; McNamara and Houston, 1980). Ces différents points de vue sur l'origine et les mécanismes des processus de décision offrent des perspectives intéressantes pour mieux appréhender cette question à la fois multi- et pluridisciplinaire. Bien que dans la suite de cette thèse je vais me consacrer principalement à la prise de décision du point de vue d'un écologue comportemental, il me paraît essentiel de conserver en tête que ce n'est qu'une manière incomplète parmi d'autres de démêler l'écheveau complexe de ce qu'est réellement la prise de décision.

### 1.3 Émergence et développement du champ disciplinaire de la théorie de la décision

Une mise en perspective historique peut aider à mieux comprendre la question de la prise de décision. Bien qu'il s'agisse d'une question ancienne, qui déjà affleure dans les écrits des philosophes grecs (Peterson, 2017), il a fallu attendre le XVII<sup>e</sup> siècle pour qu'elle ne soit réellement abordée en tant que telle et que ne soient posés les prémices de la théorie de la décision. Dans les correspondances initiées en 1654 entre Pierre de Fermat et Blaise Pascal, on retrouve ainsi l'émergence du concept mathématique de probabilité, concept essentiel pour penser les problèmes de prise de décision face à une issue incertaine (Todhunter, 1865). Jusque-là, le probabilisme ne faisait référence qu'à un système moral pour émettre un jugement développé à la suite du synode de Constance (von Collani,

2004a). Fermat et Pascal arrivèrent à ces considérations alors qu'ils cherchaient à résoudre des problèmes de répartition de gains entre deux participants à un jeu d'argent (le problème du chevalier de Méré) interrompu avant la fin de la manière la plus équitable possible (Mao, 2023). La découverte de leurs correspondances par Christian Huygens (Martin and Roux, 2016) le mena à publier trois ans plus tard, en 1657, le livre fondateur dans le domaine des probabilités *De ratiociniis in ludo aleæ* (Du calcul dans les jeux de hasard) (Huygens, 1657). C'est notamment dans cet ouvrage qu'il formule pour la première fois la notion d'espérance mathématique, c'est-à-dire la moyenne des valeurs obtenues si l'on répète un nombre infini de fois la même expérience aléatoire. Huygens propose alors comme règle de décision pour un agent doué de raison de toujours chercher à maximiser l'espérance de ces gains sur le long terme.

Si au premier abord cette règle de décision paraît sensée, elle peut cependant faire l'objet de différents paradoxes. Le plus fameux d'entre eux a été relevé en 1713 par Nicolas Bernoulli à la suite de discussions avec le mathématicien Pierre Rémond de Montmort à propos des stratégies possibles aux jeux de cartes du Coucou (Dechaume-Moncharmont, 2014; Mao, 2023). Connus sous le nom de paradoxe de Saint Pétersbourg, celui-ci consiste en un jeu où l'on lance une pièce jusqu'à obtenir une face. Le gain est fixe si on obtient face au premier lancer, et à chaque nouveau lancer les gains du joueur sont multipliés par deux. Il peut être aisément démontré que l'espérance des gains d'un tel jeu tend alors vers l'infini. Selon le principe établi à la suite des travaux de Pascal et Fermat, on devrait donc s'attendre à ce qu'un joueur soit prêt à prendre la décision de miser toute sa fortune. Cependant, il paraît évident qu'intuitivement aucun joueur ne serait prêt à proposer pareille mise. Des solutions similaires à ce paradoxe ont été proposées par Gabriel

## INTRODUCTION GENERALE

Cramer en 1728, puis par Daniel Bernoulli en 1737 (Dechaume-Moncharmont, 2014; Mao, 2023). Leur argument consiste à considérer que la valeur morale de l'argent, c'est à dire son utilité, ne croit pas linéairement avec sa valeur absolue. On s'attend ainsi à ce que les gains marginaux soient décroissants dans le cas de l'utilité d'une somme d'argent. Plutôt que de chercher à maximiser l'espérance des gains absolue sur le long terme (soit l'espérance mathématique), les décisions devraient donc être prise en cherchant à maximiser l'espérance de l'utilité sur le long terme (soit l'espérance morale).

Il faut par la suite attendre presque deux siècles et le début du XX<sup>e</sup> siècle pour voir l'arrivée de nouvelles avancées décisives en théorie de la décision. À la croisée des chemins entre philosophie et mathématiques, les chercheurs de l'époque ont cherché à caractériser les axiomes nécessaires pour penser le principe d'une prise de décision rationnelle. Si la question a été abordée par Franck Ramsey dès 1926 (Peterson, 2017), c'est bien le travail de John von Neumann et Oskar Morgenstern qui a marqué une avancée majeure en théorie de la décision. Dans la seconde édition de leur ouvrage *Theory of Games and Economic Behavior* (Théorie des jeux et comportements économiques) publié en 1947 (Von Neumann and Morgenstern, 1947), ils proposent une théorie axiomatique de la décision qui reposent sur quatre axiomes différents (qui peuvent être parfois regroupés en trois): (1) L'axiome de comparabilité qui stipule qu'un individu est capable de comparer deux options  $A$  et  $B$ : soit il préfère  $A$  à  $B$ , soit il préfère  $B$  à  $A$ , soit les deux options lui apparaissent comme équivalentes ; (2) l'axiome de transitivité, qui stipule que les préférences exprimées sont transitives : si l'on préfère  $A$  à  $B$  et  $B$  à  $C$ , alors on préfère  $A$  à  $C$  ; (3) l'axiome de continuité, selon lequel il est toujours possible de rendre une combinaison linéaire d'une très bonne et d'une très mauvaise options équivalente à une

option de valeur intermédiaire ; (4) l'axiome d'indépendance des alternatives non pertinentes, selon lequel l'ajout d'une nouvelle alternative  $C$  n'affecte pas une préférence préalable de  $A$  par rapport à  $B$ . Le respect de ces quatre axiomes permet alors de démontrer le théorème de l'utilité espérée selon lequel il existe une fonction continue d'utilité espérée  $u$  qui, à une option  $A$ , associe la valeur  $u(A)$ . Pour un individu rationnel, l'option  $A$  est alors préférée à l'option  $B$  si et seulement si  $u(A) > u(B)$ . Ainsi, une décision rationnelle doit toujours chercher à maximiser l'utilité espérée.

#### 1.4 Modèles normatif et descriptif : deux approches complémentaires pour penser les problèmes liés à la prise de décision

Cette avancée majeure en théorie de la décision a ainsi posé un cadre conceptuel essentiel pour penser les problèmes de prise de décision. Cela a ouvert la voie pour construire des modèles normatifs de la prise de décision, comme le développement de la théorie des jeux. Les modèles normatifs consistent à prédire théoriquement les décisions que devrait prendre un agent purement rationnel (Peterson, 2017). On les oppose classiquement aux modèles descriptifs, qui cherchent à comprendre les mécanismes qui gouvernent la prise de décision d'un individu, que celui-ci soit rationnel ou non (Peterson, 2017). Pour mieux comprendre ces deux approches complémentaires, on peut prendre l'exemple d'un animal qui, au cours d'une journée, doit constamment choisir entre se nourrir au risque d'être attaqué par un prédateur, ou bien rester dans un refuge sans manger. Dans le cas d'une approche normative, on cherchera à déterminer quelle est à chaque instant la meilleure stratégie pour cet animal en fonction de différents facteurs biologiques pertinents : par exemple son niveau de réserve, le risque de

## INTRODUCTION GENERALE

prédation, ou bien la durée restante avant que la nuit ne tombe. Dans le cas d'une approche descriptive, on ne cherchera pas à comparer les différentes stratégies possibles mais plutôt à déterminer les causes biologiques qui expliquent les décisions successives de l'animal que l'on observe empiriquement. Par exemple, on pourrait chercher s'il existe un seuil de réserves qui lorsqu'il est atteint déclenche la libération d'une hormone, provoquant alors une sensation de faim et donc favorisant la recherche de nourriture plutôt que l'évitement des prédateurs.

### 1.5 Prise de décision et étude du comportement animal

Ces deux approches normatives et descriptives se retrouvent à travers les différentes disciplines qui étudient le comportement animal. Au-delà de la simple description de l'histoire naturelle, l'étude du comportement animal s'est grandement développée et structurée au cours du XXème siècle, notamment sous l'impulsion de Karl von Frisch, Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen (Stuhrmann, 2022). Leurs travaux leur ont par la suite valu le prix Nobel de physiologie ou médecine en 1973. On retient notamment la distinction des quatre questions fondamentales posées par Tinbergen pour étudier le comportement animal (Tinbergen, 1963): (1) la causalité immédiate, c'est-à-dire les mécanismes physiologiques sous-jacent à un comportement donné ; (2) l'ontogénèse, c'est-à-dire comment un comportement se met en place au cours du développement d'un individu ; (3) la fonction de ce comportement, son intérêt adaptatif au cours la vie de l'animal ; et (4) la phylogénèse, c'est-à-dire comment ce comportement s'est mis en place au cours de l'évolution. Les deux premières questions s'intéressent aux causes proximales du comportement. En cela, elles relèvent d'une approche descriptive

caractéristique de la discipline de l'éthologie. Celle-ci s'intéresse au comportement en tant que phénomène observable et à ses déterminants internes, sans juger de son éventuelle valeur adaptative (Bolduc, 2012; Stuhmann, 2022). À l'inverse, les deux dernières questions se concentrent sur les causes ultimes. Elles s'inscrivent dans une approche normative caractéristique de l'écologie comportementale. Cette discipline considère le comportement animal à la lumière de l'évolution (Bolduc, 2012; Krebs and Davies, 1978; Stuhmann, 2022). Elle affirme ainsi qu'il est façonné par la sélection naturelle et tend à maximiser la capacité des individus à engendrer une descendance viable. Cette capacité à contribuer aux générations suivantes est généralement désignée par la notion de *fitness* (Dechaume-Moncharmont, 2024; Orr, 2009). Le cadre théorique offert par la discipline de l'écologie comportementale permet de construire des modèles théoriques capables de prédire les stratégies que l'on s'attend à voir évoluer dans un contexte écologique donné. En cela, les travaux en théorie de la décision ont apporté un cadre conceptuel fondamental à l'écologie comportementale (Dechaume-Moncharmont, 2024; Maynard Smith, 1982). En définitive, là où l'éthologie décrit le « comment » du comportement, en détaillant ses bases biologiques et son développement, l'écologie comportementale interroge le « pourquoi », en évaluant si un comportement est adaptatif et en cherchant à prédire ce que ferait un animal rationnel soumis à des contraintes écologiques données. Bien que ces deux disciplines soient complémentaires, leurs approches sont fondamentalement différentes. Mon objectif étant d'étudier la prise de décision dans un cadre évolutif, ma thèse aborde donc naturellement ces questions principalement sous le prisme de l'écologie comportementale.

## INTRODUCTION GENERALE

L'histoire de la théorie de la décision est entremêlée avec celle la théorie des probabilités (Mao, 2023; von Collani, 2004a). Cela s'explique par le fait que prendre une décision est étroitement lié au concept de probabilité à travers la notion d'incertitude. Exposé à une totale incertitude, un individu n'a d'autres possibilités que de choisir une option au hasard, ce qui revient alors à ne pas prendre de décision. La question de la prise de décision s'avère en réalité indissociable de la notion d'information, que nous allons désormais aborder.

## **2. L'information en écologie : une ressource clé pour pouvoir prendre des décisions**

Prendre une décision suppose de pouvoir comparer les différentes options disponibles. Cette comparaison n'est cependant possible qu'à la condition d'être informé à propos de ces options. Sans information, le seul choix possible est un choix purement aléatoire, et il n'y a donc pas réellement de décision. Il apparaît ainsi clairement qu'un paramètre clé dans la prise de décision est l'information disponible pour celui qui doit décider. Pour un animal, la question de l'accessibilité de cette information dans son environnement et celle de son utilisation potentielle sont donc centrales dans le processus de prise de décision.

## 2.1 Deux approches différentes pour définir la notion d'information : l'information syntactique et l'information fonctionnelle

La question de l'information en biologie est à ce point fondamentale qu'elle est parfois considérée comme étant la propriété centrale des systèmes biologiques (Dall et al., 2010). Définir clairement le sens que l'on donne à l'information en biologie a ainsi fait l'objet de nombreuses propositions (Bergman and Beehner, 2023; Dall et al., 2005; Jablonka, 2002; Maynard Smith, 2000; Wagner and Danchin, 2010). En s'inspirant des travaux en théorie de l'information mené notamment par Claude Shannon et Warren Weaver dans les années 1940, on peut définir l'information en l'associant à une valeur numérique que l'on nomme entropie (Shannon and Weaver, 1949). Plus il est aisé de prédire l'état d'un système à partir d'une source d'information donnée, plus la valeur de l'entropie de cette source est faible et plus grande est la quantité d'information délivrée. Tout élément qui tend à réduire l'incertitude d'un système est alors considéré comme étant de l'information (Danchin et al., 2004; Schmidt et al., 2010; Shannon and Weaver, 1949). À cette définition syntactique de l'information, on peut présenter un point de vue alternatif. Ainsi, une définition très large proposée par Eva Jablonka est qu'un élément devient source d'information dès lors qu'un individu récepteur, capable d'interprétation, peut réagir à cet élément et à ses variations de manière fonctionnelle (Jablonka, 2002). Cela permet d'englober toutes sortes de source potentielles d'information, qu'il s'agisse de simples indices environnementaux ou bien de signaux biologiques soumis à l'évolution. Cette définition est fonctionnelle : on ne peut parler d'information qu'à la condition que cela implique un changement dans l'état du receveur de manière fonctionnelle (Dall et al., 2005; Jablonka, 2002; Schmidt et al., 2010). Dit autrement,

## INTRODUCTION GENERALE

l'information ne prend réellement sens qu'à travers les conséquences qu'elle déclenche. Autrement dit, la définition syntactique propose une définition large de ce qui peut être considéré comme de l'information, en visant à quantifier la structure et la complexité de l'information. La définition fonctionnelle quant à elle propose une définition plus restreinte de la notion d'information, cherchant à évaluer les effets fonctionnels de l'information sur le comportement de celui qui la reçoit. Dans une perspective d'étude de la prise de décision en écologie comportementale, c'est avant tout l'approche fonctionnelle qui va nous intéresser par la suite.

### 2.2 La diversité des sources d'information potentielles

En biologie, les sources d'informations sur lesquelles peuvent s'appuyer les organismes pour prendre leurs décisions sont très variées. Il est important de dresser une typologie générale de ces différentes sources d'informations, car elles sont souvent décrites de manière confuse et ambiguë dans la littérature (Wagner and Danchin, 2010). Il faut tout d'abord distinguer les sources d'information que l'on peut détecter ou non par le biais de structures sensorielles, qu'ils s'agissent d'organes spécialisés ou bien de simples récepteurs cellulaires. L'information non détectable par des structures sensorielles est acquise passivement par les organismes qui l'héritent de la génération précédente (Wagner and Danchin, 2010). Cela inclut l'information génétique contenu dans la séquence d'ADN des organismes, de même que l'information épigénétique (Kappeler and Meaney, 2010; Maynard Smith, 2000). On peut également y inclure les effets parentaux impliqués dans le développement (Badyaev and Uller, 2009; Kappeler and Meaney, 2010; Uller, 2008) ainsi que l'héritage d'habitats transmis par les générations

précédentes (Davis and Stamps, 2004; Odling-Smee et al., 1996; Wolf et al., 1998). Alternativement, l'information détectable par des structures sensorielles regroupe l'ensemble des éléments que les organismes perçoivent activement et qui peuvent influencer la précision avec laquelle ils évaluent leur environnement (Wagner and Danchin, 2010). L'information détectable regroupe à la fois l'information non sociale et sociale. L'information non sociale au sens stricte relève des indices abiotiques, comme la position des étoiles ou le champ magnétique qui informent les oiseaux migrateurs sur leur position (Grocott, 2003). L'information sociale est quant à elle extraite des interactions avec d'autres organismes ou de leur simple observation, comme la coloration d'un mâle guppy peut informer les femelles sur sa qualité phénotypique (Houde, 1987). Certaines sources d'information sociales peuvent s'avérer relever de l'information privée lorsqu'elle ne sont accessible qu'à un seul individu (Dall et al., 2005; Wagner and Danchin, 2010). En revanche, toutes sources d'information non sociale et certaines sources d'information sociale, comme les cris de harcèlement des prédateurs (Altmann, 1956), peuvent être accessibles à n'importe quel individu présent dans l'environnement. On parle alors d'information vicariante (Dall et al., 2005; Danchin et al., 2004; Valone, 1989). Celle-ci comprend l'information sociale transmise passivement et involontairement, qui regroupe les indices sociaux perceptibles par un individu mais qui ne sont pas émis à sa destination, ainsi que l'information contenue dans les signaux sociaux qui regroupent tous les traits ou comportements permettant une transmission active de l'information et qui sont façonné au cours de l'évolution par le biais de la sélection naturelle ou sexuelle (Dall et al., 2005; Otte, 1974; Wagner and Danchin, 2010).

### 2.3 Usage de l'information et gains associés pour la prise de décision

Les différentes sources d'informations ont mené à l'évolution de différents systèmes permettant de collecter et d'analyser l'information disponible. Les moyens d'acquisition de l'information ainsi que les mécanismes qui permettent son traitement nous intéresserons peu pour la suite. Ils relèvent principalement du domaine de l'éthologie et des sciences cognitives, à travers des approches qui mêlent neuroscience et écologie sensorielle (Bergman and Beehner, 2023). En revanche, il est intéressant de comprendre comment est par la suite utilisée l'information pour la prise de décision et quelles sont les limites auxquelles font face les individus. Plusieurs études se sont attachées à évaluer le gain qu'un individu peut avoir à acquérir plus d'information. Une approche possible pour étudier cette question est de se placer dans le cadre de la théorie statistique de la décision (Dall et al., 2005; Trommershäuser et al., 2008). Celle-ci cherche à prédire la meilleure décision possible dans des conditions incertaines à partir des connaissances préalables sur l'environnement, associée aux nouvelles informations dernièrement acquises. Elle consiste en l'évaluation des différentes actions possibles pour un organisme, en intégrant les probabilités des événements futurs et les gains ou pertes en *fitness* associés à chaque décision. Cette approche ne vise nullement à décrire les mécanismes sous-jacents à la prise de décision, mais plutôt à estimer à quel point l'information disponible pour un individu peut lui être profitable pour prendre ses décisions (Dall et al., 2005). C'est une approche normative qui permet de considérer ce qu'on pourrait considérer comme la référence idéale de l'usage de l'information. Cela permet par la suite de comparer les gains de *fitness* maximaux associé à un niveau d'information donné par rapport aux performances réelles des individus ayant accès à cette information. Une autre manière d'aborder la question, similaire dans son approche,

consiste à recourir au concept d'entropie défini par la théorie de l'information (Shannon and Weaver, 1949), non pas pour définir ce qui est ou non une information mais pour estimer les gains en *fitness* associés à une information donnée (Donaldson-Matasci et al., 2010). D'une manière générale, ces différentes approches se fondent sur le présupposé que, toutes choses égales par ailleurs, acquérir plus d'information augmente nécessairement la *fitness* d'un individu et l'information est donc généralement assimilée à une ressource écologique. Ces idées sont largement partagées, que soit explicitement (McNamara and Dall, 2010) ou implicitement (Bergman and Beehner, 2023; Dall et al., 2005; Schmidt et al., 2010), par les auteurs en écologie comportementale. Cependant, nous allons voir par la suite que collecter davantage d'information présente différents coûts pouvant altérer les gains en *fitness* associés à une meilleure connaissance de son environnement.

## 2.4 Contraintes et limites à l'acquisition, le traitement et l'usage de l'information

Un organisme qui cherche à acquérir de l'information fait face à de multiples contraintes qui peuvent altérer les gains en *fitness* associés à des décisions plus pertinentes (McNamara and Dall, 2010; Schneeberger and Taborsky, 2020). La première d'entre elles est la nécessité de développer des structures permettant non seulement d'acquérir cette information, mais également de pouvoir la traiter voire la stocker. Cela contraint le développement et la croissance des organismes. On peut prendre l'exemple de l'être humain, dont la croissance particulièrement lente est en partie expliquée par les coûts métaboliques élevés dus au développement du cerveau (Kuzawa et al., 2014). Il a été

## INTRODUCTION GENERALE

également mis en évidence des coûts en terme de *fitness* au développement de capacités d'apprentissage chez la drosophile (Mery and Kawecki, 2003).

De manière générale, acquérir de l'information implique de consommer des ressources, qui ne peuvent donc pas être allouées à d'autres tâches concurrentes. L'étude de ces contraintes relève de la discipline de l'écologie cognitive (Dukas and Ratcliffe, 2009). Les ressources consommées peuvent être de natures différentes. Premièrement, au-delà des besoins énergétiques liés au développement de structures biologiques dédiées, il existe des besoins énergétiques liés aux processus d'acquisition, de mémorisation et de traitement de l'information (Dukas, 1999). Le fonctionnement neuronal en tant que représente un coût énergétique important (Laughlin, 2001), ce qui représente un frein important à l'accumulation d'information pour un individu (Bernays, 2001; Laughlin and Mendl, 2004). Par ailleurs, acquérir de l'information est non seulement coûteux en ressource énergétique mais également en temps. Le temps associé à la prise d'information est du temps qui ne peut pas être alloué à d'autres tâches essentielles à la survie, la croissance ou la reproduction d'un organisme (Dunbar et al., 2009). Cela peut notamment se traduire en termes de coût d'opportunité, comme observé dans le contexte de choix du partenaire. En effet, consacrer davantage de temps à collecter et analyser des informations sur la qualité des partenaires potentiels augmente le risque que de nombreux partenaires disponibles forment des couples entre-temps, réduisant ainsi considérablement les options restantes (Dechaume-Moncharmont et al., 2016). Enfin, au-delà des ressources en temps et en énergie, l'information consomme également les ressources en attention d'un individu (Dukas, 2002; Simon, 1967). Dans un monde riche en information de pertinence inégale, un individu ne peut allouer son

attention à l'ensemble des sources d'information disponibles. Les contraintes associées à ces trois types de ressources illustrent les limites qui existent à l'accumulation d'information.

Au-delà des limites liées à l'allocation de ressources nécessaires pour collecter de l'information, on peut également considérer une contrainte supplémentaire. En effet, pour acquérir davantage d'information, il est généralement nécessaire de prendre le risque de s'exposer davantage (Lazarus and Symonds, 1992; Treisman, 1975). Cela a pour conséquence de potentiellement révéler sa présence à d'éventuelles proies ou d'éventuels prédateurs (Aben et al., 2018; Camp et al., 2012). Cette contrainte est inévitable, et émerge de l'action de collecte d'information en elle-même. Cette problématique fera l'objet d'une réflexion approfondie au sein du chapitre 3 dans le contexte des interactions entre proie et prédateurs.

En définitive, l'acquisition et le traitement de l'information permet de réduire l'incertitude à laquelle font face les individus. Elle oriente leur prise de décision en les renseignant sur les coûts et les bénéfices associés aux options parmi lesquelles ils doivent choisir. Cette information révèle généralement que retenir une option se fait au détriment immédiat des autres options disponibles. Les individus font alors face à un compromis, un concept central dans l'étude de la prise de décision, qui va désormais faire l'objet de notre attention.

### 3. La prise de décision face aux compromis

#### 3.1 Les compromis émergent des contraintes auxquelles sont soumis les organismes

Obtenir davantage d'information à propos des options disponibles ne permet pas nécessairement de trancher de manière évidente en faveur de l'une d'entre elles. Si l'information est essentielle pour éclairer la prise de décision, il demeure important d'étudier les contraintes qui relient les différentes options entre elles, afin de déterminer quelle option sélectionner. Ces contraintes limitent l'espace des possibles que peuvent explorer l'évolution ou le comportement des individus (Garland Jr. et al., 2022; Taylor and Thomas, 2014). En l'absence de toutes contraintes, un individu serait capable d'optimiser simultanément l'ensemble de ses traits sans être confronté au moindre compromis, une aberration évolutive fictive parfois nommée démon darwinien (de Mazancourt and Dieckmann, 2004). En conséquences, les organismes font généralement face à des compromis (ou *trade-off*) lorsqu'ils prennent des décisions, c'est-à-dire à devoir choisir entre plusieurs options dont l'investissement accru dans l'une se fait nécessairement au détriment des autres (Garland Jr. et al., 2022; Garland, 2014). Les compromis constituent un aspect fondamental de tout système ayant une visée fonctionnelle, que l'on considère des entités biologiques aussi bien que des entités numériques (Del Giudice and Crespi, 2018; Shaddy et al., 2021). Dans un cadre évolutif, on s'attend par ailleurs à ce que l'investissement dans une option soit associé à un gain en *fitness* (Roff and Fairbairn, 2007; Stearns, 1989). Résoudre un compromis de manière optimale est donc une question cruciale dans une perspective évolutive. Il est important de noter qu'un

compromis ne résume pas à une simple corrélation négative qui relie deux options. Parler de compromis suppose l'existence de liens fonctionnels entre les options considérées qui justifient cette corrélation (Roff and Fairbairn, 2007). Ces liens fonctionnels émergent directement des contraintes qui encadrent l'évolution des phénotypes (Acerenza, 2016; Garland Jr. et al., 2022).

### 3.2 Diversité des compromis entre plusieurs traits ou tâches différents

Les organismes sont soumis à des contraintes variées, qu'elles soient génétiques, physiologique, mécaniques, cognitives ou écologiques, qui limitent le spectre des phénotypes possibles (Garland Jr. et al., 2022). Ces contraintes sont à l'origine de compromis lorsqu'il est nécessaire de concilier plusieurs tâches ou traits à la fois. On peut distinguer différents types de compromis en fonction du type de contraintes qui en sont à l'origine.

#### 3.2.1 *Des compromis dont la résolution est médiée par le seul biais de la sélection sans requérir de prise de décision active des individus*

Certains compromis évolutifs peuvent être résolus sans faire intervenir un processus actif de décision de l'organisme en tant que tel (Acerenza, 2016; Garland Jr. et al., 2022). Dans certains cas, la décision de sélectionner telle ou telle options peut résulter directement de l'effet de la sélection naturelle, sans requérir l'usage d'un quelconque système de traitement de l'information. Cela s'observe notamment dans le cas de compromis ayant lieu à une échelle subcellulaire. C'est notamment le cas des compromis gouvernés par des contraintes liées à la pléiotropie antagoniste (Austad and

## INTRODUCTION GENERALE

Hoffman, 2018; Garland Jr. et al., 2022; Rose, 1982). Cela se traduit par l'expression d'un seul allèle qui peut avoir des effets antagonistes sur la *fitness* de l'organisme qui le porte. Un exemple classique est celui d'allèles favorisant une reproduction précoce tout en accélérant le vieillissement de l'organisme (Austad and Hoffman, 2018). Il y a alors un compromis évolutif entre reproduction et survie. Ce genre de compromis s'observe à une échelle biologique de l'ordre des processus biochimiques cellulaires. On retrouve un mécanisme de résolution de compromis similaire lorsque plusieurs voies biochimiques ou physiologiques sont partagées entre plusieurs fonctions (Finch and Rose, 1995; Garland Jr. et al., 2022; Hau and Wingfield, 2011). On observe par exemple une telle situation dans les fonctions qui font intervenir la testostérone (Hau and Wingfield, 2011). Cette hormone stimule le développement des caractères sexuels secondaires chez les mâles, tout en ayant des effets délétères sur leur immunité, ce qui a conduit à la formulation de la théorie du handicap d'immunocompétence (Folstad and Karter, 1992). Ces deux mécanismes à l'origine de compromis sont bien soumis à la sélection naturelle, mais ne relèvent pas d'une prise de décision active de l'individu (Acerenza, 2016; Garland Jr. et al., 2022). Contrairement aux compromis que nous aborderons par la suite, ils présentent donc un intérêt limité dans une perspective axée sur l'étude de la prise de décision en écologie comportementale.

### *3.2.2 Des compromis relevant de causes proximales et dont la résolution est médiée par une prise de décision active des individus*

Des contraintes fonctionnelles peuvent également mener à l'émergence de compromis évolutifs, lorsqu'une meilleure performance dans une tâche donnée altère la performance dans une autre tâche (Garland Jr. et al., 2022; Holzman et al., 2011; Shoval

et al., 2012). Si on peut retrouver ce genre de compromis à une échelle physiologique, cela peut également être directement lié aux décisions activement prises par les organismes. Ainsi, accumuler des réserves permet aux individus de subvenir à leurs besoins nutritionnels durant les périodes coûteuses en énergie comme la période hivernale. Cependant, il a été mis en évidence que le surplus de masse associé à ces réserves induit une moindre performance de fuite à l'approche d'un prédateur, et donc une plus faible probabilité de survie (Metcalf and Ure, 1995). Il y a donc nécessité d'une prise de décision active par les individus pour ajuster leur comportement au mieux dans une telle situation. Des contraintes d'allocations peuvent également être à l'origine de compromis (Dukas, 2002; Dunbar et al., 2009; Garland Jr. et al., 2022; Higginson et al., 2012), comme évoqué préalablement en lien avec la prise d'information. De telles contraintes se traduisent par une borne supérieure qui limite l'accumulation d'une ressource écologique donnée. Cela peut concerner les réserves énergétiques (Higginson et al., 2012), le temps (Dunbar et al., 2009) ou bien encore l'attention (Dukas, 2002). De telles limites imposent donc de diviser l'investissement relatifs dans chacune des tâches qui requiert le type de ressource en question. Dans le cas de tâches obligatoires et mutuellement exclusives, le temps est une ressource limitante (Dunbar et al., 2009). Si l'on considère l'exemple de l'incubation des œufs et de la quête de nourriture pour un oiseau assurant seul les soins parentaux, il y a aura donc une décision à prendre quant à la fréquence d'alternance entre ces deux tâches (Tulp and Schekkerman, 2006). Les deux types de compromis décrits dans ce paragraphe relèvent de causes proximales, les contraintes impliquées étant des contraintes internes à l'organisme. Par la suite, nous allons nous intéresser aux compromis associés à des causes ultimes.

## INTRODUCTION GENERALE

### 3.2.3 *Des compromis relevant de causes ultimes et dont la résolution est médiée par une prise de décision active des individus*

On peut observer divers compromis relevant de causes ultimes, reposant sur des contraintes liées aux conditions écologiques auxquels sont exposés les individus ou bien aux régimes de sélection auxquels ils sont soumis. En premier lieu, on retrouve ainsi les contraintes liées aux conditions écologiques du milieu de vie (Garland Jr. et al., 2022). Ces conditions écologiques regroupent différents facteurs, comme la disponibilité des ressources dans le milieu ou le risque de prédation. De plus, ces facteurs peuvent varier au cours du temps de façon plus ou moins prédictible (Fawcett et al., 2014). Par exemple, on s'attend à ce que les stratégies permettant de gérer de manière optimale le compromis entre quête de nourriture et évitement des prédateurs soient modulées en fonction des variations de l'environnement en termes de risque de prédation et de disponibilité en ressource (Higginson et al., 2012; Lima and Bednekoff, 1999). Des contraintes peuvent également émerger lorsque les individus sont soumis à la fois à la sélection naturelle et à la sélection sexuelle (Garland Jr. et al., 2022). Il est fréquent que ces deux régimes de sélection puissent affecter de manière opposées les traits et les décisions suivies par les organismes. Cette sélection peut s'appliquer à l'échelle de traits physiologiques mais également de traits comportementaux. Par exemple, dans le cas d'espèces où la reproduction repose sur des systèmes de leks, les individus font face à des compromis entre survie et reproduction (Gibson and Bachman, 1992; Hughes et al., 2012; Lima and Dill, 1990). Afin de pouvoir se reproduire, il est nécessaire de rejoindre un lek ce qui a pour effet d'augmenter son exposition à d'éventuels prédateurs. Plus généralement, ce compromis est au cœur du processus d'emballement (*runaway process*) de Fisher-Lande-Kirkpatrick (Fisher, 1958; Kirkpatrick, 1982; Lande, 1980).

### 3.3 Diversité des compromis rencontrés dans la réalisation d'une tâche unique

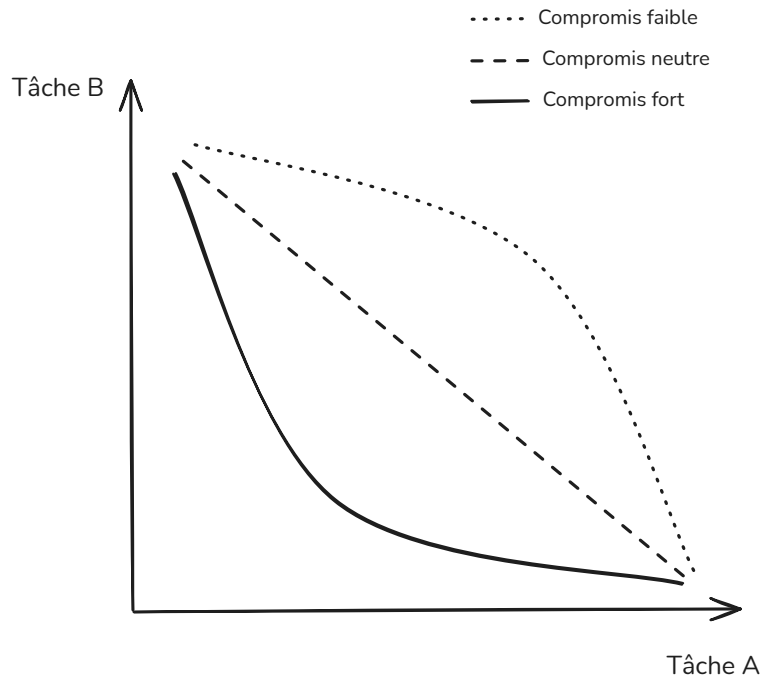
De manière générale, il apparaît que les contraintes évolutives auxquelles font face les organismes au cours de leur vie sont à l'origine de divers types de compromis. Nous avons jusqu'ici illustré comment ces contraintes structuraient les relations fonctionnelles entre plusieurs traits ou tâches différentes. Il est intéressant de noter que même lorsqu'on ne considère qu'une seule et même tâche, on peut voir émerger des compromis (Del Giudice and Crespi, 2018). On peut prendre l'exemple d'un insecte pollinisateur dont la seule tâche est de chercher une fleur. Celui-ci est confronté à un compromis entre sélectionner rapidement les fleurs où s'alimenter, ou bien prendre le temps de sélectionner uniquement les espèces de fleurs qui lui conviennent le mieux (Chittka et al., 2003). Il s'agit d'un cas classique du compromis entre vitesse et précision (Chittka et al., 2009; Trimmer et al., 2008). Cela revient à être plutôt efficace (*ie.* rapide) ou plutôt performant (*ie.* précis) dans son choix de fleur (Del Giudice and Crespi, 2018). Au-delà des notions d'efficacité et de performance, on peut également envisager les notions de robustesse et de flexibilité dans la réalisation d'une seule et même tâche. Ce sont les contraintes qui relient ces quatre propriétés clés (la performance, l'efficacité, la robustesse et la flexibilité) qui sont à l'origine des compromis rencontrés dans la réalisation d'une tâche unique (Del Giudice and Crespi, 2018). Ces quatre propriétés sont complémentaires les unes des autres, mais ne peuvent pas être toutes satisfaites à la fois. La performance correspond à la capacité à produire le résultat attendu (Del Giudice and Crespi, 2018). Cette propriété est uniquement focalisée sur l'objectif visé sans prendre en considération les coûts nécessaires pour l'atteindre. À l'inverse, l'efficacité

## INTRODUCTION GENERALE

correspond à la capacité de remplir la fonction prévue en utilisant un minimum de ressource (Del Giudice and Crespi, 2018). La robustesse désigne quant à elle la capacité à maintenir un niveau de performance satisfaisant malgré des perturbations (Del Giudice and Crespi, 2018). Cette propriété est particulièrement importante pour des organismes exposés à des environnements dont les variations sont imprédictibles. Enfin, la flexibilité correspond à la capacité à s'adapter à une grande diversité de conditions (Del Giudice and Crespi, 2018). À la différence de la robustesse qui assure la stabilité face aux perturbations, la flexibilité permet l'adaptation face à la nouveauté ou au changement. Les organismes doivent donc arbitrer entre ces différentes propriétés lorsqu'ils accomplissent une seule et même tâche.

### 3.4 Structure et forme des compromis selon les contraintes considérées

On observe ainsi que les compromis sont omniprésents dans la prise de décision. Comprendre comment s'articulent les décisions prises par les organismes en fonction des contraintes auxquelles ils sont exposés est fondamentale en écologie comportementale. Cela passe notamment par la construction de modèles théoriques à travers une approche normative de la prise de décision (Garland Jr. et al., 2022; Houston et al., 2024). On peut notamment illustrer l'intérêt de ces modèles en s'intéressant aux interprétations que l'on peut tirer de la forme géométrique d'un compromis (**Fig. 1**). Pour un compromis entre deux tâches différentes, celle-ci correspond à la courbe qui, à un investissement donné en une tâche, associe l'investissement maximal possible dans la seconde, à la manière d'un front de Pareto (Houston et al., 2024). Cette courbe représente alors la corrélation entre les deux tâches en fonction des contraintes sous-



**Figure 1 :** Forme géométrique d'un compromis entre deux tâches différentes. Un compromis se caractérise par une corrélation négative entre l'investissement dans chacune des deux tâches. Cette corrélation négative peut prendre différentes formes : (1) une forme linéaire (ligne tiretée) signifiant que l'investissement respectif dans chacune des deux tâches n'a pas d'importance, (2) une forme concave (ligne pointillée) signifiant qu'il est préférable d'investir dans les deux tâches à la fois (*weak trade-off*), ou (3) une forme convexe (ligne pleine) signifiant qu'il est préférable d'investir dans une seule tâche à la fois (*strong trade-off*).

## INTRODUCTION GENERALE

jaçentes. Dans le cas d'un compromis, cette courbe est nécessairement décroissante (Roff and Fairbairn, 2007). Sa forme géométrique peut cependant varier. On peut observer des courbes convexes ou concaves. Or, cette propriété mathématique abstraite permet de tirer des interprétations écologiques immédiates (de Mazancourt and Dieckmann, 2004; Levins, 1962). Ainsi, dans le cas où la courbe est convexe (strong trade-off), il peut être démontré que la stratégie optimale est d'investir uniquement dans une des deux tâches plutôt que d'investir partiellement dans chacune d'entre elles. La conclusion est inversée dans le cas d'une courbe concave (weak trade-off) : on s'attend à voir évoluer des stratégies qui investissent dans les deux tâches simultanément. Cela peut donc se traduire dans le cas d'une relation convexe par l'émergence de stratégies spécialistes (de Oliveira et al., 2018). À l'inverse, dans le cas d'une relation concave, c'est le développement de stratégies généralistes qui est favorisé (de Oliveira et al., 2018). On peut bien sûr élargir ce type de modèle à des compromis qui font intervenir plus que seulement deux tâches (Amado and Campos, 2019), mais ce modèle simple offre déjà une meilleure compréhension des mécanismes qui gouvernent l'évolution de la prise de décision face à un compromis.

### 3.5 L'intérêt d'un exemple biologique concret lorsqu'on s'intéresse à des considérations théoriques

Si les approches théorique et conceptuelles que j'ai présentées jusqu'alors sont de mon point de vue essentielles à notre compréhension du monde, elles possèdent toutefois des limites. Il convient en effet de reconnaître que ces abstractions comportent le risque de s'éloigner excessivement des réalités biologiques. Il me paraît ainsi important de

s'attacher à des problèmes biologiques concrets y compris lorsque l'on cherche à construire des modèles théoriques. Articuler approches empiriques et théoriques offre plusieurs avantages. Premièrement, cela permet de tester la validité des modèles théoriques et des hypothèses empiriques en les confrontant l'un à l'autre, évitant ainsi des dérives spéculatives sans fondements biologiques. Par ailleurs, il me semble que ces deux approches se nourrissent l'une l'autre. Des résultats empiriques inattendus stimulent la création de modèles théoriques, et inversement. Enfin, je suis convaincu que réfléchir à une question théorique dans un cadre biologique concret restreint est source de créativité. « Parce que la forme est contraignante, l'idée jaillit plus intense ! » écrit Charles Baudelaire (Baudelaire, 1973). La contrainte peut en effet être libératrice, et s'attacher à mener ses réflexions en partant d'une question biologique spécifique permet de concevoir des modèles théoriques ayant des conséquences larges mais que l'on n'aurait pas forcément développés en partant initialement d'un cadre plus abstrait. C'est dans cette perspective que la suite de ce manuscrit va désormais se focaliser sur l'évolution de la prise de décision dans le contexte écologique des soins parentaux.

#### **4. Les soins parentaux, un contexte écologique à l'origine de divers compromis**

Dans le cadre de cette thèse, j'ai cherché à aborder la question de l'évolution des stratégies optimales de réponses aux compromis à travers un contexte écologique précis. Il s'agit de celui des soins parentaux, qui présente plusieurs avantages pour développer une telle approche. Ce contexte écologique expose les parents à divers

## INTRODUCTION GENERALE

compromis, à la fois à une échelle de temps restreinte, celle de la reproduction actuelle, qu'à une échelle de temps plus large, en considérant également les reproductions futures. De plus, les décisions prises par les parents ont des conséquences immédiates sur leur valeur reproductive. Les soins parentaux font l'objet d'une vaste littérature (Clutton-Brock, 1991; Royle et al., 2012). Je ne vais pas chercher ici à en faire une description exhaustive, mais plutôt à illustrer en quoi ce contexte écologique est pertinent pour étudier la prise de décision face à un compromis.

### 4.1 Définition des soins parentaux et diversité des stratégies

On peut définir les soins parentaux comme étant toute forme d'investissement parental susceptible d'augmenter la *fitness* des jeunes (Royle et al., 2012). Cette définition propose une vision très large des soins parentaux, en y incluant par exemple la simple accumulation de réserve au sein de la cellule-œuf. Dans une perspective d'écologie comportementale, je propose de considérer ici une définition plus restreinte, qui prend en compte toute forme de comportement parental susceptible d'augmenter la *fitness* des jeunes (Royle et al., 2012, 2014). Les soins parentaux peuvent être apportés par chacun des deux parents. Leurs investissements respectifs peuvent varier du tout au tout en fonction des espèces considérées et des conditions environnementales. Ils peuvent être réduits au strict minimum, la seule décision étant le choix de la localisation de la ponte par la femelle. On trouve de tels cas chez des espèces ovipares de serpents et de lézards dont les œufs sont uniquement enterrés dans le substrat sans autre forme de soins post-ponte (Clutton-Brock, 1991). Dans d'autres cas, on peut observer des soins uniparentaux pour lesquels seule la femelle ou plus rarement le mâle s'occupe des

jeunes. Les chevreuils sont un exemple de soins uniparentaux femelles (Andersen et al., 2000), tandis que les phalaropes à bec étroit, une espèce d'oiseau limicole, présente des soins uniparentaux mâles (Owens, 2002). Il est également possible que les deux parents interviennent dans les soins des jeunes, soit de manière asymétrique (soins biparentaux partiels), soit de manière équitable (soins biparentaux égalitaires) (Long et al., 2022). C'est notamment le cas chez des espèces de cichlidés, comme le cichlidé zébré (Laubu et al., 2019). Enfin, on peut même retrouver des exemples de soins coopératifs, comme chez les mésanges à longue queue (Hatchwell, 1999), où des individus autres que les parents peuvent apporter des soins aux jeunes, un comportement dont l'origine est généralement expliquée par la sélection de parentèle (Hatchwell, 2009). De plus, ces comportements ne sont pas forcément figés pour une espèce donnée, et on peut observer des variations dans les soins parentaux apportés au sein de la même espèce, y compris au sein d'une même population (Reneerkens et al., 2014). Cette coexistence de stratégie biparentale et uniparentale peut également s'observer au cours de la vie d'un même individu. On parle dans ce cas de stratégie mixte, comme ce qui a été décrit dans le cas des bécasseaux sanderling (Etchart et al., 2025a; Moreau et al., 2018).

Cette variété dans les stratégies de soins parentaux révèle la diversité des contraintes auxquelles sont exposés les parents lorsqu'ils s'occupent de leurs jeunes. Ces différentes contraintes sont à l'origine de divers compromis, qui vont mener chacun des parents à ajuster ses décisions en fonction de son propre état, mais également en fonction de celui de leur partenaire et de celui de leurs jeunes.

### 4.2 Les contraintes liées aux soins parentaux à l'échelle d'une saison de reproduction

Les soins parentaux permettent notamment de protéger les jeunes vis-à-vis des prédateurs, d'assurer leur alimentation, ainsi que de leur assurer des conditions de développement proches de l'optimal en maîtrisant notamment la température et l'hygrométrie auxquelles ils sont exposés (Royle et al., 2014). Il s'agit d'une activité coûteuse pour les parents à plusieurs égards (Alonso-Alvarez and Velando, 2012). D'un point de vue non physiologique, les parents doivent tout d'abord allouer une partie de leurs temps à demeurer auprès des jeunes, réduisant le temps disponible pour d'autres tâches essentielles comme leur propre alimentation (Alonso-Alvarez and Velando, 2012). Cela les expose également à un risque de blessure (Trumbo, 2007), d'infection (Knowles et al., 2009) et de prédation (Reguera and Gomendio, 1999) accrus. Par ailleurs, on observe différentes conséquences sur le plan physiologique. Tout d'abord, il s'agit d'une activité coûteuse en énergie pour les parents (Alonso-Alvarez and Velando, 2012; Nord and Williams, 2015), en particulier dès lors que la température ambiante ne correspond pas strictement aux conditions de thermoneutralité de l'adulte (Thomson et al., 1998). Cette dépense supplémentaire d'énergie expose alors les parents à un stress physiologique et oxydatif (Alonso-Alvarez and Velando, 2012), le tout favorisant un phénomène d'immunosuppression pour les parents (French et al., 2007). Pour répondre à ces contraintes énergétique, l'adulte doit donc soit accumuler un grand nombre de réserve préalablement à la période dédiée aux soins parentaux (*capital breeding*), soit s'éloigner régulièrement de ces jeunes afin de s'alimenter (*income breeding*) (Stephens et al., 2009). Il doit donc faire face à un compromis entre assurer sa propre survie ou bien

celle de ses jeunes, ce qui revient à assurer le succès de sa reproduction. On peut alors étudier les décisions optimales qu'il doit prendre en fonction notamment de son propre état (ses réserves, sa condition corporelle), celui de ses jeunes (leur niveau de développement) ainsi que des conditions environnementales (température ambiante, risque de prédation) (Houston and McNamara, 1999; McNamara et al., 2012).

### 4.3 Les contraintes liées aux conflits parents - enfants

Par ailleurs, les espèces itéropares sont capable de se reproduire plusieurs fois au cours de leur vie (Lopes, 2018). Dans ce cas, le compromis entre survie et reproduction n'est plus aussi simple que présenté précédemment. En effet, survivre signifie alors pouvoir espérer de nouvelles opportunités de reproduction. L'adulte peut alors se permettre d'investir moins d'effort dans la reproduction actuelle afin d'assurer sa reproduction future. Cependant, une telle stratégie n'est pas dans l'intérêt immédiat de ses jeunes à qui il apporte des soins parentaux actuellement. Ce décalage entre intérêts de l'adulte et intérêts des jeunes est à l'origine de ce que l'on appelle les conflits parents-enfants (Trivers, 1974). Par exemple, de jeunes oisillons vont avoir tendance à quémander de la nourriture le plus bruyamment possible, signalant ainsi à leurs parents qu'il est urgent de les nourrir car leurs besoins énergétiques ne sont pas comblés (Kilner and Hinde, 2012). Le risque pour les parents de répondre systématiquement à pareilles demandes est de s'épuiser à nourrir leurs jeunes, qui n'auront de cesse de clamer leur faim apparente. De plus, leurs cris incessants risquent d'attirer les prédateurs, ce qui force également les parents à les nourrir fréquemment pour éviter la détection du nid (Tarwater et al., 2009). Ces exemples illustrent bien comment les soins parentaux, à travers les intérêts

## INTRODUCTION GENERALE

divergents entre parents et enfants, occasionnent des situations complexes pour lesquelles les décisions optimales des parents ne sont pas évidentes à déterminer.

### 4.4 Les contraintes liées aux conflits sexuels

On retrouve de manière similaire des intérêts conflictuels entre parents dans le cas où les deux adultes interviennent pour prendre soin des jeunes. Bien qu'ils poursuivent un objectif commun, assurer la survie et l'émancipation de leurs jeunes, chacun des deux parents a intérêt à minimiser son propre investissement tout en cherchant tout de même à maximiser ses propres gains en *fitness* (Houston et al., 2005; Lessells, 2012, 2006). De plus, il est à noter que les investissements préalables aux soins parentaux sont quasi systématiquement asymétriques, la femelle investissant davantage d'énergie que les mâles pour produire les jeunes, ce qui est d'autant plus propice à la mise en place de conflits entre les parents (Trivers, 1972). Cela peut se traduire par une répartition des efforts asymétrique entre les parents, l'un des deux diminuant son activité en comptant sur son partenaire pour compenser (Harrison et al., 2009; Lessells and McNamara, 2011). Cela peut même mener à la désertion d'un des deux parents, laissant son partenaire seul pour s'occuper des jeunes (Székely et al., 1996; Székely, 2014). Les modèles construits sur la base de la théorie des jeux permettent d'éclairer les décisions optimales à prendre dans de telles situations (Mcnamara et al., 2000). On peut ainsi s'attendre à voir évoluer des comportements de négociation voire de manipulation entre les parents permettant de stabiliser les systèmes de soins parentaux.

On peut donc aisément réaliser que les soins parentaux représentent un terrain fertile pour l'étude de la prise de décisions face aux compromis. C'est un contexte écologique qui met en jeu à la fois la survie des jeunes et des parents, ainsi que les éventuelles reproductions futures pour les adultes. Les interactions sociales entre parents et avec les jeunes sont sources d'intérêts conflictuels, menant vers l'évolution de règles de décision flexibles et de stratégies alternatives sous l'effet de la théorie des jeux. C'est un cadre de pensée très riche pour considérer l'évolution des règles de décisions, mais qui reste tout de même très conceptuel dans la présentation que j'en ai proposée. Toujours dans l'objectif de penser les problèmes théoriques d'évolution de la prise de décision en partant d'exemples biologiques concrets, nous allons désormais nous concentrer sur un système biologique particulier : les limicoles arctiques. Ce système présente l'intérêt majeur de combiner à la fois une grande diversité de stratégie de soins parentaux (Reynolds and Székely, 1997), ainsi que des conditions environnementales rudes exposant inévitablement les limicoles à différents compromis au cours de la saison de reproduction (Tulp, 2007).



**Figure 2 : Cryptisme des bécasseaux et de leur nid dans leur milieu de reproduction. (A)** Bécasseau minute (*Calidris minuta*) s'alimentant dans la toundra. **(B-D)** Nid de bécasseau variable (*Calidris alpina*) **(B)** en présence d'un adulte incubant les œufs, **(C)** en absence d'un parent incubant les œufs et **(D)** en présence des jeunes récemment éclos.

## 5. Les limicoles arctiques, un groupe idéal pour étudier les contraintes écologiques liées aux soins parentaux

L'étude des limicoles arctiques constitue un exemple particulièrement pertinent pour l'étude des soins parentaux. D'une part, les limicoles sont connus pour la diversité de leurs stratégies de soins parentaux (Reynolds and Székely, 1997). D'autre part, l'écosystème arctique dans lequel ils se reproduisent présente de fortes contraintes environnementales soulignant d'autant plus les compromis auxquels les limicoles doivent faire face lors de cette courte période (Tulp, 2007).

### 5.1 Le groupe des limicoles

Parmi les oiseaux, les limicoles désignent un assemblage d'échassiers principalement inféodés aux zones humides, tels les littoraux et les vasières, mais parfois également présents dans des habitats terrestres ouverts (Meyer, 2021; "Waders, Shorebirds, and Gulls (Aves, Charadriiformes)," 2005). Leur nom provient du latin *limus*, « limon », qui désigne le milieu dans lequel ils ont tendance à s'alimenter. Bien que de morphologie et de dimension variées, on les reconnaît facilement à la longueur de leurs pattes et de leurs becs, qui leur permettent de capturer des petits arthropodes enfouis à différentes profondeurs dans la vase ou le sable. Les limicoles regroupent 210 espèces appartenant à 14 familles différentes de l'ordre des Charadriiformes, mais sans pour autant correspondre à un unique groupe monophylétique (Meyer, 2021; Reynolds and Székely, 1997). Si l'on retrouve des membres de ce groupe sur toute la surface du globe, une part importante des espèces de limicoles est migratrice ("Waders, Shorebirds, and Gulls

## INTRODUCTION GENERALE

(Aves, Charadriiformes),” 2005). Ces espèces se reproduisent en été, généralement dans les zones arctiques ou subarctiques, avant de rejoindre par la suite leurs zones d’hivernage plus proches de l’équateur. Parmi ces espèces, nous allons nous concentrer sur le groupe issu du genre *Calidris*, c’est-à-dire les bécasseaux (Piersma et al., 1996). Ce sont des oiseaux de tailles très similaires, de l’ordre de 15cm à 25cm, et dont la masse oscille entre 20g et 100g environ. Ils se reproduisent principalement entre juin et août à proximité du cercle polaire arctique (Piersma et al., 1996). Les bécasseaux nichent dans des environnements ouverts de type toundra sèche ou humide. Ces habitats se caractérisent par une végétation rase et les bécasseaux disposent donc leur nid à même le sol. Il s’agit en général d’une simple cuvette qu’ils tapissent de végétaux secs et dans laquelle ils disposent leurs 3 ou 4 œufs (Piersma et al., 1996). En dépit des conditions météorologiques rudes auxquelles ils sont exposés, le microclimat à l’échelle du nid peut permettre de maintenir des conditions d’incubation relativement favorables (Tulp et al., 2012). Les œufs, de même que les parents, sont très cryptiques et donc très difficiles à repérer dans la végétation (**Fig. 2**), ce qui limite la détection du nid par les prédateurs tant que les adultes demeurent immobiles (Meyer et al., 2020).

### 5.2 L’écosystème arctique, un milieu de reproduction aux conditions environnementales contraignantes

L’écosystème arctique dans lequel niche les limicoles présente plusieurs spécificités. Tout d’abord, il se caractérise par une faible redondance spécifique et peu de niveaux trophiques différents (Wirta et al., 2015). Cela permet une description quasi exhaustive des relations trophiques entre les différentes espèces qui le composent. Cela nous offre

ainsi une compréhension fine des différents facteurs biotiques capable d'affecter l'évolution des soins parentaux des limicoles dans cet écosystème. Par ailleurs, il s'agit d'un écosystème dont les conditions abiotiques sont atypiques. Durant leur période de reproduction, les limicoles sont exposés à une durée du jour prolongée caractéristique de l'été arctique. Ils sont également exposés à des conditions météorologiques particulièrement rudes : le couvert nival peut s'avérer tardif (Meltofte et al., 2008; Meyer, 2021); le vent et les précipitations sont généralement importants (Meyer, 2021; Tulp and Schekkerman, 2006); les températures estivales sont régulièrement basses, et des écarts importants de températures au cours d'une même journée sont fréquents (Tulp, 2007);. Ces conditions sont d'autant plus rudes pour les limicoles que les adultes tout juste arrivés de retours de migrations possèdent généralement des réserves énergétiques faibles (Klaassen et al., 2001).

Les raisons qui les poussent cependant à migrer pour venir incuber leurs œufs dans les contrées arctiques sont triples. La première d'entre elles peut sembler contre-intuitive : il s'agit de la forte disponibilité en nourriture (Schekkerman et al., 2003). En effet, le cycle de vie des arthropodes dont se nourrissent les limicoles est fortement contraint par les conditions météorologiques de l'environnement arctique (Danks, 2004, 1999). Le laps de temps propice à leur activité est très faible dans l'année, ce qui résulte en l'émergence synchronisée d'un grand nombre d'espèces d'arthropodes. Ce pic d'abondance est généralement synchrone avec la période d'éclosion des œufs, ce qui représente une aubaine pour les limicoles qui doivent alimenter leurs jeunes après l'éclosion (Meyer, 2021). La seconde raison est liée à la faible présence de parasites en Arctique comparativement à ce qui peut être rencontré à plus faible latitude (Alerstam et al., 2003). Enfin, la dernière raison proposée pour expliquer ces migrations est la faible

## INTRODUCTION GENERALE

densité de prédateurs, encore une fois comparativement à ce qu'on peut observer à plus faible latitude (Gilg and Yoccoz, 2010).

Il est cependant à noter que la prédation demeure une contrainte écologique forte pour ces oiseaux (Gilg and Yoccoz, 2010; Meyer et al., 2020; Smith et al., 2012b). Celle-ci s'exprime notamment à travers la présence de prédateurs terrestres, tels l'hermine et les renards roux ou polaire, ainsi que de prédateurs aériens, principalement les goélands, les corvidés et les labbes. Ces différentes espèces s'intéressent particulièrement aux œufs ou aux jeunes oisillons, mais constituent seulement des prédateurs opportunistes (McKinnon et al., 2013, 2014). La plupart d'entre elles ont plutôt tendance à se concentrer sur la prédation de rongeurs comme les lemmings ou les campagnols. Or, ces espèces de rongeurs sont soumises à des dynamiques de population très fluctuantes, notamment dues à la pression de prédation (Gilg et al., 2006, 2003; Wirta et al., 2015). Cela a des conséquences directes sur la survie des nids de limicoles: les années où le nombre de rongeurs est important, les nids sont peu attaqués, tandis que les années à faible densité de rongeurs mais à forte densité de prédateurs, les nids subissent de lourdes pertes (Blomqvist et al., 2002). Il existe ainsi des boucles de rétroactions complexes entre densité de prédateurs, densité de rongeurs et survie des nids de limicoles.

### 5.3 La diversité des stratégies de soins parentaux chez les bécasseaux

Nous avons mis en évidence que les limicoles et *a fortiori* les bécasseaux sont à la fois des espèces phylogénétiquement proches, tout en ayant une écologie très semblable. Ils partagent les mêmes types d'environnement ainsi que les mêmes types de proies et de prédateurs. Pour autant, il existe une très grande diversité de stratégies de soins

parentaux chez ces espèces (Reynolds and Székely, 1997; Székely and Reynolds, 1995). Ainsi, on peut citer de nombreuses espèces qui adoptent une stratégie uniparentale. En fonction des espèces, l'adulte qui s'occupe alors seul des jeunes peut être soit toujours le mâle, soit toujours la femelle, soit l'un ou l'autre indifféremment. On retrouve par ailleurs plusieurs espèces qui elles sont biparentales. Les deux adultes participent alors aux soins apportés aux jeunes avant leur envol. Enfin, on retrouve même chez les bécasseaux sanderling des stratégies mixtes (Etchart, 2024; Moreau et al., 2018; Reneerkens et al., 2014). Comme défini préalablement, cela signifie qu'on observe pour cette espèce à la fois des nids pour lesquels les deux parents coopèrent que des nids où seul l'un des parents procure des soins parentaux. Cette grande diversité chez des espèces aussi similaires les unes aux autres aussi bien phylogénétiquement qu'écologiquement constitue ainsi un cadre biologique idéal pour interroger l'évolution des soins parentaux.

Cet intérêt est d'autant plus marqué en raison du milieu dans lequel les limicoles se reproduisent. Travailler sur les écosystèmes arctiques possède un intérêt tout particulier dans la perspective d'étude des changements globaux. Le réchauffement de la planète s'effectue en effet à une vitesse bien plus importante au niveau des pôles. Il s'agit donc d'écosystèmes pionniers pour mieux comprendre les conséquences du réchauffement climatique (Gilg et al., 2012; Holland and Bitz, 2003). L'association des différentes raisons évoquées précédemment explique l'existence d'une large littérature autour de la question des soins parentaux chez les limicoles arctiques en général et les bécasseaux en particulier.

## 6. Contexte et objectifs de cette thèse

### 6.1 Une thèse qui s'inscrit dans un large projet ANR d'étude des stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques

L'étude des stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques repose sur de nombreuses missions de terrains menées par différents consortiums de chercheurs à travers l'Arctique. C'est notamment le cas du projet *Interaction Working Group*, un suivi à long terme des stratégies de soins parentaux chez les limicoles arctiques qui est piloté par le Groupement de Recherche en Écologie Arctique (GREA) depuis maintenant près de 15 ans. C'est principalement sur ce travail que s'appuie le projet ANR PACS dans lequel s'inscrit cette thèse. Le projet dans son ensemble vise à mieux comprendre comment les stratégies de soins parentaux des limicoles se modifient en réponse aux changements des conditions abiotiques et au risque de prédation, en se plaçant dans le cadre du réchauffement climatique précoce de l'Arctique. Pour répondre à cette question, plusieurs doctorantes et doctorants ont adopté des approches principalement basées sur l'analyse des larges bases de données collectées au cours des missions de terrain (Etchart, 2024; Meyer, 2021).

Ces études se sont focalisées en particulier sur le groupe des bécasseaux (*Calidris*), pour lesquelles les données disponibles sont les plus fournies. Elles se sont principalement concentrées sur deux points différents : les variations des routines d'incubation des bécasseaux en réponse aux variations des conditions environnementales et les facteurs favorisant la mise en place de soins biparentaux et uniparentaux. Les routines d'incubation des bécasseaux ont été caractérisées en estimant notamment la durée et

la fréquence des périodes d'absence au nid des adultes (par la suite nommées *recesses*).

Les principaux résultats obtenus ont notamment permis de mettre en évidence que la durée et la fréquence de ces *recesses* influencent la probabilité de survie des nids de bécasseaux : plus leur fréquence et leur durée augmentent, plus le risque de prédation du nid est important (Meyer et al., 2020). De plus, ces études ont révélé que les conditions abiotiques qui modulent la disponibilité en arthropodes ont également des conséquences sur les routines d'incubation (Meyer et al., 2021). Cela s'observe principalement dans le cas de la stratégie uniparentale, celle-ci exposant l'adulte en charge de l'incubation à des contraintes énergétiques plus importantes. Les durées de *recesses* mesurées ont également démontré l'existence de deux catégories distinctes de *recesses*: une catégorie de *recesses courts* (de l'ordre de quelques minutes) et une catégorie de *recesses longs* (d'une durée supérieure à deux heures) (Etchart et al., 2024). Ces *recesses longs* semblent être un marqueur préalable à un futur abandon du nid par l'adulte, probablement confronté à des contraintes énergétiques trop importantes (Etchart et al., 2025b). Enfin, il a pu être mis en évidence que les stratégies de soins parentaux adoptés par les bécasseaux semblent être principalement dictées par les conditions abiotiques plutôt que par des facteurs liés au risque de prédation du nid ou aux opportunités de reproductions multiples (Etchart et al., 2025a). Pour ma part, ma thèse avait pour objectif d'éclairer ces travaux empiriques sur les règles de décisions en contexte de soins parentaux à l'aide d'une approche théorique.

### 6.2 Les objectifs de cette thèse

L'objectif principal de ma thèse visait à développer des approches théoriques en liens avec les décisions prises par les limicoles lors de la période de reproduction. Le cœur de ma thèse s'articule autour des trois contraintes majeures auxquelles les limicoles doivent faire face au cours de la reproduction. Les limicoles sont considérés comme des *income breeder*, c'est-à-dire qu'ils n'accumulent pas de réserves pour subvenir à leurs besoins énergétiques durant la période de reproduction (Klaassen et al., 2001). Ils sont donc obligés de s'alimenter fréquemment au cours de cette période, ce qui implique alors de s'éloigner régulièrement de leur nid (Meyer et al., 2020; Nord and Williams, 2015). Dans le même temps, les œufs de limicoles (et dans une moindre mesure les jeunes dans une courte période post éclosion) ne sont pas capables de se thermoréguler par eux-mêmes dans les environnements arctiques (Royle et al., 2014; Tulp and Schekkerman, 2006). La présence d'un adulte au nid est donc essentielle afin d'assurer à la fois leur survie et leur bon développement. Ces deux contraintes imposent des obligations contradictoires aux adultes, qui doivent dans le même temps s'éloigner du nid pour se nourrir tout en restant sur le nid pour incuber leurs œufs (Tulp and Schekkerman, 2006). Cela résulte en de fréquents allers-retours entre le nid et les zones de nourrissage. Cependant, ces mouvements à proximité du nid ont tendance à attirer les prédateurs (Hall et al., 2013). En effet, les nids sont extrêmement bien camouflés dans la toundra et les principaux indices permettant de les localiser sont les mouvements des adultes (c'est d'ailleurs la méthode que nous-mêmes utilisons sur le terrain pour localiser les nids).

Sous l'effet de ces trois contraintes, plusieurs stratégies pourraient se développer afin de répondre aux compromis qui en découlent. On s'attend à pouvoir observer des réponses

à courte échelle de temps avec des effets sur la planification des allers-retours au nid, comme à plus large échelle avec des stratégies potentiellement liées à l'adoption de systèmes de soins parentaux alternatifs. Pour étudier ces questions, deux approches théoriques différentes peuvent être proposées. La première serait de construire des modèles théoriques très proches de la réalité en se calant finement sur la biologie du système étudié. Cette approche plutôt descriptive a comme intérêt de pouvoir répondre à des questions très précises en lien avec les études menées sur le terrain. Cependant, une telle approche demande généralement de développer des modèles avec un grand nombre de paramètres, ce qui peut poser des problèmes de robustesse dans les conclusions tirées. Il est en général également difficile de bien comprendre comment les différents paramètres influencent les résultats d'un modèle aussi complexe. D'un point de vue plus personnel, j'y trouve par ailleurs un moins grand intérêt dans le sens où l'on perd la possibilité de pouvoir étendre les résultats du modèle à plus large échelle. Le dialogue entre données empiriques et théoriques me semble d'autant plus fécond lorsqu'il permet de tirer des conclusions à différentes échelles de précision. J'ai donc pris le parti d'aborder ces questions de prises de décisions des limicoles en contexte de soins parentaux en développant des modèles plus simples mais permettant de tirer des conclusions plus larges.

Cette thèse s'inscrit donc dans une démarche visant à s'inspirer d'un modèle biologique concret, les soins parentaux chez les limicoles, afin de soulever des questions plus larges d'écologie théorique. En partant d'hypothèses biologiques issues du terrain, j'ai cherché à formuler des problématiques générales encore peu explorées concernant l'évolution de la prise de décision. Les contraintes posées par un contexte écologique restreint m'ont

## INTRODUCTION GENERALE

permis d'aborder sous un angle original trois questions écologiques distinctes. Malgré leur diversité, ces questions convergent autour d'un même objectif : mieux comprendre les logiques évolutives qui façonnent les règles de décision chez les individus.

### 6.3 Annonce du plan de thèse

Parmi les différentes contraintes à l'origine des compromis auxquels font face les limicoles lors de leur reproduction, mon premier chapitre vise spécifiquement à mieux caractériser les effets du risque de prédation sur les soins uniparentaux et biparentaux. Cet objectif découle d'une question soulevée dans les prémices du projet ANR PACS : peut-on considérer que les espèces de limicoles uniparentales exposeraient leur nid à un risque de prédation moindre que celles qui sont biparentales (Meyer et al., 2020) ? Cela repose sur l'idée que les mouvements et la communication entre parents associés au relais des adultes au nid puisse grandement attirer l'attention des prédateurs (Bulla et al., 2022; Haff et al., 2015; Sládeček et al., 2019a). Cette hypothèse s'avère en réalité être régulièrement proposée dans la littérature scientifique, généralement comme un argument expliquant la coexistence de stratégie biparentale et uniparentale (Cestari, 2012; Clutton-Brock, 1991; Cockle and Bodrati, 2017; Frith et al., 1997; Lill, 1986; Long et al., 2022; Martin and Briskie, 2009; Snow, 1962; Willis et al., 1978; Willis and Oniki, 1998). Cependant, sa validité n'a jamais été testée jusque-là. Nous avons donc construit un modèle théorique permettant à la fois de répondre spécifiquement à la question dans le cas de nos espèces de bécasseaux, tout en apportant un éclairage théorique sur la question à destination des autres espèces présentant des soins parentaux.

Mon second chapitre est consacré à l'étude du compromis entre incubation des œufs et quête de nourriture. Les données préalablement récoltées dans le cadre du projet *Interaction Working Group* ont permis de mettre en évidence un patron bimodal surprenant dans la durée des *recesses*, c'est-à-dire la période durant laquelle les oiseaux s'absentent du nid (Etchart et al., 2024). On observe qu'une majeure partie de ces *recesses* sont de courtes durées, autour de 10 minutes, mais on retrouve un nouveau pic d'abondance de ces *recesses* au-delà de 2 heures d'absence. Pour mieux comprendre les règles de décisions qui régissent ce compromis, nous avons développé un modèle théorique. Celui-ci nous a offert une meilleure compréhension des stratégies d'incubation, permettant d'envisager des routines d'incubation optimales faisant intervenir à la fois des *recesses* courts et longs. En complément de cette approche théorique, il a également été possible d'offrir un éclairage empirique à cette question. En effet, nous avons pu explorer la qualité des premiers résultats obtenus par une méthode expérimentale de mesure continue de la masse des bécasseaux en incubation via la pose de balance sous leurs nids. D'une manière plus générale, notre travail a permis de questionner plus largement la manière d'appréhender les contraintes temporelles en écologie. Celles-ci sont généralement pensées sous le prisme du budget temporel, un individu allouant une proportion de temps donné à différentes tâches. Nous avons mis en avant qu'il fallait également considérer la planification temporelle, c'est-à-dire la durée absolue allouée alternativement aux différentes tâches, pour mieux comprendre les contraintes temporelles.

Enfin, mon dernier chapitre est davantage consacré aux effets de la prédation. En effet, il a été évoqué à plusieurs reprises au cours du projet les variations de dissimulation entre

## INTRODUCTION GENERALE

les nids et les conséquences sur la prédation (Meyer, 2021). Si certains ont une vue dégagée qui leur permet d'anticiper l'arrivée d'un prédateur, c'est au détriment également d'une plus grande détectabilité du point de vue du prédateur. L'inverse est vrai pour un nid très bien caché aux yeux des prédateurs, mais qui rend alors difficile la surveillance des environs. Cette question du compromis entre dissimulation et visibilité des alentours est en réalité beaucoup plus large, et s'applique à n'importe quel système proie-prédateur, voire à des domaines extérieurs à la biologie. Cette question n'avait pas été traitée théoriquement jusqu'à présent, et nous avons donc développé un modèle théorique de coévolution entre proie et prédateur pour y répondre.



# Chapitre 1 : Des soins uniparentaux plutôt que biparentaux permettent-ils de réduire le risque de prédation du nid ?

<b>CHAPITRE 1 : DES SOINS UNIPARENTAUX PLUTÔT QUE BIPARENTAUX PERMETTENT-ILS DE RÉDUIRE LE RISQUE DE PRÉDATION DU NID ? .....</b>	<b>71</b>
<b>1. INTRODUCTION .....</b>	<b>72</b>
<b>2. TWO IS TOO MANY: DOES BEING A SINGLE PARENT REDUCE THE RISK OF NEST PREDATION? .....</b>	<b>81</b>
2.1 LAY SUMMARY .....	82
2.2 ABSTRACT .....	82
2.3 INTRODUCTION .....	84
2.4 MODEL DESCRIPTION .....	88
2.5 RESULTS .....	92
2.6 DISCUSSION .....	104
2.7 SUPPLEMENTARY MATERIAL .....	112
<b>3. DISCUSSION .....</b>	<b>113</b>
3.1 L'EFFET GRILLE-PAIN : COMMENT UNE HYPOTHÈSE VRAISEMBLABLE MAIS NON VÉRIFIÉE PARVIENT À SE MAINTENIR DANS LA LITTÉRATURE .....	113
3.2 IMPLICATIONS DANS LE CADRE DES STRATÉGIES DE SOINS PARENTAUX DES LIMICOLES ARCTIQUES .....	116
3.3 QUELS ENSEIGNEMENTS AI-JE TIRÉS DU TRAVAIL RÉALISÉ POUR CE PREMIER CHAPITRE ? .....	118
3.3.1 Les enseignements tirés de la recherche bibliographique .....	118
3.3.2 Les enseignements tirés de la conception et de l'analyse du modèle mathématique ..	118
3.3.3 D'un modèle centré sur un cadre biologique restreint vers un modèle d'une portée plus générale .....	119

## 1. Introduction

Ce premier chapitre de thèse s'attache à mieux comprendre les contraintes qui pèsent sur les différentes stratégies possibles de soins parentaux, notamment en ce qui concerne les soins uniparentaux et biparentaux. Intuitivement, on pourrait s'attendre à ce que la stratégie biparentale soit plus profitable pour les jeunes comme pour les parents. Dans le cas où les deux parents coopèrent au mieux, la stratégie biparentale leur permet de mutualiser les coûts liés aux soins parentaux et ainsi d'assurer potentiellement davantage de soins à leurs jeunes que dans le cas de soins uniparentaux. Pour autant, la stratégie biparentale n'est pas forcément gage d'une coopération parfaite entre les parents et d'une augmentation de l'investissement parental total dans les jeunes. En effet, chacun des deux parents a intérêt à laisser la majeure part de l'investissement parental à la charge de l'autre (Lessells, 2006; Székely et al., 2007; Trivers, 1972). Cela provoque des conflits sexuels qui peuvent potentiellement résulter en un investissement parental total moindre qu'en présence d'un unique parent (McNamara et al., 2003). La question de la mise en place de soins uniparentaux ou biparentaux a ainsi fait l'objet d'une vaste littérature théorique centrée sur les problématiques de conflits sexuels (Harrison et al., 2009; Houston et al., 2005; Lessells and McNamara, 2011; Mcnamara et al., 2000; Servedio et al., 2019; Székely, 2014; Webb et al., 2002).

D'autres facteurs que les conflits sexuels peuvent également affecter différenciellement la réussite des stratégies de soins uniparentaux et biparentaux. C'est notamment le cas des conditions abiotiques (Vági et al., 2020; Vincze et al., 2013) et du risque de prédation

## CHAPITRE 1

(Lima, 2009; Meyer et al., 2020), dont les variations et les pressions de sélection combinées peuvent confronter les individus à des compromis lors de leur reproduction. En particulier, la prédation des jeunes est fréquemment décrite comme une des causes majeures d'échec de la reproduction, notamment chez les espèces dont les jeunes restent au nid (Lima, 2009; Martin and Briskie, 2009). À travers ce premier chapitre de thèse, nous avons voulu mieux comprendre les conséquences du risque de prédation sur l'issue des stratégies uniparentale et biparentale pour les espèces dont les jeunes demeurent dans un nid au sens large. Pour mettre en évidence l'effet du risque de prédation sur les stratégies de soins parentaux, nous avons cherché à le dissocier des autres facteurs potentiels, à savoir principalement les effets des conditions abiotiques et des conflits sexuels. Plutôt que commencer par identifier les stratégies optimales à suivre face aux différents compromis associés à ces différentes contraintes, nous nous sommes donc d'abord efforcés de simplifier la question afin de bien comprendre les effets du risque de prédation sur les stratégies uniparentale et biparentale. Pour ce faire, nous avons comparé les probabilités de survie des nids soumis à des stratégies de soins uniparentaux ou biparentaux considérées fixes, sans tenir compte des dynamiques liées aux conflits sexuels.

À l'origine, ce travail a été engagé à la suite d'une étude réalisée par des membres du projet ANR PACS, dans l'objectif de mieux comprendre les causes expliquant la coexistence des stratégies uniparentales et biparentale au sein du groupe des *Calidris* (Reneerkens et al., 2014; Székely and Reynolds, 1995). L'étude en question visait à estimer l'effet de la présence au nid des bécasseaux adultes sur le risque de prédation du nid (Meyer et al., 2020). Les résultats obtenus ont mené les auteurs de l'article à

envisager que la visibilité accrue des relais entre deux parents bécasseaux au nid pourrait accroître le risque de prédation du nid comparativement aux allers-retours d'un unique bécasseau. Ce raisonnement repose sur une hypothèse plus générale, formulée par Alexander Skutch en 1949, et selon laquelle le risque de prédation d'un nid augmente avec l'activité des parents à proximité (Skutch, 1949). L'idée proposée par les auteurs de Meyer et al., 2020 a par la suite fait l'objet du stage de L3 d'Agnès Hivet en 2021, avec comme objectif de poser les premiers jalons théoriques pour explorer cette question.

Je me suis emparé de ce sujet lors du commencement de ma thèse en 2022. La première tâche à laquelle je me suis astreint a été de parfaire notre connaissance de la bibliographie en lien avec le risque de prédation et les stratégies de soins parentaux, de la manière la plus exhaustive possible. Cela m'a permis de clarifier le cadre théorique de la question. Il a notamment fallu distinguer l'hypothèse de Skutch en elle-même, de l'extension qui en a été ensuite proposée par plusieurs études. L'hypothèse de Skutch se borne à prédire qu'une plus grande activité à proximité du nid a pour conséquence d'accroître le risque de prédation (Skutch, 1949), sans mentionner aucunement les différentes stratégies possibles de soins parentaux. Elle est aujourd'hui solidement soutenue par différentes preuves empiriques (Ghalambor and Martin, 2001; Lima, 2009; Martin et al., 2000b; Martin and Briskie, 2009). En s'appuyant sur cette première hypothèse, d'autres auteurs ont par la suite étendu ses prédictions en supposant que la stratégie biparentale mènerait à un plus grand risque de prédation que la stratégie uniparentale (Cestari, 2012; Clutton-Brock, 1991; Cockle and Bodrati, 2017; Frith et al., 1997; Lill, 1986; Long et al., 2022; Martin and Briskie, 2009; Snow, 1962; Willis et al., 1978; Willis and Oniki, 1998). L'hypothèse formulée par les auteurs de Meyer et al., 2020 rejoint

## CHAPITRE 1

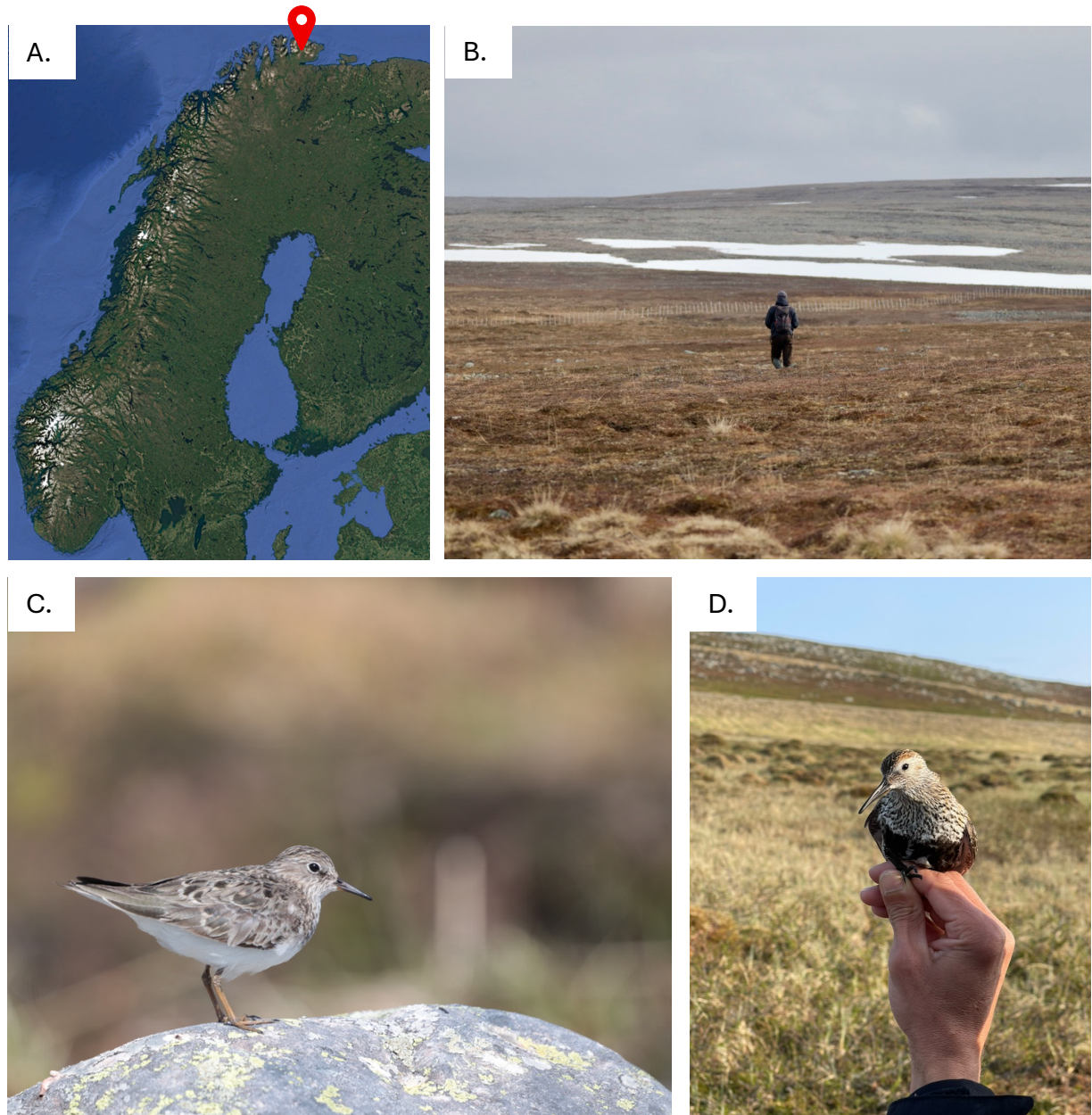
donc l'hypothèse de Skutch étendue. Cette dernière se fonde sur le fait que la présence de deux parents se relayant au nid serait plus aisément détectable par les prédateurs que les allers-retours d'un unique parent. En particulier, les relais entre deux parents sont supposés très peu discrets car souvent associés à une communication soutenue entre les parents (Boucaud et al., 2016; Bulla et al., 2022; Haff et al., 2015; Kavelaars et al., 2019; Sládeček et al., 2019a). En conséquence, un risque de prédation élevé exercerait donc une pression de sélection en faveur des soins uniparentaux.

Mon travail bibliographique a mis en évidence que l'extension de l'hypothèse de Skutch se retrouvait dans de nombreux articles et ouvrages de références sur les soins parentaux (Cestari, 2012; Clutton-Brock, 1991; Cockle and Bodrati, 2017; Frith et al., 1997; Lill, 1986; Long et al., 2022; Martin and Briskie, 2009; Snow, 1962; Willis et al., 1978; Willis and Oniki, 1998). Cependant, elle n'avait en réalité jamais été rigoureusement testée. Cela a confirmé la nécessité d'apporter un nouvel éclairage théorique à cette hypothèse et d'ouvrir notre question à un cadre écologique plus large que le seul groupe des *Calidris*. Pour ce faire, j'ai repris l'ébauche de modèle construit par Agnès lors de son stage, et j'en ai produit une analyse formelle exhaustive. Cela nous a permis d'estimer le risque de prédation associé aux stratégies uniparentale et biparentale pour une large gamme de paramètres. Construire un modèle théorique nous a permis de déterminer dans quelles conditions il pourrait être raisonnable de faire appel ou non à l'hypothèse de Skutch étendue.

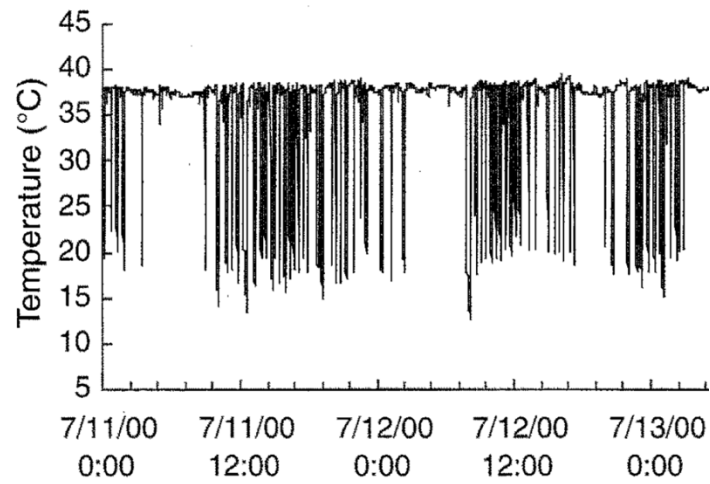
Par ailleurs, la coexistence dans des conditions écologiques similaires de stratégies uniparentales et biparentales chez les bécasseaux nous a offert la possibilité d'éprouver

la validité des conclusions de notre modèle en le confrontant à un exemple écologique concret. Afin de calibrer les différents paramètres du modèle appliqué aux bécasseaux, nous avons eu recours à des données notamment obtenues lors de campagnes de terrain menées au Groenland par des membres du projet ANR PACS dans le cadre du projet *Interaction Working Group*. Si je n'ai pas participé à ces missions, j'ai cependant pu effectuer ces mêmes protocoles (**Box 1**) deux ans de suite (2023, 2024) lors de mission sur la presqu'île de Varanger au nord de la Norvège (**Fig. 1A-B**), avec l'aide de Olivier Gilg, Brigitte Sabard, Thomas Pagnon et Léa Etchart. Ces campagnes de terrain m'ont permis de me familiariser avec les méthodes classiquement mises en place et d'avoir une meilleure compréhension du système biologique sur lequel j'ai pu construire des modèles théoriques.

Ces différentes approches pratiques et théoriques ont nourri mes réflexions et permis d'avoir un ancrage biologique solide de notre modèle. Si mon travail théorique a permis d'ouvrir notre problème au-delà de nos espèces de bécasseaux en réalisant des prédictions dans un cadre écologique plus large, il a été initié et consolidé grâce aux réflexions nées des missions effectuées sur le terrain.



**Figure 1 :** Emplacement des missions de terrain effectuées et espèces étudiées sur place. **A.** Localisation de la presqu'île de Varanger, au nord de la Norvège. **B.** Toundra typique des environnements parcourus au cours des deux missions (2023, 2024). **C.** Le Bécasseau de Temminck (*Calidris temminckii*), une espèce de bécasseau uniparentale stricte. **D.** Le bécasseau variable (*Calidris alpina*), une espèce de bécasseau biparentale stricte.



**Figure 2 :** Exemple d'enregistrement de la température du nid d'un bécasseau minute (*Calidris minuta*) à soins uniparentaux. Chacune des chutes brutales de températures est le témoin d'une absence du parent du nid, c'est-à-dire d'un recess (Figure adaptée de Tulp and Schekkerman, 2006).

Box 1 : Description des principaux protocoles réalisés sur le terrain

Les espèces étudiées sur le site de Varanger en Norvège (**Fig. 1A**) sont les bécasseaux de Temminck (*Calidris temminckii*), une espèce uniparentale stricte (**Fig. 1C**), et les bécasseaux variables (*Calidris alpina*), une espèce biparentale stricte (**Fig. 1D**). Nous avons localisé les nids de manière opportuniste en parcourant les habitats favorables aux espèces étudiées, et en repérant les individus à leur envol (**Fig. 1B**) (Meyer et al., 2020). Une fois les nids localisés, nous avons placés de petites sondes thermiques dans le nid afin de mesurer la température du nid de manière continue durant toute la période d'incubation (Etchart, 2024; Meyer, 2021; Moreau et al., 2018). On peut en effet estimer les horaires de départ et de retour de l'oiseau en prenant comme proxy la température du nid (**Fig. 2**) (Etchart et al., 2024; Meyer et al., 2020, 2021; Moreau et al., 2018). En présence de l'oiseau, celle-ci est proche de sa température corporelle, aux alentours des 40°C, tandis qu'elle tend rapidement vers la température ambiante dès lors qu'il s'est éloigné du nid. Cela nous a ainsi permis d'effectuer des relevés temporels des allers-retours du parent au nid, en distinguant d'un côté les périodes d'incubation des œufs, de l'autre les périodes d'absence du parent lors de son alimentation.

Par ailleurs, nous avons pu effectuer des estimations du taux de prédation à l'aide de nids artificiels. Le protocole en question consiste à placer des œufs de caille dans des cuvettes mimant un nid de limicole, cuvettes laissées ensuite à découvert ou bien camouflées sous un léger couvert végétal (Léandri-Breton and Bêty, 2020). Cela permet ainsi de mimer un nid en l'absence ou en présence d'un adulte cryptique placé sur les œufs. En repassant quelques jours plus tard, on peut alors estimer le taux de prédation des différents types de nids.



## 2. Two is too many: does being a single parent reduce the risk of nest predation?

Julien Bouvet<sup>1,2</sup>, Agnès Hivet<sup>1,3</sup>, Olivier Gilg<sup>2,4</sup>, Thomas Pagnon<sup>2,4</sup>, Loïc Bollache<sup>2,4</sup> Jérôme Moreau<sup>2,5</sup>, François-Xavier Dechaume-Moncharmont<sup>1</sup>

1. *Université Claude Bernard Lyon 1, LEHNA UMR 5023, CNRS, ENTPE, Villeurbanne, 69622, France*
2. *Groupe de recherche en écologie arctique, 16 rue de Vernot, 21440 Francheville, France*
3. *Département de Biologie, École Normale Supérieure de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon 69342 Cedex 07, France*
4. *Chrono-environnement UMR 6249, CNRS Université de Franche-Comté, F-25000, Besançon, France*
5. *Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS & La Rochelle Université, Villiers-en-bois France*

### Préambule

*Le travail présenté dans cette section est soumis et actuellement en révision par la revue Behavioral Ecology.*

## 2.1 Lay summary

Contrary to assumptions, conspicuous two-parent activity at nests does not lead to higher predation risk than single-parent activity. It has long been thought that species with only one caring parent are at lower predation risk because they are less visible. We tested this idea using a theoretical model and data from shorebird species. Even if biparental care involves conspicuous relief between parents, it may reduce predation risk by allowing longer incubation bouts and fewer visits.

## 2.2 Abstract

Egg and young predation are one of the main causes of reproductive failure in species reproducing in nest, burrow or den. In response to an increasing predation risk, Alexander Skutch (1949) predicts that parental activity at nests should decrease. Thereafter, many authors have revisited the Skutch hypothesis in the context of the evolution of biparental and uniparental care. This Extended Skutch Hypothesis (ESH) lies on the assumption that changeovers between two parents are more conspicuous than the arrival or departure of a single parent. The ESH states that a high predation risk favors uniparental over biparental care. Surprisingly, this verbal model has never been rigorously tested. We therefore developed an analytical model focusing on the survival probabilities of both strategies as formulated by the ESH. Even for highly conspicuous changeovers, biparental care induced lower predation risk than uniparental care in a wide range of parameter values. We then illustrated our theoretical predictions by calibrating our

## CHAPITRE 1

parameters on eight *Calidris* species known for their diversity of parental care strategies. Contrary to the ESH, the probability of nest predation of all observed uniparental species were predicted to be higher than the one of the similar biparental species. We advocate caution in using the ESH to explain the selection of uniparental over biparental care in response to predation risk.

Keywords: parental care; Skutch hypothesis; uniparental strategy; biparental strategy; incubation behavior

## 2.3 Introduction

Mitigating the risk of predation is a major challenge for individuals, as it prevents them from attending to other essential tasks, such as foraging, mating or caring for eggs and young — hereafter referred to as offspring (Creel and Christianson, 2008; Lima and Dill, 1990). For example, individuals must forage to maintain their energy reserves, while limiting their activity and being vigilant to reduce the predation risk (Houston et al., 1993). Decision making in the face of trade-off has been extensively studied in the context of predation, balancing foraging and vigilance (Higginson et al., 2012; Houston et al., 1993; Lima and Bednekoff, 1999; Sih, 1980; Sih et al., 2000), but received less attention in the context of parental care (Lima, 2009; Martin and Briskie, 2009; Sih, 1994). While the term parental care broadly encompasses any parental trait that enhances the fitness of a parent's offspring (Clutton-Brock, 1991; Royle et al., 2012), parenting more specifically refers to any behavior that promotes the survival of offspring after birth or egg-laying (Bailey and Isogai, 2022; Royle et al., 2014; Westneat and Craig Sargent, 1996). Throughout the parenting period, parents are faced with conflicting choices between their own survival and that of their offspring, with both options having strong consequences for their own fitness (Clutton-Brock, 1991; Lima, 2009; Martin and Briskie, 2009). This is particularly true for species that must temporarily abandon their offspring to care for their own needs. Hereafter, these species are referred to as nest breeders, a nest being broadly defined as a central place where the offspring remain for part or all of the parenting period, which includes burrows, dens or any cavity housing the young (Barber, 2013; Deeming, 2023; Fischer, 2023; Lent, 1974; Mainwaring et al., 2023, 2014; Svensson and Kvarnemo, 2023).

## CHAPITRE 1

Nest breeders are faced with a triple trade-off during the parenting period. *(i)* They must periodically leave their offspring to forage and maintain their own reserves at a sufficient level (a periods then referred to as *recesses*) (Meyer, 2021; Moreno, 1989a). *(ii)* They must remain at the nest for sufficient duration to provide essential care for their offspring (e.g. thermoregulation, food provisioning, grooming, defense against predators) (Martin et al., 2015; Royle et al., 2014; Tulp and Schekkerman, 2006). These two tasks are mandatory and mutually exclusive, which forces parents to continuously alternate between caring and foraging, and hence to make regular trips back and forth between the nest and the foraging sites (Royle et al., 2014). *(iii)* Frequent arrivals and departures of parent expose their nest to a higher risk of detection by predators (Ibáñez-Álamo et al., 2015; Martin et al., 2000b; Martin and Briskie, 2009). Mitigating this triple trade-off and optimizing the balance between investment in parental or offspring survival is therefore highly depending on the predation context.

Predation risk varies both temporarily (Ferrari et al., 2009; Lima and Bednekoff, 1999) and spatially (Palmer et al., 2022), altering the optimal response to predation trade-offs. This spatiotemporal fluctuations in predation risk favors the evolution of behavioral plasticity in anti-predator strategies, allowing individuals to modify their behavior depending on the current or recent predation context (Higginson et al., 2012; Lima and Bednekoff, 1999). In the case of nest breeders, this involves fine-tuning parental activity to minimize the chance of nest detection by predators (Martin and Briskie, 2009). For instance, in response to fluctuating predation risk, parents can adjust the duration of foraging and caring stages as well as the frequency of recesses (Morosinotto et al., 2013; Thomson et al., 2011; Tkaczyk et al., 2023). This idea has first been formulated by Alexander Skutch in

1949 (Skutch, 1985, 1949) and was subsequently referred to as the “Skutch hypothesis” (Roper and Goldstein, 1997), which states that increased predation risk should favor a decrease in parental activity at the nest, making the nest less visible. This hypothesis has since been experimentally tested several times in different species, mainly birds (Austin et al., 2019; Chalfoun and Martin, 2010; Conway and Martin, 2000a; Martin et al., 2000b, 2000a; Matysioková and Remeš, 2018; Meyer et al., 2020). The general conclusion of these studies is that parents tend to limit the frequency of their recesses when predation risk increases (Ghalambor and Martin, 2001; Lima, 2009; Martin and Briskie, 2009).

Thereafter, many authors have revisited the Skutch hypothesis in the context of the evolution of biparental strategy and uniparental strategy. Both strategies rely on frequent arrivals and departures from the nest of a single parent, resulting in movements that makes it easier for predators to detect the nest (Hall et al., 2013). The biparental strategy entails additional conspicuousness due to changeover events, during which one parent returns to the nest to relieve the other (Bulla et al., 2016). During changeover, interactions between the two parents can be highly conspicuous (Bulla et al., 2022; Haff et al., 2015; Sládeček et al., 2019a), especially when accompanied by vocalizations (Boucaud et al., 2016; Bulla et al., 2022; Kavelaars et al., 2019). Such interactions further increase the risk of nest detection, as simultaneous presence and movement of both parents provides clear spatial and temporal cues to predators. This added conspicuousness of biparental care has led many authors to extend the Skutch hypothesis. While the Skutch hypothesis focuses on the variation of parent activity at the nest in response to predation, the Extended Skutch Hypothesis (ESH) focuses on the type of parental care in response to predation. ESH states that under strong predation pressure, the uniparental strategy is

## CHAPITRE 1

expected to be less predated than the biparental strategy because it avoids the additional predation cost associated with parent changeovers (Cestari, 2012; Clutton-Brock, 1991; Cockle and Bodrati, 2017; Frith et al., 1997; Lill, 1986; Long et al., 2022; Martin and Briskie, 2009; Meyer et al., 2020; Snow, 1962; Willis et al., 1978; Willis and Oniki, 1998). However, despite its frequent citation, the ESH remains **a verbal model that has never been rigorously tested**. A formal theoretical framework is needed to properly address this question and to determine under what conditions uniparental care may be less predated than biparental care.

In this study, we develop an analytical model to assess the ESH. We compared the survival probability associated with both uniparental and biparental care strategies under the same predation risk to assess whether the ESH is relevant to justify that high predation risk should favor uniparental over biparental care. After outlining the different possible scenarios depending on predation conditions, we eventually illustrate this issue in the case of a relevant biological example: the genus *Calidris* (Meyer et al., 2020). Due to their phylogenetical proximity, they are very similar in terms of body size, foraging behavior and ecological traits (Meyer, 2021; Piersma et al., 1996). During the breeding season in the Arctic tundra, they are exposed to the same nest predators (Meyer et al., 2020; Smith et al., 2012b), and exploit similar preys (Meyer et al., 2021). However, they display a wide diversity of parental care strategies, from uniparental to biparental care, as well as mixed strategies (Moreau et al., 2018; Reneerkens et al., 2014; Székely and Reynolds, 1995). Altogether, our findings call for a reconsideration of the relevance of the ESH in explaining the selection of uniparental over biparental care under predation pressure.

## 2.4 Model description

We modelled nest survival probabilities in uniparental and biparental care species, respectively noted  $W_u$  and  $W_b$ . We refer to the choice of uniparental or biparental care as the strategy followed by the parents. In order to focus solely on the ESH assumptions regarding nest predation risk, we deliberately exclude other life history factors that may affect individual fitness (such as egg development, repeated reproduction over years, or sexual conflict). This modeling approach is specifically intended to disentangle the respective effects of each strategy on nest predation risk. We do not differentiate between the effect of males and females on nest predation risk. Nest survival probability is calculated over the whole period of parental care, of length  $t_u$  and  $t_b$  days for the uniparental and biparental strategies. This period is modelled as the succession of a four-stage sequence. The first stage is the parenting one, during which an adult is at the nest, providing parental care (e.g., warming or feeding the offspring, concealing the nest, or actively defending it against predators). The second stage is the nest departure, when the adult leaves the nest to forage. This stage is modelled as an instantaneous event (no duration). The third stage is the recess, during which the nest is left unattended while the parent is away foraging. The last stage is the parent's return to the nest after the recess, which is also an instantaneous event (no duration). This stereotyped sequence is repeated during the whole parenting period with a constant daily frequency. Consequently, this frequency is equal to the recess frequency respectively noted  $F_u$  and  $F_b$  for the uniparental and the biparental strategy.

The risk of predation was modelled differently depending on the stage considered. On the one hand, departure and arrival events make it easier for a predator to locate the nest, but

## CHAPITRE 1

only for a very short time. They are considered instantaneous events. We assume that the risk of predation associated with the arrival or departure of a single parent is the same, modelled as a constant predation probability  $P_1$ . On the other hand, the recess and parenting stages expose the nest to a continuous predation risk. Duration of recess is assumed constant and noted  $r_u$  for uniparental care (*resp.*  $r_b$  for biparental care). It implies constant duration for parenting stage too, equal to  $\frac{1-F_u r_u}{F_u}$  for uniparental care (*resp.*  $\frac{1-F_b r_b}{F_b}$  for biparental care). The predation risk during these stages is modelled as homogeneous memoryless Poisson processes, of parameters noted  $\lambda_r$  for recess and  $\lambda_i$  for parenting stage. It means a nest survives a recess stage with a probability  $e^{-\lambda_r r_u}$  for uniparental care (*resp.*  $e^{-\lambda_r r_b}$  for biparental care) and a parenting phase with a probability of  $e^{-\frac{\lambda_i(1-F_u r_u)}{F_u}}$  (*resp.*  $e^{-\frac{\lambda_i(1-F_b r_b)}{F_b}}$  for biparental care).

The model for biparental care follows the one for uniparental care, with one noticeable difference. There is an additional stage in the case of biparental care, referred to as a changeover event. It consists in both parents switching at the nest, the foraging adult arriving at the nest while the parenting one is leaving. We assume this event can be more conspicuous than the arrival or departure of a single adult and thus we model it similarly as a discrete probability but with a higher value equal to  $kP_1$ , with  $k > 1$ . We then refer to  $k$  as the conspicuousness ratio. If  $k = 1$ , the changeover between two parents is considered as conspicuous as the arrival (or the departure) of one single parent. If  $k = 2$ , risk of predation arising from a changeover between two parents corresponds exactly to the predation risk adding-up an arrival and a departure in the uniparental care strategy (i.e., the biparental care strategy entails no additional cost compared with single-parent

care). If  $k > 2$ , the changeover increases the conspicuousness of the nest more than the sequence of the arrival and the departure of a single parent. These changeovers occur with a constant daily frequency  $F_c$ .

Following the uniparental strategy means choosing a given uniparental tactic. By tactic, we refer to a given set of uniparental parameters, fully defined by the triplet  $(F_u, r_u, t_u)$ . Similarly, following the biparental strategy amounts to choose a given biparental tactic, fully defined by the quadruplet  $(F_b, F_c, r_b, t_b)$ . The survival probability for each strategy is respectively calculated as:

$$W_u = (1 - P_1)^{2t_u F_u} e^{-\lambda_r t_u F_u r_u - \lambda_i t_u (1 - F_u r_u)} \quad (1)$$

$$W_b = (1 - P_1)^{2t_b F_b} (1 - k P_1)^{t_b F_c} e^{-\lambda_r t_b F_b r_b - \lambda_i t_b (1 - F_b r_b)} \quad (2)$$

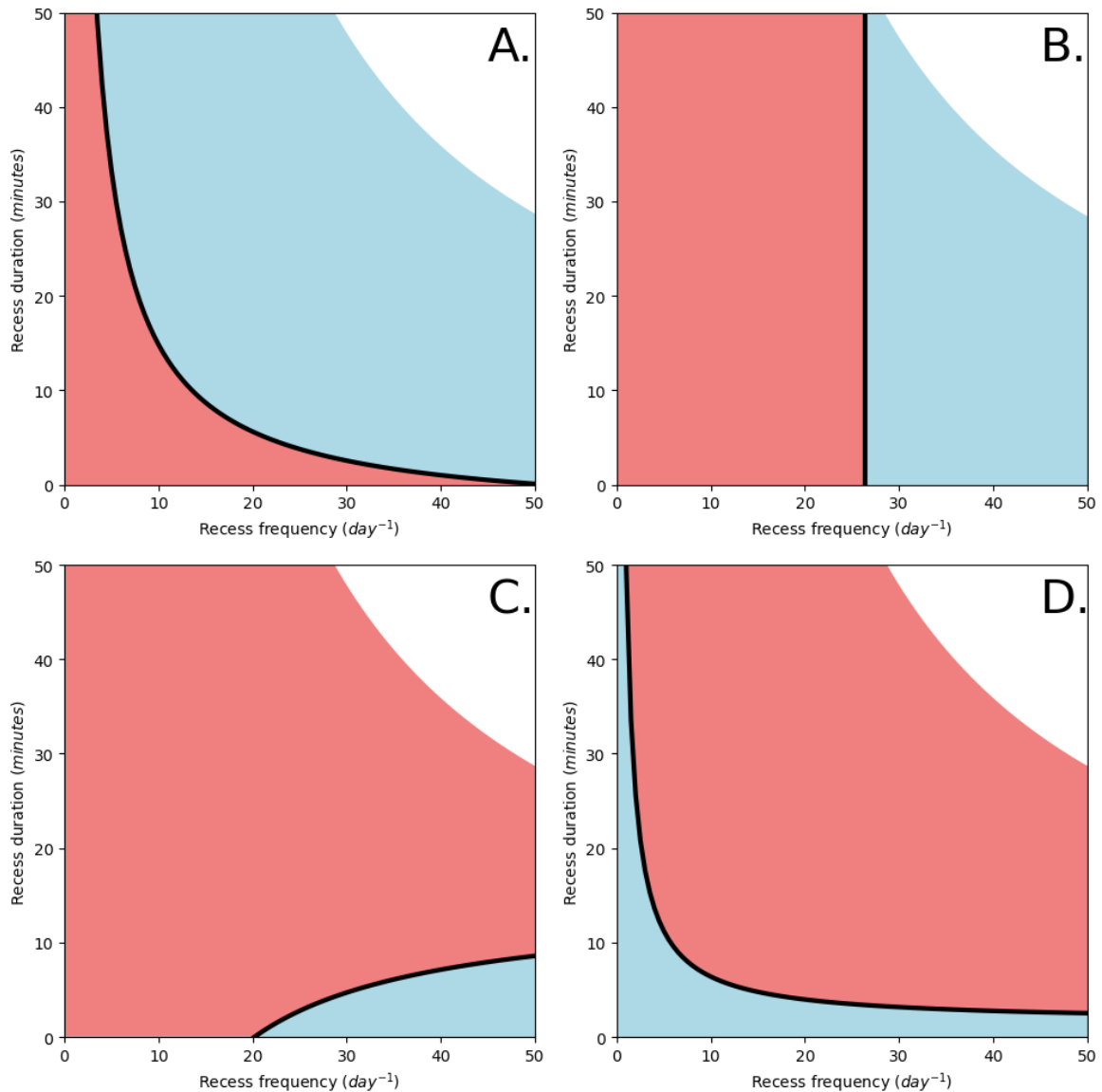
To better understand the following results, these probabilities can be rewritten as follows:

$$W_u = [(1 - P_1)^{2t_u F_u}] \times [e^{(\lambda_i - \lambda_r) t_u F_u r_u}] \times [e^{-\lambda_i t_u}] \quad (3)$$

$$W_b = [(1 - P_1)^{2t_b F_b} (1 - k P_1)^{t_b F_c}] \times [e^{(\lambda_i - \lambda_r) t_b F_b r_b}] \times [e^{-\lambda_i t_b}] \quad (4)$$

It enables us to distinguish the key components which drive nest survival, depending on predation features and parental tactics. The first part of the equation corresponds to the survival probability associated with parent movements near the nest. The second part corresponds to the effect of parent absence at the nest, which can either enhance ( $\lambda_i < \lambda_r$ ) or reduce ( $\lambda_i > \lambda_r$ ) nest survival. The survival of the biparental and the uniparental strategies is largely determined by the relative weight of these two components. One can explore the properties of this model by the mean of an interactive Shiny app:

<https://tinyurl.com/skutch-hyp> (supplementary material).



**Figure 1: Phase space of adaptive and non-adaptive uniparental tactics in comparison with a given biparental tactics in given predation conditions.** Each panel presents the same duration of parenting period ( $t_u = t_b = 21$  days), but different predation conditions determined by  $(\lambda_i, \lambda_r, P_1 = 1.10^{-4}, k = 5)$ . In each panel, any uniparental tactics is fully defined by its coordinate, recess frequency ( $F_u$ ) and recess duration ( $r_u$ ). Coloured spaces display the range of parameters in which uniparental strategies lead to greater (red ■) or lower (blue ■) survival probability than the focal biparental tactics ( $F_b = 14.9$  days $^{-1}$ ,  $F_c = 4.6$  days $^{-1}$ ,  $r_b = 6$  minutes). The white area in top-right corner corresponds to impossible sets of parameters for which the total daily time spent in recess exceeds 24 hours. The solid line corresponds to the iso-fitness curve  $W_u = W_b$ . **(A)** Nest predation is higher during parent recesses by  $(\lambda_i = 0.02, \lambda_r = 0.1)$ . **(B)** Nest predation is the same during parent recesses and parenting phase  $(\lambda_i = 0.1, \lambda_r = 0.1)$ . **(C)** Nest predation is higher during parenting phase but mostly due to parent movements near nest  $(\lambda_i = 0.12, \lambda_r = 0.1)$ . **(D)** Nest predation is higher during parenting phase and mostly due to parent presence at the nest  $(\lambda_i = 0.28, \lambda_r = 0.1)$ .

**Table 1: Definition of the model parameters.** Defaults values are used for the *Figure 5*.

Variables	Description	Default values
<i>Parental care tactics</i>		
$t_u$	Parenting period of uniparental tactics	21 days (Meyer 2021)
$t_b$	Parenting period of biparental tactics	21 days (Meyer 2021)
$F_u$	Recess frequency of uniparental tactics	See <b>Table 2</b> .
$F_b$	Recess frequency of biparental tactics	See <b>Table 2</b> .
$F_c$	Changeover frequency of biparental tactics	See <b>Table 2</b> .
$r_u$	Recess duration of uniparental tactics	See <b>Table 2</b> .
$r_b$	Recess duration of biparental tactics	See <b>Table 2</b> .
<i>Predation conditions</i>		
$\lambda_r$	Nest predation rate during recess stage	0.1
$\lambda_i$	Nest predation rate during parenting stage	0.02
$P_1$	Probability of a nest predation event due to a single parent arrival or departure	$2 \cdot 10^{-4}$
$k$	Conspicuousness ratio between a two-parent changeover and a single parent arrival or departure	

## 2.5 Results

### Phase space as a function of predation conditions

Our aim was to assess the use of the ESH stating that in some predation conditions, the uniparental strategy has a higher survival probability than the biparental strategy ( $W_u > W_b$ ). Although the comparison of  $W_u$  and  $W_b$  relies on a large degree of freedom in this model, the complexity of model analysis can be reduced by noting that parameters  $\lambda_i, \lambda_r, P_1, k$  are independent of whether the strategy is uniparental or biparental. They define predation conditions by aggregating information on predator density or their efficiency in locating and accessing the nest. Uniparental ( $F_u, r_u, t_u$ ) or biparental ( $F_b, F_c, r_b, t_b$ ) tactics are only defined by a small set of parameters. In addition, if we consider that, in a given species, the duration of offspring development is biologically constrained and independent of the uniparental or biparental strategy ( $t_u = t_b$ ), we can

## CHAPITRE 1

reduce uniparental tactics to a doublet  $(F_u, r_u)$ , and biparental tactics to the triplet  $(F_b, F_c, r_b)$ .

In line with the ESH, we searched for the set of uniparental tactics that can outperform one focal biparental tactic in given predation conditions. More specifically, in a set of predation parameters  $(\lambda_i, \lambda_r, P_1, k)$ , over a parenting period  $(t_u = t_b)$ , and for a focal biparental tactic  $(F_b, F_c, r_b)$ , we look for the set of uniparental tactics  $(F_u, r_u)$  that have a higher survival probability than this focal biparental tactic under consideration. By doing so, the survival probability of any uniparental tactic can be represented in a two-dimensional phase space (**Fig. 1**). As predicted by the ESH, some uniparental tactics outperform the focal biparental tactics. They can be found in the red area of the phase space delimited by the line of equiprobability of survival  $W_u = W_b$ , then referred to as the iso-fitness curve. This iso-fitness curve is defined by the equation:

$$r_u = \frac{2 \ln(1 - P_1)(t_b F_b - t_u F_u) + \ln(1 - kP_1)t_b F_c + (\lambda_i - \lambda_r)t_b F_b r_b + \lambda_i (t_u - t_b)}{t_u F_u (\lambda_i - \lambda_r)} \quad (5)$$

By calculating the derivative of the iso-fitness equation

$$\frac{dr_u}{dF_u} = \frac{-\ln(1 - P_1)2t_b F_b - \ln(1 - kP_1)t_b F_b - t_b F_b r_b (\lambda_i - \lambda_r) + \lambda_i (t_u - t_b)}{t_u (\lambda_i - \lambda_r)} \frac{1}{F_u^2} \quad (6)$$

we can estimate the sign of the slope. This allows to determine how the uniparental recess frequency and the uniparental recess duration will affect the offspring survival for

the uniparental strategy. It enables us to discriminate four different biological cases depending on predation features.

The first case (**Fig. 1A**) corresponds to species in which the nest is mostly predated when parents are away from the nest ( $\lambda_i < \lambda_r$ ). It is typically the case of species whose adult presence helps to conceal the nest (e.g., inconspicuous ground nesting species) or species whose nest defense behavior is effective in repelling predators (e.g., broken-wing displays, stomach oil spit). In such predation context, uniparental care is favored for species able of short and/or rare recesses. On the one hand, making rare recesses limits the predation risk due to parent arrival to or departure from the nest. On the other hand, making few short recesses decreases the total amount of time the nest is left unattended and thus more exposed to predators.

The second case (**Fig. 1B**) describes situations where the risk of predation at the nest is the same whether there is a parent in the nest or not ( $\lambda_i = \lambda_r$ ). A good example would be species which nest in a cavity and have no active defense of their nest (e.g., cavity nesting passerines). Recess duration has thus no effect on nest predation, since the time spent by the parents at the nest has no influence on predation. In this case, recess frequency is the only behavioral parameter that increases predation risk and therefore determines parental care strategy: the more frequent the recesses, the more conspicuous the uniparental tactic when compared to the focal biparental one.

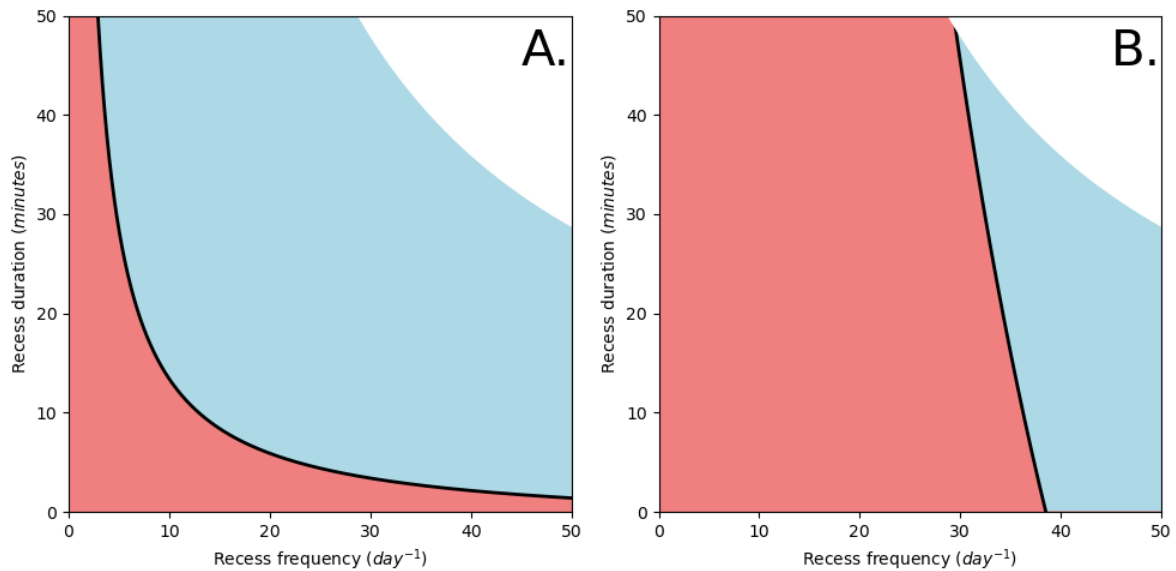
The last two cases (**Fig. 1C and 1D**) consist in situations where the nest is less conspicuous when parents are away from the nest ( $\lambda_i > \lambda_r$ ). Their difference lies in whether predation events for biparental care are more likely due to parent arrival to or departure from the nest ( $((1 - P_1)^{2 t_b F_b} (1 - k P_1)^{t_b F_c} < e^{-(\lambda_i - \lambda_r) t_b F_b r_b})$  or more likely due

## CHAPITRE 1

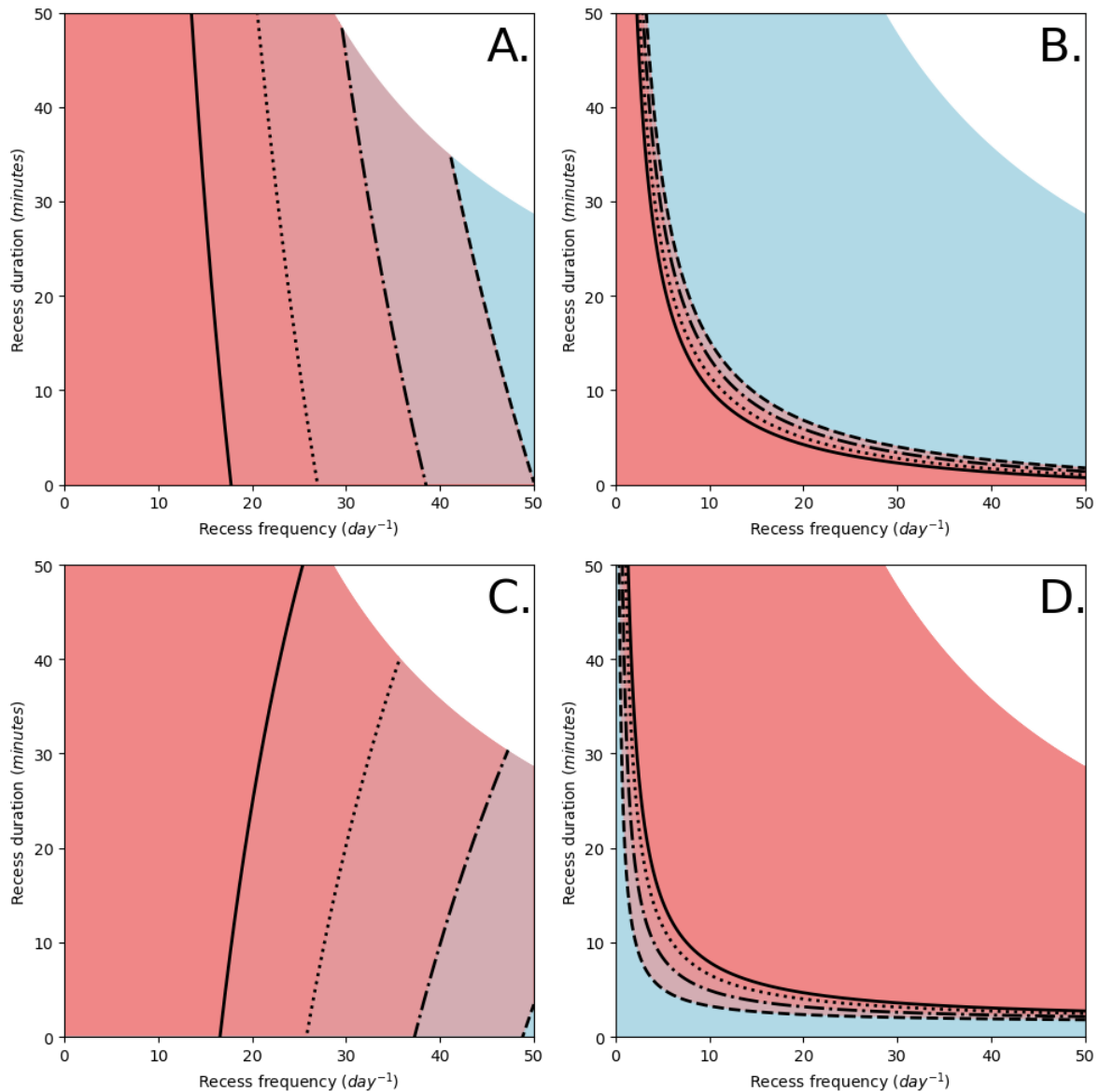
to parent presence at the nest ( $((1 - P_1)^2 t_b F_b (1 - k P_1)^{t_b F_c} > e^{-(\lambda_i - \lambda_r) t_b F_b r_b}$ ). The former case (**Fig. 1C**) corresponds, for example, to species which are mainly conspicuous when moving rather than when remaining at the nest (e.g., species with highly colorful feathers which are only visible when flying). In this case, uniparental tactics are favored if they display (1) long recesses which pull away parents from the nest, thus reducing predation risk due to parent presence at the nest, and (2) low recess frequency, hence avoiding attracting predators to the nest because of parent arrival and departure. The latter case (**Fig. 1D**) can account for colorful species or species leaving scents which are therefore easily detectable when at the nest, while being relatively inconspicuous when they arrive to or go away from the nest (e.g., odorous mammal prey species with hiding behavior). In such predation context, we would expect the uniparental strategy only in ecological conditions allowing parents to rarely return to the nest, and only for very short periods. In fact, maximizing the total amount of time spent away from the nest increases the nest survival probability.

Going further, we can also observe different patterns when predation rate is higher during adult recesses ( $\lambda_i < \lambda_r$ ). In fact, when biparental nest predation is more likely to happen because of parent absence from the nest ( $((1 - P_1)^2 t_b F_b (1 - k P_1)^{t_b F_c} \gg e^{(\lambda_i - \lambda_r) t_b F_b r_b}$ ), the frontier function tends toward a hyperbolic curve within the biologically relevant range ( $r_u \geq 0$ ) (**Fig. 2A**). A good example can be ground nesting birds facing aerial (avian) predators using egg conspicuousness to locate nests. In this case, only ecological conditions allowing for both a low recess frequency and a low recess duration can favor uniparental care. Alternatively, when biparental nest predation is more likely to happen because of parent movements near the nest ( $((1 - P_1)^2 t_b F_b (1 - k P_1)^{t_b F_c} \ll e^{(\lambda_i - \lambda_r) t_b F_b r_b}$ ), the iso-fitness curve has a steeper slope and tends toward a vertical line

within the biologically relevant range ( $r_u \geq 0$ ) (**Fig. 2B**). Ground nesting birds can still be a relevant example when they are exposed to terrestrial predators relying more on movements, like foxes. In such situation, the recess frequency is the main factor that determines whether uniparental care is adaptive or not when compared to the focal biparental tactics, without significant effect of recess duration.



**Figure 2: Variation of phase space of adaptive and non-adaptive uniparental tactics in comparison with a given biparental tactics depending on the main predation factor.** Each panel presents the same duration of parenting period ( $t_u = t_b = 21$  days), but different predation conditions determined by  $(\lambda_i, \lambda_r, P_1, k = 10)$ . In each panel, any uniparental tactics is fully defined by its coordinate, recess frequency ( $F_u$ ) and recess duration ( $r_u$ ). Coloured spaces display the range of parameters in which uniparental strategies lead to greater (red ■) or lower (blue ■) survival probability than the focal biparental tactics ( $F_b = 14.9$  days $^{-1}$ ,  $F_c = 4.6$  days $^{-1}$ ,  $r_b = 6$  minutes). The white area in top-right corner corresponds to impossible sets of parameters for which the total daily time spent in recess exceeds 24 hours. The solid line corresponds to the iso-fitness curve  $W_u = W_b$ . Nest predation is higher during parent recesses in each panel. **(A)** Nest predation is higher during parent recesses and mainly due to nest unattendance ( $\lambda_i = 0.01, \lambda_r = 0.1, P_1 = 5.10^{-5}$ ). **(B)** Nest predation is higher during parent recesses and mainly due to parent arrival or departure ( $\lambda_i = 0.001, \lambda_r = 0.01, P_1 = 5.10^{-4}$ ).



**Figure 3: Phase space of adaptive and non-adaptive uniparental tactics in comparison with a given biparental tactics depending on the conspicuousness ratio.** Each panel presents the same duration of parenting period ( $t_u = t_b = 21$  days), but different predation conditions determined by  $(\lambda_i, \lambda_r, P_1, k)$ . In each panel, any uniparental tactic is fully defined by its coordinates, recess frequency ( $F_u$ ) and recess duration ( $r_u$ ). Coloured spaces display the range of parameters in which uniparental strategies lead to greater (red ■) or lower (blue ■) survival probability than the focal biparental tactics ( $F_b = 14.9$  days<sup>-1</sup>,  $F_c = 4.6$  days<sup>-1</sup>,  $r_b = 6$  minutes). The white area in top-right corner corresponds to impossible sets of parameters for which the total daily time spent in recess exceeds 24 hours. Each iso-fitness curve  $W_u = W_b$  corresponds to a different conspicuousness ratio  $k$ . Continue line:  $k = 1$ . Dotted line:  $k = 5$ . Dotted-dashed line:  $k = 10$ . Dashed line:  $k = 15$ . **(A)** Nest predation is higher during parent recesses and mainly due to nest unattendance ( $\lambda_i = 0.001, \lambda_r = 0.01, P_1 = 5.10^{-4}$ ). **(B)** Nest predation is higher during parent recesses and mainly due to parent arrival and departure ( $\lambda_i = 0.01, \lambda_r = 0.1, P_1 = 5.10^{-5}$ ). **(C)** Nest predation is lower during parent recesses and mainly due to parent arrival and departure ( $\lambda_i = 0.003, \lambda_r = 0.001, P_1 = 1.10^{-4}$ ). **(D)** Nest predation is lower during parent recesses and mainly due to parent presence at the nest ( $\lambda_i = 0.03, \lambda_r = 0.01, P_1 = 1.10^{-5}$ ).

## Effect of the conspicuousness ratio on the phase space configuration

In the previous section, we presented a typology of the different ecological situations in which a set of uniparental tactics exposes to lower predation risks than a given biparental tactic. Our classification was based on a qualitative description of the position of the iso-fitness curve. Yet, the exact position of this frontier depends on a key parameter, the conspicuousness ratio  $k$ . When the predation of the biparental nest is mainly due to parent arrival to or departure from the nest  $((1 - P_1)^{2 t_b F_b} (1 - k P_1)^{t_b F_c} \ll e^{-(\lambda_r - \lambda_i) t_b F_b r_b})$  (**Fig. 3A and 3C**), increasing the conspicuousness ratio  $k$  greatly increases the range of parameters favorable to the uniparental strategy. This is expected since a high predation rate during changeovers combined to an almost constant basal nest predation rate ( $\lambda_i \sim \lambda_r$ ) penalizes the biparental strategy. However, when there is a greater difference in predation rate between attended and unattended nests, and when parent movements do not induce a higher predation rate  $((1 - P_1)^{2 t_b F_b} (1 - k P_1)^{t_b F_c} \gg e^{-(\lambda_r - \lambda_i) t_b F_b r_b})$  (**Fig. 3B and 3D**), increasing the conspicuousness ratio hardly modifies this frontier. In this situation, the main determinant which favors uni- or biparental care is the total amount of time spent at the nest.

## Parental strategy plasticity at constant recess duration

In the previous sections, we assessed the ESH according to the position of the iso-fitness curve. Depending on the position of a uniparental tactic in relation to this curve, we concluded whether it leads to a lower risk of predation than the biparental tactic under consideration or not. It could be tempting to slightly change the uniparental tactic to see

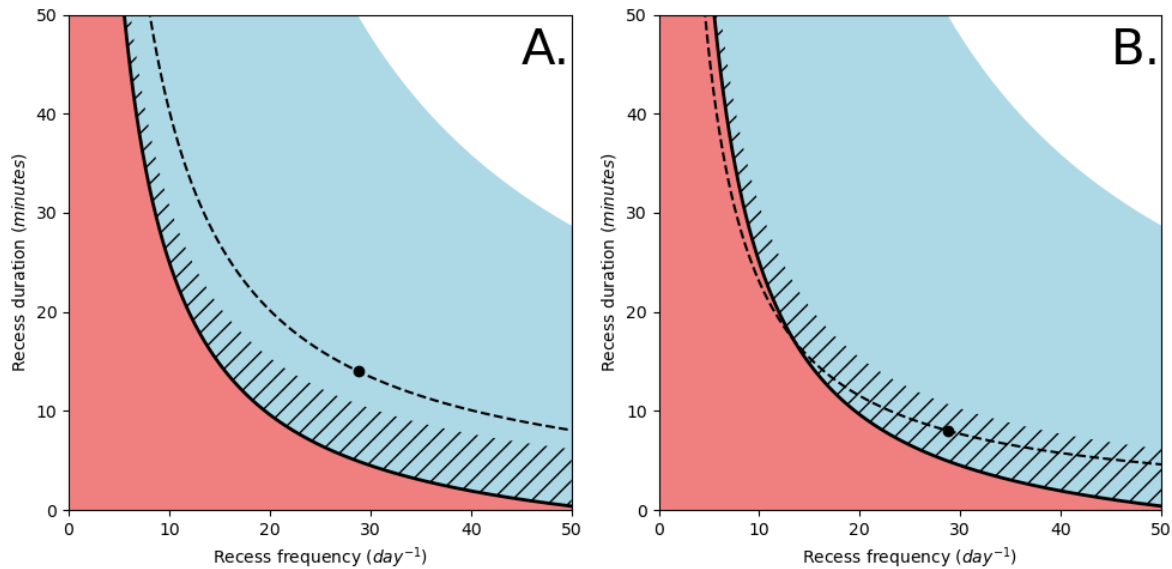
## CHAPITRE 1

whether it is possible to cross the iso-fitness curve and switch from a uniparental tactic with a higher predation risk than the focal biparental one to a uniparental tactic with a lower predation risk than the focal biparental one. However, it is unlikely that a species will be able to freely adjust its strategy because of biological or ecological constraints. Both recess frequency and duration are in fact dependent on each other. For instance, the parent cannot solely decrease the recess frequency without also adjusting the recess duration. To secure the needed energy intake, the parent must indeed keep its total duration of recesses (TDR) relatively constant. TDR captures the total amount of time dedicated to foraging (Meyer et al., 2021, 2020). This duration must be restricted to the very minimum to free enough time to care for the offspring without jeopardizing the parent's survival due to starvation. For a given uniparental tactic, we thus assume that the parent cannot lower its TDR and can only choose another tactic  $(F_u, r_u)$  insuring at least the same TDR. From any initial uniparental tactic, one can draw an iso-TDR function which includes this initial tactic, to determine any possible uniparental tactics with the same TDR. It enables us to distinguish two different cases.

In the first one, the iso-TDR curve does not cross the iso-fitness curve between uniparental and biparental phase (**Fig. 4A**). It means that a species requiring at least this TDR to survive will never be able to adjust its tactic in order to become less conspicuous than the focal biparental tactic. In the second case, while the initial uniparental tactic is more conspicuous than the focal biparental tactic, the iso-TDR curve crosses the iso-fitness curve between uniparental and biparental phase at some point (**Fig. 4B**). In fact, by decreasing the recess frequency and increasing the recess duration along the iso-TDR curve, it is possible to reach a new uniparental tactic which would be less conspicuous

than the focal biparental tactic. We can define two different areas in the biparental phase. The first area (non-hatched blue area in **(Fig. 4)**) groups every uniparental tactic that will never be able to outperform the focal biparental tactic by adjusting along the iso-TDR curve, even assuming infinite plasticity of recess duration and frequency. It corresponds to uniparental tactics whose predation risk, without taking in account parent arrival to or departure from the nest, is already greater than the global predation risk of the focal biparental tactics. The second area (hatched area in **Fig. 4)** groups every uniparental tactic more conspicuous than the focal biparental tactic, but which can outperform the focal biparental tactic, while keeping a constant TDR. In fact, if parent arrival to and departure from the nest are hardly visible for predators, they can reach a predation risk lower than the focal biparental tactic.

There is a second way to promote the uniparental strategy rather than the biparental strategy. By increasing the conspicuousness ratio  $k$ , the iso-fitness curve is shifted to the right (**Fig. 3B**). Any uniparental tactic can thus theoretically outperform a given biparental tactic, provided that the conspicuousness ratio is large enough. This is theoretically possible, but this still raises the question of the biological credibility of a too high conspicuousness ratio. By using empirical data, it is possible to estimate the minimal value of conspicuousness ratio to explain the existence of real uniparental tactics as an adaptive behavior under high predation risk. An unrealistically high estimate for the minimal conspicuousness ratio would thus not support the use of the ESH to explain the selection of uniparental over biparental care.



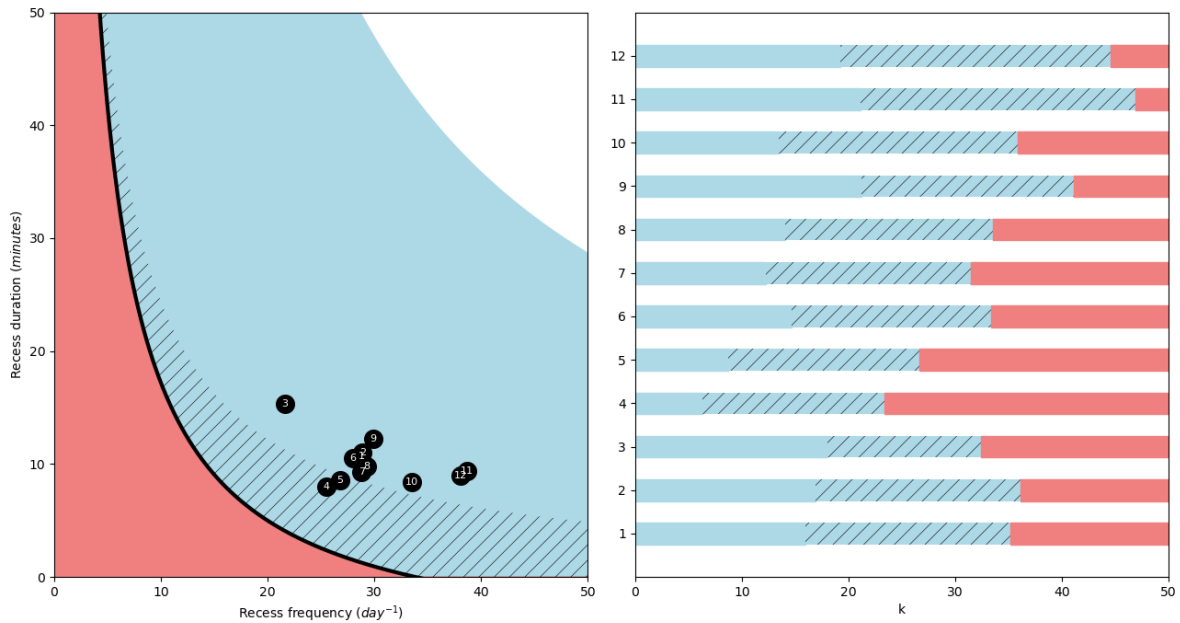
**Figure 4: Phase space of adaptive and non-adaptive uniparental tactics in comparison with a given biparental tactic and plasticity of uniparental tactics when foraging time remains constant.** Each panel presents the same duration of parenting period ( $t_u = t_b = 21$  days), with same predation conditions determined by ( $\lambda_i = 0.05, \lambda_r = 0.1, P_1 = 1.10^{-4}, k = 10$ ). In each panel, a uniparental tactic is fully defined by its coordinates, recess frequency ( $F_u$ ) and recess duration ( $r_u$ ). Coloured spaces display the range of parameters in which uniparental strategies lead to greater (red ■) or lower (blue ■) survival probability than the focal biparental tactics ( $F_b = 14.9 \text{ days}^{-1}, F_c = 4.6 \text{ days}^{-1}, r_b = 6 \text{ minutes}$ ). The white area in top-right corner corresponds to impossible sets of parameters for which the total daily time spent in recess exceeds 24 hours. The solid line corresponds to the iso-fitness curve  $W_u = W_b$ . The dotted line corresponds to iso-TDR, i.e. the set of uniparental tactics with the same total duration of recess (TDR) during the whole parenting period. Hatched area corresponds to non-adaptive uniparental tactics able to switch to adaptive uniparental tactics while keeping the same TDR. **(A)** Example of a uniparental tactic (solid circle) which is not able to switch to an adaptive uniparental tactic at constant TDR **(B)** Example of a uniparental tactic (solid circle) able to switch to an adaptive uniparental tactic at constant TDR.

### An empirical test of the ESH: the case of sandpipers.

This theoretical framework enables us to evaluate the ESH as a potential explanation for the selection of uniparental over biparental care across different ecological contexts. To support our theoretical predictions, the model can be parameterized using ecological data. We illustrate this approach by focusing on *Calidris* specie, which exhibit a wide

diversity of parental care strategies (**Fig. S1**) despite their ecological and phylogenetic proximity. Data available in the literature were used to estimate *Calidris* uniparental tactics parameters (**Tab. 2**) (Bulla et al., 2016; Cresswell et al., 2004; Meyer, 2021; Montgomerie and Cantar, 1985; Moreau et al., 2018; Norton, 1972; Smith et al., 2012a; Tulp and Schekkerman, 2006; Tulp, 2007). Similarly as (Léandri-Breton and Bêty, 2020), predation rates of unattended ( $\lambda_r$ ) and incubated ( $\lambda_i$ ) nests have been estimated by using the median predation rates of uncovered and covered artificial nests over a period of 7 years (**Tab. 1, unpublished data**). Predation rate at the arrival and departure of a single parent ( $P_1$ ) has been calibrated so that the resulting nest survival rates at the end of the incubation period lie between 0.3 and 0.4 for any *Calidris* species (**Tab. 1**). We used the same analysis based on phase space ( $F_u, r_u$ ) described above. The iso-fitness function  $W_u = W_b$  for the *Calidris* biparental focal tactic is estimated by using the mean values for ( $F_b, F_c, r_b$ ) of every fully reported biparental tactics for *Calidris* species. This frontier function defines the area in which uniparental tactics can outperform the focal biparental tactic. All the actual uniparental tactics observed in the field are projected on this phase space (**Fig. 5A**). We then estimated the critical values of the conspicuousness ratio  $k$  enabling every uniparental species to become as conspicuous as the *Calidris* biparental focal tactic (1) with its current tactic and (2) if able to change for another uniparental tactic at constant TDR (**Fig. 5B**). It reveals that even with a conspicuousness ratio of  $k > 20$  there is still no species whose uniparental tactics become less conspicuous than the *Calidris* biparental focal one. This means that parent changeovers must be at least twenty times more conspicuous than the arrival or the departure of one single parent, which seems very unlikely. Going further, it appears that even with the biologically unrealistic conspicuousness ratio of  $k = 10$ , there is only one

species (*C. fuscicollis*) which would be able to become less conspicuous while playing a uniparental strategy when changing their tactic at constant TDR. This eventually illustrates that the ESH is not a relevant hypothesis to explain the parental care strategies in *Calidris* genus.



**Figure 5: Application to an ecological case: the *Calidris* parental care strategies.** Coloured spaces display the range of parameters in which uniparental strategies lead to greater (red ■) or lower (blue ■) survival probability than the focal biparental tactics (estimated by the mean values of reported *Calidris* biparental tactics, see **Table 2**). Hatched area corresponds to non-adaptive uniparental tactics able to switch to adaptive uniparental tactics while keeping the same TDR. **(A)** Phase space of adaptive and non-adaptive uniparental tactics in comparison with a given biparental tactic for *Calidris* species. Each tactic presents the same duration of parenting period ( $t_u = t_b = 21$  days), with same predation conditions determined by ( $\lambda_i = 0.02, \lambda_r = 0.1, P_1 = 2.10^{-4}, k = 10$ ). The white area in top-right corner corresponds to impossible sets of parameters for which the total daily time spent in recess exceeds 24 hours. The solid line corresponds to the iso-fitness curve  $W_u = W_b$ . Black circles display the real uniparental tactics of different *Calidris* species (see **Table 2**). The conspicuousness ratio is here fixed to  $k = 10$ . **(B)** Estimation of the minimal conspicuousness ratio value enabling adaptive uniparental tactics for uniparental *Calidris* species compared to the focal biparental tactics (see **Table 2**), with same predation conditions ( $\lambda_i = 0.02, \lambda_r = 0.1, P_1 = 2.10^{-4}, k$ ).

**Table 2: Published values for *Calidris* parental care traits.** *Calidris alba* displays flexible strategy depending on individual (uniparental or biparental). Missing values for several biparental species are due to unavailable data in the literature.

Species	Strategy <i>(associated to the numbers on Fig. 5B)</i>	Recess duration <i>(minutes)</i>	Recess frequency <i>(day<sup>-1</sup>)</i>	Changeover frequency <i>(day<sup>-1</sup>)</i>	Sources
<i>C. maurii</i>	BI			2.5	(Bulla et al. 2016)
<i>C. bairdii</i>	BI	5	10.1	2.7	(Bulla et al. 2016; Norton 1972)
<i>C. bairdii</i>	BI	4.7	16.7	2.7	(Bulla et al. 2016; Meyer et al 2021)
<i>C. alba</i>	BI	6	14.9	4.6	(Bulla et al. 2016; Moreau et al. 2018)
<i>C. alba</i>	BI	6.2	13.7	4.6	(Bulla et al. 2016; Meyer et al 2021)
<i>C. pusilla</i>	BI	3.6	9.6	1.9	(Bulla et al. 2016; Smith et al. 2012)
<i>C. pusilla</i>	BI	4.9	13.6	1.9	(Bulla et al. 2016; Meyer et al 2021)
<i>C. alpina</i>	BI	5	5.1		(Norton 1972)
<i>C. alpina</i>	BI	5.7	7.2		(Smith et al. 2012)
<i>C. alpina</i>	BI	7.9	10.8		(Meyer et al 2021)
<i>C. maritima</i>	BI	4.4	6.9		(Meyer et al 2021)
<i>C. alba</i>	UNI (1)	11	28.8		(Moreau et al. 2018)
<i>C. alba</i>	UNI (2)	10.7	28.9		(Meyer et al 2021)
<i>C. ferruginea</i>	UNI (3)	15.3	21.6		(Tulp et Schekkerman 2006)
<i>C. fuscicollis</i>	UNI (4)	10.5	25,5		(Montgomerie et Cantar 1985)
<i>C. fuscicollis</i>	UNI (5)	8.6	26.8		(Meyer 2021)
<i>C. fuscicollis</i>	UNI (6)	8	28		(Smith et al. 2012)
<i>C. melanotos</i>	UNI (7)	9.3	28.8		(Cresswell et al. 2004)
<i>C. melanotos</i>	UNI (8)	12.2	29.3		(Meyer et al 2021)
<i>C. melanotos</i>	UNI (9)	9.8	29.9		(Tulp et Schekkerman 2006)
<i>C. minuta</i>	UNI (10)	9.4	33.5		(Tulp 2007)
<i>C. minuta</i>	UNI (11)	8.4	38.7		(Meyer et al 2021)
<i>C. temminckii</i>	UNI (12)	9	38.1		(Meyer et al 2021)

## 2.6 Discussion

Although the Extended Skutch hypothesis (ESH) is frequently invoked to explain the selection of uniparental over biparental care under predation risk, it lies on the incorrect assumption that the biparental strategy is more conspicuous than the uniparental strategy. Authors mainly called the ESH for species that: (1) breed in open nest (Clutton-

## CHAPITRE 1

Brock, 1991; Long et al., 2022), (2) are exposed to high predation rate (Snow, 1962; Willis et al., 1978; Lill, 1986; Willis and Oniki, 1998; Martin and Briskie, 2009) and (3) produce few offspring (Snow, 1962; Willis et al., 1978; Clutton-Brock, 1991). All of these required ecological conditions are met in the genus *Calidris*. These ground-nesting birds breed in open nests (Piersma et al., 1996), and when parents are absent, nests are more vulnerable to both avian and terrestrial predators. The high predation rate typical of the tundra ecosystem where they breed is the main cause of nest failure (Meyer et al., 2020; Smith et al., 2012b). Moreover, *Calidris* species are characterized by small clutch sizes (Meyer, 2021; Piersma et al., 1996), which does not necessarily require two parents for incubation (Bulla et al., 2017). In addition, *Calidris* exhibit a wide diversity of parental care strategies, ranging from uniparental to biparental care, and even mixed strategy, with adults able to adopt either uniparental or biparental strategy (Borowik and McLennan, 1999; Bulla et al., 2019, 2017; Cockburn, 2006; Erckmann, 1983; Moreau et al., 2018; Oring, 1986; Pitelka et al., 1974; Reneerkens et al., 2014; Reynolds et al., 2002; Székely and Reynolds, 1995). This provides an ideal opportunity to compare the survival outcomes associated with uniparental and biparental care under similar ecological conditions. The increased conspicuousness induced by two-parent changeovers is expected to severely impair the survival of biparental care under strong predation pressure. However, this rationale overlooks a key aspect of the biparental strategy. Biparental care allows for a very low recess frequency, which limits predation events due to the arrival or departure of the parent to the nest (Meyer, 2021; Moreau et al., 2018). It also minimizes the time the nest is left unattended. Compared to uniparental care, biparental care ensures greater nest concealment through the nearly continuous presence of an incubating parent with a cryptic plumage, and a more effective defense against predators through coordinated

behaviors. Contrary to a largely accepted assumption, the biparental strategy could greatly reduce the risk of nest predation, thus relaxing the constraints on changeover concealment. This could explain the existence of highly conspicuous changeovers reported in several species, including *Calidris* (Bulla et al., 2022; Haff et al., 2015; Sládeček et al., 2019a). More generally, by relaxing the constraints on parental reserves, biparental care provides greater flexibility to adjust behavior to ambient predation risk. Therefore, biparental care should be adaptive in a wide range of ecological contexts, except in species where the mere presence of a conspicuous parent at the nest strongly increases the nest detection by predators. Interestingly, these nuances were acknowledged by Alexander Skutch (Skutch, 1957) in a second publication, but have received far less attention than his original hypothesis (Skutch 1949).

Overall, our model of optimal parental care strategy under predation risk still allows us to distinguish some specific conditions that are likely to favor uniparental care as opposed to biparental care. We propose that the uniparental strategy could be favored in the following ecological conditions. Firstly, we predict that uniparental strategy could be adaptive in ecological contexts where predators locate the nest by spotting the conspicuous incubating parent (Carpenter et al., 2023; Engel et al., 2020). In such cases, minimizing adult presence near the nest reduces predation risk, naturally leading to the emancipation of one parent. This process has interesting evolutionary consequences for sexual selection. Starting from a state characterized by relatively conspicuous adults without pronounced sexual dimorphism (due to intersexual selection or secondary sexual traits), selection could have favored a uniparental strategy, subsequently driving the evolution of sexually dimorphic traits: an inconspicuous female and a conspicuous male,

## CHAPITRE 1

as originally proposed by Alfred Wallace (Baker and Parker, 1979; Caro, 2017; Ekanayake et al., 2015; Kimball and Ligon, 1999; Martin and Badyaev, 1996; Wallace, 1868). Similarly, female-only parental care may have been selected in many mammalian species as a strategy to mitigate the predation risks linked to parental odor cues, with the presence of two adults leaving scents potentially increasing predator detection (Blank et al., 2015; González-Mariscal et al., 2016; Lent, 1974; Walther, 1968, 1964, 1961, 1965; Zarrow et al., 1965). Secondly, the uniparental strategy may become adaptive compared to the biparental strategy if the presence or absence of adults does not strongly affect the risk of nest predation, such in species using closed nest (Howlett and Stutchbury, 1996; Martin et al., 1999). In these contexts, nest conspicuousness is primarily driven by recess and changeover frequencies rather than by adult presence itself. Consequently, the additional predation risk associated with biparental changeovers becomes a critical selective pressure. The distinction between the conspicuousness of a two-parent changeover versus a single-parent arrival or departure becomes the primary factor determining the optimal parental strategy. Here, the relative visibility of the adult at the nest becomes less influential, which may partly explain why most experimental studies evaluating the Wallace hypothesis have failed to support it (Matysioková et al., 2017; McEntee et al., 2021; Wallace, 1868).

Overall, whether predation favors uniparental care is likely to depend on flexible ecological conditions determined by key environmental factors. The first one is the predator sensory ecology. Predator that rely on visual or acoustic cues on visual or acoustic cues are particularly sensitive to transient movements at the nest (Hall et al., 2013; Stevens, 2013), whereas those that rely on olfactory or thermal cues can locate the

nest even in the absence of parental activity (Aguiar et al., 2022; Grieves et al., 2022; Reneerkens et al., 2005; Stevens, 2013). The persistence of such cues may increase background predation risk independently of the presence of adults. In addition, visually oriented predators can threaten the nest specialized in detecting either movement (predation primarily due to parent arrival, departure, and changeover) (Hall et al., 2013) or color and shape (predation primarily due to parent absence or presence at the nest) (Haskell, 1996). The type of predator present in the nest environment is therefore of great importance in determining whether the best strategy is to choose uniparental or biparental care. The second key factor is the structure of the breeding environment (Aguiar et al., 2022; Cox et al., 2012; Engel et al., 2020; Martin et al., 2000b). Open habitats generally expose nests to higher predation risk, as predators can locate nests even in the absence of movement around the nest. In contrast, in closed habitats where nests are inherently well concealed, predation risk is primarily driven by parent movement at the nest rather than by the mere presence or absence of adults. A third important element is the prey characteristics, especially body size. Larger species may face greater nest conspicuousness but may also have enhanced ability to defend their nest against predators (Larsen, 1991). The same environment may therefore lead to different adaptive parental care strategies depending on the focal species and the nesting period.

Another important factor to consider is the ability of parents to exhibit behavioral plasticity in their parental care. In our model, we explore a range of potential parental tactics under the assumption that parents can flexibly adjust their behavior provided they maintain a constant average daily energy intake, *i.e.* they spend an equal total duration of recess each day. This reflects the idea that, during the parenting period, parents are

## CHAPITRE 1

subject to strict energetic constraints, aiming to minimize time devoted to self-maintenance in order to maximize care for their offspring (Cresswell et al., 2004; Deeming and Reynolds, 2015; Tulp et al., 2009). Thus very long recesses were theoretically possible and may prove adaptive by minimizing parental movements to and from the nest. Such parental tactics, aimed solely at minimizing the risk of predation, could be detrimental to offspring incapable of self-thermoregulation, or to the parent having to endure extended parenting periods without feeding. Our modelling approach has purposely neglected these constraints on offspring thermoregulation or on parent reserves as these simplifying assumptions were conservative. Neglecting these constraints favored the uniparental strategy over the biparental one, while our aim was to assess the effect of the predation risk on the selection of the uniparental over the biparental strategy. Of course, in a more realistic ecological context, adults have to balance between conflicting demands: offspring growth (thermoregulation of eggs during extended period of incubation, feeding of young during frequent feeding bouts), nest survival (minimization of recess frequency), and maintenance of their own reserve (frequent and extended recesses). On the other hand, forcing single parents to maintain the same total duration of recess throughout the parenting period neglects their potential ability to build up fat reserves beforehand (Jamieson, 2012; Tulp and Schekkerman, 2006). This ability would favor the uniparental strategy by allowing to reduce both the frequency and the duration of recess, resulting in a lower risk of predation. Yet, more realistic model should accentuate the effects described herein: the ESH is rarely relevant to explain the selection of uniparental over biparental strategy.

Since the ESH is irrelevant for explaining the selection of the uniparental strategy over the biparental one, the question remains about the observation of uniparental species or populations in the wild. The ESH was attractive because it was the only one that considered the uniparental strategy as an adaptation by reducing the risk of predation. In contrast, alternative perspectives regard uniparental care not as an adaptation per se, but rather as a by-product of sexual conflict (Houston et al., 2005; Lessells and McNamara, 2011; Royle et al., 2016; Székely et al., 2007; Trivers, 1972; Westneat and Craig Sargent, 1996). By requiring conflicting demands between males and females, the parenting period may favor the desertion of one of the two parents, leaving the remaining parent with all parenting duties. Another key element in explaining the choice of uniparental care is environmental conditions, which may sometimes be sufficiently restrictive to favor parental desertion. Overall, this suggests that uniparental care is often not the result of an adaptive choice, but rather a strategy endured by the remaining parent under the combined pressures of sexual conflict and environmental conditions.

This study serves as a reminder of the need for caution in the face of the spread of verbal models in the scientific literature. At first sight, the ESH assumption that biparental care is more conspicuous than uniparental care appears plausible. However, in tracing the origins of the ESH, no study has rigorously assessed its premises and consequences. Although Alexander Skutch himself later acknowledged that biparental care was unlikely to be disadvantageous under predation pressure (Skutch, 1957), the mere accumulation of references to the initial Skutch hypothesis strengthened the credibility of the ESH in explaining that predation should favor uniparental over biparental care. We should take more care to properly assess such ideas that persist in the literature. This would allow us

## CHAPITRE 1

to disentangle which ones are or are not valid, which can then bring fruitful new ideas to work on.

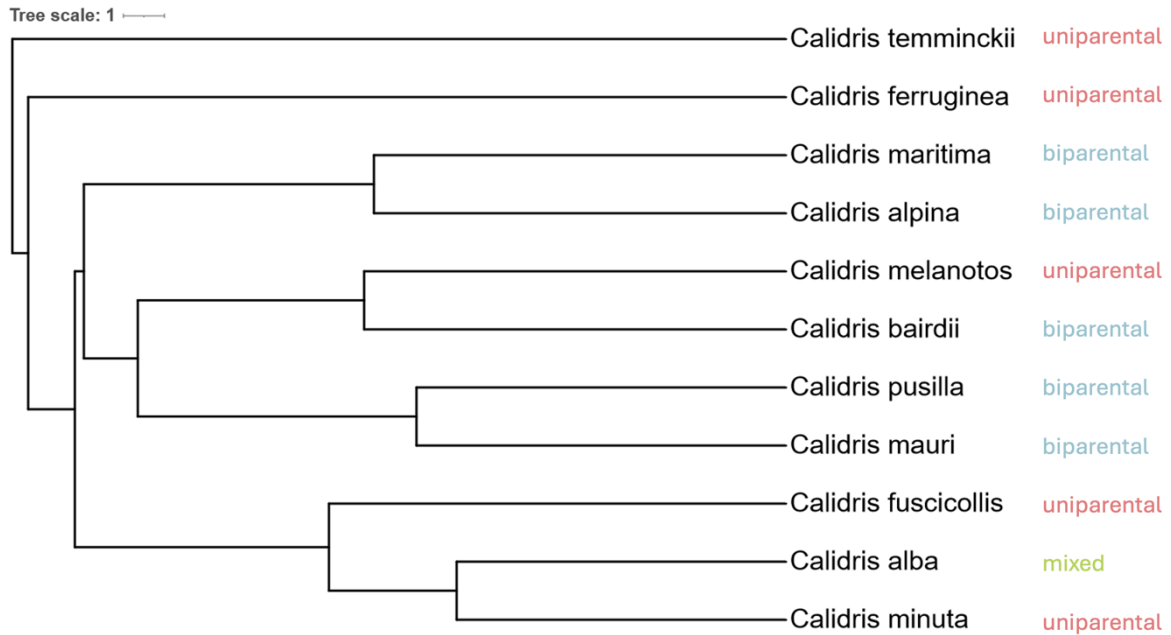
**Funding.** This work was supported by the ANR (ANR-21-CE02-0024 PACS to L.B.).

**Statement of Authorship.** JB, AH and FXDM contributed to the conceptualization of the model. JB and FXDM carried out the analysis. JB, OG, TP and JM contributed to field data collection. JB wrote the first draft with contributions from all the coauthors.

**Data and code availability.** The source code has been deposited on Zenodo and is available at <https://doi.org/10.5281/zenodo.14778378>. An interactive version is also available in the form of the Shiny App: <https://tinyurl.com/skutch-hyp>.

**Acknowledgements.** The authors are grateful to C. Morvan, L. Etchart, L. Bonnefond, D. Pinaud, F. Barraquand and M. Teixeira for regular and fruitful discussions about the model.

## 2.7 Supplementary material



**Figure S1: Phylogenetic tree of *Calidris* species and their corresponding parental care strategies.** Only species mentioned in this study are presented. We present the results based on the subset of 1000 trees derived from Jetz et al.'s phylogeny (Jetz et al., 2012) with the Hackett et al.'s backbone (Hackett et al., 2008). The plot was drawn using ITOL v6 (Letunic and Bork, 2024). *mixed* accounts for species able to adopt both the uniparental or the biparental strategies.

### 3. Discussion

#### 3.1 L'effet grille-pain : comment une hypothèse vraisemblable mais non vérifiée parvient à se maintenir dans la littérature

Ce premier chapitre visait à tester la validité d'une hypothèse fréquemment invoquée dans la littérature : l'hypothèse de Skutch étendue, qui supposait que la stratégie biparentale exposerait les nids à un plus grand risque de prédation que la stratégie uniparentale (Cestari, 2012; Clutton-Brock, 1991; Cockle and Bodrati, 2017; Frith et al., 1997; Lill, 1986; Long et al., 2022; Martin and Briskie, 2009; Meyer et al., 2020; Snow, 1962; Willis et al., 1978; Willis and Oniki, 1998). Cette hypothèse reposait sur l'idée que les relais au nid entre les deux parents seraient plus facilement détectables par les prédateurs que les simples allers-retours d'un unique parent (Boucaud et al., 2016; Bulla et al., 2022; Haff et al., 2015; Kavelaars et al., 2019; Sládeček et al., 2019a). Elle paraissait initialement vraisemblable, mais notre modèle nous a permis de démontrer qu'elle s'avérait en réalité rarement vérifiée.

Ce constat peut nous interroger sur les mécanismes qui ont offert une certaine crédibilité à cette hypothèse. Il ne s'agit pas d'un phénomène isolé, cantonné à la littérature scientifique. On peut décrire le processus de crédibilisation d'une information en s'appuyant sur l'exemple de l'histoire de l'invention du grille-pain ("Alan MacMasters," 2025; Silva, 2022). Jusqu'en 2022, l'inventeur du grille-pain était généralement connu sous le nom de Alan MacMasters, un supposé inventeur écossais du début du vingtième siècle. L'information ne faisait aucun doute : entre autres, son nom fut présélectionné pour apparaître sur les nouveaux billets de 50£, une école écossaise lui accorda une

journée dédiée, et un dessert fut nommé en son honneur. En réalité, il s'agissait initialement d'une simple plaisanterie entre étudiant à la suite d'un cours alertant sur la fiabilité des articles *Wikipedia*. Un étudiant modifia l'article *Wikipedia* dédié au grille-pain en inscrivant le nom d'un de ses camarades, Alan MacMasters, en tant qu'inventeur de l'objet. Il créa également pour l'occasion une courte page *Wikipedia* spécifiquement consacrée à cet inventeur fictif. Cette information a par la suite été reprise par différentes sources, notamment par des quotidiens britanniques tels le *Daily Mirror*, ou *The Scotsman* (McKim, 2015; Myall, 2012), ainsi que par des agences gouvernementales. Par un mécanisme d'autoréférencement circulaire, l'information a gagné en crédibilité et est ainsi parvenue à acquérir un statut d'autorité, favorisant sa diffusion et réduisant ainsi l'utilité apparente d'une vérification de sa véracité. De ce fait, au-delà des faits énoncés précédemment, il est aujourd'hui fait mention d'Alan MacMasters comme inventeur du grille-pain dans plusieurs ouvrages.

On peut dresser un parallèle avec l'histoire de l'hypothèse de Skutch étendue. Il est évidemment important de noter que contrairement à l'histoire d'Alan MacMasters, l'origine de cette hypothèse ne se fonde pas initialement sur une fraude délibérée. Cependant, le processus de crédibilisation qui a suivi demeure similaire. Initialement, on peut noter deux mentions indépendantes de l'hypothèse de Skutch étendue dans la littérature, en 1962 (Snow, 1962) et 1978 (Willis et al., 1978). Si ces deux articles reposent en partie sur des travaux précédents de Alexander Skutch, ni l'un ni l'autre n'y font référence directement quand il évoque ce que nous avons nommé l'hypothèse de Skutch étendue. Par la suite, ces articles sont tous deux cités et l'hypothèse de Skutch étendue reprise par des articles publiés par certains de leurs collaborateurs (Lill, 1986; Willis and

## CHAPITRE 1

Oniki, 1998). C'est également à ce moment que cette hypothèse est associée à la publication initiale d'Alexander Skutch (Skutch, 1949), à l'origine de l'hypothèse de Skutch au sens strict (Roper and Goldstein, 1997). Cet autoréférencement ainsi que la référence aux travaux d'un scientifique reconnu dans le domaine ont offert suffisamment de visibilité et de crédibilité à l'hypothèse de Skutch étendue pour qu'elle soit par la suite mentionnée dans un ouvrage incontournable sur les soins parentaux (Clutton-Brock, 1991), puis dans une *review* de référence sur le risque de prédation associé aux soins parentaux (Martin and Briskie, 2009). Sur la foi de ces publications, l'hypothèse de Skutch étendue a alors pu être évoquée à plusieurs reprises pour expliquer certains résultats obtenus dans des études postérieures (Cestari, 2012; Cockle and Bodrati, 2017; Long et al., 2022; Meyer et al., 2020).

Par ailleurs, il est intéressant de noter que la multiplication des mentions de l'hypothèse de Skutch étendue dans la littérature, *a fortiori* dans des publications récentes, a permis de passer outre les conclusions de Alexander Skutch lui-même sur la question. En effet, il affirmait en 1957 que :

*« In sum, I believe that neither the safety of the nest nor the integrity of the territory would be diminished if the males of the majority of passerine species with which I am familiar took to incubation. » (Skutch, 1957).*

À travers ce chapitre, nous avons finalement confirmé la conviction initiale d'Alexander Skutch, qui en réalité ne partageait pas l'avis des auteurs qui l'ont pourtant cité par la suite.

### 3.2 Implications dans le cadre des stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques

Trois facteurs principaux étaient évoqués pour expliquer la diversité des stratégies de soins parentaux chez les limicoles arctiques (Reneerkens et al., 2014; Reynolds and Székely, 1997) : l'existence de conflits sexuels entre les partenaires, les pressions de sélections abiotiques (couvert nival, température ambiante, disponibilité en nourriture) et la pression de prédation. Les conflits sexuels favoriseraient l'existence d'un polymorphisme de stratégie par fréquence dépendance (Vági et al., 2020; Zheng et al., 2021); les conditions abiotiques favoriseraient davantage la stratégie biparentale lorsqu'elles sont particulièrement rudes (Vági et al., 2020; Vincze et al., 2013); le risque de prédation favoriserait davantage la stratégie biparentale lorsqu'il est élevé (Cestari, 2012; Clutton-Brock, 1991; Cockle and Bodrati, 2017; Frith et al., 1997; Lill, 1986; Long et al., 2022; Martin and Briskie, 2009; Meyer et al., 2020; Snow, 1962; Willis et al., 1978; Willis and Oniki, 1998). Notamment, les pressions de sélection opposées liées aux contraintes abiotiques d'une part et au risque de prédation de l'autre pourrait ainsi avoir engendré un compromis ayant contribué au maintien des deux stratégies de soins uniparentaux et biparentaux.

À travers ce chapitre, nous avons mis en évidence que l'hypothèse selon laquelle le risque de prédation favoriserait la stratégie uniparentale n'était pas vérifié. En réalité, un risque de prédation élevé serait davantage favorable à la stratégie biparentale, remettant en cause l'existence d'un compromis lié aux pressions de sélection opposées des contraintes abiotiques et du risque de prédation. Ces résultats peuvent être mis en

## CHAPITRE 1

perspectives avec ceux obtenus par Léa Etchart, également en thèse dans le cadre du projet ANR PACS. À l'aide d'analyses de pistes, elle a cherché à déterminer les causes à l'origine de la diversité de stratégies intraspécifique chez le bécasseau sanderling (Etchart et al., 2025a). Elle a pu mettre en évidence que les stratégies de soins parentaux observées chez les bécasseaux sanderlings étaient principalement influencées par les variations des conditions abiotiques. En définitive, le risque de prédation semble donc de manière générale jouer un rôle modéré parmi les mécanismes à l'origine de la coexistence de stratégies uniparentales et biparentales chez les limicoles arctiques.

Le risque de prédation demeure cependant un élément majeur dans le cadre de la reproduction (Lima, 2009; Martin and Briskie, 2009). En tant que cause principale d'échec de la reproduction, il influence fortement le comportement des parents au sein même des stratégies uniparentale et biparentale. Les parents peuvent moduler l'information qu'ils délivrent aux éventuels prédateurs sur la localisation de leur nid en ajustant la fréquence et la durée de leurs *recesses* (Meyer et al., 2020; Smith et al., 2012b). Le choix de la localisation du nid est également déterminant vis-à-vis de la détection de celui-ci par les prédateurs, mais également vis-à-vis de la détection des prédateurs par les parents durant l'incubation (Koivula and Rönkä, 1998; Meyer, 2021; Whittingham et al., 2002). Cette problématique liée à l'acquisition et à la divulgation d'information dans les relations proies-prédateurs fera l'objet du troisième chapitre de cette thèse.

### 3.3 Quels enseignements ai-je tirés du travail réalisé pour ce premier chapitre ?

#### 3.3.1 *Les enseignements tirés de la recherche bibliographique*

J'ai naturellement été marqué par la facilité avec laquelle une hypothèse non vérifiée peut se propager dans la littérature, et ce en dépit des positions de l'auteur initial auquel il est fait référence. Au-delà de ce point déjà bien abordé dans ce manuscrit, j'ai également été frappé par la quantité d'hypothèses et de pistes de réflexion proposées dans les discussions des articles, et qui mériteraient d'être approfondies. À travers le travail de recherche bibliographique méticuleux que j'ai effectué pour retracer l'origine de l'hypothèse de Skutch étendue, j'ai pu mesurer la richesse des idées proposées en discussion et qui n'ont pas eu l'occasion d'être encore approfondies. Découvrir toutes ces idées au fil des discussions a aiguillé ma curiosité, et m'a aidé à structurer mes réflexions en m'offrant un grand nombre de perspectives pertinentes pour entrer dans mon projet de thèse.

#### 3.3.2 *Les enseignements tirés de la conception et de l'analyse du modèle mathématique*

En dehors de mes recherches bibliographiques, le travail que j'ai mené pour construire et consolider le modèle mathématique m'a également beaucoup appris. Le premier enseignement est qu'un modèle mathématiquement simple est parfois amplement suffisant pour répondre à la question initiale. Le modèle mathématique tel qu'il est présenté dans ce chapitre aurait pu être complexifié. Nous avons notamment cherché à

## CHAPITRE 1

l'améliorer en utilisant des probabilités continues pour modéliser le risque de prédation associé aux allers-retours des parents au nid. Cela avait pour conséquences d'ajouter des paramètres et nous a demandé davantage de temps pour analyser le modèle, pour finalement obtenir une conclusion qui demeurait inchangée. Le second enseignement est qu'en réalité la principale difficulté à laquelle fait face un théoricien ne réside pas nécessairement dans les analyses mathématiques, mais plutôt dans la manière de présenter ses résultats. Cette problématique fut d'autant plus prégnante pour moi que Jérôme Moreau, mon codirecteur de thèse, n'était pas théoricien lui-même, ce qui m'a poussé à davantage considérer la nécessité de cet effort de clarté. Cela nous a demandé du temps pour réussir à trouver une façon de rendre notre modèle lisible et compréhensible en dépit du grand nombre de paramètres à gérer. Ce travail de pédagogie était pourtant essentiel aussi bien pour nous que pour les futurs lecteurs de notre travail. C'est dans ce contexte que j'ai découvert et appris à utiliser l'outil *Shiny*, me permettant ainsi de proposer des figures interactives didactiques. J'en fais désormais un usage quasi systématique lorsque j'explore un nouveau modèle afin de m'aider à bien comprendre sa logique interne.

### *3.3.3 D'un modèle centré sur un cadre biologique restreint vers un modèle d'une portée plus générale*

Enfin, le travail bibliographique et le travail théorique m'ont tous deux éclairé sur la portée générale que l'on pouvait tirer de notre problème initialement centré sur les bécasseaux. Cela n'était pas un objectif initialement, mais la diversité des articles que j'ai pu lire sur le sujet et la nature abstraite du modèle que l'on avait conçu m'ont convaincu de l'intérêt de discuter de nos conclusions à une plus large échelle que le seul exemple des limicoles

arctiques. Cette démarche a fortement influencé ma manière de travailler par la suite, ce qui explique le chemin de pensée similaire que l'on retrouve finalement à travers les différents axes de ma thèse.



# **Chapitre 2 : Routines optimales d'incubation : gérer le compromis entre le développement des œufs et le maintien des réserves du parent.**

## **CHAPITRE 2 : ROUTINES OPTIMALES D'INCUBATION : GÉRER LE COMPROMIS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS ET LE MAINTIEN DES RÉSERVES DU PARENT. .... 122**

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>124</b>
<b>2. EXTENDED RECESSES AS PART OF OPTIMAL INCUBATION STRATEGIES: ADDRESSING TIME SCHEDULES IN TIME ALLOCATION TRADE-OFFS. ....</b>	<b>129</b>
2.1 ABSTRACT .....	130
2.2 INTRODUCTION .....	131
2.3 MODEL 1: OPTIMAL INCUBATION SCHEDULE FOR A LINEAR EGG THERMAL PERFORMANCE CURVE WITH CONSTANT RECESS DURATION .....	135
2.4 MODEL 2: OPTIMAL INCUBATION SCHEDULE FOR A SIGMOID EGG THERMAL PERFORMANCE CURVE WITH CONSTANT RECESS DURATION .....	138
2.5 MODEL 3: OPTIMAL INCUBATION SCHEDULE FOR A SIGMOID EGG THERMAL PERFORMANCE CURVE WITH DYNAMIC RECESS DURATION .....	140
2.6 DISCUSSION.....	146
2.7 SUPPLEMENTARY MATERIAL .....	158
<b>3. MESURE EXPÉRIMENTALE DES VARIATIONS DE MASSE DURANT L'INCUBATION : PREUVE DE CONCEPT POUR LE CAS DES BÉCASSEAUX .....</b>	<b>168</b>
3.1 APERÇU DE LA LITTÉRATURE CONCERNANT LES PROTOCOLES PERMETTANT DE MESURER LES VARIATIONS DES MASSES CHEZ DES ANIMAUX EN LIBERTÉ .....	170
3.1.1 Le défi méthodologique des mesures de masse répétées sur un même individu.....	170
3.1.2 Mesures de masse répétées chez des individus en période d'activité .....	171
3.1.3 Mesures de masse répétées chez des individus statiques .....	172
3.1.3.1 Mesures de masse répétées chez des jeunes au nid.....	172
3.1.3.2 Mesures de masse répétées chez des parents durant les soins parentaux.....	173
3.2 DÉVELOPPEMENT D'UNE MÉTHODE EXPÉRIMENTALE DE MESURE DES VARIATIONS DE MASSE DES BÉCASSEAUX DURANT L'INCUBATION.....	174
3.2.1 Description du protocole .....	174
3.2.2 Contraintes éthiques et expérimentales .....	175
3.3 MÉTHODE DE FILTRAGE DE LA MASSE DU PARENT AU NID À PARTIR DES DONNÉES BRUTES .....	176
3.3.1 Distinction des phases d'absence et de présence du parent.....	177
3.3.2 Estimation de la masse totale du nid au début et à la fin de chaque phase d'absence ou de présence du parent .....	178
3.3.3 Estimation de la masse du parent au début et à la fin de chaque phase d'absence ou de présence du parent.....	180
3.4 EXEMPLE D'ANALYSES SUR UN JEU DE DONNÉES RÉELLES .....	181
3.5 QUELLES PERSPECTIVES POUR CE PROTOCOLE ? .....	182

## CHAPITRE 2

<b>4. DISCUSSION .....</b>	<b>186</b>
4.1 LA SÉLECTION D'UN POLYMORPHISME COMPORTEMENTAL DANS UN ENVIRONNEMENT STABLE .....	186
4.2 LES CONSÉQUENCES DES FLUCTUATIONS ENVIRONNEMENTALES SUR LES ROUTINES OPTIMALES D'INCUBATION .....	187
4.3 QUELLE STRATÉGIE ADOPTER FACE À UNE INFORMATION PARCELLAIRE ?.....	188
4.4 QUELS ENSEIGNEMENTS AI-JE TIRÉS DU TRAVAIL RÉALISÉ POUR CE SECOND CHAPITRE ? .....	189
4.4.1 Conclier des approches analytiques et numériques .....	189
4.4.2 L'intérêt de prendre son temps en recherche .....	190

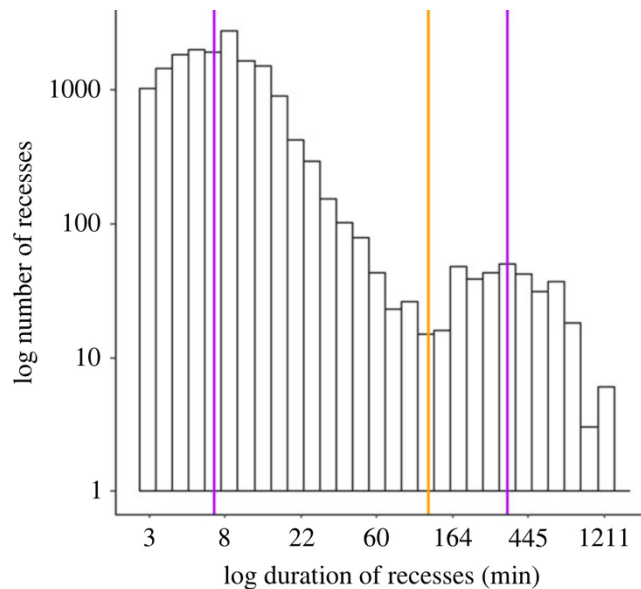
## 1. Introduction

Au-delà des problématiques relatives aux choix d'une stratégie biparentale ou uniparentale, le second objectif principal de ma thèse au sein du projet ANR PACS était de me concentrer sur les stratégies adaptatives de soins parentaux à l'échelle d'une période d'incubation. Il s'agissait donc de s'intéresser à la gestion par les parents du compromis entre incubation prolongée des œufs et reconstitution de leurs propres réserves.

L'étude de ce compromis fut l'objet de mon deuxième chapitre de thèse. Si ce compromis est atténué dans le cas de soins biparentaux où les parents peuvent se relayer au nid, il représente un enjeu majeur pour un adulte qui est seul à incuber ses œufs (Etchart, 2024; Tulp and Schekkerman, 2006). Dans le cas d'espèces comme les bécasseaux qui dépendent directement des réserves acquises durant la période de reproduction (*income breeder*), les adultes sont donc obligés d'effectuer ces deux tâches (Stephens et al., 2009). De plus, celles-ci sont nécessairement découplées temporellement (Tulp and Schekkerman, 2006). Ils doivent alterner entre incuber leurs œufs et se nourrir, et donc décider de la proportion de temps allouée à chacune d'entre elles (Tulp and Schekkerman, 2006). Se pose alors la question de la fréquence des allers-retours et de la durée des périodes d'absences et de présence au nid : effectuer des sorties courtes mais fréquentes mène-t-il à un plus grand succès de reproduction qu'effectuer des sorties longues mais rares ? Cette question des stratégies optimales de planification de l'incubation se trouve au cœur des préoccupations du projet ANR PACS, et plus largement de la littérature sur les stratégies de soins uniparentaux (Etchart et al., 2024,

## CHAPITRE 2

2025b; Holt, 2002; Jin et al., 2025; Montgomerie and Cantar, 1985; Reneerkens et al., 2011; Sládeček et al., 2019b; Tulp and Schekkerman, 2006).



**Figure 1 :** Distribution des durées de *recesses* mesurés sur des nids de bécasseaux sanderlings au Groenland (2011–2021) (*Figure issue de Etchart et al., 2024*). Les lignes verticales violettes indiquent les deux modes de la distribution, à environ 7 et 340 minutes. La ligne verticale orange représente l’antimode, à environ 120 minutes, séparant les *recesses* courts (à gauche) des *recesses* longs (à droite).

Grâce aux données accumulées au cours des 14 années de suivis réalisé par les membres de *l’Interaction Working Group*, il a notamment été possible d’analyser les durées des périodes d’absences (par la suite désignées comme étant des *recesses*) chez les individus uniparentaux de bécasseaux sanderling. Ce travail réalisé dans le cadre de la thèse de Léa Etchart a permis de mettre en évidence un patron de distribution des durées de *recesses* inattendu (Etchart et al., 2024). Elle a fait le choix de considérer l’ensemble des *recesses* mesurés au cours du suivi, contrairement aux analyses

classiques qui avait tendance à ignorer les *recesses* de grande durée car perçus comme des données aberrantes. Ses analyses ont alors révélé l'existence d'une bimodalité dans la durée des *recesses* (**Fig. 1**). Un premier pic de l'ordre de la dizaine de minutes correspond à la majeure partie d'entre eux, lorsque l'adulte s'éloigne du nid brièvement pour s'alimenter. Mais on observe également un second pic pour des durées au-delà de 2 heures, correspondant à des *recesses* de longue durée qui exposent longuement les œufs à la température ambiante. Si ce deuxième pic est d'amplitude moins marquée, il correspond tout de même à une part importante de la proportion de temps passé hors du nid par l'adulte.

Ce résultat surprenant appelle à mieux comprendre les origines de ces *recesses* longs. Une des pistes envisagées serait qu'ils résultent d'une mauvaise condition corporelle de l'adulte ou de conditions environnementales plus rudes, comme le suggèrent des analyses des données disponibles (Etchart et al., 2025b). Lorsque les conditions deviendraient trop défavorables pour sa propre survie, le parent pourrait alors en dernier recours prioriser son alimentation plutôt que le développement des œufs afin de maintenir des réserves énergétiques suffisantes (Bueno-Enciso et al., 2017; Etchart et al., 2025b; MacDonald et al., 2013). Cependant, il serait également envisageable que ces *recesses* longs puissent s'inscrire dans une stratégie d'incubation optimale sur le long terme face à des conditions défavorable, sans ne représenter qu'une option de dernier recours. Nous avons fait le choix de chercher à mieux cerner les explications possibles à l'existence de ces *recesses* longs à travers une approche théorique. Nous ne souhaitons pas construire un modèle purement descriptif qui chercherait uniquement à tester des règles de décision possibles, avec comme but de reproduire finement les observations

## CHAPITRE 2

de terrain. Nous avons plutôt cherché à construire des modèles normatifs simples, permettant de laisser émerger des règles de décisions optimales. Pour ce faire, nous avons fait le choix d'optimiser nos modèles en se concentrant sur la maximisation du développement total des œufs. Nous avons développé trois modèles différents de complexité croissante, permettant d'offrir une meilleure compréhension des mécanismes des stratégies optimales d'incubation.

Ces trois modèles reposent sur deux paramètres clés : la température des œufs et le niveau de réserves du parent. Si la dynamique de la température des œufs pouvait être approchée grâce aux mesures obtenues dans le nid à l'aide de sondes thermiques, nous ne disposons initialement d'aucune information sur l'évolution des réserves parentales. Dans nos modèles, cette dynamique a donc été estimée à partir d'hypothèses issues de travaux similaires. Il serait toutefois essentiel de caractériser les variations réelles des réserves parentales durant l'incubation. De telles données permettraient de mieux comprendre comment la stratégie d'incubation s'articule entre la température des œufs et l'état énergétique du parent.

C'est précisément dans cette perspective qu'une méthode de pesée automatique des oiseaux au nid, à l'aide d'une balance placée sous celui-ci, est actuellement en cours de développement par Olivier Gilg dans le cadre du projet ANR PACS. Ce chapitre sera ainsi l'occasion de replacer cette approche dans la littérature, de décrire la méthode que nous avons mise en place pour traiter les biais de mesures dus aux conditions météorologiques (vent et pluie notamment) et de présenter un premier exemple des résultats que l'on peut obtenir grâce à ce dispositif. Enfin, à la lumière des travaux

antérieurs sur les stratégies d'incubation et des modèles présentés dans ce chapitre, nous discuterons des implications de ces nouvelles données pour la compréhension des stratégies d'incubation.

En allant plus loin, nous avons voulu nous placer dans un cadre conceptuel plus large. À travers ce modèle simple où un individu doit alterner successivement entre deux tâches, nous avons pu questionner la manière de penser la gestion des contraintes temporelles en écologie comportementale (Dunbar et al., 2009). L'exemple de l'incubation nous a servi comme preuve de concept afin de souligner l'importance de considérer non seulement la proportion de temps alloué à chaque tâche (le budget temporel), mais également le temps absolu alloué successivement à chaque tâche (la planification temporelle), pourtant généralement négligé.

## **2. Extended recesses as part of optimal incubation strategies: addressing time schedules in time allocation trade-offs.**

Julien Bouvet<sup>1,2</sup>, Olivier Gilg<sup>2,3</sup>, Loïc Bollache<sup>2,3</sup> Jérôme Moreau<sup>2,4</sup>, François-Xavier Dechaume-Moncharmont<sup>1</sup>

1. *Université Claude Bernard Lyon 1, LEHNA UMR 5023, CNRS, ENTPE, Villeurbanne, 69622, France*
2. *Groupe de recherche en écologie arctique, 16 rue de Vernot, 21440 Francheville, France*
3. *Chrono-environnement UMR 6249, CNRS Université de Franche-Comté, F-25000, Besançon, France*
4. *Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS & La Rochelle Université, Villiers-en-bois France*

### Préambule

*Le travail présenté dans cette section fait actuellement l'objet d'une relecture finale par les coauteurs, en vue d'une soumission prochaine à la revue The American Naturalist.*

## 2.1 Abstract

Time is a limiting resource in ecology, resulting in time allocation trade-offs between mandatory tasks that are mutually exclusive. Such trade-offs are most often studied through time budgets, which quantify the relative time allocation across tasks. However, organisms also face constraints on the absolute duration devoted to each task, namely the time schedule. In uniparental incubation, considering the time schedule is central because the parent must alternate between incubating its eggs and taking recesses to restore its reserves. Using a state-dependent model, we showed that optimal incubation schedules exclude recesses of intermediate durations and allow only two possible strategies: taking either exclusively short recesses, or numerous short recesses combined with a few extended ones. These strategies optimize the incubation schedule under the constraint of parental energy reserves, in order to maximize egg development. Extended recesses can therefore represent an adaptive strategy that may emerge even in perfectly stable environments. Contrary to common assumptions, the alternation between short and extended recesses is not a consequence of environmental fluctuations between good and bad conditions. More broadly, our results highlight the importance of considering time schedules, in addition to time budgets, when studying time allocation trade-offs.

Keywords: optimal decision-making; uniparental incubation; time budget; dynamic programming

### 2.2 Introduction

An individual capable of simultaneously maximizing all aspects of its fitness without facing any constraints is commonly referred to as a Darwinian demon (de Mazancourt and Dieckmann, 2004; Law, 1979). In practice, organisms are constantly faced with multiple constraints that restrict the range of possible phenotypes (Acerenza, 2016; Garland Jr. et al., 2022). These constraints result in trade-offs between the different available options (e.g. tasks, traits), some of them being selected to the detriment of others. This paradigm is observed at all levels of biology, from proximate to ultimate issues (Acerenza, 2016; Del Giudice and Crespi, 2018; Garland Jr. et al., 2022; Roff and Fairbairn, 2007). A general definition of a trade-off can therefore be formulated as follows: a situation in which investing in one option inevitably results in worsening other options (Garland Jr. et al., 2022; Roff and Fairbairn, 2007; Stearns, 1989).

A key distinction can be made between strong trade-offs and weak trade-offs (de Mazancourt and Dieckmann, 2004; Egas et al., 2004; Farahpour et al., 2018; Houston et al., 2024; Levins, 1962; Shaddy et al., 2021; Wilson and Yoshimura, 1994). In the former, the optimal strategy consists of investing exclusively in one option while completely dismissing the others. In the latter, in contrast, the optimal strategy is to invest in several options at the same time. This situation often arises when an organism must choose between multiple tasks that are mandatory (Morrell, 2004). In such cases, it raises the question of the possible simultaneity of the tasks to be performed. Some tasks may be mutually exclusive (Morrell, 2004), meaning they cannot be performed in parallel. For instance, a bird cannot simultaneously incubate its eggs at nest and forage (Tulp and Schekkerman, 2006). When faced with tasks that are both mandatory and mutually

exclusive, an individual is forced to divide its time among them (Dunbar et al., 2009). This allocation of time to different tasks is commonly referred to as a time budget (Caraco, 1979a; Dunbar et al., 2009; Marshall et al., 2012; Pyke, 1979; Resheff et al., 2022).

The question of the optimal time budget is central to many studies related to trade-off in behavioral ecology (Caraco, 1979a; Hamel and Côté, 2008; Marshall et al., 2012; Resheff et al., 2022). Both theoretical models and experimental approaches focus on estimating the proportion of time allocated to different tasks (Caraco, 1979a, 1979b; Ferrari et al., 2009; Higginson et al., 2012; Lima and Bednekoff, 1999; Marshall et al., 2012; Resheff et al., 2022; Rugg and Buech, 1990). Rather than absolute time, it is the distribution of relative time that is the focus of these studies. While considering the proportion of time in each task has been highly successful in improving our understanding of how trade-offs are managed under temporal constraints (Dunbar et al., 2009), it inherently ignores a significant amount of information. Indeed, an individual must decide not only the total amount of time to allocate to different tasks but also how frequently to switch between them. In the simple case of a two-task situation, the optimal strategy may range from switching between the two tasks repeatedly to dedicating long, uninterrupted periods to each task sequentially. In addition, there is a full continuum of possible intermediate strategies in between these two extremes. Therefore, to estimate an individual's optimal decision when facing a time allocation trade-off, it is essential to consider not only the time budget but also the time schedule.

Understanding these dynamics is crucial for better predicting individual responses under temporal constraints, highlighting the need for further theoretical insights. The

## CHAPITRE 2

importance of time schedules is illustrated by a concrete example of a trade-off in a biological situation: the strategy of egg incubation in uniparental bird species (Tulp and Schekkerman, 2006). In order to optimize the fitness of its offspring, the incubating parent aim to provide the best possible conditions for its eggs. Prolonged incubation enhances post-hatching growth (Hepp et al., 2015; Nord and Nilsson, 2011), juvenile survival until fledging (Hepp et al., 2015), and reduces predation risk by minimizing the time spent in the nest by both eggs and hatchlings (Martin et al., 2007). To achieve this, the parent must stay in the nest to keep the eggs warm, as they are unable to regulate their own temperature (Royle et al., 2014; Tulp and Schekkerman, 2006). However, incubation is energetically costly for the parent (Nord and Williams, 2015; Thomson et al., 1998). If it cannot previously build sufficient energy reserves to sustain itself throughout the incubation period, it must regularly leave the nest to forage (Meyer et al., 2020; Nord and Williams, 2015). Consequently, the parent faces a trade-off between two mandatory and mutually exclusive tasks. To handle this trade-off, the parent must determine the optimal time schedule that balances the time spent for regulating the temperature of its eggs while also maintaining its own energy reserves (Reid, 2001; Tulp and Schekkerman, 2006).

This question is particularly relevant to recent studies on incubation strategies in uniparental Arctic shorebirds (Etchart, 2024; Etchart et al., 2024). First, they are income breeders, requiring frequent restoration of energy reserves (Klaassen et al., 2001). Second, their eggs can endure low temperatures (Tulp and Schekkerman, 2006), allowing them to use a large range of nest absence durations (hereafter referred to as recesses). Long-term monitoring of the presence at nest across a large number of individuals over more than a decade revealed existence of distinct strategies with a bimodal distribution

in recess durations with birds alternating between short and long recesses (Etchart et al., 2024). While such extended recesses has long been recognized (Bueno-Enciso et al., 2017; Fu et al., 2017; Holt, 2002; Jia et al., 2010; MacDonald et al., 2013; Nord and Williams, 2015; Smith et al., 2012a), it is now clear that they are not mere artifacts but instead play a crucial role in avian incubation strategies (Etchart, 2024; Nord and Williams, 2015). The factors that trigger the transition from brief to extended recesses remain to be elucidated. This strategy shift may be due to a change in environmental conditions: periods of harsh condition often serves as a prelude to the manifestation of extended recesses (Etchart et al., 2025b). Nonetheless, alternating between short and extended recesses may also occur under stable environmental conditions.

We investigated whether both short and extended recesses can arise in a constant environment, using a theoretical approach combining three different mathematical and numerical models. This enabled us to identify the key factors underlying the optimal time schedule strategy between incubating and foraging. In addition, by applying a state-dependent dynamic programming model (Houston and McNamara, 1999), we obtained recess patterns that qualitatively match those observed *in natura*. Taken together, the results from these models support the idea that time schedule is complementary to time budget and represents a crucial yet usually underestimated factor in trade-off optimization.

### 2.3 Model 1: Optimal incubation schedule for a linear egg thermal performance curve with constant recess duration

We modeled uniparental incubation strategy as the iteration of a stereotyped incubation cycle over the whole incubation period. Optimizing the incubation strategy at the scale of a single cycle ultimately amounts to optimizing it over the entire incubation period. One incubation cycle corresponds first to a recess stage of duration  $\tau$ , while the parent is foraging away from the nest hence leaving the egg cooling. The second stage of duration  $\nu$  starts when the parent comes back to the nest to heat the eggs. For sake of simplicity, the dynamics of parent energy reserves was modelled as a linear function of time (Lima and Bednekoff, 1999). The parent reserve increased at a rate  $q_r$  during recess stage and decreased at a rate  $q_i$  during incubation stage, with  $q_r > q_i$ . Change in egg temperature  $E$  was modelled according to the Newton's law of cooling, neglecting inhomogeneity in the egg composition (Voss, 2002). Dynamics in egg temperature was modeled as a first-order negative exponential function of time. Hence variation of egg temperature during incubation  $E_i$  and during recess  $E_r$  are described by

$$\begin{cases} \frac{dE_i}{dt} = c_b(T_b - E_i) \\ \frac{dE_r}{dt} = c_a(T_a - E_r) \end{cases} \quad (1)$$

which are determined by four constants, which are as follows:  $c_b$  (*resp.*  $c_a$ ) the heat transfer coefficient between the parent body (*resp.* the air) and the eggs,  $T_a$  the ambient temperature and  $T_b$  the constant incubation temperature, which is the species-specific temperature that optimizes egg development.

We supposed that the parent alternates recesses of duration  $\tau$  and incubation bouts of duration  $\nu$  throughout the incubating period. The only way to ensure that the parent doesn't die of starvation or accumulate useless reserves is to maintain a zero-reserve balance between incubations and recesses, such that:

$$\forall q_i < 0, \forall \tau > 0, \quad q_r \tau - q_i \nu = 0 \Leftrightarrow \frac{\nu}{\tau} = \frac{q_r}{q_i} \quad (2)$$

Thus, the balance between reserve replenishment and depletion rates  $\frac{q_r}{q_i}$  determines the relative allocation of time between recess and incubation  $\frac{\nu}{\tau}$ . This balance is then referred to as the resource sustainability  $\alpha = \frac{q_r}{q_i}$ . This also constrains the maximal temperature  $E_r^* = E_i(\alpha\tau)$  or the minimal temperature  $E_i^* = E_r(\tau)$  reached by the eggs during one incubation cycle. They can be found by solving the following equations:

$$\begin{cases} E_r^* = T_b + (E_i^* - T_b)e^{c_b\alpha\tau} \\ E_i^* = T_a + (E_r^* - T_a)e^{c_a\tau} \end{cases} \quad (3)$$

This leads to

$$\begin{cases} E_i^* = \frac{T_a e^{c_b\alpha\tau}(e^{c_a\tau} - 1) + T_b(e^{c_b\alpha\tau} - 1)}{e^{(c_a+\alpha c_b)\tau} - 1} \\ E_r^* = \frac{T_b e^{c_a\tau}(e^{c_b\alpha\tau} - 1) + T_a(e^{c_a\tau} - 1)}{e^{(c_a+\alpha c_b)\tau} - 1} \end{cases} \quad (4)$$

This allows us to describe the egg temperature dynamics over a single incubation cycle within a fully mathematical framework. The egg temperature directly affects the egg development rate. This relationship is then referred to as the egg thermal performance curve. As a first approximation, the thermal performance curve is defined as an increasing linear function of egg temperature, noted  $\varphi$ . Then, our aim is to optimize the mean egg development over a single incubation cycle,  $\bar{\varphi}$ , depending on the recess duration  $\tau$ . This amounts to maximize the following function of  $\tau$ :

$$\bar{\varphi}(\tau) = \frac{1}{\tau + \alpha\tau} \int_0^{\tau+\alpha\tau} \varphi(E(t))dt \quad (5)$$

We demonstrated that it can be expressed as follows:

$$\bar{\varphi}(\tau) = \frac{T_a + \alpha T_b}{1 + \alpha} + \frac{(E_r^* - E_i^*)(c_b - c_a)}{(1 + \alpha)\tau c_a c_b} \quad (6)$$

It allows us to estimate the sign of its derivative to know how it varies with  $\tau$  (**Appendix A**).

The derivative is whether strictly negative or strictly positive, depending on a unique condition: if  $c_b > c_a$ , then  $\frac{d\bar{\varphi}}{d\tau} < 0$ , while if  $c_b < c_a$ , then  $\frac{d\bar{\varphi}}{d\tau} > 0$ . For this simple model,

this means that the optimal incubation schedule is only depending on the ratio of heat transfer coefficients. This ratio is then referred to as the parent thermal efficiency  $\eta = \frac{c_b}{c_a}$ .

If the parent thermal efficiency is above 1 ( $c_b > c_a$ ), the mean development rate decreases when  $\tau$  increases and thus the optimal strategy is to make the shortest possible recesses. The contrary is true if the parent thermal efficiency is below 1 ( $c_b < c_a$ ), hence leading the longest possible recesses to become the optimal strategy. This illustrates that (1) even for a simple incubation model there is one single optimal time schedule and (2) that the optimal switching frequency can only reach two extreme values which tend to 0 or  $+\infty$  depending on the parent thermal efficiency. Yet, for a linear egg development rate function, the optimal time schedule is only depending on biological parameters but is independent on environmental conditions.

## 2.4 Model 2: Optimal incubation schedule for a sigmoid egg thermal performance curve with constant recess duration

In our first model, we were able to develop a fully mathematical framework, thus offering valuable insights about the optimal incubation schedule. However, it came at the costs of the strong assumption to model the egg thermal performance curve as a linear function of the egg temperature. To be closer with biological processes, we then developed a second model on the same basis as our first one but using another function of egg thermal performance curve, noted  $\Phi$ . It was modelled as the sigmoid increasing part of a thermal performance curve, such that:

$$\Phi(E) = \frac{1}{1 + e^{\sigma(T_{inf} - E)}} \quad (7)$$

with  $T_{inf}$  the egg temperature at the inflection point and  $\sigma$  the slope at the inflection point. However, such a thermal performance curve prevents from any analytical equations of the mean egg development over an incubation cycle  $\bar{\Phi}$ , thus requiring numeric approximation to calculate the resulting integral (Koussoroplis et al., 2017). We restricted our numeric analyses to ecologically relevant parameters:  $\eta > 1$ , meaning that parents are more efficient to transfer heat to the eggs than air, and  $\alpha > 1$ , meaning that parent energy reserves increase faster when foraging than they decrease when incubating eggs. A sensitivity analysis of the effect of  $\eta$  and  $\alpha$  on optimal incubation schedule was conducted (**Fig. S1**). As for the first model, we found that there were only two possible optimal recess durations, with either very short (when  $\tau$  tends to 0) or very long (when  $\tau$  tends to  $+\infty$ ) recesses, without intermediate recess duration. We were able to estimate the limit of the mean egg development for very short recesses:

$$\lim_{\tau \rightarrow 0} \bar{\Phi}(\tau) = \Phi\left(\frac{\alpha c_b T_b + c_a T_a}{\alpha c_b + c_a}\right) \quad (8)$$

as well as for very long recesses:

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \bar{\Phi}(\tau) = \frac{\alpha \Phi(T_b) + \Phi(T_a)}{\alpha + 1} \quad (9)$$

Assuming that egg development rate is negligible at ambient temperature (Webb, 1987), the critical environment conditions (ambient temperature  $T_a^*$  and resource sustainability  $\alpha^*$ ) for which the optimal incubation schedule shifts from very short recesses to very long recesses (**Fig. 2**) are defined by

$$T_a^* = T_0^* + \alpha^* \eta (T_0^* - T_b) \quad (10)$$

where  $T_0^* = T_{inf} + \frac{\ln(\alpha^*)}{\sigma}$  is the mean egg temperature when  $\tau$  tends to 0 and the critical environmental conditions are met. This result enables us to clarify several issues. Firstly, environmental conditions alone can strongly affect the optimal time schedule. For any sufficiently low ambient temperature or for any sufficiently low resource sustainability  $\alpha$ , it is expected that the optimal strategy is to make extended recesses. Secondly, while both environmental variables affect the optimal incubation schedule, it is mainly shaped by the resource sustainability  $\alpha$  as illustrated by the steep slopes observed in **Fig. 2**. Thirdly, the optimal incubation schedule is modulated by the parent thermal efficiency: the more efficient the parent is at heating the eggs, the more beneficial it is to make short recesses. Lastly, the choice to take only short or extended recesses is mainly driven by the sigmoid shape of the egg thermal performance curve. If we let ambient temperature be close to the inflection temperature, then the egg development rate tends to become a concave function. In such a case, any  $T_a$  is necessary larger than the critical ambient temperature  $T_a^*$ , meaning that the only optimal strategy is to make only short recesses (**Appendix B**). In the same manner, if we let the inflection temperature be close to the

parent body temperature, then the egg development rate tends to become a convex function. In such a case,  $T_a^*$  tends towards  $T_b$  and thus  $T_a$  is necessary below the critical ambient temperature, meaning that the only optimal strategy is to make only extended recesses (**Appendix C**). The fact that the optimal strategy shifted from short to extended recesses in response to changes in environmental conditions can be explained by the sigmoid shape which encompasses both a convex and a concave part. Depending on whether the temperature distribution to which the eggs are exposed during the incubation period lies more in the convex or concave part of the sigmoid function, the optimal incubation schedule is characterized by either short or extended recess, with no intermediate duration.

## 2.5 Model 3: Optimal incubation schedule for a sigmoid egg thermal performance curve with dynamic recess duration

The models described above were intended to be heuristic in presenting optimal recess duration. But they had several limitations. The first one was that the recess duration was assumed to be fixed for the whole incubation period, which did not allow strategies based on flexible recess duration. The second one was that the parent reserves were not bound, allowing the parent to stay on the nest for an infinite amount of time, provided that it can then forage for an infinite amount of time. We built a state-dependent model to handle these issues.

We modeled an environment with a constant ambient temperature  $T_a$  in which a single parent must incubate its egg during the incubation period of duration  $t_{max}$ . At each time

## CHAPITRE 2

step, the parent must decide between two tasks, either taking a recess to forage or incubating its eggs, depending on its own energy reserves and the eggs temperature. If it decides to take a recess, its energy reserves increase due to foraging. The value of the food item is randomly selected from  $q_{r0}, q_{r1}, q_{r2}$  with a probability respectively of  $\gamma_0, \gamma_1, \gamma_2$  such that  $\gamma_0 + \gamma_1 + \gamma_2 = 1$ , and cannot increase over an upper bound  $q_{max}$ . Meanwhile, the egg temperature  $E_r$  decreases according to the Newton's law of cooling as previously described during a recess phase in the analytical model. Otherwise, if it decides to stay on the nest to warm the eggs, its energy reserves decrease of  $q_i$  units. If its energy reserves reach the lower bound of  $q_{min} = 0$ , the parent dies of starvation. Meanwhile, the egg temperature  $E_i$  increases according to the Newton's law of cooling as previously described during an incubation phase in the analytical models (model 1 and model 2). At each time step, the eggs can increase their developmental level depending on their temperature. In the same manner as for model 2, the egg development rate  $\Phi$  was modeled as the sigmoid increasing part of a thermal performance curve. The parent fitness is estimated by the total egg development level reached at the end of the incubation period.

To calculate the optimal strategy, we estimated the best decision (to take a recess or to incubate the eggs) at each time step running backward from the end of the incubation period at time  $t_{max}$ , using stochastic dynamic programming (Houston and McNamara, 1999). The associated terminal reward at the end of the incubation period was equal to 0. The expected egg development gain at  $t$ , associated with egg temperature of  $E$ , parent reserves of  $q$ , and for the chosen task  $u$  (to incubate or to take a recess) was calculated as follows:

$$H(q, E, t, u) = S(q, u) \times [\Phi(E) + V(q', E', t + 1)] \quad (11)$$

with  $S$  the expected survival and  $V$  the optimal fitness at time  $t + 1$  in state  $(q', E')$ . As we are not interested in the end-season effect, we ran backward iterations of duration  $t_{max}$  and only considered the optimal strategy calculated at any time  $t \ll t_{max}$  such that it can be considered independent on time and only dependent on the parent state (Houston and McNamara, 1999, pp.32-33). For a given set of parameters, we hence get the optimal strategy for any egg temperature or parent reserves at any time  $t \ll t_{max}$  (**Fig. S2**).

To explore the resulting optimal time schedule, we ran for each optimal strategy a forward simulation based on the corresponding model's parameters. After checking that there is only a small transitory effect on the beginning of the simulation due to the initial sets of egg temperature and parent energy reserves (**Fig. S3**), we chose to set the initial egg temperature at  $0.9T_b$  and the initial parent energy reserves at  $0.5q_{max}$ .

The dynamic programming model allowed us to determine the best decision between taking a recess and incubating the eggs depending on each possible state  $(q, E)$  of the parent. Provided that the end of the incubation period is not approaching, the optimal strategy depending on parent state can then be summarized in a single two-dimensional plot (**Fig. 3A** and **3D**). The x-axis represents the parent reserves and the y-axis the egg temperature. For each combination of parent reserves  $q$  and egg temperature  $E$ , it is then possible to indicate the optimal decision (i.e. to forage in light green or to incubate the eggs in dark green).

## CHAPITRE 2

The first result is that, for a given egg temperature, the optimal decision between taking a recess or incubating the eggs is determined by only comparing the parent current level of energy reserves to a given reserve threshold (**Fig. S2B**). While the parent current reserves are above this threshold, the best decision is to stay at the nest to incubate the eggs. Once the parent reserves fall below this threshold, the best decision is to leave the nest to forage until the reserves are back above the threshold. The threshold value depends on egg temperature (**Fig. S2C**). It is almost equal to the upper reserve bound when egg temperature is either high or low, while it tends to the lower reserve bound when egg temperature is intermediate.

This is explained by the second results which are about the egg temperature thresholds for a given level of parent reserves. First, if the parent reserves are at the lowest, then the only optimal decision is to forage no matter the egg temperature (**Fig. S2C**). Conversely, if the parent reserves are at the highest the only optimal decision is to incubate the eggs no matter the egg temperature (**Fig. S2C**). For any other levels of parent reserves, there are two possible threshold values of egg temperature (**Fig. S2A**). If it falls within these two thresholds, then the optimal decision is to stay on the nest and incubate the eggs. However, if the egg temperature is above the upper threshold or below the lower threshold, then the optimal decision is to leave the nest and forage.

We can draw several conclusions by considering together the reserves and egg temperature thresholds (**Fig. S2**). To enlighten the results, we simulate the dynamics of egg temperature and parent reserves for an individual following the optimal strategy for a given set of parameters (black trajectories on **Fig. 3A** and **3D**). To make it easier to read,

we also plotted the dynamics of egg temperature and parent reserves as a function of time (**Fig. 3B-C** and **3E-F**). After testing out a wide range of parameters, two distinct strategies have emerged: the short recess strategy and the mixed recess strategy. The short recess strategy requires the parent to make only short but frequent recesses when the egg temperature can remain sufficiently high (**Fig. 3A-C**). As an example, when the parent is foraging while the egg temperature is close to the parent body temperature, its reserves are increasing, and the egg temperature is decreasing until it raises the upper temperature threshold. At this moment, the parent must come back to the nest to heat the eggs, which results in a decrease of its reserves until they reach the reserve threshold forcing the parent to leave the nest.

It is also possible that keeping egg temperature close enough to the parent body temperature is not feasible. This may be due to the egg temperature dropping too quickly or to the parent's inability to stay at the nest long enough while maintaining its reserves above 0. In such a case, a second type of strategy arises: the mixed recess strategy. It consists of multiple short recesses alternating with a single extended recess (**Fig. 3D-F**). The parent can alternate short recesses until reserves are almost exhausted, at which point the optimal decision is to take extended recesses to fully replenish them. This sequence is repeated all along the incubation period. It is worth noting that this strategy produces recesses of various duration even under perfectly constant environmental conditions. Furthermore, these durations did not follow a unimodal distribution but a bimodal one, with both short and extended recesses, and no recesses of intermediate duration.

## CHAPITRE 2

The optimal strategy between the short recess and the mixed recess strategy depends on the environmental conditions. We calculated the optimal strategy for a wide range of ambient temperature  $T_a$  and resource sustainability  $\alpha$  (**Fig. 4**). This allows us to determine for which environmental conditions it was optimal to make only short recesses or to alternate short and extended recesses. The first result is that the emergence of extended recesses is more driven by the resource sustainability than by the ambient temperature, confirming the results we got with the previous analytical models. The lower the resource sustainability, the more likely it is that making some extended recesses is optimal. This is illustrated by the steep negative slope of the frontier between the environmental conditions that do or do not favor making extended recesses. The ambient temperature must also be considered, but only in a second step. The lower the ambient temperature, the more likely it is that making extended recesses is optimal.

When extended recesses were promoted, we calculated the relative frequency of extended recesses among all recesses to estimate their significance. The frequency of extended recesses among all recesses increases as a response to a decrease of either the ambient temperature or the resource sustainability. This also means that the total amount of foraging time dedicated to extended recesses necessarily rises sharply. However, it is unlikely to observe an optimal strategy which is only relying on extended recesses. This would require the environmental conditions to be fine-tuned so that the time needed for the parent reserves to be fully consumed corresponds exactly to the time needed to reheat the eggs to the upper temperature threshold. Otherwise, short recesses allow the parent to adjust the extra time needed either to reheat the egg enough or to fully consumed the parent reserves. The results presented in the main text (**Fig. 4**) qualitatively

meet the ones presented in the supplementary material for different values of thermal efficiency  $\eta$  (**Fig. S4**). In the same manner as for model 2 (**Fig. 2**), a reduced thermal efficiency promotes the emergence of extended recesses while an increased thermal efficiency is favorable for the short recess strategy. This involves both shifting the boundary delimiting the environmental conditions favoring each strategy and modifying the frequency of extended recesses when they are expressed.

## 2.6 Discussion

This study calls for consideration of both the time budget and the time schedule when investigating the optimal response to a time-constrained trade-off. The allocation of a proportion of time to a given task does not provide sufficient information, as it can be satisfied for very different task switching frequencies. This study allowed to determine the optimal incubation schedule depending on the ambient temperature and the resource sustainability. Overall, optimal incubation strategies exclusively comprised recess durations at two extremes—either very short or very long. On the contrary, recesses of intermediate duration were never observed among the optimal strategies predicted by our models. Interestingly, this bimodality of recess durations is consistent with recent empirical results on sanderlings, an arctic shorebird species (Etchart et al., 2024). Even if previously extended recesses were considered artefacts and their role was not further investigated (Bueno-Enciso et al., 2017; Fu et al., 2017; Holt, 2002; Jia et al., 2010; MacDonald et al., 2013; Nord and Williams, 2015; Smith et al., 2012a), our study emphasizes that they play a key role in the optimal incubation strategies. Ultimately, our results suggest that only two distinct strategies emerge based on physiological and

## CHAPITRE 2

ecological constraints. For a given set of conditions, the optimal strategy is either to take exclusively very short recesses (the short recess strategy) or to alternate frequent short recesses with occasional extended recesses (the mixed recess strategy), which allows the parent to fully replenish its energy reserves.

We predicted that optimal incubation schedules may vary according to physiological and ecological constraints. First, species are limited by their physiological characteristics. The thermal efficiency of the parent significantly influenced the optimal incubation schedule. Even among individual inhabiting the same environment, differences in incubation schedules may arise from interspecific or interindividual differences in egg reheating efficiency (Austin et al., 2019; Jin et al., 2025). Similarly, in uniparental species where both males and females are capable of incubation, incubation schedules may differ depending on the incubating sex (Voss et al., 2008). Second, environmental conditions also shaped the optimal incubation strategy. Both resource sustainability and ambient temperature influenced the duration of recesses. Resource sustainability determines how much time a parent can devote to incubation relative to the time spent foraging, which depends on local resource abundance (Meyer et al., 2021) and the physiological costs associated with incubation (Nord and Williams, 2015; Voss et al., 2006). Ambient temperature played a crucial role as well, as it affects the rate at which eggs cool (Conway and Martin, 2000b). Lower ambient temperatures lead to a more rapid decline in egg temperature below the critical inflection point (Massey and Hutchings, 2021).

The short recess strategy consisted of taking only very short recesses, minimizing their duration as much as possible. This strategy involved continuously alternating between foraging and incubation. It is typically expected in favorable environmental conditions, characterized by either warm ambient temperatures or high resource sustainability. Frequent, brief absences from the nest allow the parent to maintain the eggs' temperature close to its optimal level. For this strategy to be viable, the parent must maintain its energy reserves at a stable level throughout the incubation period, avoiding depletion to the point of starvation. A key requirement is to minimize travel time between nest and foraging sites. As travelling between these two locations is both energetically costly and time-consuming (Jones, 1989; Voss, 2002), increased foraging time would be required to keep energy reserves above the critical threshold. Nevertheless, the short recess strategy remains effective as long as the shortest possible intervals allow the egg temperature to remain sufficiently above the developmental inflection point (Massey and Hutchings, 2021).

The mixed recess strategy is considerably less intuitive than the previous one. It is characterized by several short recesses (as the short recess strategy), interspersed with some extended recesses. The first phase allows the parent to maintain the egg temperature close to the optimum level by prioritizing frequent, short recesses at the cost of depleting its own energy reserves. When reserves approach starvation point, the parent leaves the nest to forage for an extended recess, allowing it to fully replenish its energy reserves before engaging again in a series of short but energetically costly recesses. One might have expected that an extended recess was triggered by an accidental depletion of reserves or by a change in environmental conditions. In fact, it is an inherent feature of

## CHAPITRE 2

the optimal strategy, allowing the parent to make the best use of its reserves. Contrary to hypotheses previously proposed in the literature, such extended recesses should not necessarily be only seen as a last-resort option (Bueno-Enciso et al., 2017; Etchart et al., 2025b; MacDonald et al., 2013; Nord and Williams, 2015). Rather than a desperate response to challenging conditions, this behavior is consistent with an adaptive long-term strategy (Massey and Hutchings, 2021). The mixed recess strategy also showed an interesting pattern: even under stable environmental conditions, it is not optimal to maintain a fixed duration of recess. Instead, a periodic alternation between short and extended recesses appears to be the optimal strategy. Using a state-dependent approach, we showed that environmental fluctuations are not necessary for the evolution of an optimal strategy based on flexible behaviors. These results argue for greater caution when formulating hypotheses to explain the coexistence of multiple behaviors (Gross et al., 2010; Snell-Rood, 2013; Stahlschmidt et al., 2016; Wong and Candolin, 2015).

Assuming environmental stability during incubation, our study clarified the mechanisms underlying an optimal incubation schedule. Going further, it may now be worth investigating the optimal incubation strategy under environmental variability. These may include fluctuations in ambient temperature or resource availability. Some of these changes are highly predictable, particularly ecological factors driven by circadian cycles (Bernhardt et al., 2020). For instance, even during the uninterrupted daylight of the Arctic summer, the overnight drop in temperature reduces arthropod activity, which is the main food source for Arctic shorebirds (Meyer et al., 2021; Schmidt et al., 2017). Such environmental constraints are likely to shape incubation strategies, favoring behaviors that allow parents to accumulate sufficient energy reserves by the end of the day to

sustain extended incubation bouts throughout the night. In addition to predictable variations, individuals may also experience unpredictable shifts between favorable and unfavorable conditions in terms of resource availability or ambient temperature (Bernhardt et al., 2020; Fawcett et al., 2014; Massey and Hutchings, 2021). In such cases, we expect an increased reliance on incubation schedules that combine short and extended recesses. This strategy would allow parents to maximize energy accumulation under favorable conditions and ensure that they can maintain sufficiently high egg temperatures during sudden unfavorable shifts. Predation, although not included in our current model, may also influence incubation schedules (Lima, 2009; Meyer et al., 2020). Previous studies have shown that increased activity of the parent around the nest is associated with a higher risk of nest predation (Jin et al., 2025; Lima, 2009; Martin et al., 2000b; Martin and Briskie, 2009). A strategy that favors only very short recesses could inadvertently make the nest more detectable to predators. Therefore, the duration of short recesses would be expected to increase in environments with high predation pressure. However, the bimodal pattern of recess duration should persist, as predation risk would primarily cause a slight shift in the duration of short recesses, without eliminating the clear partition between short and extended recesses.

Our study emphasizes that time schedule plays a fundamental yet largely underappreciated role in managing trade-offs between multiple tasks under time constraints. Using incubation as a case study, we demonstrated its ecological significance, shedding light on incubation patterns that have long been overlooked or misinterpreted. Beyond this specific context, our approach could be extended to other time-constrained trade-offs, such as diving behavior (Boyd, 1997; Houston and Carbone,

## CHAPITRE 2

1992; Mori, 1999, 1999; Ramasco et al., 2014) or migrating animals that must alternate between foraging stopovers and period of sustained flight (McWilliams et al., 2004). More generally, our findings call for a broader theoretical framework to better understand the role of time schedule in optimizing task allocation. By considering different shapes of task performance as a function of time and various fitness function shapes (de Mazancourt and Dieckmann, 2004; Houston et al., 2024), we can characterize optimal time schedules for a wide range of constrained trade-offs. This would provide valuable insights into how time constraints shape optimal individual behaviors through the interplay between time budget and time schedule.

**Funding.** This work was supported by the ANR (ANR-21-CE02-0024 PACS to L.B.). This work was performed using the computing facilities of the CC LBBE/PRABI-AMSB.

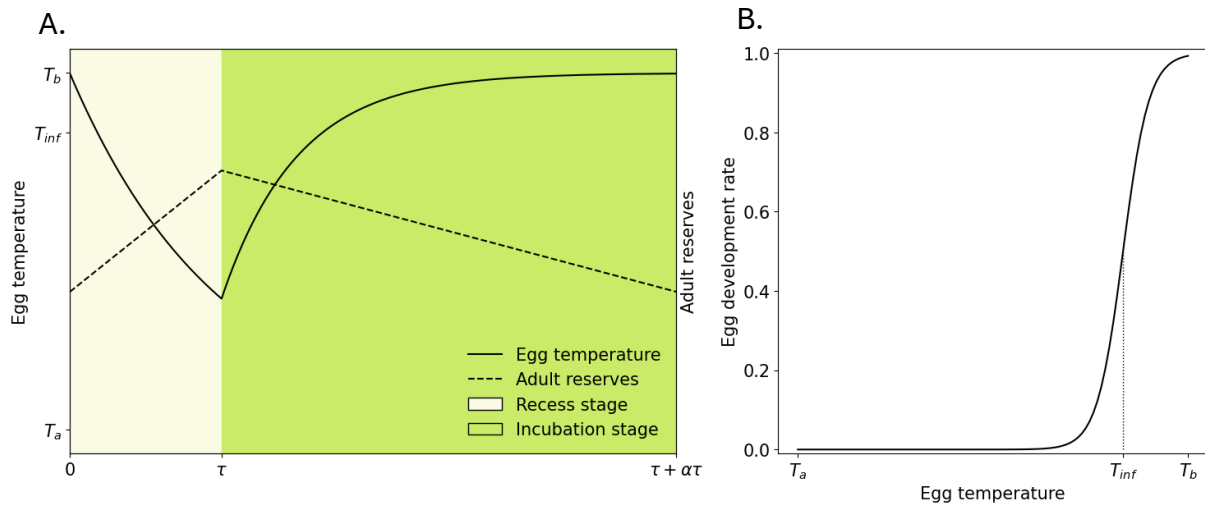
**Data and code availability.** The source code is available at [https://gitlab.com/Ramirezj/incubation\\_scheduling](https://gitlab.com/Ramirezj/incubation_scheduling).

**Acknowledgements.** The authors would like to acknowledge the contribution of the PRABI-AMSB for computing analyses. The authors are grateful to C. Morvan, L. Etchart, T. Pagnon, L. Bonnefond, D. Pinaud F. Barraquand and M. Teixeira for regular and fruitful discussions about the model.

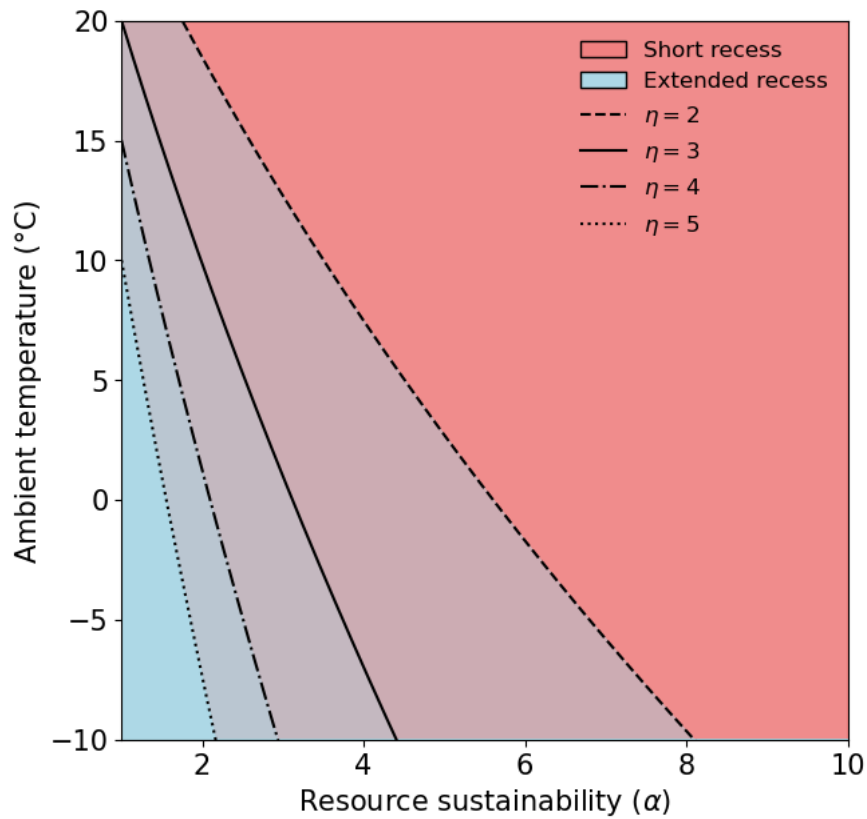
**Table 1: Definition of the model parameters.**

Variables	Description	Default values
<i>Variables shared between the different models</i>		
$\tau$	Recess stage duration	
$\nu$	Incubation stage duration	
$E$	Egg temperature	
$E_r$	Egg temperature during a recess stage	
$E_i$	Egg temperature during an incubation stage	
$\varphi$	Linear egg thermal performance curve (Model 1)	
$\Phi$	Sigmoid egg thermal performance curve (Model 2 and 3)	
<i>Constants shared between the different models</i>		
$q_r$	Replenishment rate of parent reserve during recess stage	[0.04, 0.2]
$q_i$	Depletion rate of parent reserve during incubation stage	-0.04
$\alpha = \frac{q_r}{q_i}$	Resource sustainability	
$c_b$	Heat transfer rate from the parent body to the eggs	[0.2, 0.5]
$c_a$	Heat transfer rate from the eggs to the air	0.1
$\eta = \frac{c_b}{c_a}$	Thermal efficiency	
$T_a$	Ambient temperature	[-10, 20]
$T_b$	Parent body temperature (assumed to be the optimal incubation temperature)	40
$T_{inf}$	Inflection temperature of the sigmoid egg thermal performance curve (Model 2 and 3)	35
$\sigma$	Slope of the sigmoid egg thermal performance curve at the inflection temperature (Model 2 and 3)	1
<i>Supplementary constants required for the state dependent model (Model 3)</i>		
$q_{min}$	Minimum level of parent reserves leading to starvation	0
$q_{max}$	Maximum level of parent reserves	1
$q_{r0}, q_{r1}, q_{r2}$	Values of available resource items	$[q_r - 0.02, q_r, q_r + 0.02]$
$\gamma_0, \gamma_1, \gamma_2$	Probabilities of finding a resource items of corresponding values	[0.3, 0.4, 0.3]
$t_{max}$	Duration of incubation period	2000

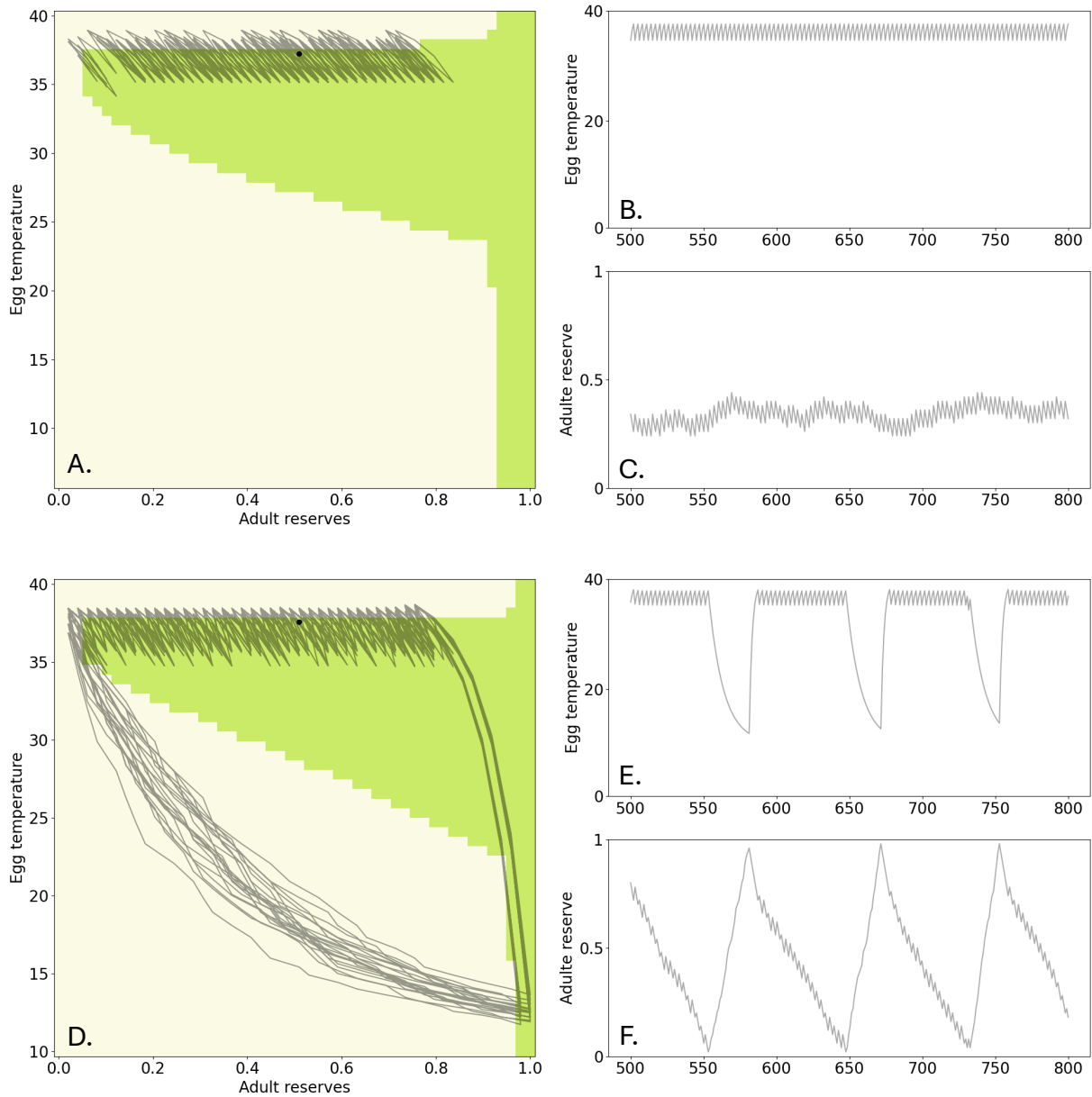
## CHAPITRE 2



**Figure 1:** Dynamics of model variables. **A.** Overview of parent reserve and egg temperature dynamics over the succession of a recess stage and an incubation stage. Parent reserves and egg temperature are at equilibrium and come back at their initial level at the end of the succession of both stages. Parent reserves follow a linear function of time while egg temperature follows a first-order negative exponential function of time. **B.** Sigmoid egg thermal performance curve (TPC). Only the increasing part of the TPC is considered and follows a sigmoid function of egg temperature with a maximum development rate reached for  $T_b$  and an inflection point reached for  $T_{inf}$ .

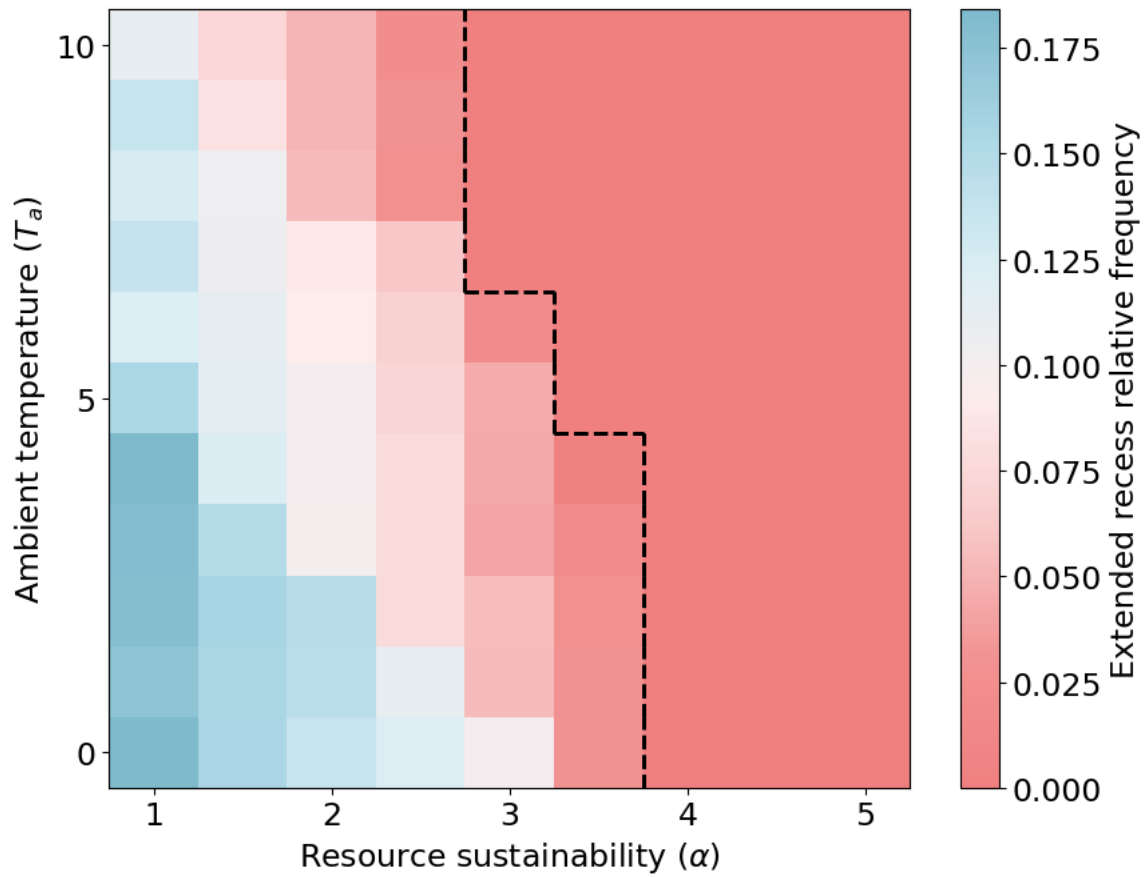


**Figure 2:** Optimal recess durations depending on ecological constraints. A strategy is characterized by a constant recess duration all along the incubation period. Black curves are the boundaries between conditions promoting strategies based either on short recesses (above curve, red area) or on extended recesses (below curve, blue area). Each curve corresponds to a different thermal efficiency of parent compared to air. Other Parameter values are set as indicated in **Table 1**.



**Figure 3:** Overview of the two possible optimal incubation strategy depending on individual's state (defined by the combination of the parent reserve level and the egg temperature). **A** and **D** represent the best decision between taking a recess (light green) and incubating (dark green) for every possible state. The dark curve corresponds to a simulation of the state dynamics of an individual following the optimal strategy and starting its incubation period at an initial reserve level of 0.5 and an initial egg temperature of  $0.9 \times T_{body}$ . **B** and **E** show the corresponding dynamics of egg temperature as a function of time, while **C** and **F** show the corresponding dynamics of parent reserves as a

function of time. **A**, **B** and **C** display an example of an optimal incubation schedule composed only of the shortest recesses that are possible (the short recess strategy). **D**, **E** and **F** display an example of an optimal incubation schedule combining many recesses as short as possible and some extended recesses allowing to fully replenish the parent reserves (the mixed recess strategy). **A-C**:  $\alpha = 1, \eta = 5, T_a = 10$ . **D-F**:  $\alpha = 2, \eta = 5, T_a = 6$ . Other parameter values are set as indicated in **Table 1**.



**Figure 4:** The optimal frequency of extended recess among all recesses depending on the environmental conditions. The dotted black line delimits the conditions for which optimal incubation schedule only includes the shortest recesses that are possible (red area on the right of the figure) and the conditions for which optimal incubation schedule includes some extended recesses. Other parameter values are set as indicated in **Table 1**.

## 2.7 Supplementary material

Appendix A – Optimal incubation schedule for a linear function of egg development rate.

Mean egg development rate  $\bar{\varphi}$  for a recess duration of  $\tau$  is equal to:

$$\bar{\varphi}(\tau) = \frac{1}{\tau + \alpha\tau} \int_0^{\tau + \alpha\tau} \varphi(E(t))dt = \frac{1}{\tau + \alpha\tau} \left[ \int_0^{\tau} \varphi(E_r(t))dt + \int_0^{\alpha\tau} \varphi(E_i(t))dt \right]$$

with  $E$  the overall egg temperature,  $E_r$  the egg temperature during the recess stage and  $E_i$  the egg temperature during the incubation stage.

Let  $\varphi(E) = E$ . Then it is possible to calculate

$$\begin{aligned} \int_0^{\tau} \varphi(E_r(t))dt &= \int_0^{\tau} T_a + (E_r^* - T_a)e^{-c_a t} dt \\ &= T_a\tau + \frac{E_r^* - T_a}{-c_a} [e^{-c_a t}]_0^{\tau} \\ &= T_a\tau + \frac{E_r^* - T_a}{c_a} - \frac{(E_r^* - T_a)e^{-c_a\tau} + T_a - T_a}{c_a} \\ &= T_a\tau + \frac{E_r^* - T_a}{c_a} - \frac{(E_i^* - T_a)}{c_a} \end{aligned}$$

This leads to the following equation:

$$\int_0^{\tau} \varphi(E_r(t))dt = T_a\tau + \frac{E_r^* - E_i^*}{c_a}$$

Similarly, it comes that:

$$\int_0^{\alpha\tau} \varphi(E_i(t))dt = T_b\alpha\tau + \frac{E_i^* - E_r^*}{c_b}$$

Eventually, we get

$$\varphi(\tau) = \frac{1}{\tau + \alpha\tau} \left[ T_a\tau + \frac{E_r^* - E_i^*}{c_a} + T_b\alpha\tau + \frac{E_i^* - E_r^*}{c_b} \right] = \frac{T_a + \alpha T_b}{1 + \alpha} + \frac{(E_r^* - E_i^*)(c_b - c_a)}{(1 + \alpha)\tau c_a c_b}$$

We are looking for the optimal recess duration  $\tau$  to maximize the resulting mean egg development rate. To do so, we must estimate the sign of the slope of the mean egg development rate:

$$\frac{d\bar{\varphi}}{d\tau} = \frac{c_b - c_a}{(1 + \alpha)c_a c_b} \left( \frac{E_r^* - E_i^*}{\tau} \right)'$$

( $E_r^*$  and  $E_i^*$  depend on  $\tau$ )

Let focus on the sign of

$$\left( \frac{E_r^* - E_i^*}{\tau} \right)' = \frac{\tau(E_r^* - E_i^*)' - (E_r^* - E_i^*)}{\tau^2}$$

Yet  $E_i^*$  (resp.  $E_r^*$ ) decreases (resp. increases) with  $\tau$ , thus  $E_i^{*'} < 0$  (resp.  $E_r^{*'} > 0$ ). Going further,  $E_i^{*'}$  (resp.  $E_r^{*'}$ ) increases (resp. decreases) with  $\tau$ , thus  $E_i^{*''} > 0$  (resp.  $E_r^{*''} < 0$ ).

Therefore, we can conclude that  $(E_r^* - E_i^*)'' < 0$ , and  $(E_r^* - E_i^*)$  is a concave function.

This allows us to write that

$$\begin{aligned} [E_r^* - E_i^*]_0 &\leq [E_r^* - E_i^*]_\tau + [E_r^* - E_i^*]'_\tau(0 - \tau) \\ 0 &\leq (E_r^* - E_i^*) - \tau(E_r^* - E_i^*)' \end{aligned}$$

This means that

$$\forall \tau \geq 0, \left( \frac{E_r^* - E_i^*}{\tau} \right)' \leq 0$$

Eventually, it leads to two different cases:

$c_b > c_a \Leftrightarrow \frac{d\bar{\varphi}}{d\tau} < 0$ . The mean egg development rate is decreasing with  $\tau$ , hence the optimal recess duration tends to 0.

$c_b < c_a \Leftrightarrow \frac{d\bar{\varphi}}{d\tau} > 0$ . The mean egg development rate is increasing with  $\tau$ , hence the optimal recess duration tends to  $+\infty$ .

Appendix B – Optimal incubation schedule for a concave function of egg development rate.

Let  $T_a > T_{inf}$ , so that only the concave part of the egg development rate function is relevant.

From the Jensen inequality in the case of a concave function (Jensen, 1906), we get that:

$$\forall \tau, \bar{\Phi}(E(\tau)) \leq \Phi(\overline{E(\tau)})$$

Let  $c_b > c_a$ . From **Appendix A**, we get that

$$\max_{\tau} \overline{E(\tau)} = \lim_{\tau \rightarrow 0} \overline{E(\tau)}$$

Then, since  $\Phi$  is an increasing function of  $E$ , it comes that

$$\forall \tau, \bar{\Phi}(E(\tau)) \leq \Phi(\overline{E(\tau)}) \leq \lim_{\tau \rightarrow 0} \Phi(\overline{E(\tau)})$$

Yet, since  $\lim_{\tau \rightarrow 0} \overline{E(\tau)} = \lim_{\tau \rightarrow 0} E(\tau)$ , then  $\lim_{\tau \rightarrow 0} \Phi(\overline{E(\tau)}) = \lim_{\tau \rightarrow 0} \bar{\Phi}(E(\tau))$ .

Hence, we get that

$$\forall \tau, \bar{\Phi}(E(\tau)) \leq \Phi(\overline{E(\tau)}) \leq \lim_{\tau \rightarrow 0} \bar{\Phi}(E(\tau))$$

For a concave egg development rate function, the optimal recess duration tends to 0.

Appendix C – Optimal incubation schedule for a convex function of egg development rate.

From equation (11) we get

$$T_a^* = T_{inf} + \frac{\ln(\alpha^*)}{\sigma} + \alpha^* \eta \left( T_{inf} + \frac{\ln(\alpha^*)}{\sigma} - T_b \right)$$

Let  $T_b \leq T_{inf}$ , so that only the convex part of the egg development rate function is relevant.

Then,

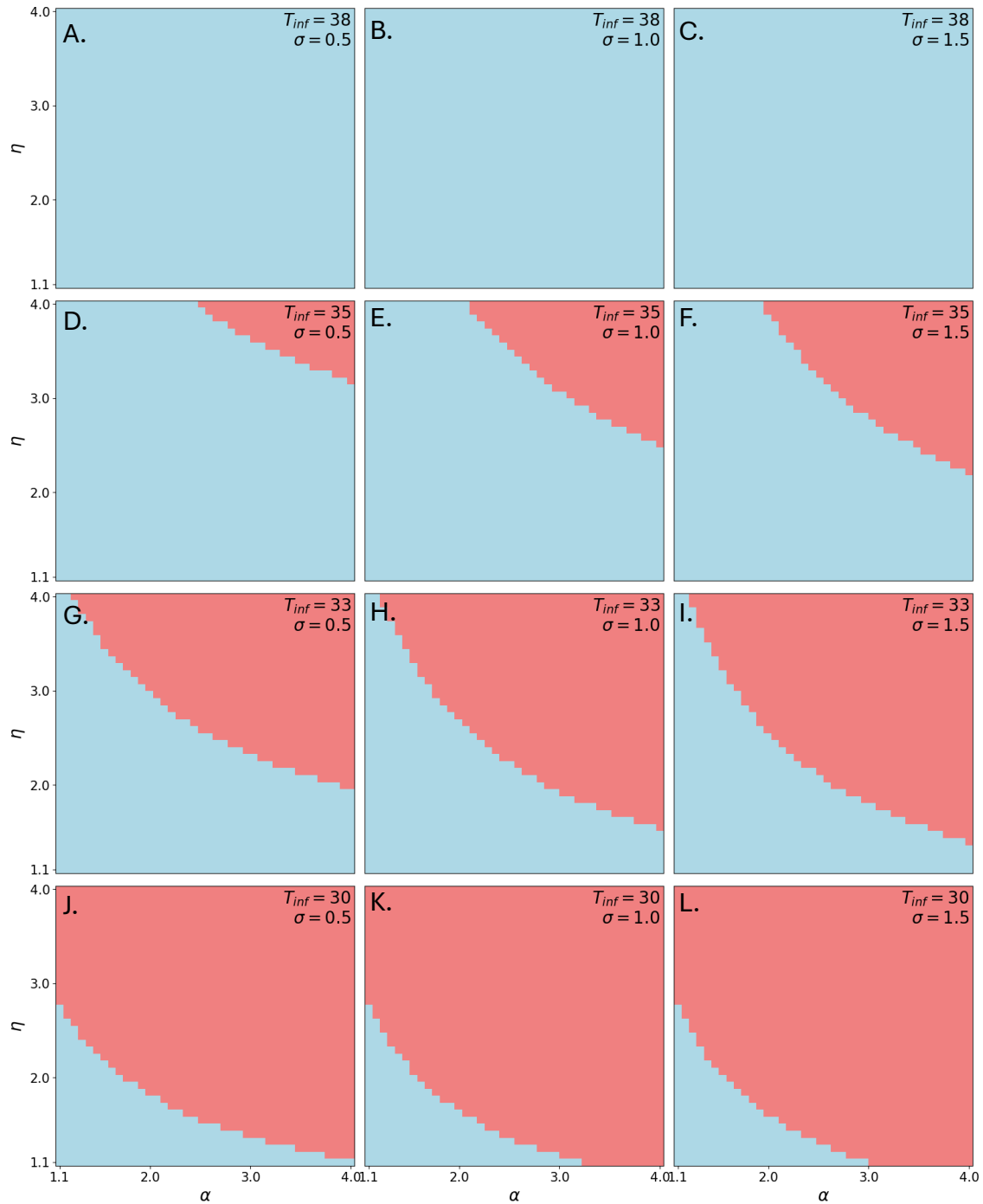
$$T_a^* \geq T_b + \frac{\ln(\alpha^*)}{\sigma} + \alpha^* \eta \left( \frac{\ln(\alpha^*)}{\sigma} \right)$$

Let  $\alpha^* > 1$ .

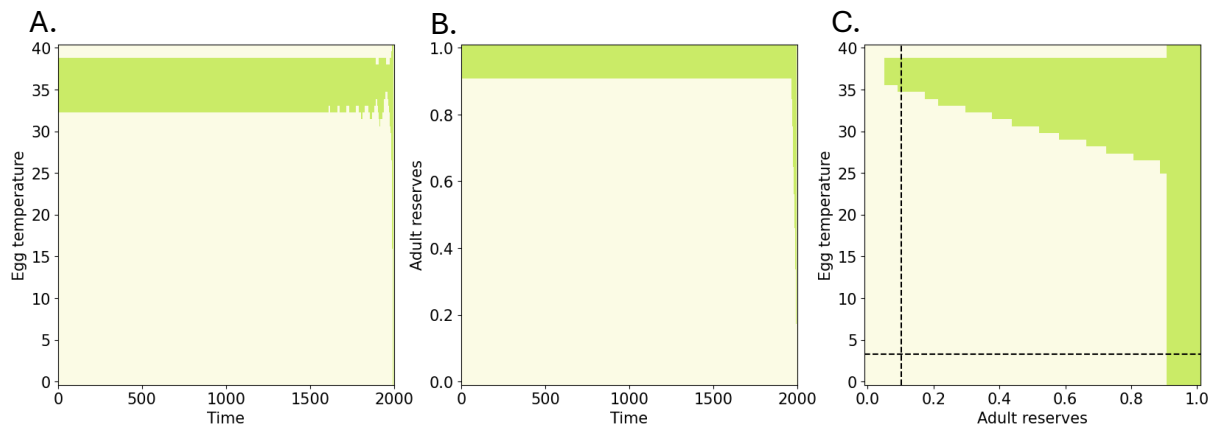
Hence, we get that

$$T_a^* \geq T_b$$

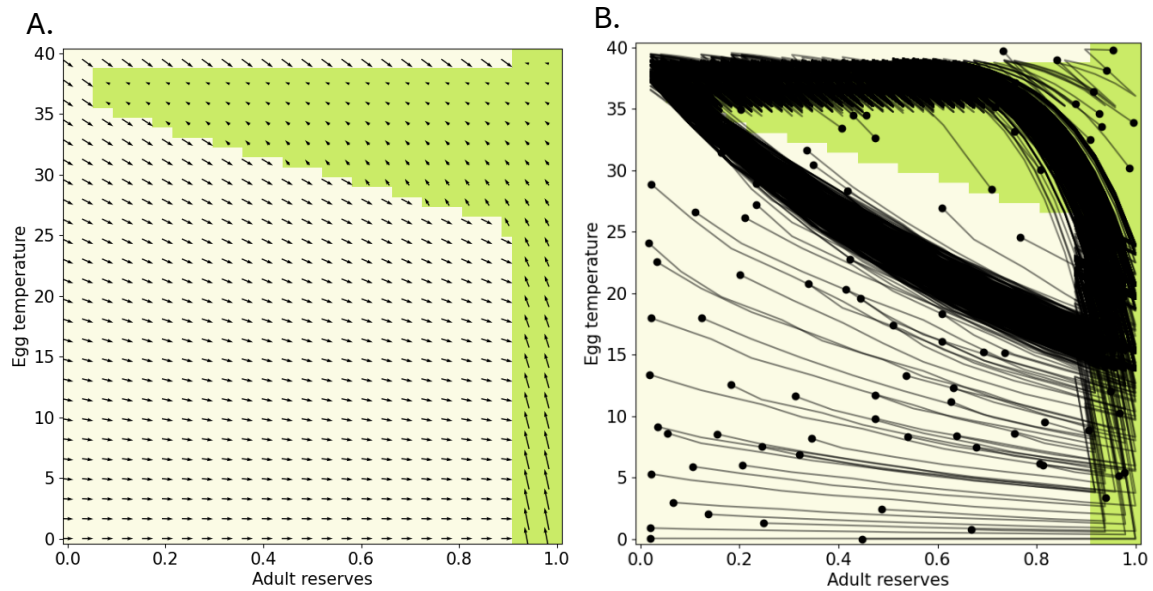
This means that the egg temperature is necessarily below the critical ambient temperature which favors extended recesses. For a convex egg development rate function, the optimal recess duration tends to  $+\infty$ .



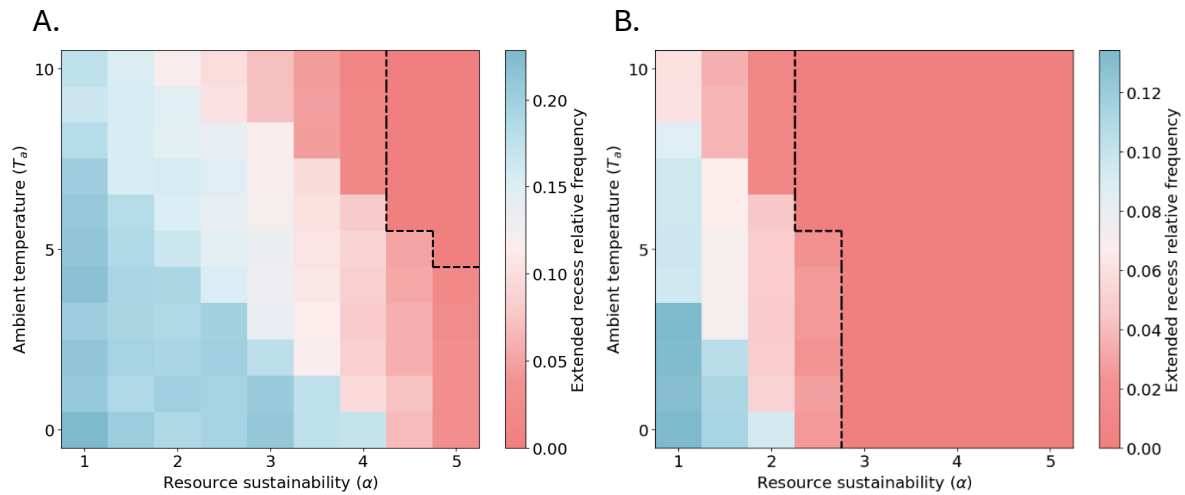
**Figure S1:** Sensitivity analysis of the optimal incubation strategy. A strategy is characterized by a constant recess duration all along the incubation period. We solved numerically the optimal recess duration for wide range of model parameters ( $\alpha, \eta, \sigma, T_{inf}$ ) to ensure that the only possible optimal recess durations are either the shortest one or the most extended one. Other parameter values are set as indicated in **Table 1**.



**Figure S2:** Overview of an optimal incubation strategy depending on time and on individual's state (defined by the combination of the parent reserve level and the egg temperature). **A** represents the best decision between taking a recess (light green) and incubating (dark green) for a parent reserve level of 0.1 and for any egg temperatures and time steps along the incubation period. **B** represents the best decision between taking a recess (light green) and incubating (dark green) for an egg temperature of 4 and for any parent reserve levels and time steps along the incubation period. **C** represents the best decision between taking a recess (light green) and incubating (dark green) for a time step of 0 and for any egg temperatures and parent reserve levels. The vertical dotted black line corresponds to the optimal strategy presented in **A** at time 0. The horizontal dotted black line corresponds to the optimal strategy presented in **B** at time 0. **A** and **B** both exhibit an end-season effect which make the optimal strategy time-dependent for time step close to the end of the incubation period. However, for any time step sufficiently far away the end of the incubation period, the optimal strategy can be considered time independent and consequently is the same than the one presented in **C**. We set  $\alpha = 2.5$ ,  $\eta = 3$ ,  $T_a = 0$ . Other parameter values are set as indicated in **Table 1**.



**Figure S3:** Effect of the initial individual state on the convergence of the optimal incubation schedule. **A.** Quiver plot summarizing for every individual state the direction and magnitude of state variations when following the optimal strategy. **B.** Display of 100 different simulations of individual state dynamics following the optimal strategy starting from 100 initial random states (solid circles). We set  $\alpha = 2.5$ ,  $\eta = 3$ ,  $T_a = 0$ . Other parameter values are set as indicated in **Table 1**.



**Figure S4:** The optimal frequency of extended recess among all recesses depending on the environmental conditions. The dotted black line delimits the conditions for which the optimal incubation schedule only includes the shortest recesses that are possible (red area on the right of the figure) and the conditions for which the optimal incubation schedule includes some extended recesses. We present the results got for different values of thermal efficiency: in **A** we set  $\eta = 2$  and in **B** we set  $\eta = 4$ . Other parameter values are set as indicated in **Table 1**.

## CHAPITRE 2

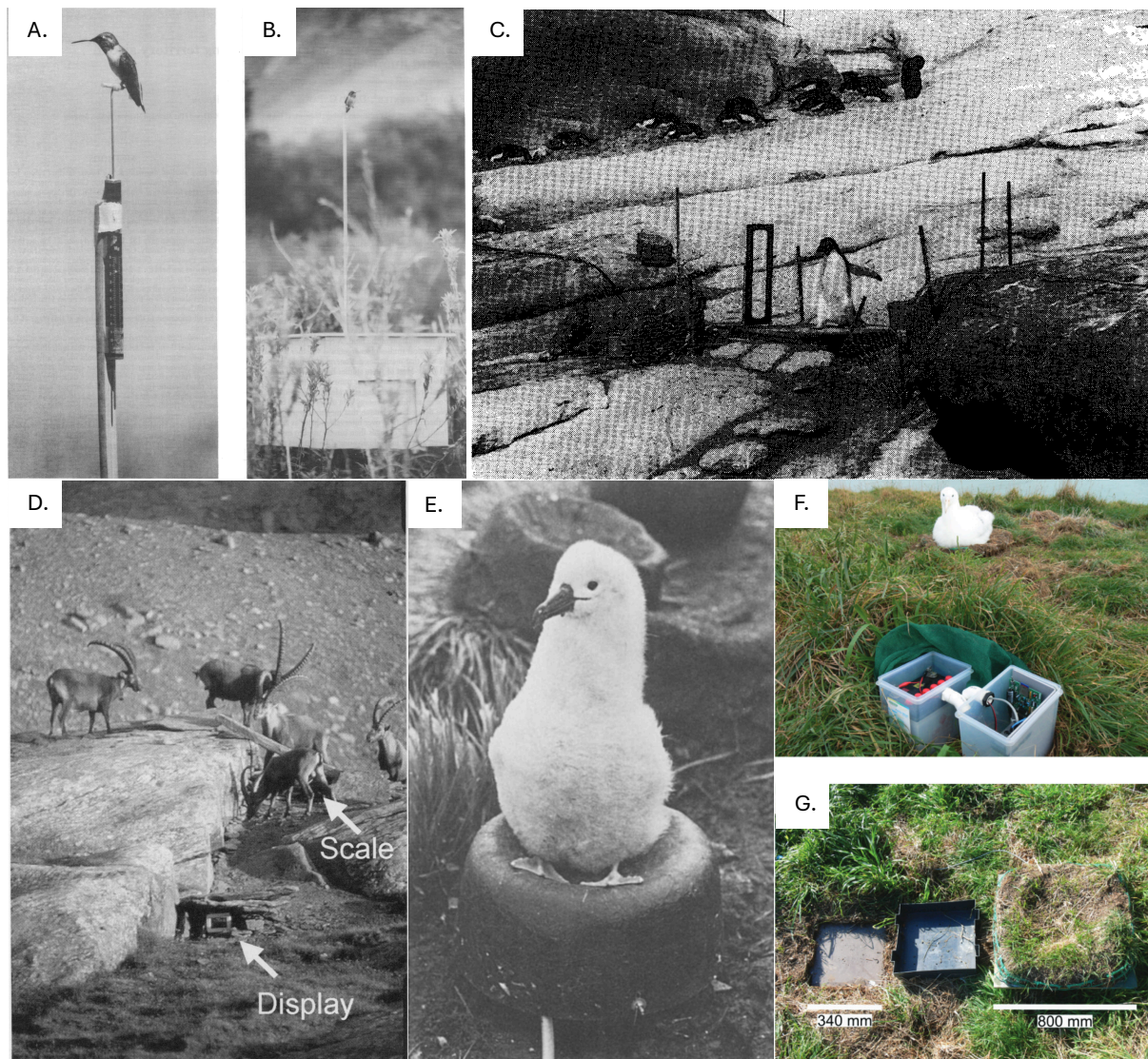
*Les stratégies optimales prédites par nos modèles, tout comme les hypothèses formulées à partir de l'analyse des données de durée de recesses (Etchart et al., 2025b), reposent sur l'idée que le parent soit capable d'ajuster son comportement en fonction de son niveau de réserves. L'observation d'un recess longs devrait donc être directement lié aux variations de masses observées chez le parent durant l'incubation. Dans l'idéal, il serait judicieux de pouvoir obtenir des mesures répétées de la masse du parent au cours de la période d'incubation, afin d'étudier les relations entre la perte ou le gain de masse d'un individu et sa décision de quitter ou de retourner au nid (Moreno, 1989a).*

*Un tel protocole est en cours de développement par Olivier Gilg dans le cadre du projet ANR PACS. Dans la suite de ce chapitre, nous allons tout d'abord offrir un aperçu des différents dispositifs ayant été conçus pour effectuer des mesures de masses répétées sur des individus en liberté. Par la suite, nous allons décrire le protocole mis en place par Olivier Gilg pour mesurer en continu la masse des bécasseaux lors de l'incubation, et présenter les contraintes qui lui sont associées. Nous allons ensuite nous attacher à décrire la méthode statistique que nous avons développée avec l'aide de quatre étudiants de M1, Océane Bertrand, Chloé Robin, Romain Bally, et Antoine Rondot, afin de traiter les données de masse obtenues. Enfin, cette méthode de filtrage sera illustrée sur l'exemple d'un jeu de données brutes obtenues lors d'une des missions de terrain du projet ANR PACS.*

### 3. Mesure expérimentale des variations de masse durant l'incubation : preuve de concept pour le cas des bécasseaux

#### Préambule

*Le travail présenté dans cette section n'était initialement pas destiné à être intégré à mon travail de thèse. Il s'agit d'un travail préliminaire mené dans le cadre des manipulations de terrain du projet ANR PACS. J'ai choisi de m'y impliquer après avoir participé aux manipulations sur le terrain, afin de contribuer au développement et à la pérennisation de ce nouveau protocole. Il ne s'agit donc pas ici de présenter un travail abouti sous la forme d'un manuscrit publiable, mais plutôt de conserver une trace des premières avancées réalisées, sur lesquelles pourront s'appuyer les travaux futurs menés dans le prolongement de ce projet. Nous avons ainsi choisi d'intégrer cette section au manuscrit de thèse afin de valoriser le travail bibliographique et méthodologique accompli.*



**Figure 2 :** Exemples de différents systèmes mis en place pour peser des animaux de manière autonomes dans leur milieu naturel, que ce soit au cours de leur activité (**A-D**) ou bien lorsqu'ils demeurent immobiles pour une longue période (**E-G**). **A et B.** Système de pesée à l'aide d'un peson placé au sommet d'une perche sur laquelle se reposent les oiseaux au cours de leur activité (Carpenter et al., 1983). **C.** Système de pesé au niveau d'un passage obligatoire pour les manchots lorsqu'ils partent en quête de nourriture (Kerry et al., 1993). **D.** Système de pesée associé à un bloc de sel permettant de favoriser le passage fréquent de bouquetins sur la balance (Bassano et al., 2003). **E.** Système de pesée dissimulé dans un nid artificiel d'albatros (Prince and Walton, 1984). **F et G.** Système de pesée dissimulé sous un nid naturel d'albatros (Sugishita et al., 2017).

### 3.1 Aperçu de la littérature concernant les protocoles permettant de mesurer les variations des masses chez des animaux en liberté

#### 3.1.1 Le défi méthodologique des mesures de masse répétées sur un même individu

Estimer des taux de pertes et de gain de masse pour un individu donné implique nécessairement d'effectuer plusieurs mesures successives sur un même individu. Un tel protocole exclut donc toute mesure de masse opportuniste sur des individus trouvés morts (Rands et al., 2006). Une méthode envisageable consiste à effectuer des captures successives d'un même individu, chacune offrant l'opportunité de mesurer sa masse. (Rands et al., 2006). Une telle méthode présente cependant l'inconvénient majeur d'être un facteur de stress important pour l'individu mesuré. Indépendamment des enjeux éthiques, le stress occasionné est susceptible d'affecter les mesures de masse effectuées. Par ailleurs, cette méthode possède un coût logistique important car elle mobilise un expérimentateur de manière continue. Afin de surmonter ces contraintes, des dispositifs basés sur l'utilisation de balances placées en libre accès dans le milieu naturel ont été développés (Rands et al., 2006). Les individus étudiés peuvent ainsi être pesés de manière autonome à chacun de leur passage sur la balance.

L'usage de tels système de pesée autonome a ainsi été privilégié dans des contextes variés, sans pour autant constituer une technique généralisée, comme l'atteste l'absence de toute mention de ce type de méthodes au sein du chapitre *Advances in techniques to study incubation* (Smith et al., 2015) issu de l'ouvrage très complet de Deeming et Reynolds (Deeming and Reynolds, 2015) concernant la reproduction des

## CHAPITRE 2

oiseaux. Il est essentiel pour obtenir des mesures répétées sur un même individu que celui-ci soit fréquemment présent dans une même zone. Les méthodes impliquant des balances en libre accès présentent donc un intérêt particulier pour les espèces qui soit sont actives dans une zone d'activité restreinte, soit demeurent ou retournent régulièrement en même lieu de repos.

### *3.1.2 Mesures de masse répétées chez des individus en période d'activité*

Certaines études ont fait le choix d'effectuer les mesure au niveau de la zone d'activité des individus, par exemples en disposant plusieurs perches munies de pesons sur lesquelles les oiseaux peuvent se poser transitoirement (**Fig. 2A-B**) (Carpenter et al., 1983; Macleod et al., 2005; Merkle and Barclay, 1996; Poole and Shoukimas, 1982; Vale, 2020), en disposant des balances dans une zone de passage contrainte des individus (**Fig. 2C**) (Kerry et al., 1993; Le Maho et al., 1993) ou bien encore en associant les balances à des systèmes de mangeoires (**Fig. 2D**) (Bassano et al., 2003; Hou et al., 2015; König et al., 2015; Moreno, 1989b; Vézina et al., 2001). On retrouve également des dispositifs similaires pour des animaux en captivité mais que l'on pourrait adapter au milieu sauvage, avec des exemples au sein d'élevages (Adams et al., 1987; Stajanko et al., 2010; Stygar et al., 2018), de zoos (Zijlmans et al., 2021) ou de laboratoires (Ahloy-Dallaire et al., 2019; Bonneh et al., 2024). Bien que précieuses, les données obtenues à travers ces méthodes présentent cependant un inconvénient majeur : il ne s'agit que de mesures ponctuelles, ce qui rend compliqué d'évaluer la dynamique des réserves d'un même individu à une fine échelle de temps. Ces méthodes s'avèrent donc plutôt destinées à des études populationnelles ou bien à des programmes de suivi à long terme.

### 3.1.3 *Mesures de masse répétées chez des individus statiques*

D'autres études ont fait le choix de placer les balances au niveau de sites où retourne régulièrement un individu donné. Il s'agit généralement de mesures réalisées au niveau d'un nid. Les mesures effectuées ne permettent alors pas d'avoir accès aux variations de masse durant la période d'activité. En revanche, il devient possible d'obtenir le gain net ou la perte nette de masse résultant de la période d'activité, ainsi que l'ensemble des variations temporelles de masse durant le temps où l'individu reste inactif. Par ailleurs, cela permet également d'estimer la temporalité de l'activité, en extrayant la durée des périodes d'absence ou de présence et la fréquence d'alternance entre ces deux périodes.

#### 3.1.3.1 *Mesures de masse répétées chez des jeunes au nid*

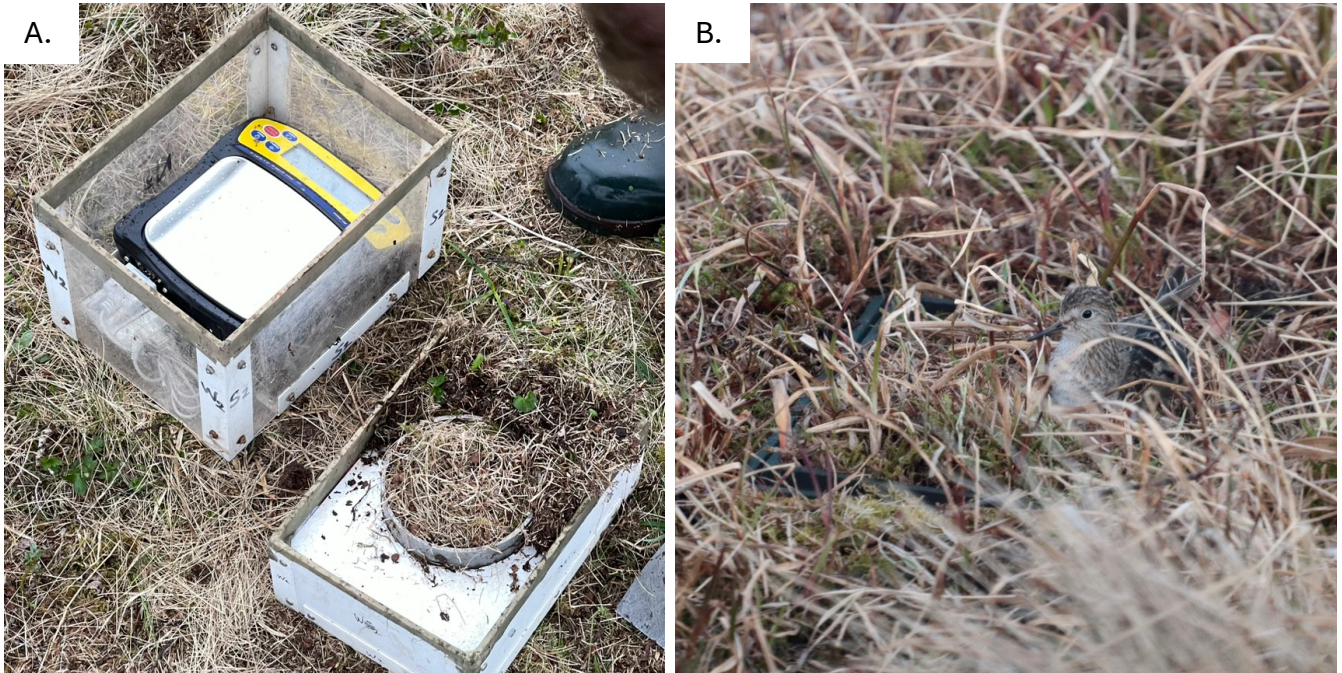
Cependant, les études en question se sont généralement concentrées sur une information spécifique parmi toutes celles à leur disposition. Un certain nombre d'entre elles se sont notamment focalisées sur la question du gain de masses des jeunes nourris par leurs parents (Grémillet et al., 1996; Huin et al., 2000; Nolan et al., 2001; Prince and Walton, 1984; Reid et al., 1999; Sugishita et al., 2017). Il s'agit de mesures ponctuelles puisque directement mesurées lorsque les parents délivrent la nourriture. Généralement associé à l'utilisation de nids artificiels contenant la balance (**Fig. 2E**), cela limite fortement les sources de bruit dans les mesures, notamment celles liées aux variations de masse du nid induites par les conditions météorologiques (humidification, dessiccation, rafales de vent). Des études plus récentes ont cependant réussi à développer des méthodes performantes permettant de conserver des nids naturels en plaçant le système de pesée directement sous le nid (**Fig. 2F-G**) (Sugishita et al., 2017).

## CHAPITRE 2

### 3.1.3.2 Mesures de masse répétées chez des parents durant les soins parentaux

D'autres études se sont intéressées à la masse des adultes durant la période de soins parentaux, avec, là encore, un recours fréquent à des nids artificiels intégrant une balance (Larios et al., 2013; Mallory and Weatherhead, 1992, 1993; Szép et al., 1995). Il existe toutefois des exemples de protocoles utilisant des balances placées directement sous des nids naturels, notamment chez des espèces nichant dans des zones abritées, ce qui permet de bénéficier de conditions favorables à l'utilisation d'une balance électronique (Jones, 1987a, 1987b, 1989). Enfin, certaines études ont réussi à mettre en place un tel protocole sur des nids d'oiseaux sauvage en milieu naturel, en se concentrant soit uniquement sur la période de ponte (Mulder and Swaan, 1992), soit sur l'ensemble de la période d'incubation (Criscuolo et al., 2000; Lessells et al., 1979; Sibly and McCleery, 1980). Ces différentes études ont été réalisées dans un même environnement : la toundra arctique. Cela s'explique notamment par le fait que les oiseaux qui s'y reproduisent nichent directement au sol, ce qui facilite alors la manipulation du nid.

### 3.2 Développement d'une méthode expérimentale de mesure des variations de masse des bécasseaux durant l'incubation



**Figure 3 :** Protocole expérimental permettant la mise en place d'une pesée autonome des bécasseaux lorsqu'ils sont au nid. **A.** Système expérimental composé d'une balance de précision permettant une mesure de masse toute les minutes, placée dans un caisson rigide en plexiglas et surmontée d'un support sur lequel est placé le nid préalablement excavé. **B.** Présence d'un bécasseau de Temminck incubant ses œufs sur un nid équipé du système expérimental en question. On peut apercevoir les bordures du caisson en vert sombre sur la droite de l'oiseau.

#### 3.2.1 Description du protocole

Dans le cadre du projet ANR PACS, l'objectif était d'effectuer des mesure masse répétées sur un même bécasseau adulte au cours de son incubation. Les bécasseaux sont de petits limicoles de moins de 100 grammes nichant au sol, notamment dans la toundra arctique. Le dispositif de mesure a donc été placé au niveau du nid, nous permettant

## CHAPITRE 2

d'avoir accès à la masse du parent dès lors que celui-ci était en train d'incuber ses œufs. Le choix a été fait d'utiliser des balances de précision protégées par un caisson rigide et disposées directement sous les nids des bécasseaux (**Fig. 3A-B**). Le nid en lui-même était placé sur la balance par l'intermédiaire d'une structure dédiée permettant de préserver son aspect naturel. Cela a donc demandé d'extraire le nid le plus précautionneusement possible, d'excaver la terre qui était en dessous avant de pouvoir enfouir la balance et son caisson protecteur, puis de replacer le nid sur le tout. Ce dispositif permet par la suite d'obtenir une mesure par minute de la masse de l'ensemble composé du nid, des œufs et de l'adulte s'il est présent, et ce durant l'ensemble de la période d'incubation. Lors des sessions de terrain auxquelles j'ai participé en 2023 et 2024, j'ai ainsi pu découvrir et aider à la mise en place de ce protocole.

### *3.2.2 Contraintes éthiques et expérimentales*

L'utilisation d'un tel dispositif muni d'une balance électronique dans un milieu naturel exposé aux intempéries durant toute une période d'incubation présente plusieurs contraintes. Celles-ci ont notamment été relevées par certaines études aux méthodes similaires à la nôtre, qui ont souligné les difficultés relatives à l'exploitation de telles données (Sibly and McCleery, 1980). Les premières contraintes sont d'ordre éthique. Se pose en effet la question de la tolérance des animaux à la perturbation induite lors de la mise en place du protocole (Sibly and McCleery, 1980). Il existe un risque non négligeable d'abandon du nid dû au dérangement provoqué, bien que cela n'ait pour le moment jamais été observé sur l'ensemble des nids que nous avons équipés. Par ailleurs, le protocole actuel requiert de relever les données une fois par jour, occasionnant alors une perturbation courte mais fréquente du parent durant l'incubation. Le deuxième type de

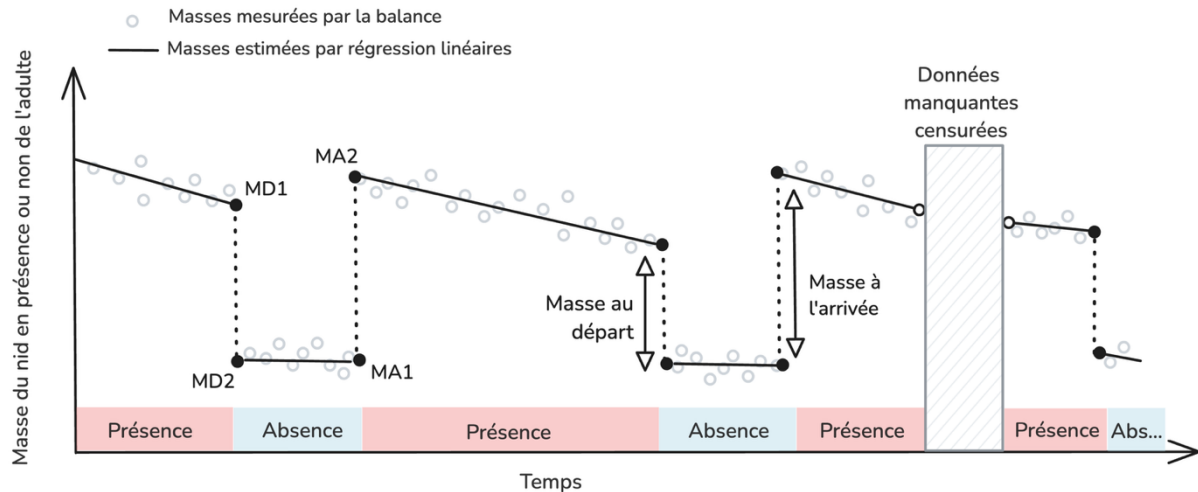
contrainte repose sur l'identification des causes expliquant les variations de masse du parent (Sibly and McCleery, 1980). Celles-ci peuvent être liées à différents facteurs comme l'alimentation, l'hydratation, l'excrétion ou bien la simple consommation des réserves, et il est délicat de les distinguer avec de simples mesures de gain et de perte de masse. Enfin, le dernier type de contrainte est d'ordre technique, et interroge sur la possibilité d'extraire des valeurs de masse du parent à partir de données nécessairement très bruitées. En effet, les mesures de masses effectuées sont sujettes à variations en fonction des conditions météorologiques, notamment par le biais des précipitations et du vent (Sibly and McCleery, 1980). Ces deux paramètres vont altérer le poids de la masse de terre associée au nid, provoquant aussi bien un gain de masse par humidification ou une perte de masse par dessiccation du sol.

### 3.3 Méthode de filtrage de la masse du parent au nid à partir des données brutes

Au cours de ma thèse, nous avons cherché à répondre à cette dernière contrainte, à savoir : est-il possible d'extraire des variations de masse du parent au nid à partir de données brutes bruitées par l'effet des conditions météorologiques ? Notre objectif était donc de déterminer si les données récoltées sur les premiers nids lors des expériences pilotes seraient exploitables en dépit des variations de masse liées aux précipitations et au vent. Ce travail s'est notamment déroulé grâce à l'aide d'Océane Bertrand, Chloé Robin, Romain Bally, et Antoine Rondot que j'ai encadrés et supervisés avec FX Dechaume-Moncharmont lors de leurs projets tutorés de M1. Notre objectif était de concevoir un pipeline R permettant le traitement automatique des données brutes et

## CHAPITRE 2

extrayant les mesures de masses du parent à son arrivée et à son retour au nid, en se concentrant seulement sur les nids incubés par un unique parent.



**Figure 4 :** Schéma descriptif de l'allure des données obtenues à l'aide des balances placées sous les nids des bécasseaux. Grâce aux variations de masse, on distingue la succession de période où l'oiseau est présent puis absent du nid. Les cercles gris correspondent aux masses totales (oiseau et nid compris) mesurées par la balance, tandis que les droites noires représentent les masses estimées par régression linéaire afin d'affiner notre estimation de la masse mesurée au retour de l'oiseau au nid et à son départ. Les disques noirs correspondent aux masses estimées juste avant (MD1, resp. MA1) et juste après (MD2, resp. MA2) le départ (resp. l'arrivée) de l'oiseau. Les cercles noirs correspondent aux estimations de masses censurées en cas de données manquantes ou considérées comme aberrantes. La masse de l'oiseau à son arrivée (resp. départ) est estimée en effectuant la différence entre les masses estimées MA2 et MA1 (resp. MD1 et MD2).

### 3.3.1 Distinction des phases d'absence et de présence du parent

Le traitement des données requiert dans un premier temps d'indiquer la masse moyenne attendue de l'oiseau étudié,  $m_b$ , et son ordre de grandeur de variations possibles,  $\varepsilon_b$ . L'état du nid à chaque instant peut prendre deux valeurs différentes : *présence* ou

*absence* du parent. En comparant les mesures successives de masses deux à deux, il est alors possible de distinguer les changements d'état du nid à la suite (1) d'un départ de l'adulte du nid pour une différence de masse négative proche de la masse attendue de l'oiseau ( $-m_b \pm \varepsilon_b$ ); (2) d'un retour de l'adulte au nid pour une différence de masse positive proche la masse attendue de l'oiseau ( $+m_b \pm \varepsilon_b$ ). Les différences de masses totales de valeur absolue inférieure à un seuil fixé,  $\varepsilon_w$ , sont tolérées et dans ce cas l'état du nid demeure le même. Toutes autres variations de masse que celles décrites précédemment sont considérées comme aberrantes et les données associées censurées, de même que les données manquantes. On obtient alors une succession de séquences alternant entre *présence* et *absence* de l'adulte (**Fig. 4**).

**Tableau 1** : Description des paramètres à fixer pour pouvoir extraire les masses du parent à son départ et son retour au nid à partir des données de masses totales mesurées par la balance.

Variables	Description	Valeurs utilisées
	<i>Distinction des phases d'absence et de présence du parent au nid</i>	
$m_b$	Masse attendue de l'oiseau étudié	60g
$\varepsilon_b$	Variation maximale tolérée de la masse attendue de l'oiseau étudié	10g
$\varepsilon_w$	Variation maximale tolérée entre deux estimations successives de la masse totale du nid hors départ ou retour du parent	3g
	<i>Filtrage des masses estimées pour le parent à chaque instant</i>	
$\varepsilon_m$	Variation maximale tolérée entre deux estimations successives de la masse du parent	4g

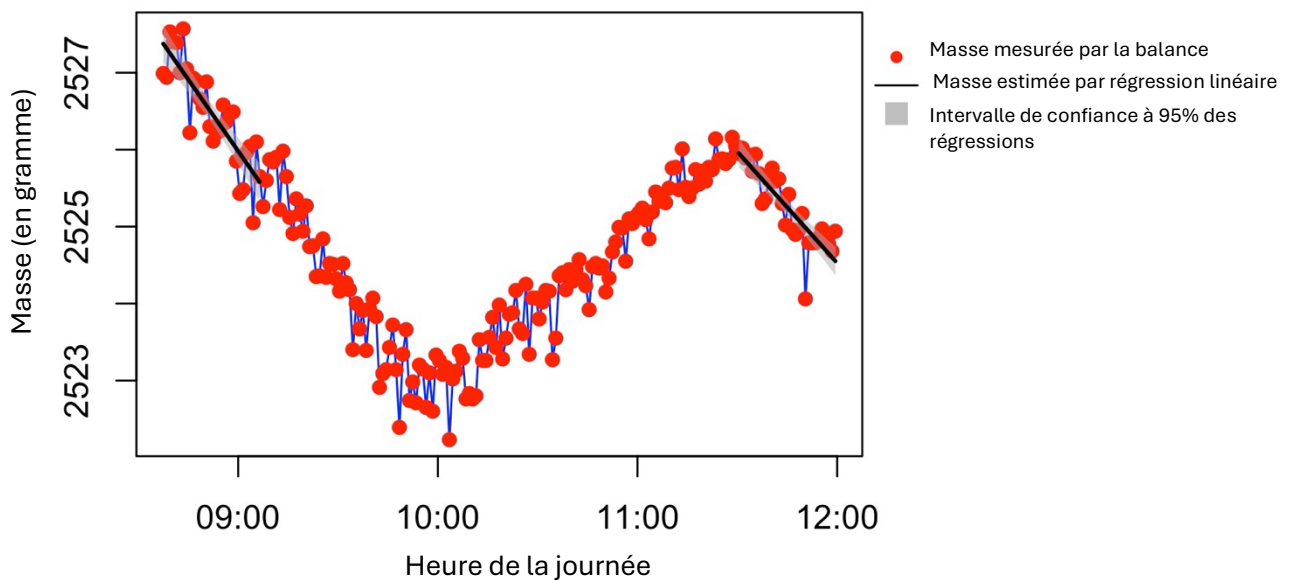
### 3.3.2 *Estimation de la masse totale du nid au début et à la fin de chaque phase d'absence ou de présence du parent*

L'objectif est de mesurer le plus finement possible la masse de l'adulte au départ et à l'arrivée au nid, soit la différence de masse entre le dernier point d'une séquence et le premier de la suivante. Afin d'affiner la précision de ces deux points, nous avons réalisé

## CHAPITRE 2

des régressions linéaires par morceaux sur chacune des séquences obtenues et extrait les valeurs estimées aux extrémités. Dans le cas d'une arrivée au nid, ces points correspondent respectivement aux points notés MA1 et MA2 en **Fig. 3**, tandis qu'il s'agit des points notés MD1 et MD2 dans le cas d'un départ du nid. Cette méthode nous permet ainsi de réduire les erreurs de mesures dues à l'erreur intrinsèque à la balance utilisée et aux erreurs ponctuelles associées aux éventuelles rafales de vent.

Par ailleurs, la portion de sol associée au nid et donc pesée par la balance a tendance à se gorger d'eau en cas de précipitations et à se dessécher par temps sec, ce qui résultent en des variations potentiellement non linéaires de la masse totale mesurée. Nous avons donc choisi de limiter le nombre maximal de points successifs pris en compte dans nos régressions, de façon à conserver des segments pouvant être approximés linéairement, tout en gardant un nombre de points successifs suffisant pour améliorer la précision des estimations. Sur la base de ces critères et à la suite de différents essais, nous avons donc fait le choix empirique de limiter nos régressions à un maximum de 30 points successifs, soit une durée de 30 minutes durant lesquelles on fait l'hypothèse que les variations de masse liées aux conditions météorologiques peuvent être considérées comme linéaires. Les séquences de durées supérieures à 30 minutes ont donc fait l'objet de deux régressions glissantes distinctes : une régression sur les 30 premières minutes pour estimer la masse au début de la séquence, et une autre régression sur les 30 dernières minutes pour estimer la masse à la fin de la séquence (**Fig. 5**).



**Figure 5 :** Exemple des masses mesurées par la balance au cours d'une séquence durant laquelle un bécasseau sanderling était continuellement présent au nid. Les points rouges correspondent aux masses totales (oiseau et nid compris) mesurées par la balance, tandis que les droites noires représentent les masses estimées par régression linéaire afin d'affiner notre estimation de la masse mesurée au retour de l'oiseau au nid (à l'extrémité gauche de la figure) et à son départ (à l'extrémité droite de la figure). La séquence étant longue de plus d'une heure, deux régressions différentes ont été calculées sur la base des trente premières et dernières mesures. Les variations de masse observées au cours de la séquence peuvent refléter les variations de masse de la portion de sol liées aux conditions météorologiques : on peut supposer que la portion de sol s'est d'abord asséchée depuis le retour de l'oiseau au nid jusqu'à 10h, puis s'est gorgée d'eau sous la pluie entre 10h et 11h30, avant de s'assécher à nouveau jusqu'à midi et le départ de l'oiseau.

### 3.3.3 Estimation de la masse du parent au début et à la fin de chaque phase

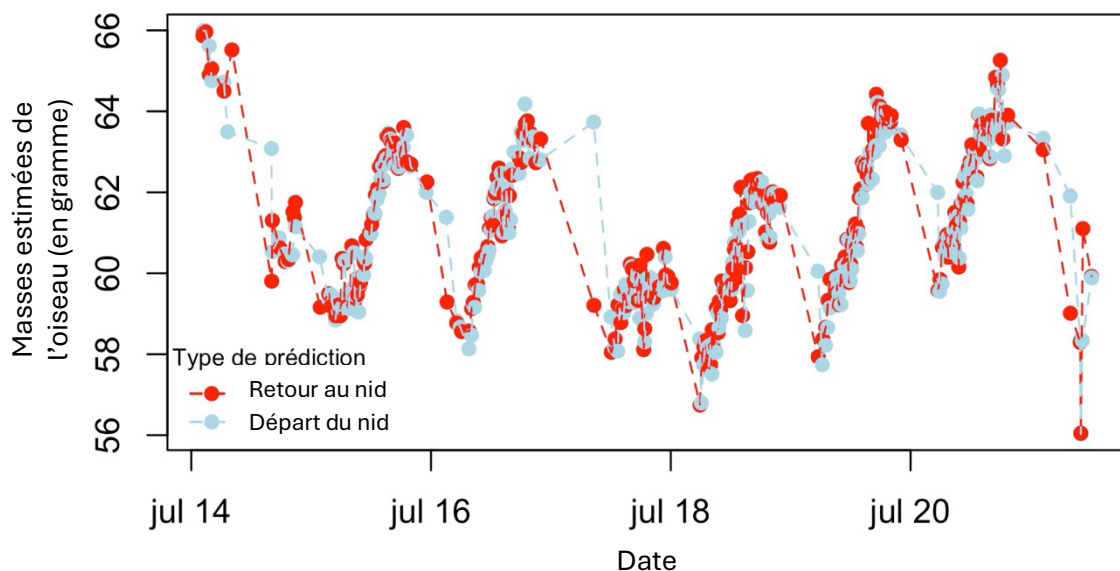
#### *d'absence ou de présence du parent*

Nous avons ensuite pu estimer la masse de l'oiseau au départ et à l'arrivée en calculant la différence entre le dernier point d'une régression et le premier de la régression suivante. De nouveau, nous avons filtré les données pour éviter de conserver des données aberrantes. Des mesures successives de masse de l'oiseau présentant une

fluctuation ponctuelle plus importante qu'un seuil  $\varepsilon_m$  ont donc été considérées comme aberrantes et censurées.

### 3.4 Exemple d'analyses sur un jeu de données réelles

Pour illustrer les données que l'on peut obtenir avec une telle méthode, nous avons appliqué notre méthode de filtrage à un jeu de données brutes correspondant à un nid de bécasseau sanderling incubé en présence d'un seul parent et localisé à Hochstetter sur la côte est du Groenland (**Fig. 6**). Nous avons obtenu des données sur une période de 9 jours consécutifs. La masse du bécasseau sanderling étudié est proche des 60 grammes. Les différents seuils fixés pour les analyses sont disponibles Tab.1. Il s'agit de résultats préliminaires qui demandent encore à être améliorés, mais ils permettent tout de même d'avoir une première idée de la qualité des données exploitables.



**Figure 6 :** Exemple des masses estimées d'un bécasseau sanderling incubant seul son nid durant 9 jours successifs d'incubation. Les points rouges représentent les masses estimées au retour de l'oiseau nid, les points bleus celles estimées à son départ du nid.

Le premier résultat évident est la périodicité journalière des dynamiques temporelles de la masse et de l'activité du bécasseau. Bien que le soleil ne se couche pas pendant l'été Arctique, la diminution de luminosité et de chaleur associée ont un effet marqué sur la physiologie et le comportement du bécasseau sanderling étudié. Cela est principalement lié aux variations d'activité des arthropodes dont il se nourrit. On observe ainsi que le bécasseau étudié parvient à gagner entre 5% et 10% de sa masse corporelle totale au cours d'une seule journée. Cependant, ce gain de masse au cours de la journée est ensuite compensé par une perte de masse relativement équivalente durant la nuit. Bien que ce motif semble se répéter, on remarque également des variations entre les différents jours. En particulier, la journée du 18 juillet ne lui a pas permis de reconstituer le même niveau de réserves que les jours précédents. Cela demande ensuite deux jours successifs au bécasseau pour revenir à son état initial. On peut supposer que cet événement soit dû à des conditions environnementales défavorables qui aurait pu limiter l'acquisition de ressources ou aggraver les coûts métaboliques liés à l'incubation.

### 3.5 Quelles perspectives pour ce protocole ?

Une fois le pipeline R finalisé et opérationnel, il sera intéressant de vérifier sa robustesse lorsqu'il est appliqué à d'autres individus de la même espèce ainsi qu'à d'autres individus d'espèces différentes. Nous avons notamment des données disponibles pour des bécasseaux de Temminck, une espèce de plus faible taille (environ 20 grammes) et pour laquelle le bruit dans les mesures sera d'autant plus problématique. Au vu de tests préliminaires, nous sommes confiants pour pouvoir appliquer notre méthode à ces différentes situations mais cela demande des vérifications plus rigoureuses.

## CHAPITRE 2

On gagnerait par la suite à analyser les résultats obtenus via ce protocole en vis-à-vis des données météorologiques correspondantes. Ces données sont obtenues à l'aide d'une station météorologique disposée à proximité du nid. Cela pourrait à la fois permettre de perfectionner le filtrage des données en fonctions des précipitations, ainsi que d'offrir une meilleure compréhension de la dynamique de la masse des oiseaux étudiés en fonction des conditions météorologiques.

Si ce protocole est par la suite généralisé, il permettra alors de pouvoir tester différentes hypothèses sur le terrain. Au-delà de la description stricte des coûts physiologique de l'incubation en milieu Arctique en termes de variation de réserves, nous pourrions notamment nous intéresser aux règles de décisions qui régissent l'incubation des bécasseaux. On pourrait ainsi essayer de mieux comprendre les signaux à l'origine du départ et du retour de l'oiseau au nid. On peut en effet imaginer que la décision de partir est prises en fonction du temps passé sur le nid ou bien en fonction de la dynamique des réserves de l'organisme. L'usage de cette nouvelle méthode permettra ainsi d'éclaircir cette question.

Plus spécifiquement, cela permettra de mieux comprendre les causes à l'origine des *recesses* longs. Les travaux du projet ANR PACS ont proposé plusieurs explications alternatives. Selon les résultats obtenus par Léa Etchart, les *recesses* longs seraient une solution de dernier recours lorsque les réserves énergétiques du parent atteignent un niveau trop faible, et seraient annonciateurs d'un potentiel futur abandon du nid (Etchart et al., 2024, 2025b). Les résultats théoriques présentés dans la première section de ce

chapitre plaident plutôt en faveur d'une stratégie permettant de maximiser le développement des œufs en optimisant l'usage des réserves du parent. Ces deux explications se rejoignent tout de même en un point, qui est qu'un *recess* long ne devrait être initié qu'à l'unique condition que les réserves du parent soient particulièrement faibles. Être capable d'estimer les variations de masses du parent qui précèdent les *recesses* longs permettrait donc de rejeter ces deux explications si les *recesses* longs sont initiés pour des niveaux de réserves intermédiaire ou élevé. Dans le cas contraire, les estimations des variations de masse du parent ne seront en revanche pas suffisantes pour trancher entre ces deux explications.

Dans cette section, nous avons présenté une méthode de filtrage des mesures de masse du nid dans le cas où un parent assume seul la charge de l'incubation des œufs. On pourrait envisager d'analyser également les données obtenues en plaçant notre dispositif sous un nid où les deux parents se relaient sur les œufs. Cependant, extraire les mesures de masses des parents dans le cas de soins biparentaux avec les seules informations de la balance serait un défi méthodologique car il est compliqué d'identifier avec certitude quel est l'individu pesé à chaque instant. Afin de surmonter cet obstacle, il serait utile de pouvoir identifier les individus présents au nid à l'aide de puces RFID (Bulla et al., 2016). Une méthode alternative pourrait être d'utiliser des GPS, qui permettent par ailleurs d'obtenir la localisation des parents lorsqu'ils sont en *recess*. Bien qu'il soit délicat de garantir la pose de GPS sur les deux adultes d'un nid équipé d'une balance, des premiers résultats pilotes de ce type mesurés en 2024 semblent prometteurs. Un tel protocole semble néanmoins très lourd à généraliser. Un tel investissement en moyens financiers et humains ne serait probablement intéressant qu'à la condition de développer un

## CHAPITRE 2

programme de recherche davantage centré sur la résolution des conflits sexuels par des individus exposés à des conditions abiotiques particulièrement rudes.

## 4. Discussion

### 4.1 La sélection d'un polymorphisme comportemental dans un environnement stable

Un des intérêts majeurs de ce travail théorique réside dans le fait qu'il a permis de reconsidérer le rôle des *recesses* longs qui avaient été mis en évidence par l'analyse des données récoltées sur le terrain (Etchart et al., 2024). À l'inverse des premières hypothèses qui présentaient les *recess* longs comme étant une réponse de dernier recours avant la désertion face à des conditions défavorables (Etchart et al., 2025b), nos résultats théoriques soutiennent l'idée alternative que les *recess* longs résultent d'une stratégie optimale d'incubation suivie par l'adulte. Nous avons mis en évidence que dans le cas de températures ambiantes peu élevées ou d'une soutenabilité des ressources faible, une succession de *recesses* courts suivi d'un *recess* long permettaient de gérer les réserves du parent de manière optimale vis-à-vis du développement des œufs. Ces résultats ont été démontrés pour des conditions environnementales stables. Au-delà du cas spécifique de l'incubation des œufs de limicoles, cette étude illustre qu'il est donc possible d'observer une variabilité dans le comportement des individus sans faire appel à une variabilité de l'environnement (Fryxell et al., 1999; Komers, 1997) ou à une dynamique de fréquence-dépendance (Ayala and Campbell, 1974; Fitzpatrick et al., 2007).

### 4.2 Les conséquences des fluctuations environnementales sur les routines optimales d'incubation

Dans le cadre plus restreint du projet ANR PACS qui vise à mieux comprendre les stratégies d'incubation des limicoles arctiques, il pourrait cependant être tentant d'étudier les effets d'un environnement variable sur les routines optimales d'incubation. Une telle volonté pourrait être appuyée par les données obtenues par les dispositifs de balance présentées dans ce chapitre, et qui présentent très nettement un effet de l'alternance jour-nuit. Une telle question pourrait être abordée théoriquement en adaptant légèrement le modèle état-dépendant que nous avons développé. En s'inspirant du modèle généralisé d'allocation du risque (Higginson et al., 2012; Lima and Bednekoff, 1999), nous avons exploré cette piste au cours de ma thèse. Nous n'avons pas pris la décision de poursuivre dans cette direction pour plusieurs raisons. Premièrement, il nous paraissait important dans un premier temps d'appliquer le rasoir d'Einstein (Evans et al., 2012; Fawcett et al., 2014; Robinson, 2018) et donc de conserver un modèle suffisamment simple dans sa conception pour garantir notre bonne compréhension de ses résultats. Un modèle plus complexe avec davantage de paramètres aurait rendu plus confus les conclusions que l'on aurait pu en tirer. La seconde raison découle des résultats que nous avons pu obtenir via notre premier modèle. En conservant un environnement stable, nous sommes déjà parvenus à faire émerger une stratégie optimale caractérisée par un comportement variable, tout en démontrant que les *recesses* longs observés sur le terrain pouvaient s'inscrire dans une stratégie d'incubation optimale. On peut supposer qu'introduire une variabilité environnementale dans le modèle ne ferait que souligner davantage ces deux conclusions, les *recesses* longs permettant

d'accommoder les pertes énergétiques du parent durant les périodes défavorables. Enfin, chercher à complexifier notre modèle se serait inscrit dans une démarche visant à précisément reproduire les routines d'incubations observées sur le terrain. Cela aurait alors supposé de calibrer plus finement nos différents paramètres physiologiques et environnementaux. Or de telles données ne sont pas encore disponibles actuellement, ce qui aurait nécessairement affecté la qualité des prédictions réalisées.

#### 4.3 Quelle stratégie adopter face à une information parcellaire ?

Par ailleurs, nous avons considéré dans notre modèle que les individus avaient une connaissance parfaite de leur niveau de réserves et de la température de leurs œufs. On pourrait objecter qu'en réalité les organismes ne sont pas omniscients et n'ont pas toujours accès à l'ensemble des informations (Fawcett et al., 2014). Il serait intéressant de comparer les stratégies optimales déterminées par notre modèle avec les stratégies optimales suivies par des individus ayant seulement partiellement accès à ces informations, ainsi que de comparer leurs résultats en termes de développement des œufs. On peut ainsi envisager une approche à la manière de ce qui a déjà été développé dans le cas du compromis entre vigilance et quête de nourriture (Higginson et al., 2018). Les auteurs de cette étude considèrent un individu qui doit constamment choisir de s'alimenter ou non, sachant qu'il s'expose davantage aux prédateurs lorsqu'il s'alimente. De plus, le risque de prédation basal auquel il est exposé est variable et oscille entre deux états différents. Les auteurs de cette étude ont démontré qu'une heuristique basée uniquement sur le niveau des réserves d'un individu offrait des performances comparables à une règle d'apprentissages bayésienne pour décider à chaque instant s'il

## CHAPITRE 2

faut ou non s'alimenter (Higginson et al., 2018). De manière similaire dans le cas de l'incubation des œufs, on pourrait s'attendre à ce qu'une règle de décision simplement basée sur le niveau des réserves puisse produire des résultats relativement proches qu'une règle de décision tenant également compte de la température des œufs. Cela aurait d'autant plus de sens que des règles de décisions plus simples sont souvent moins coûteuses (Hutchinson and Gigerenzer, 2005) à mettre en place et plus robustes face à l'incertitude (Lange and Dukas, 2009). Nous avons d'ailleurs envisagé de poursuivre dans cette direction pour le troisième chapitre de ma thèse. À mes yeux, un tel travail serait cependant demeuré très proche de celui réalisé dans le cas de la simple quête de nourriture (Higginson et al., 2018), et nous avons finalement préféré explorer une question très différente centrée sur le risque de prédation.

### 4.4 Quels enseignements ai-je tirés du travail réalisé pour ce second chapitre ?

#### 4.4.1 *Concilier des approches analytiques et numériques*

Nous avons combiné des approches théoriques différentes pour répondre aux questions soulevées dans ce deuxième chapitre. Si les méthodes analytiques que nous avons développées ont offert des résultats intéressants, je me suis heurté à des difficultés pour résoudre un problème d'intégration complexe. Celui-ci m'a longtemps paru accessible et j'ai cherché par tous les moyens à le résoudre, y compris en demandant de l'aide à un ami en thèse de mathématiques, Tanguy Massacrier. En parcourant la littérature théorique sur des problématique similaires, je me suis finalement résolu à accepter de justifier ce

résultat de manière numérique uniquement (Koussoroplis et al., 2017; Vasseur et al., 2014). Ce travail m'a poussé à être persévérant pour essayer d'aller au bout de démonstrations mathématiques qui n'aboutissaient pas, tout en m'apprenant à accepter que l'on fasse parfois fausse route et qu'il est alors judicieux de changer de d'approche en dépit des efforts fournis précédemment.

Par ailleurs, ce travail a été pour moi l'occasion de m'initier à la méthode du *dynamic programming* (Houston and McNamara, 1999), une méthode relativement classique en écologie comportementale mais que je n'avais jamais pu mettre en pratique jusqu'à présent. Grâce aux conseils de FX Dechaume-Moncharmont et aux lectures qu'il m'a recommandées, j'ai ainsi pu apprendre à développer un modèle d'optimisation état dépendant. S'il s'agit d'une technique appliquée dans notre cas à un exemple d'optimisation du comportement ne comportant pas de fréquence dépendance, cette technique est également adaptée à de telles situations faisant intervenir des problématiques de théorie des jeux (Houston and McNamara, 1999). Au-delà d'être désormais capable de l'utiliser par la suite pour répondre à de nouvelles questions, découvrir et apprendre une nouvelle méthode de modélisation s'est avéré particulièrement stimulant et motivant.

#### *4.4.2 L'intérêt de prendre son temps en recherche*

Enfin, le travail réalisé pour ce chapitre m'a démontré l'utilité de prendre le temps nécessaire pour clarifier les interprétations que l'on peut tirer de ses résultats. C'est cette approche qui a permis de progressivement élargir la portée de notre compréhension de nos résultats. En effet, le cœur du modèle a été rapide à mettre en place, et les premiers

## CHAPITRE 2

résultats ont vite pu être obtenus. Cependant, il ne s'agissait alors pour nous que d'une simple description très mécanistique de ce que pouvait être la stratégie optimale d'un individu durant l'incubation de ses œufs. Il m'a fallu plus de temps pour bien réaliser ce que je pouvais en tirer au-delà d'un simple problème d'incubation optimale. En les présentant différemment, il a alors été possible de voir émerger deux résultats importants. Le premier est qu'il est possible de voir émerger une stratégie optimale présentant des comportements fluctuants dans un environnement pourtant constant dans le temps. Le second permet de souligner l'importance de considérer non seulement la proportion de temps allouée à différentes tâches mais également le temps absolu alloué à chacune d'entre elles dès lors qu'on fait face à des contraintes temporelles. Ces deux résultats émergent de notre modèle, mais ne nous sont pas sautés aux yeux initialement. Il nous a fallu du temps pour pouvoir les conceptualiser. Cela illustre bien la nécessité de prendre le temps de réfléchir, de rêver de ses résultats afin de bien percevoir tout ce qu'ils ont à nous apprendre, plutôt que de parfois vouloir rapidement présenter les premières conclusions avant de passer à la suite (Alleva, 2006; Halme et al., 2012; The slow science academy, 2010).



# Chapitre 3 : Comment le compromis de visibilité façonne les stratégies de dissimulation des proies et des prédateurs.

## **CHAPITRE 3 : COMMENT LE COMPROMIS DE VISIBILITÉ FAÇONNE LES STRATÉGIES DE DISSIMULATION DES PROIES ET DES PRÉDATEURS. .... 193**

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>194</b>
<b>2. TRADING CONCEALMENT FOR VISIBILITY: ASYMMETRIC STRATEGIES OF INFORMATION ACQUISITION IN PREDATOR–PREY INTERACTIONS. ....</b>	<b>198</b>
2.1 ABSTRACT .....	199
2.2 INTRODUCTION .....	200
2.3 MODEL 1: OPTIMAL COVER USE BY PREY FACING A FIXED PREDATOR STRATEGY.....	203
2.4 MODEL 2: OPTIMAL COVER USE BY COEVOLVING PREY AND PREDATORS .....	205
2.5 DISCUSSION.....	213
2.6 SUPPLEMENTARY MATERIAL .....	223
<b>3. DISCUSSION .....</b>	<b>225</b>
3.1 DES STRATÉGIES ASYMÉTRIQUES ENTRE PROIES ET PRÉDATEURS .....	225
3.2 QUELLE DENSITÉ DE COUVERT PRIVILÉGIÉ POUR CONSTRUIRE SON NID ?.....	225
3.3 DES PERSPECTIVES QUI DÉPASSENT LE CADRE DE L'ÉCOLOGIE .....	227
3.4 QUELS ENSEIGNEMENTS AI-JE TIRÉS DU TRAVAIL RÉALISÉ POUR CE TROISIÈME CHAPITRE ?.....	227
3.4.1 La dimension collective de la recherche.....	227
3.4.2 Comment modéliser la coévolution des stratégies des proies et des prédateurs ? .....	229
3.4.3 L'importance de poser clairement ses définitions .....	231

## 1. Introduction

Les deux objectifs principaux qui étaient fixés au départ de ma thèse étaient (1) d'examiner les contraintes autres que les conflits sexuels qui affectaient différemment les stratégies de soins uniparentaux et biparentaux et (2) d'étudier la planification optimale des allers-retours au nid d'un adulte au cours d'une période d'incubation. Les deux premiers chapitres ont permis d'apporter des éléments de réponses à ces deux objectifs initiaux. Le sujet de ce troisième chapitre, pour sa part, n'avait pas été anticipé initialement. Il est le fruit de discussions entre membres du projet ANR PACS que nous avons eu au cours de ma thèse. Lors d'une réunion avec l'ensemble des participantes et des participants, le porteur du projet Loïc Bollache a évoqué le sujet du choix de la localisation du nid en fonction de la pression de prédation (Koivula and Rönkä, 1998; Meyer, 2021; Whittingham et al., 2002). Les limicoles ont-ils plutôt intérêt à choisir des emplacements de nids bien dissimulés, au risque de ne pas pouvoir détecter les prédateurs arrivant au loin ? Ou, au contraire, vaut-il mieux qu'ils positionnent leur nid de telle sorte qu'ils aient accès à une large visibilité des alentours, au risque d'être plus facilement détecté par les prédateurs ?

Ce questionnement était avant tout lié aux manipulations effectuées sur le terrain, et nous réfléchissions à mesurer le champ de vision accessible depuis les nids relevés au cours des différentes missions (Aben et al., 2018). Cependant, cela offrait également des perspectives intéressantes pour une approche théorique. Nous avons donc construit un premier modèle-jouet (Luczak, 2017) pour aborder la question et nourrir nos discussions sur le sujet. Nous avons également parcouru la bibliographie en lien avec ce sujet, et avons été surpris de découvrir que cette question avait déjà été notée dans la thèse de

### CHAPITRE 3

Nicolas Meyer lors des travaux précurseurs au projet ANR (Meyer, 2021). Par ailleurs, cette problématique était peu mise en avant et les différents travaux sur le sujet étaient demandeurs de modèle théorique pour éclairer les choses (Beauchamp, 2015a; Camp et al., 2013; Deeming and Reynolds, 2015; Götmark et al., 1995; Lima, 2009).

Le travail bibliographique réalisé m'a par ailleurs poussé à définir clairement le cadre théorique dans lequel s'inscrit cette problématique. Il a été nécessaire de clarifier précisément le vocabulaire utilisé, les termes que nous utilisions entre nous initialement étant en réalité trop ambigus (Camp et al., 2012; Lazarus and Symonds, 1992). Au départ, nous parlions de stratégie de dissimulation, en considérant simplement que la visibilité des alentours pour une proie était inversement proportionnelle à sa propre dissimulation vis-à-vis des prédateurs. Pour autant, nous avons par la suite pris le parti de considérer que la stratégie était déterminée par la densité du couvert auquel un individu était exposé (Camp et al., 2013; Mysterud and Østbye, 1999). En effet, dissimulation et visibilité des alentours découlent directement de la densité du couvert, et ne sont pas nécessairement tous deux parfaitement corrélés négativement (Camp et al., 2013; Stein et al., 2025). Un couvert très dense favorise la dissimulation d'un individu (« *protective cover* », Mysterud and Østbye, 1999), tandis qu'un couvert peu dense procure une grande visibilité des alentours (« *obstructive cover* », Mysterud and Østbye, 1999).

Une fois les deux premiers axes de ma thèse réalisés, nous avons donc fait le choix d'explorer cette nouvelle thématique en lien avec le projet ANR PACS en capitalisant sur les premières réflexions que nous avons eu. Nous avons rapidement réalisé que le choix de la localisation du nid était en fait un cas particulier d'un problème bien plus large. En

effet, on retrouve la même problématique pour n'importe quelle proie cherchant à éviter son prédateur (Aben et al., 2018; Camp et al., 2013, 2012; Lima, 1990; Olsoy et al., 2015). Il est en effet difficile pour une proie d'acquérir davantage d'information sur ses prédateurs sans prendre le risque de leur en offrir également en retour. C'est ce que nous avons appelé le compromis de visibilité : une plus grande visibilité des alentours implique généralement d'être davantage visible aux yeux des prédateurs. Ce constat nous a poussé à concevoir un modèle mieux défini, ne faisant pas intervenir de soins parentaux, mais explorant uniquement notre problème dans le cas d'une relation entre une proie et son prédateur. Cela nous a permis de pouvoir mieux comprendre les processus de décision à l'œuvre dans un tel système.

Dans un premier temps, nous avons cherché à optimiser uniquement la stratégie de la proie. Sa stratégie consiste à choisir une densité de couvert donné parmi un continuum allant d'un milieu complètement ouvert, lui offrant une détection aisée des prédateurs au coût d'une plus grande exposition à ces mêmes prédateurs, jusqu'à un milieu complètement fermé, offrant une grande dissimulation vis-à-vis des prédateurs au coût d'une détection difficile des prédateurs environnants. Nous avons par la suite étendu notre modèle afin de tenir compte de l'évolution possible également de la stratégie du prédateur en réponse à celle de la proie, occasionnant ainsi une dynamique de coévolution entre proie et prédateur. Nous avons donc cherché à estimer quelle serait la densité de couvert de végétation optimale des proies et des prédateurs en fonction des capacités de fuite des proies par rapport aux prédateurs, et en fonction de l'effet de l'environnement sur la prise d'information respectives des proies et des prédateurs. Nous avons envisagé deux hypothèses distinctes : soit un tel système aurait pu mener à des

## CHAPITRE 3

stratégies optimales fondées sur une densité du couvert intermédiaire (Götmark et al., 1995; Zong et al., 2023), soit au contraire des stratégies radicales auraient pu être favorisées, basées sur un couvert le moins dense (Dorsey et al., 2025; Gómez-Serrano and López-López, 2014; Moreno et al., 1996) ou le plus dense possible (Moreno et al., 1996).

## 2. Trading concealment for visibility: asymmetric strategies of information acquisition in predator–prey interactions.

Julien Bouvet<sup>1,2</sup>, Thomas Koffel<sup>3</sup>, Loïc Bollache<sup>2,4</sup>, Olivier Gilg<sup>2,4</sup>, Jérôme Moreau<sup>2,5</sup>, François-Xavier Dechaume-Moncharmont<sup>1</sup>

1. *Université Claude Bernard Lyon 1, LEHNA UMR 5023, CNRS, ENTPE, Villeurbanne, 69622, France*
2. *Groupe de recherche en écologie arctique, 16 rue de Vernot, 21440 Francheville, France*
3. *Université Claude Bernard Lyon 1, LBBE UMR 5558 CNRS, Villeurbanne 69622, France*
4. *Chrono-environnement UMR 6249, CNRS Université de Franche-Comté, F-25000, Besançon, France*
5. *Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS & La Rochelle Université, Villiers-en-bois France*

### Préambule

*Le travail présenté dans cette section est rédigé sous la forme d'un manuscrit, mais n'a pas vocation à être soumis en l'état. La majeure partie des analyses a déjà été réalisée et les résultats obtenus sont proches de ceux qui seront présentés dans la version aboutie de l'étude. Des analyses complémentaires sont toutefois prévues afin de caractériser analytiquement certains résultats actuellement obtenus par simulations numériques.*

### 2.1 Abstract

Gathering information is crucial for animals to make decisions that enhance their fitness. This is particularly true in predator-prey interactions, where both players must acquire information about the other to either capture or evade successfully. Gaining such information often requires a great visibility of the surroundings, which facilitates the detection of opponents but simultaneously increases the risk of being detected. Consequently, individuals face a trade-off between visibility and concealment, which they can adjust by modulating their exposure to environmental cover. To explore how this trade-off shapes the evolution of cover-use strategies, we developed a frequency-dependent model describing the coevolution of predators and prey. Our results revealed asymmetric optimal strategies: prey are selected for strategies favoring either maximal visibility of the surroundings or maximal concealment, thus constraining predator strategies toward preferences for intermediate cover density. The resulting coevolutionary dynamics can generate a polymorphism in prey strategies, which in turn maintains variation in predator strategies that tend to follow a unimodal distribution. The final evolutionary outcome depends on the prey survival benefits of early predator detection relative to the risk of being killed by an undetected predator, and on how habitat structure modulates the information dynamics between prey and predators.

Keywords: optimal decision-making; coevolutionary game; protective cover; obstructive cover; behavioral polymorphism

## 2.2 Introduction

Gathering information is central to the decision-making process (Bergman and Beehner, 2023; Dall et al., 2005; Schmidt et al., 2010). Defined by Wagner and Danchin as any "facts that organisms actively sense that may affect their accuracy in appraising the environment" (Wagner and Danchin, 2010), detectable information can be considered a fundamental ecological resource. All else being equal, acquiring more information is supposed to enhance an individual's fitness (McNamara and Dall, 2010). However, information acquisition often competes with the pursuit of other essential ecological resources, such as food, territory defense, or reproductive opportunities (McNamara and Dall, 2010). As a result, both the acquisition and the use of information are shaped by trade-offs that reflect the constraints faced by individuals in their environment. These trade-offs between gathering information and pursuing other ecological activities have been widely studied, particularly through the lens of the trade-off between foraging and vigilance (Ferrari et al., 2009; Higginson et al., 2012; Lima and Bednekoff, 1999).

Vigilance refers to the action or state of monitoring the environment for potential threats (Beauchamp, 2015b). This enables prey to gather information about the presence of predators, allowing early detection and improving their chances of survival (Beauchamp, 2015b; Blanchard and Fritz, 2007; Dimond and Lazarus, 1974; Sirot et al., 2021). Alternatively, prey may rely on concealment to avoid detection, thereby reducing the risk of being spotted by predators (Broom, 2013; Jennions et al., 2003; Treisman, 1975). In turn, predators may aim to remain hidden to avoid alerting their prey (e.g. ambush predators, sit-and-wait strategy) while also seeking to gather information to enhance prey detection (e.g. pursuit predators, active-search strategy) (Pembury Smith and Ruxton,

## CHAPITRE 3

2020; Ross and Winterhalder, 2015). This interplay forms a coevolutionary game in which both prey and predators simultaneously seek information about each other while attempting to remain undetected (Brown and Vincent, 1987; Lima, 2002).

The likelihood of detecting or being detected is strongly influenced by the structural properties of the environment (Camp et al., 2013). Features of the habitat that restrict the range and quality of available information, such as vegetation, rocks and burrows, are usually referred to as cover (Camp et al., 2013; Mysterud and Østbye, 1999). By adjusting the density of cover they are exposed to, both predators and prey can modulate their respective detection probabilities (Camp et al., 2012). High cover density promotes concealment ('protective cover'), but simultaneously reduces the ability to monitor the surroundings ('obstructive cover') (Lazarus and Symonds, 1992; Mysterud and Østbye, 1999). These conflicting effects reveal a fundamental trade-off shared by both predators and prey: the need to maximize environmental visibility while minimizing their own visibility to others (Camp et al., 2012, 2013; Olsoy et al., 2015), which we called the visibility trade-off. Here, we define visibility broadly, including not only visual perception but also any sensory modality in which prey and predator must be directly connected to each other for detection to occur (Aben et al., 2018).

This issue has been highlighted in several empirical studies (Aben et al., 2018; Blanchard et al., 2016; Camp et al., 2013, 2012; Lima, 1990), particularly in the context of nest site selection (Deeming and Reynolds, 2015; Götmark et al., 1995; Lima, 2009). Recent methodological advances, such as the use of LiDAR-based approaches, have enabled researchers to objectively quantify the visual field of prey and predators (Aben et al.,

2018; Lecigne et al., 2020). Despite growing interest and empirical insights, no theoretical framework has yet been developed to formally conceptualize the visibility trade-off. Existing theoretical models addressing related questions have primarily focused on the evolution of strategies under fixed roles, typically within the context of “hide-and-seek” game in which predators search while prey hide or escape (Broom, 2013; Cooper and Blumstein, 2015; Gal and Casas, 2014; Oshanin et al., 2009). To fill this gap, it is therefore crucial to establish a theoretical basis for understanding the coevolution of strategies when both parties face the decision to either hide or seek, balancing the benefits of remaining undetected when staying in the cover with those of acquiring information about the other when staying in an open area with a large viewshed.

This study aims to develop a simple theoretical model to estimate the optimal cover density adopted by co-evolving prey and predators. Our framework accounts for how cover modulates mutual detection probabilities, and considers the fitness value of information acquired by prey, expressed as the associated gain in survival probability relative to the risk of being killed by an undetected predator. We hypothesised that as the value of information increases, prey should reduce their use of cover. We further explored whether coevolutionary dynamics between predators and prey promote the emergence of intermediate strategies regarding cover use or instead push towards strategies relying on maximal concealment or maximal visibility of surroundings. Due to the frequency-dependent nature of these interactions, we also examined whether evolutionary outcomes may include the persistence of polymorphic strategies or an absence of convergence towards a stable evolutionary equilibrium.

### 2.3 Model 1: Optimal cover use by prey facing a fixed predator strategy

#### Model description

We first developed a simple initial model in which only prey is able to adjust their strategy, while the predator strategy remains fixed. The adjustable prey strategy is their density of cover, denoted  $x_B$ , ranging from 0 (visibility is maximal) to 1 (concealment is maximal). This density of cover influences the prey survival probability, which we estimated based on (1) the probability that a predator detects a prey  $P_F$ , (2) the probability that a prey detects a predator  $P_B$ , (3) the probability that a prey survives a predator attack after having previously detected the predator  $P_i$ , and (4) the probability that a prey survives a predator attack when it did not detect the predator in advance  $P_n = kP_i$  (with  $0 \leq k \leq 1$ ). The relationships among these events are illustrated in the probability tree shown in **Fig. 1**. Using the law of total probability, we can thus calculate the prey overall survival probability, denoted  $W_B$  :

$$W_B = 1 + P_F(kP_i - 1) + P_i(1 - k)P_F P_B \quad (1)$$

The probabilities of a prey being detected by a predator  $P_F$  and of a predator being detected by a prey  $P_B$  are modeled as decreasing functions of the prey cover density  $x_B$ . In this initial model, we do not specify explicit functional forms for these relationships, in order to maintain greater generality in our interpretations. Moreover, we assume that  $P_F$  and  $P_B$  are similarly affected by the environment (e.g. predators and prey use similar sensory modalities to detect each other). It means that they are functionally related one to each other and thus can be modeled as a translation  $P_B = P_F + \varepsilon$  ( $P_B > 0$ ) or a homothety  $P_B = \lambda P_F$  ( $\lambda > 0$ ).

## Model analysis

We can differentiate the prey survival probability  $W_B$  with respect to the prey cover density  $x_B$ . We get:

$$\frac{dW_B}{dx_B} = (kP_i - 1)P'_F + P_i(1 - k)(P'_F P_B + P_F P'_B) \quad (2)$$

If we consider a translation, then we get the following derivative of the prey survival depending on the prey cover density :

$$\frac{dW_B}{dx_B} = (kP_i - 1)P'_F + P_i(1 - k)(2P'_F P_F + \varepsilon P'_F) \quad (3)$$

$$\frac{dW_B}{dx_B} < 0 \Leftrightarrow P_F > \frac{1 - kP_i - \varepsilon P_i(1 - k)}{2P_i(1 - k)} \quad (4)$$

Otherwise, if we consider a homothety, then we get the following derivative of the prey survival depending on the prey cover density :

$$\frac{dW_B}{dx_B} = (kP_i - 1)P'_F + P_i(1 - k)2\lambda P'_F P_F \quad (5)$$

$$\frac{dW_B}{dx_B} < 0 \Leftrightarrow P_F > \frac{1 - kP_i}{2\lambda P_i(1 - k)} \quad (6)$$

Yet  $P_F$  is a monotonous decreasing function of  $x_B$ . It means that in both cases, while  $P_F$  does not reach a critical value,  $W_B$  is a monotonous decreasing function of  $x_B$ . Once  $W_B$  has reached a minimum at this critical value of  $P_F$ , it becomes a monotonous increasing function of  $x_B$ . There is a switch from downward evolution to upward evolution, thus creating a *bang-bang* situation (Berardo and Geritz, 2021).  $W_B$  can reach a maximum only for extreme values of  $x_B = 0$  or  $x_B = 1$ . For a given cover density of a predator, the best strategy of the prey is either to get the largest possible viewshed to monitor predator presence, or to conceal itself at its best to lower the probability of being detected by a

predator. Any intermediate cover density would be less profitable than these two extreme strategies.

## 2.4 Model 2: Optimal cover use by coevolving prey and predators

### Model description

However, the scenario in which only prey can adjust their strategy is simplified, since in practice predators may also adjust their own strategy. To address this, we extended our approach to allow both prey and predators to simultaneously adjust their cover density in response to each other's strategies. We aimed to investigate the potential for coevolution between these traits, as both must simultaneously account for the behavior of their opponent. We also accounted for frequency-dependent effects, whereby the success of a strategy depends on conspecific behaviors.

We maintained the same framework for calculating the prey survival probability, as shown in the probability tree in **Fig. 1**. All parameters are summarized in **Tab.1**. In our model, prey can adjust their density of cover, noted  $x_B$ , while predators can adjust their own density of cover, noted  $x_F$ . Both variables range from 0 to 1. The probability that a prey detects a predator, noted  $P_B$ , and the probability that a predator detects a prey, noted  $P_F$ , decrease as  $x_B$  and  $x_F$  increase. For simplicity, we modeled both  $P_B$  and  $P_F$  as decreasing linearly with  $x_B$  and  $x_F$ , using the following equations:

$$P_B = P_{B0} - \beta_B x_B - \beta_F x_F, \quad \beta_B + \beta_F \leq P_{B0} \quad (7)$$

$$P_F = P_{F0} - \phi_B x_B - \phi_F x_F, \quad \phi_B + \phi_F \leq P_{F0} \quad (8)$$

The prey survival probability is then:

$$\begin{aligned}
 W_B = & 1 + P_{B0}(kP_i - 1) - \phi_B x_B (kP_i - 1) - \phi_F x_F (kP_i - 1) \\
 & + P_i(1 - k)[P_{B0}P_{F0} - x_B(P_{F0}\beta_B + P_{B0}\phi_B) - x_F(P_{F0}\beta_F + P_{B0}\phi_F)] \quad (9) \\
 & + x_B x_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) + x_F^2 \beta_F \phi_F + x_B^2 \beta_B \phi_B]
 \end{aligned}$$

We consider a zero-sum coevolutionary game where prey aim to maximize their survival probability  $W_B$  while predators aim to maximize the prey capture probability  $1 - W_B$ . We assume that changes in prey and predator behaviors arise at a shorter timescale than prey and predator population dynamics. The coevolutionary equilibrium is reached when both predator and prey strategies reach evolutionary stability.

### Optimal strategies of prey

We can differentiate the prey survival probability  $W_B$  with respect to the prey cover density  $x_B$ . We get:

$$\frac{\partial W_B}{\partial x_B} \geq 0 \Leftrightarrow x_F \geq -x_B \frac{2\beta_B \phi_B}{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} + \frac{\phi_B(kP_i - 1) + P_i(1 - k)(P_{F0}\beta_B + P_{B0}\phi_B)}{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)P_i(1 - k)} \quad (10)$$

We note  $I_B$  the corresponding nullcline function of  $x_B$ :

$$I_B: x_B \mapsto -x_B \frac{2\beta_B \phi_B}{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} + \frac{\phi_B(kP_i - 1) + P_i(1 - k)(P_{F0}\beta_B + P_{B0}\phi_B)}{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)P_i(1 - k)} \quad (11)$$

For a given predator strategy  $x_F$ , increasing the prey cover density  $x_B$  first causes the prey survival probability to decrease (downward evolution), then to reach a minimum such that

$\frac{\partial W_B}{\partial x_B} = 0$ , and finally to increase (upward evolution), creating a bang-bang situation. This

means that reaching the maximal prey survival probability requires the prey either to get the greatest visibility of the surroundings ( $x_B = 0$ ) or to be as much concealed as possible

( $x_B = 1$ ).

### Optimal strategies of predator

We can differentiate the prey capture probability  $1 - W_B$  with respect to the predator cover density  $x_F$ . We get:

$$\frac{\partial(1 - W_B)}{\partial x_F} \geq 0 \Leftrightarrow x_F \leq -x_B \frac{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)}{2\beta_F \phi_F} + \frac{\phi_F(kP_i - 1) + P_i(1 - k)(P_{F0}\beta_F + P_{B0}\phi_F)}{2\beta_F \phi_F P_i(1 - k)} \quad (12)$$

We note  $I_F$  the corresponding nullcline function of  $x_B$ :

$$I_F: x_B \mapsto -x_B \frac{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)}{2\beta_F \phi_F} + \frac{\phi_F(kP_i - 1) + P_i(1 - k)(P_{F0}\beta_F + P_{B0}\phi_F)}{2\beta_F \phi_F P_i(1 - k)} \quad (13)$$

For a given prey strategy  $x_B$ , increasing the predator cover density  $x_F$  first causes the prey capture probability to increase (upward evolution), then to reach a maximum such that  $\frac{\partial(1 - W_B)}{\partial x_F} = 0$ , and finally to decrease (downward evolution). This means that reaching the maximal prey capture probability requires the predator to achieve an intermediate cover density between  $x_F = 0$  and  $x_F = 1$  ( $x_F = \max(0, \min(I_F(x_B), 1))$ ).

### Coevolutionary equilibrium

We showed that the two isoclines do not intersect for any couple  $(x_B^*, x_F^*)$  such that both  $x_B^*$  and  $x_F^*$  are within 0 and 1, except for the limit case where  $\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F = 0$  (both isoclines coincide in that case, see **Appendix A**) Therefore, excepted for this limit case, there is no singular strategy  $(x_B^*, x_F^*)$  such that

$$\left. \frac{\partial W_B}{\partial x_B} \right|_{x_B=x_B^*, x_F=x_F^*} = 0, \quad \left. \frac{\partial(1 - W_B)}{\partial x_F} \right|_{x_B=x_B^*, x_F=x_F^*} = 0 \quad (14)$$

This means that the only possible attractors are boundary attractors  $(0, x_F^*)$  and  $(1, x_F^*)$ . A boundary attractor  $(0, x_F^*)$  satisfies that

$$\left. \frac{\partial W_B}{\partial x_B} \right|_{x_B=0, x_F=x_F^*} < 0, \quad \left. \frac{\partial(1 - W_B)}{\partial x_F} \right|_{x_B=0, x_F=x_F^*} = 0 \quad (15)$$

Similarly, a boundary attractor  $(1, x_F^*)$  satisfies that

$$\left. \frac{\partial W_B}{\partial x_B} \right|_{x_B=1, x_F=x_F^*} > 0, \quad \left. \frac{\partial(1 - W_B)}{\partial x_F} \right|_{x_B=1, x_F=x_F^*} = 0 \quad (16)$$

From this analysis, we identify four possible boundary attractors with at most two that can coexist, each corresponding to one of the extreme prey strategies. First, a boundary attractor can occur at  $x_B = 0$ . This happens under either of the following conditions:

- if  $I_B(0) \geq I_F(0) \geq 0$ , then there is a boundary attractor located at  $(0, \max(0, \min(I_F(0), 1)))$ ,
- if  $I_F(0) \geq I_B(0) \geq 1$ , then there is a boundary attractor located at  $(0, 1)$ .

Alternatively, a boundary attractor can occur at  $x_B = 1$ . This happens under either of the following conditions:

- if  $I_F(1) \geq I_B(1)$  and  $I_B(1) \leq 1$ , then there is a boundary attractor located at  $(1, \max(0, \min(I_F(1), 1)))$ ,
- if  $0 \geq I_B(1) \geq I_F(1)$ , then there is a boundary attractor located at  $(1, 0)$ .

### Global equilibrium stability

These four possible attractors are all locally stable. However, we can expect from a behavioral strategy deciding the density of cover that large mutational steps can occur. This may lead to global instability of the system dynamics. For instance, we can assume that  $(0, x_F^*)$  is a local attractor with a corresponding prey survival of  $W_B(0, x_F^*)$ . Yet it is possible that  $(1, x_F^*)$  is not an attractor but still corresponds to a higher prey survival

probability ( $W_B(1, x_F^*) > W_B(0, x_F^*)$ ). In this case, the local attractor  $(0, x_F^*)$  is not globally stable and can be invade by another prey which plays the strategy  $x_B = 1$ . Broadly, a given attractor  $(x_B^*, x_F^*)$  can be considered globally stable if:

- $\forall x_B \in [0,1], W_B(x_B^*, x_F^*) > W_B(x_B, x_F^*)$  and  $\forall x_F \in [0,1], W_B(x_B^*, x_F^*) < W_B(x_B^*, x_F)$

The second condition is true for any local attractor since  $x_F^*$  is the unique maximum of the prey capture probability function  $1 - W_B$ . The first condition remains to compare the value between  $W_B(0, x_F^*)$  et  $W_B(1, x_F^*)$  which are the only possible maxima for the prey survival probability  $W_B$ . We can thus define the critical predator strategy  $\widehat{x}_F$  such that  $W_B(0, \widehat{x}_F) = W_B(1, \widehat{x}_F)$ :

$$\widehat{x}_F = \frac{\phi_B \beta_B P_i (1 - k) \left[ \frac{P_{F0}}{\phi_B} + \frac{P_{B0}}{\beta_B} - 1 \right] - \phi_B (1 - k P_i)}{P_i (1 - k) [\phi_B \beta_F + \beta_B \phi_F]} \quad (17)$$

A local attractor  $(0, x_F^*)$  can then be considered as a global attractor

- if  $\widehat{x}_F \geq I_F(0)$  and  $\widehat{x}_F \geq 0$
- $\widehat{x}_F > 1$ .

Similarly, a local attractor  $(1, x_F^*)$  can then be considered as a global attractor

- if  $\widehat{x}_F \leq I_F(1)$  and  $\widehat{x}_F \leq 1$
- $\widehat{x}_F < 0$ .

### Replicator dynamics approach

In order to gain a deeper insight into how strategies evolve over time, we extended our analysis using a replicator dynamics framework. This approach allows multiple sets of strategies for prey and predators to simultaneously coevolve over the full possible range of cover. We discretized both prey and predator strategies into  $N$  different cover densities

between 0 and 1. Initially the frequency of each strategy has been set following a uniform distribution. We simulated the evolution of the prey strategy frequencies  $f_B$  and the predator strategies  $f_F$  over  $t$  time steps according to the following replicator equations:

$$\forall i \in \llbracket 1, N \rrbracket, \frac{df_{B_i}}{dt} = f_{B_i} \left( \sum_{j=1}^N [W_B(x_{B_i}, x_{F_j}) f_{F_j}] - \sum_{k=1}^N f_{B_k} \sum_{j=1}^N [W_B(x_{B_k}, x_{F_j}) f_{F_j}] \right) \quad (18)$$

$$\forall i \in \llbracket 1, N \rrbracket, \frac{df_{F_i}}{dt} = f_{F_i} \left( \sum_{j=1}^N [1 - W_B(x_{B_j}, x_{F_i})] f_{B_j} - \sum_{k=1}^N f_{F_k} \sum_{j=1}^N [1 - W_B(x_{B_j}, x_{F_k})] f_{B_j} \right) \quad (19)$$

For one parameter set, the overall results of this section and the previous ones can be summarized in a phase diagram as displayed in **Fig. 2**. One can easily reproduce these figures and explore the full range of parameters by using a first shiny app available at <https://tinyurl.com/hideorseek-1>.

### Strategy polymorphism

This approach enables us to confirm the global stability of the global attractors defined previously. For sufficiently long simulation duration, we ultimately reach the global attractor when it exists (**Fig. 2A-C**). This also allows us to study the system dynamics when there are only one or two local attractors but no global attractor (**Fig. 2D-I**). The first result is that it produces dynamic fluctuations of both prey and predator strategies. As expected, the prey strategies of highest frequencies are always those for minimal or maximal cover density, while the predator strategies of highest frequency lie in the full possible range between 0 and 1. Yet, a new result arises with prey strategy distribution following a bimodal distribution with modes in 0 and 1. Meanwhile, predator strategy distribution follows a unimodal distribution. We get a strategy polymorphism for prey

when there is no global attractor and large mutational steps are allowed. Furthermore, the unimodal distribution for predator strategy is not necessarily centered at a value corresponding to a local attractor. While prey manage to maximize their survival probability by adopting two different extreme strategies at the same time, predators struggle to sharply adjust their strategy to various prey cover densities. They must adopt a single intermediate strategy that is satisficing enough to capture prey that can either have a large viewshed or be highly concealed, resulting in oscillations around the critical predator strategy  $\widehat{x}_F$  (such that  $W_B(0, \widehat{x}_F) = W_B(1, \widehat{x}_F)$ ). These outcomes directly result from the convex shape of the prey strategy nullcline function  $I_B$  and the concave shape of the predator strategy nullcline function  $I_F$ . To better understand this, we can consider a situation with one given local attractor defined by an extreme prey cover strategy and an intermediate predator cover strategy. From the initial uniform distribution, the predator strategy can only gradually shift towards this local attractor. At some point, it is close enough to make the prey strategy at that local attractor less profitable than the one from the other extreme of the possible range of cover. This causes a sudden switch from the local attractor prey strategy to the other extreme prey cover strategy. The predator strategy must then gradually shift again to another cover density, and so on. Over time, this process produces (1) continuous oscillations in predator strategy around the critical strategy  $\widehat{x}_F$  and (2) oscillations in relative prey strategy frequency at  $x_B = 0$  and  $x_B = 1$ . The resulting prey strategy polymorphism can either be persistent over time (**Fig 2D-F**) or be occasional with regular pulse of alternative prey strategy (**Fig 2G-I**).

Information value and environment effects

Altogether, previous results allow us to distinguish three possible final states of the system: (1) prey must look for the greatest visibility of surroundings while predators must maintain a fixed cover density, (2) prey must conceal themselves as well as possible while predators must maintain a fixed cover density and (3) prey must display a polymorphism mixing both previously described strategies while predators must continually adjust their cover density to the relative frequency of the two prey strategies. The convergence towards each of these three evolutive scenario depends on two main factors: the information value for the prey and the way the environment shapes both prey and predator detectability. We presented in **Fig. 3** the outcomes depending on these two factors. Going further, one can easily reproduce these figures and explore the full range of parameters by using a second Shiny app available at <https://tinyurl.com/hideorseek-2>.

From the prey perspective, the information value corresponds to the survival benefit gained by a prey which has detected a predator compared to one which has not. It can be defined as the difference in survival probability between a detected prey which has also detected the predator ( $P_i$ ) and a detected prey which has not detected the predator ( $kP_i$ ), with respect to the probability of not being detected at all by a predator ( $1 - kP_i$ ):  $\frac{P_i(1-k)}{1-kP_i}$ .

As shown in **Fig. 3**, increasing the information value always favors the evolution of prey strategy relying on visibility rather than concealment.

The environment also shapes the prey and predator detectability by modulating the information acquisition depending on the sensory modalities that are used. In **Fig. 3**, we summarized the effect of the four parameters controlling how cover modulates prey and predator abilities either to conceal themselves from their opponents ( $\phi_B, \beta_F$ ) or to still get

information when concealed themselves ( $\beta_B, \phi_F$ ). The overall picture is complex, mainly because of the effects of frequency dependence dynamics. We can still observe that a prey cover promoting prey concealment (high  $\phi_B$ ) generally selects for prey relying on a high cover density, while a prey cover with reduced effects on prey concealment (low  $\phi_B$ ) generally selects for prey relying on a low cover density (**Fig. 3A**). Alternatively, a predator cover promoting predator concealment (high  $\beta_F$ ) generally favors prey with low cover density strategies while a predator cover with reduced effects on predator concealment (low  $\beta_F$ ) tends to select for prey displaying a high cover density (**Fig 3C**). The effect of prey cover on prey access to information is similar (**Fig. 3B**). If prey cover severely impairs the available information for prey (high  $\beta_B$ ), prey should adopt low cover density strategies, while they should look for high cover density if their access to information is only slightly affected by their cover density (low  $\beta_B$ ). However, the effect of predator cover on available information for predator is not as straightforward as the other parameters (**Fig. 3D**). If predator cover does not affect prey detection (low  $\phi_F$ ) as well as if it makes it very difficult for predators to locate prey (high  $\phi_F$ ), then prey may tend to rely on low cover density. Yet, high cover prey strategies can only evolve for relatively low effect of predator cover on prey detectability.

### 2.5 Discussion

Our model enables us to explore the trade-off between visibility and concealment for both prey and predators in relation to cover use. In a system considering a single prey species and a single predator species, the main insight is that prey tend to adopt strategies that either maximize their viewshed or maximize their concealment. In

contrast, predators are predicted to adopt a single intermediate density of cover within the full range of possible cover densities. These contrasting strategies stem from the asymmetric roles of prey and predators. Unlike predators, prey do not necessarily require information about predator presence, as they can survive even without having any cues about predator presence. Conversely, predators depend critically on detecting prey to secure food. Consequently, prey is selected to minimize the information available to predators by remaining as concealed as possible. However, when awareness of a predator's presence offers a sufficiently high probability of escaping an attack, prey may instead shift to strategies that prioritize a broader viewshed, facilitating early predator detection and evasion. This bimodality in prey strategies echoes findings from previous studies on predator avoidance tactics (Broom, 2013; Cooper and Blumstein, 2015). It has been demonstrated that cryptic prey either flee while predators remain distant, a strategy requiring an expansive viewshed, or remain hidden and motionless as long as possible, relying on high concealment (Broom and Ruxton, 2005). More broadly, these two alternative prey strategies may fit within the framework of animal personality (Réale et al., 2007; Sih et al., 2004), with bold individuals more likely to favor strategies involving high cover densities and shy individuals more likely to maintain a large viewshed associated with low cover strategies (Deeming and Reynolds, 2015; Seltnann et al., 2014). Regarding predator strategies, one may have expected the emergence of alternative tactics too, like the ambush-pursuit dichotomy described in the literature (Pembury Smith and Ruxton, 2020). However, rather than a discrete category, our results suggest a continuum of strategies ranging from ambush to active pursuit predators.

## CHAPITRE 3

A central factor in determining the outcome of the coevolutionary dynamics between prey and predators under the visibility trade-off framework, is the value of information from the prey perspective. This value reflects the fitness benefit gained by detecting a predator prior to an attack, relative to the risk of being killed when the predator remains undetected. When the value of information is high, it becomes advantageous for prey to adopt a strategy favoring a wide viewshed with reduced cover. As proposed by McNamara and Dall, 2010, acquiring information in such contexts can significantly enhance prey fitness. However, increasing information acquisition by prey also entails greater information availability to predators, potentially improving their hunting success. Thus, when the information value is low, it may be more beneficial for prey to disregard environmental cues and instead adopt a high cover strategy, thereby limiting the predator access to information by remaining concealed. A limit scenario arises when prey can access refuges that are entirely safe from predators but also restrict their ability to gather information about predator presence (Berardo and Geritz, 2021; Martín and López, 2015). Additionally, the value of information is shaped by the respective abilities of prey and predators. We should thus expect from prey with strong escape capabilities or effective defensive traits to prioritize visibility over cover, whereas more vulnerable prey should tend to favor concealment to minimize detection risk (Treisman, 1975).

The environment also plays a critical role in shaping the optimal strategies of both predators and prey in response to the visibility trade-off, particularly in relation to their sensory modalities (Cooper and Blumstein, 2015; Parsons et al., 2018). When predators and prey rely on different sensory systems, cover can have asymmetrical effects on their respective abilities to detect one another. For instance, a prey may be well hidden from a

visually-oriented predator while still effectively detecting its presence through olfactory cues (Fischer et al., 2017; Parsons et al., 2018). The situation becomes even more complex when multiple predator species are involved, each relying on distinct sensory modalities (Bravo et al., 2022). In cases where predators are temporally (Moreno et al., 1996; Sirot et al., 2025) or spatially (Palomares et al., 2016; Patin, 2018) segregated, prey can adapt their behavior accordingly. For example, it has been shown that rabbits seek dense cover during the day to avoid visually hunting raptors, but prefer more open areas at night when facing mammalian predators that rely on olfactory cues (Moreno et al., 1996). Conversely, when such segregation is absent, prey may adopt intermediate cover densities as a compromise strategy (Zong et al., 2023) or the visibility trade-off itself may become less relevant (Dion et al., 2000). Another important interaction between environmental structure and species traits involves camouflage tactics (de Alcantara Viana et al., 2022; Pembury Smith and Ruxton, 2020; Stevens and Merilaita, 2008). Camouflage represents a limit case of the visibility trade-off, particularly for cryptic species. It allows individuals to remain highly concealed while still maintaining a broad visual field. In such scenarios, the choice between high and low cover is not driven solely by information acquisition but also by other ecological and physiological factors that must be considered

Overall, the concept of the visibility trade-off can be extended beyond the predator-prey dynamic to also encompass interactions among conspecifics. Much of the literature addressing the visibility trade-off focuses on nest-site selection (Deeming and Reynolds, 2015; Götmark et al., 1995; Lima, 2009), a scenario that introduces additional complexity compared to the classic case of a vigilant prey avoiding predation. In this context,

## CHAPITRE 3

offspring survival becomes a central component of fitness, which can significantly alter the optimal behavioral response. For instance, while detecting a predator early may allow an adult prey to escape, such an action could expose its offspring to predation. This trade-off may favor intermediate cover densities and could explain the mixed empirical results regarding nest concealment (Borgmann and Conway, 2015; Dorsey et al., 2025; Gómez-Serrano and López-López, 2014; Götmark et al., 1995; Magaña et al., 2010). Beyond offspring protection, environmental cover also limits access to social information. Concealment can reduce opportunities for individuals to gather inadvertent social information (Wagner and Danchin, 2010), such as information about food patch profitability from observing the foraging success of others (Vickery et al., 1991). Moreover, dense cover may impede the detection of alarm signals or predator-related cues emitted by conspecifics (Beauchamp, 2015c; Ridley et al., 2014), thereby reducing the effectiveness of communal vigilance. Signaling predator presence while in cover can also compromise the signaler's own concealment, potentially hindering the evolution of such behaviors (Ramesh and Mitchell, 2018). Cover further complicates the maintenance of social interactions, both within breeding pairs (Götmark et al., 1995; Uceró et al., 2025) and among members of social groups (Beauchamp, 2015a; Lima and Zollner, 1996). In these social contexts, prey may be expected to seek less cover than would be predicted by models considering only predator detection and avoidance. Ultimately, developing theoretical models and experimental approaches using new methods, such as LiDAR (Aben et al., 2018; Lecigne et al., 2020), will be essential to fully understand the ecological outcomes of this extended visibility trade-off across various ecological contexts.

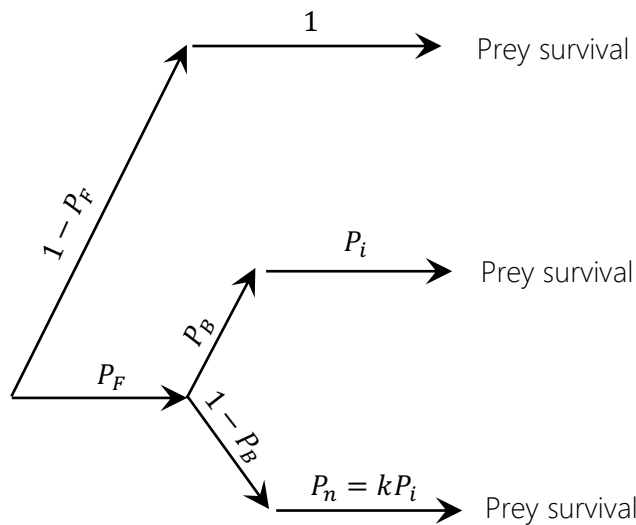
**Funding.** This work was supported by the ANR (ANR-21-CE02-0024 PACS to L.B.).

**Data and code availability.** The source code is available at [https://gitlab.com/Ramirezj/visibility\\_trade\\_off](https://gitlab.com/Ramirezj/visibility_trade_off). Two interactive versions are also available in the form of Shiny Apps at <https://tinyurl.com/hideorseek-1> and <https://tinyurl.com/hideorseek-2>.

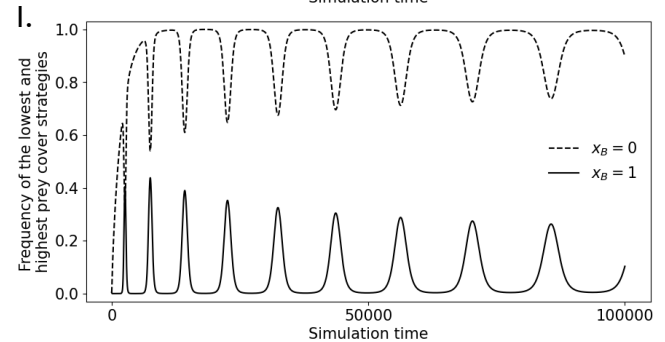
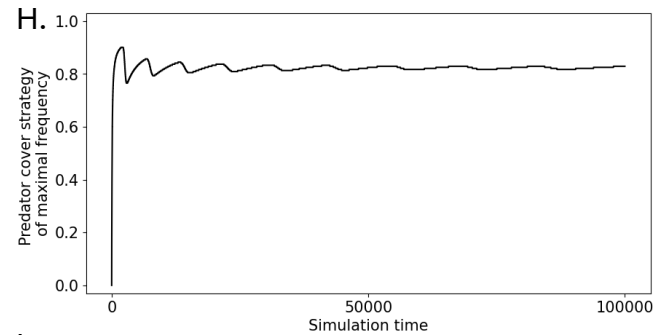
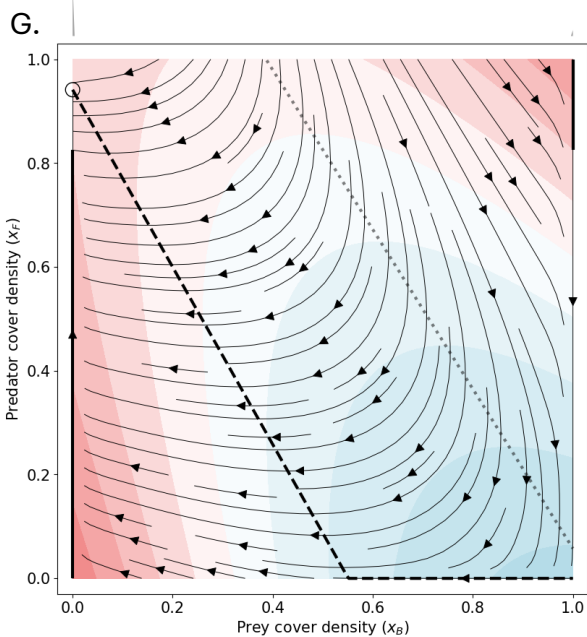
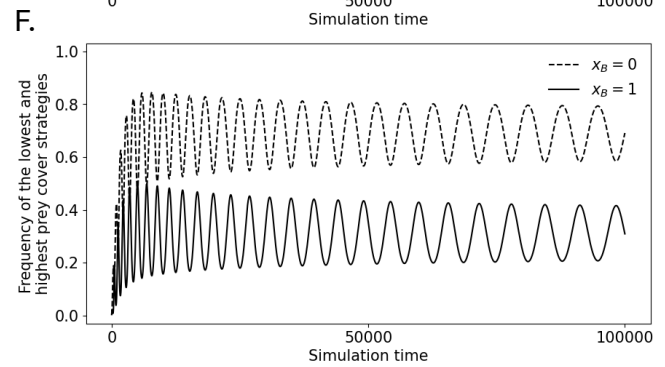
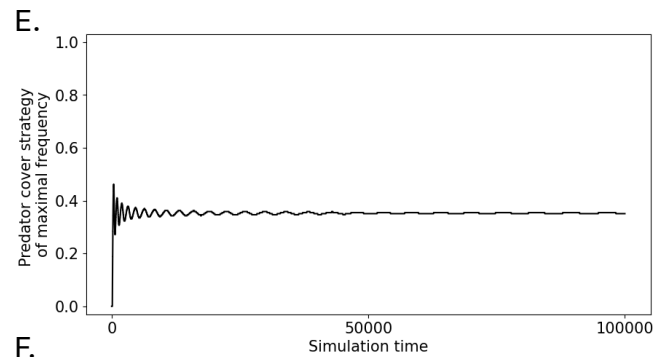
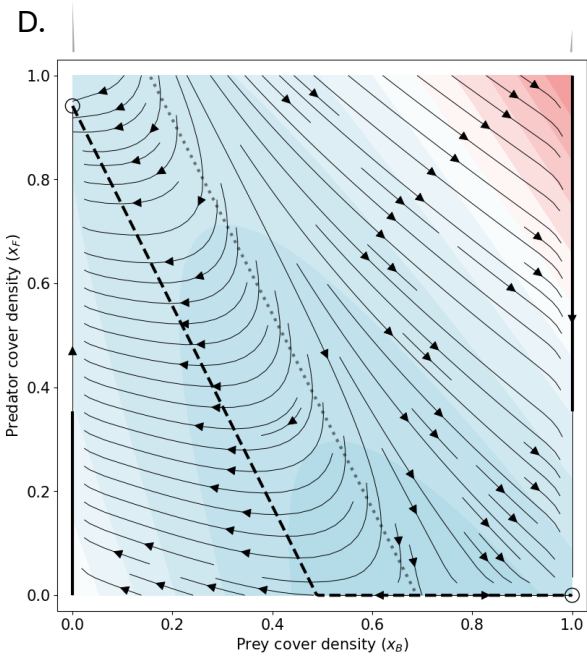
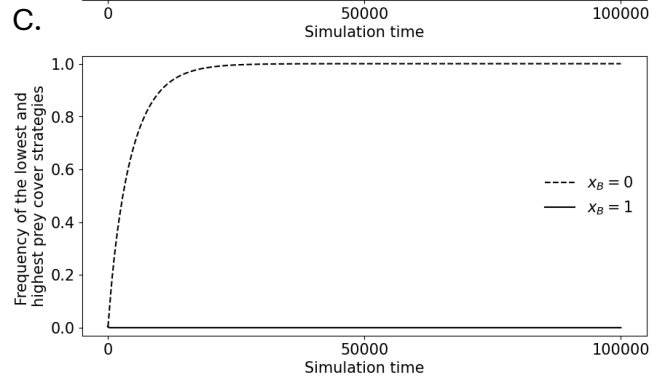
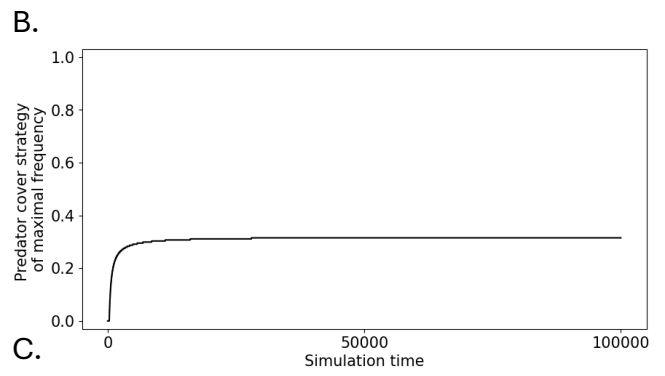
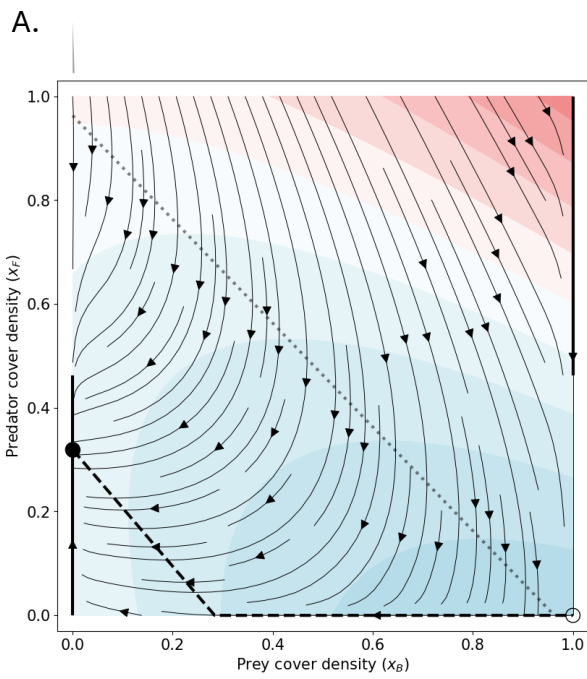
**Acknowledgements.** The authors are grateful to C. Morvan, L. Etchart, T. Pagnon, L. Bonnefond, D. Pinaud F. Barraquand and M. Teixeira for regular and fruitful discussions about the model. The authors especially thank J-B. Ferdy, E. Sirot, and F. Hamelin for their valuable advice on the development of the coevolutionary model

**Table 1: Definition of the model parameters.**

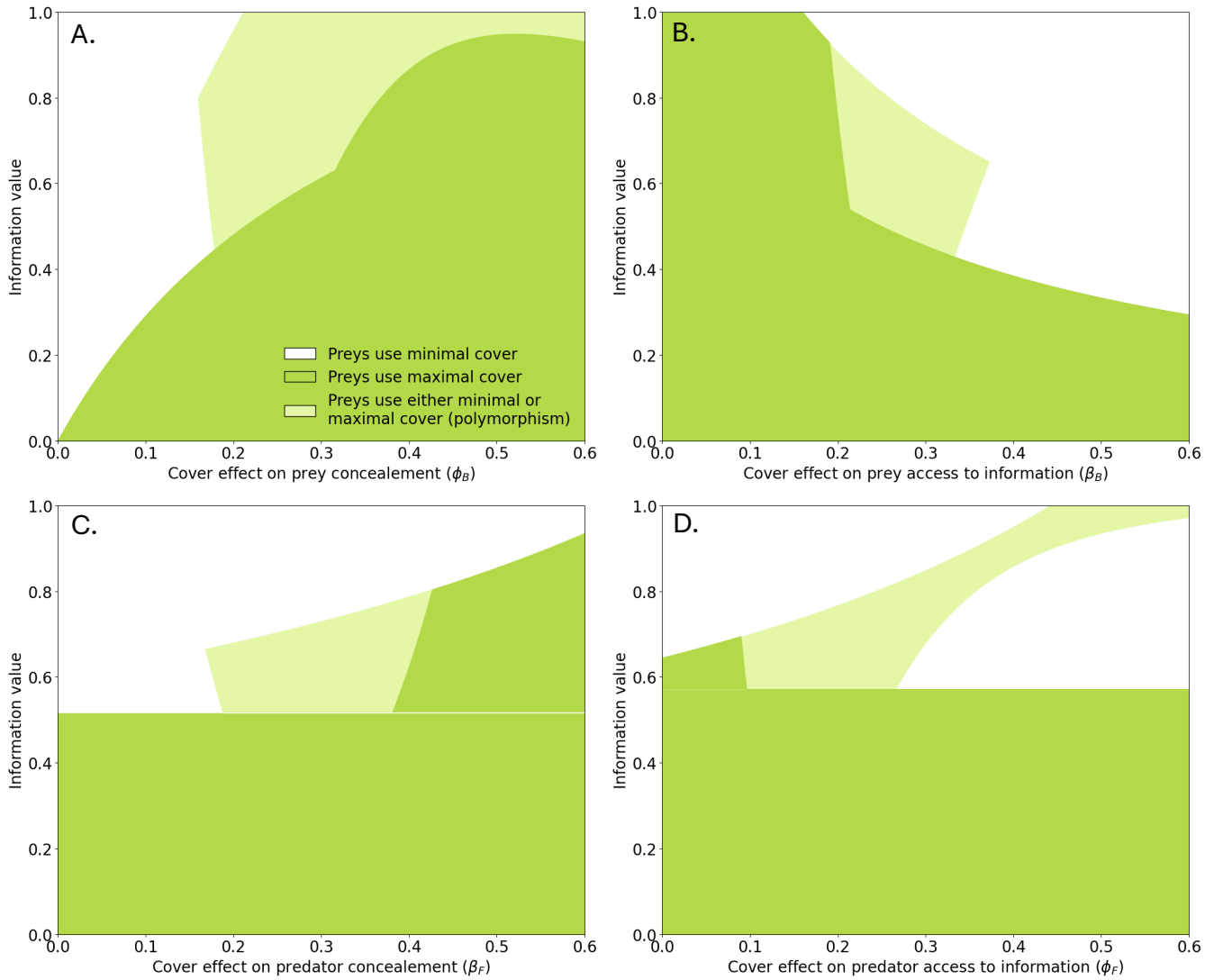
Variables	Description	Range of values
<i>The prey and predator traits under evolution</i>		
$x_B$	The prey cover density ( <i>Prey strategy</i> )	[0,1]
$x_F$	The predator cover density ( <i>Predator strategy</i> )	[0,1]
<i>Other fixed parameters of the model</i>		
$P_{B_0}$	Probability that a prey detects a predator for $x_B = 0$	[0,1]
$P_{F_0}$	Probability that a predator detects a prey for $x_F = 0$	[0,1]
$\beta_F$	Cover effect on the concealment of predator	$[0, P_{B_0} - \beta_B]$
$\phi_B$	Cover effect on the concealment of prey	$[0, P_{F_0} - \phi_F]$
$\beta_B$	Cover effect on prey access to information	$[0, P_{B_0} - \beta_F]$
$\phi_F$	Cover effect on predator access to information	$[0, P_{F_0} - \phi_B]$
$P_i$	Probability to survive a predator attack for an informed prey	[0,1]
$k$	Probability to survive a predator attack for a naïve prey	[0,1]



**Figure 1:** The probability tree of a prey survival.  $P_F$  is the probability that a predator detects a prey.  $P_B$  is the probability that a prey detects a predator.  $P_i$  is the probability that an informed prey survives a predator attack.  $P_n$  is the probability that a naïve prey survives a predator attack (with  $k \in [0,1]$ ).



**Figure 2:** Coevolutionary dynamics of the predator and prey cover strategies. **A-D-G.** Coevolution gradient of the predator and prey cover strategies. The open circles represent local attractors, while the solid circles represent global attractors. The black solid line plots the best prey strategy for a given predator strategy. The black dashed line plots the best predator strategy for a given prey strategy. The grey dotted line plots the worst prey strategy for a given predator strategy. The frequencies displayed at the top and right represent, respectively, the prey and predator strategies resulting from simulated replicator dynamics initiated from a uniform distribution. **B-E-H.** The predator strategy exhibiting the maximal frequency over time determined by replicator dynamics simulations. **C-F-I.** The frequency of the prey strategies of minimal (dashed line) and maximal (solid line) cover density over time determined by replicator dynamics simulations. **A-B-C.** Example of system dynamics converging to a stable state with fixed prey and predator strategies ( $P_{F_0} = 0.9, P_{B_0} = 0.9, \phi_B = 0.3, \phi_F = 0.4, \beta_B = 0.3, \beta_F = 0.2, P_i = 0.9, k = 0.5, v_F = 1, v_B = 1, t = 100000$ ). **D-E-F.** Example of system dynamics converging to oscillations with fluctuating predator strategies and persistent polymorphic prey strategies ( $P_{F_0} = 0.9, P_{B_0} = 0.9, \phi_B = 0.35, \phi_F = 0.3, \beta_B = 0.45, \beta_F = 0.2, P_i = 0.9, k = 0.1, v_F = 1, v_B = 1, t = 100000$ ). **G-H-I.** Example of system dynamics converging to oscillations with fluctuating predator strategies and occasional polymorphic prey strategies ( $P_{F_0} = 0.9, P_{B_0} = 0.9, \phi_B = 0.48, \phi_F = 0.3, \beta_B = 0.45, \beta_F = 0.2, P_i = 0.9, k = 0.1, v_F = 1, v_B = 1, t = 100000$ ).



**Figure 3:** Outcome of the coevolutionary dynamics of predator and prey cover strategies, depending on the effect of cover on predator and prey detectability and on the value of information  $\left(\frac{P_i(1-k)}{1-kP_i}\right)$ . **A.** Effect of cover on prey concealment ( $P_{F_0} = 1, P_{B_0} = 1, \phi_F = 0.4, \beta_B = 0.27, \beta_F = 0.5$ ). **B.** Effect of cover on prey access to information ( $P_{F_0} = 1, P_{B_0} = 1, \phi_B = 0.2, \phi_F = 0.3, \beta_F = 0.4$ ). **C.** Effect of cover on predator concealment ( $P_{F_0} = 1, P_{B_0} = 1, \phi_B = 0.3, \phi_F = 0.2, \beta_B = 0.4$ ). **D.** Effect of cover on predator access to information ( $P_{F_0} = 1, P_{B_0} = 1, \phi_B = 0.4, \beta_B = 0.5, \beta_F = 0.2$ ).

## 2.6 Supplementary material

### Appendix A: Singular strategies

To exist, a singular strategy  $(x_B^*, x_F^*)$  requires that

$$\begin{aligned} \frac{\partial W_B}{\partial x_B} = \frac{\partial W_F}{\partial x_F} = 0 &\Leftrightarrow -x_B^* \frac{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)}{2\beta_F \phi_F} + \frac{\phi_F(kP_i - 1) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F + P_{B0}\phi_F)}{2\beta_F \phi_F P_i(1-k)} = -x_B^* \frac{2\beta_B \phi_B}{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} + \frac{\phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_B + P_{B0}\phi_B)}{(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)P_i(1-k)} \\ x_B^* \frac{-(\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F)^2}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} &= \frac{(\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B) \phi_F (kP_i - 1) + P_i(1-k)(2\beta_F \phi_F (P_{F0}\beta_B + P_{B0}\phi_B) - (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)(P_{F0}\beta_F + P_{B0}\phi_F))}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) P_i(1-k)} \\ x_B^* \frac{-(\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F)^2}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} &= \frac{(\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B) \phi_F (kP_i - 1) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F \phi_F \beta_B + P_{B0}\phi_F \phi_B \beta_F - P_{B0}\phi_F \phi_F \beta_B - P_{F0}\beta_F \phi_B \beta_F)}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) P_i(1-k)} \\ x_B^* \frac{-(\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F)^2}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} &= \frac{(\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B) \phi_F (kP_i - 1) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F \phi_F \beta_B + P_{B0}\phi_F \phi_B \beta_F - P_{B0}\phi_F \phi_F \beta_B - P_{F0}\beta_F \phi_B \beta_F)}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) P_i(1-k)} \\ x_B^* \frac{-(\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F)^2}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} &= \frac{(\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F)(\phi_F(1-kP_i) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F - P_{B0}\phi_F))}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) P_i(1-k)} \end{aligned}$$

(1) First case if  $\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F \neq 0$ :

$$\begin{aligned} x_B^* &= \frac{(\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B)}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F)} = \frac{(\phi_F(1-kP_i) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F - P_{B0}\phi_F))}{2\beta_F \phi_F (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) P_i(1-k)} \\ x_B^* &= \frac{\phi_F(1-kP_i) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F - P_{B0}\phi_F)}{P_i(1-k)(\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B)} \\ \text{and } x_F^* = I_B(x_B^*) &= \frac{-(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) \phi_B (1-kP_i) + (\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B) P_i(1-k)(P_{F0}\beta_B + P_{B0}\phi_B) - 2\beta_B \phi_B P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F - P_{B0}\phi_F)}{(\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B)(\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) P_i(1-k)} \\ x_F^* &= \frac{\phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)(P_{B0}\phi_B - P_{F0}\beta_B)}{(\phi_B \beta_F - \phi_F \beta_B) P_i(1-k)} \end{aligned}$$

Yet we can show that

$$\begin{aligned} (kP_i - 1) + P_i(1-k) &\leq 0 \Leftrightarrow \phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)\phi_B \leq 0 \\ P_{B0}\phi_B &\leq \phi_B \Leftrightarrow P_i(1-k)P_{B0}\phi_B < P_i(1-k)\phi_B \end{aligned}$$

It comes that

$$\begin{aligned} \phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)P_{B0}\phi_B &\leq \phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)\phi_B \leq 0 \\ \phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)P_{B0}\phi_B - P_i(1-k)P_{F0}\beta_B &\leq \phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)P_{B0}\phi_B \leq 0 \\ \phi_B(kP_i - 1) + P_i(1-k)(P_{B0}\phi_B - P_{F0}\beta_B) &\leq 0 \end{aligned}$$

Similarly, we get that  $\phi_F(1-kP_i) + P_i(1-k)(P_{F0}\beta_F - P_{B0}\phi_F) \geq 0$

Therefore, since they have the same denominator but numerators of opposite signs,  $x_B^*$  and  $x_F^*$  have opposite signs and there is no singular strategy in  $[0,1] \times [0,1]$ .

(2) Second case if  $\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F = 0$ :

It means that  $\frac{\partial W_B}{\partial x_B} = \frac{\partial W_F}{\partial x_F} = 0$  for an infinity of couple  $(x_B^*, x_F^*)$  that lie on the coincident nullclines  $I_B$  and  $I_F$ .

To determine their local stability, we first need to consider the following continuous gradient dynamics:

$$\begin{cases} \frac{dx_B}{dt} = v_B \frac{\partial W_B}{\partial x_B}(x_B, x_F) \\ \frac{dx_F}{dt} = -v_F \frac{\partial W_B}{\partial x_F}(x_B, x_F) \end{cases}$$

The parameters  $v_B$  and  $v_F$  govern the speed. at which  $x_B$  and  $x_F$  evolve, respectively. The game dynamics can be developed as

$$\frac{dx_B}{dt} = v_B [\phi_B(1 - kP_i) - P_i(1 - k)(P_{F0}\beta_B + P_{B0}\phi_B) + P_i(1 - k)(x_F(\phi_F\beta_B + \phi_B\beta_F) + 2x_B\beta_B\phi_B)]$$

$$\frac{dx_F}{dt} = v_F [\phi_F(kP_i - 1) + P_i(1 - k)(P_{F0}\beta_F + P_{B0}\phi_F) - P_i(1 - k)(x_B(\phi_F\beta_B + \phi_B\beta_F) + 2x_F\beta_F\phi_F)]$$

The associated Jacobian is

$$J = \begin{pmatrix} v_B P_i (1 - k) 2\beta_B \phi_B & v_B P_i (1 - k) (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) \\ -v_F P_i (1 - k) (\phi_F \beta_B + \phi_B \beta_F) & -v_F P_i (1 - k) 2\beta_F \phi_F \end{pmatrix}$$

Therefore, we get

$$Tr(J) = 2P_i(1 - k)(v_B\beta_B\phi_B - v_F\beta_F\phi_F)$$

and

$$det(J) = v_B v_F P_i^2 (1 - k)^2 (\phi_F^2 \beta_B^2 + \phi_B^2 \beta_F^2 - 2\beta_B \phi_B \beta_F \phi_F)$$

$$det(J) = v_B v_F P_i^2 (1 - k)^2 (\phi_F \beta_B - \phi_B \beta_F)^2 = 0$$

Any singular strategies  $(x_B^*, x_F^*)$  such that  $Tr(J) > 0$  is unstable, while any singular strategies such that  $Tr(J) < 0$  is a local attractor.

### 3. Discussion

#### 3.1 Des stratégies asymétriques entre proies et prédateurs

Ce chapitre a permis de mettre en lumière l'existence d'un compromis entre visibilité des alentours et dissimulation au cœur des relations proies-prédateurs. Proies comme prédateurs peuvent influencer à la fois leur propre dissimulation et leur propre visibilité des alentours en modulant la densité du couvert de végétation auquel ils s'exposent. Notre modèle de coévolution des stratégies des proies et des prédateurs a permis de déterminer la densité de couvert optimale pour les proies et les prédateurs. Les résultats obtenus ont mis en évidence des stratégies asymétriques. Nous avons montré que la stratégie optimale des proies ne peut prendre que deux formes différentes : soit maximiser leur dissimulation en se plaçant dans le couvert le plus dense possible, soit maximiser leur visibilité des alentours en recherchant le couvert le moins dense possible. À l'inverse, la stratégie optimale des prédateurs varie tout le long du continuum entre densité minimale et maximale du couvert. Cette opposition entre ces stratégies optimales résulte des intérêts asymétriques des proies et des prédateurs. Les proies peuvent en effet se permettre de ne jamais détecter un prédateur si cela est associé à une dissimulation suffisante pour garantir leur survie. En revanche, les prédateurs se trouvent dans l'obligation de détecter une proie pour assurer leur survie.

#### 3.2 Quelle densité de couvert privilégier pour construire son nid ?

Notre modèle vise à déterminer les stratégies optimales des proies et des prédateurs dans un cadre restreint, où seule l'information liée au risque de capture de la proie est

prise en compte. Ce choix permet de clarifier la dynamique évolutive des stratégies des proies et des prédateurs strictement liée au risque de prédation. Dans la réalité, la situation peut s'avérer plus complexe : par exemple, une proie qui demeure auprès de ses jeunes doit assurer à la fois sa propre survie et celles de sa progéniture (Götmark et al., 1995). Cette problématique rejoint notre intérêt initial pour le choix de la localisation optimale du nid des limicoles parmi le couvert de végétation (Koivula and Rönkä, 1998; Meyer, 2021; Whittingham et al., 2002), que l'on peut étendre aux autres espèces d'oiseaux (Borgmann and Conway, 2015; Dorsey et al., 2025; Gómez-Serrano and López-López, 2014; Götmark et al., 1995; Magaña et al., 2010). Dans ce contexte, il est important de noter que les conséquences de la détection du nid par un prédateur diffèrent de celles de la simple détection d'une proie adulte. Une proie seule peut encore échapper à un prédateur après avoir été repérée, tandis que les œufs ou les jeunes nidicoles sont vulnérables dès lors qu'ils sont détectés. Leur survie dépend entièrement des capacités des parents à les défendre. Dans ce cas, les stratégies optimales prévues par notre modèle devraient être ajustées : une stratégie maximisant la visibilité des alentours ne pourrait évoluer que chez des espèces capables de repousser avec succès toutes les attaques de prédateurs. Par conséquent, dans le cadre du choix de localisation du nid, des stratégies favorisant une densité de couvert intermédiaire pourraient émerger, ce qui pourrait expliquer les résultats contrastés observés sur la densité de couvert des nids chez différentes espèces d'oiseaux (Borgmann and Conway, 2015; Dorsey et al., 2025; Gómez-Serrano and López-López, 2014; Götmark et al., 1995; Magaña et al., 2010).

### 3.3 Des perspectives qui dépassent le cadre de l'écologie

Au-delà de la localisation optimale des nids de limicoles, notre modèle offre un cadre permettant d'aborder des problématiques bien plus générales. En effet, il pourrait être appliqué à toute situation où deux adversaires s'affrontent, l'un cherchant à capturer l'autre, tandis que ce dernier tente de lui échapper. Notre modèle ne se limite donc pas strictement aux relations proies-prédateurs, mais peut également éclairer les dynamiques d'autres systèmes, y compris en dehors de la biologie. On pourrait par exemple penser à des situations liées aux systèmes de renseignements (Gal and Casas, 2014), où la collecte d'informations sur un tiers peut entraîner le risque de révéler soi-même des informations en retour. La portée générale de notre modèle sera davantage abordée dans la discussion de cette thèse, mais ces premières considérations illustrent comment la conceptualisation d'un exemple biologique très précis peut offrir un cadre de pensée permettant d'ouvrir un questionnement bien plus large.

### 3.4 Quels enseignements ai-je tirés du travail réalisé pour ce troisième chapitre ?

#### 3.4.1 *La dimension collective de la recherche*

Mon travail de thèse s'est principalement déroulé au LEHNA, à Lyon, avec uniquement mon directeur de thèse FX Dechaume-Moncharmont comme membre du projet ANR PACS présent également sur place. Cependant, il me semble que le travail présenté dans ce chapitre illustre la dimension collective de la recherche. Cet aspect s'est avéré

essentiel aussi bien pour la conceptualisation de la question posée dans ce chapitre, que pour le développement méthodologique du modèle proposé.

Les idées sur lesquelles s'est fondé ce chapitre sont directement issues des discussions que nous avons eu entre membres du projet ANR PACS, lors d'une réunion à Dijon où tous les membres étaient réunis. Ce chapitre est ainsi le fruit de réflexions collaboratives mêlant écologues de terrain et théoriciens. Dans ce cas précis, c'est la volonté initiale de Loïc Bollache de mesurer la densité du couvert de végétation des nids de limicoles sur le terrain qui nous a finalement mené vers une thématique théorique bien plus large concernant la dynamique coévolutive des stratégies des proies et des prédateurs. Je crois fermement que ces temps de discussions entre scientifiques de cultures différentes favorisent l'émergence de questionnements nouveaux, qui peuvent parfois s'avérer même très éloignés des considérations initiales.

La dimension collective de la recherche s'est également révélée à travers le développement méthodologique du modèle. Dans un premier temps, nous avons souhaité explorer ce qu'il en était dans le cas où une proie seule cherche à optimiser sa stratégie face à un prédateur dont la stratégie est fixée. L'intérêt de cette simplification était de pouvoir limiter au maximum les hypothèses de modélisations liés aux choix des valeurs des différents paramètres internes du modèle. Cette volonté d'obtenir des résultats d'une portée très générale a fini par s'heurter à des complications mathématiques insolubles. Quitte à devoir fixer certains paramètres dans notre modèle pour pouvoir l'analyser, il nous a donc semblé judicieux de relâcher les contraintes imposées à la stratégie du prédateur, et d'étudier la dynamique de la coévolution des

## CHAPITRE 3

stratégies des proies avec celles des prédateurs. Une telle approche nécessitait de faire appel à des méthodes reliées à la dynamique adaptative que je maîtrisais alors très peu et dont aucun de mes encadrants n'était non plus spécialiste (Ferdy et al., 2010; Geritz et al., 1998; Waxman and Gavrillets, 2005). Cela m'a poussé dans un premier temps à me renseigner par moi-même sur ces nouvelles méthodes en parcourant la littérature sur le sujet. Par la suite, j'ai pu contacter un enseignant-chercheur de la place lyonnaise qui maîtrisait ces méthodes : Thomas Koffel, membre du laboratoire voisin le LBBE. Les discussions que nous avons eues m'ont beaucoup éclairé et aidé à construire une approche théorique plus rigoureuse. J'ai également pu demander leurs conseils à des chercheurs plus éloignés de Lyon : Etienne Sirot, Frédéric Hamelin et Jean-Baptiste Ferdy. Après leur avoir rédigé un document leur décrivant mon approche de la question, j'ai pu échanger avec eux par visioconférence. Tous les quatre ont accepté de prendre de leur temps pour m'aider, et je les en remercie de nouveau.

Les échanges que j'ai pu avoir avec les membres du projet ANR PACS, ainsi qu'avec Thomas Koffel, Etienne Sirot, Frédéric Hamelin et Jean-Baptiste Ferdy, ont été à la fois très différents et tout à fait complémentaires. Ils m'ont rappelé à quel point la recherche est un travail collectif, et que c'était d'ailleurs là l'un de ses aspects les plus stimulants.

### *3.4.2 Comment modéliser la coévolution des stratégies des proies et des prédateurs ?*

Dans la section précédente, j'ai mis en évidence l'aide méthodologique qui m'a été apportée pour mener à bien le travail présenté dans ce chapitre. Cela a notamment nourri mes réflexions autour de l'approche théorique idéale pour aborder notre problème.

Initialement relativement naïf vis-à-vis des modèles de coévolution existants, je me suis tout d'abord orienté vers un modèle inspiré de la méthode de la dynamique adaptative. Celle-ci suppose de considérer la dynamique écologique et la dynamique évolutive du système biologique considéré. Dans un premier temps, je me suis concentré sur un modèle tenant seulement compte de la dynamique évolutive dans un souci de ne pas le complexifier outre-mesure, à la manière du modèle proposé par Sirot et al., 2025. En effet, tenir compte de la dynamique écologique associée aurait demandé des hypothèses supplémentaires et le modèle n'aurait alors pu être résolu que par une résolution numérique. J'ai néanmoins été confronté à un inconvénient majeur lié à cette approche inspirée de la dynamique adaptative. Cette méthode repose en effet sur l'hypothèse qu'une stratégie donnée ne peut être envahie que par des mutations marginales, de sorte que seule la convergence locale est prise en compte. Or, dans le cas d'une stratégie comportementale où les individus modulent la densité du couvert auquel ils sont exposés, on peut supposer qu'une stratégie mutante très différente de la stratégie résidente puisse émerger. Pour tenir compte de cette éventualité, nous nous sommes tournés vers une autre méthode : la dynamique des réplicateurs. Celle-ci décrit l'évolution fréquence-dépendante d'un ensemble fini de stratégies, potentiellement très différentes les unes des autres, en fonction de leur performance relative. C'est notamment grâce à cette méthode que nous avons pu décrire des conditions telles que notre système converge vers un polymorphisme de stratégies pour les proies. Il subsiste cependant un inconvénient dans notre approche, puisque nous avons modélisé la dynamique des réplicateurs par le biais de simulations numériques. Cela ne nous permet donc pas de retracer analytiquement les facteurs à l'origine des différentes dynamiques évolutives obtenues. Sur les conseils de Thomas Koffel, nous envisageons désormais de

## CHAPITRE 3

résoudre ce problème en adaptant notre modèle analytique afin de tenir compte de la variation intraspécifique des traits (*Trait Space Equations*) comme décrit par Wickman et al., 2023. Ce travail m'a ainsi permis de découvrir des méthodes variées pour modéliser un système de coévolution, et m'a poussé à bien comprendre les avantages et les limites de chacune d'entre elles. Au-delà des résultats que j'ai pu en tirer pour ce chapitre, la découverte et l'apprentissage de ces différentes méthodes ont été très stimulant et m'ont motivé dans l'avancée de ce dernier chapitre.

### *3.4.3 L'importance de poser clairement ses définitions*

Les échanges menés avec les différentes personnes impliquées dans le développement de ce chapitre ont également permis de mettre en évidence la nécessité absolue de clarifier le vocabulaire utilisé. Nous avons initialement choisi des termes qui nous semblaient intuitifs pour décrire notre problématique. Cependant, au fur et à mesure que j'ai parcouru la littérature et ai exposé notre question à d'autres chercheurs, j'ai réalisé que je n'étais pas capable de définir clairement certains des termes clés que j'utilisais. Cela m'a poussé à faire l'effort de bien expliciter le sens que je mettais derrière chaque mot. Mieux nommer les concepts utilisés m'a aidé à mieux appréhender notre problème. Cela m'a démontré qu'être capable d'énoncer des définitions claires des notions abordées était en réalité indispensable afin d'être compris par d'autres, mais également pour soi-même mieux comprendre son propre sujet d'étude (Colyvan et al., 2009; Loehle, 1988; Salguero-Gómez et al., 2024).



# Discussion générale

## **DISCUSSION GÉNÉRALE ..... 233**

<b>1. SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RÉSULTATS EN LIEN AVEC LES STRATÉGIES DE SOINS PARENTAUX DES LIMICOLES ARCTIQUES .....</b>	<b>234</b>
1.1 EFFET DE LA PRÉDATION SUR LES STRATÉGIES UNIPARENTALES ET BIPARENTALES OBSERVÉES CHEZ LES LIMICOLES ARCTIQUES.....	236
1.2 ROUTINE OPTIMALE D'INCUBATION ( <i>INCUBATION SCHEDULE</i> ) : LA GESTION DU COMPROMIS ENTRE THERMORÉGULATION DES ŒUFS ET MAINTIEN DES RÉSERVES DE L'ADULTE DANS L'ÉCOSYSTÈME ARCTIQUE .	238
1.3 ÉVITEMENT DE LA PRÉDATION ET GESTION DU COMPROMIS DE VISIBILITÉ DANS LE CHOIX DE LA LOCALISATION DU NID D'UN LIMICOLE .....	241
<b>2. PERSPECTIVES SUR LES STRATÉGIES DE SOINS PARENTAUX DES LIMICOLES ARCTIQUES.....</b>	<b>245</b>
2.1 GESTION DU TRIPLE COMPROMIS ENTRE ÉVITEMENT DE LA PRÉDATION, THERMORÉGULATION DES ŒUFS ET MAINTIEN DES RÉSERVES DES ADULTES .....	245
2.2 INTÉGRER L'EFFET DES FLUCTUATIONS ENVIRONNEMENTALES.....	250
2.3 LES HEURISTIQUES, DES RÈGLES DE DÉCISION PARFOIS SUBOPTIMALES MAIS EFFICACES.....	252
2.4 EN QUOI LES MODÈLES QUE J'AI DÉVELOPPÉS LORS DE MA THÈSE SONT EN MESURE DE GUIDER LES FUTURES EXPÉRIENCES À MENER SUR LE TERRAIN ? .....	254
<b>3. CONCLUSION ET PERSPECTIVES DANS UN CADRE BIOLOGIQUE ÉLARGI .....</b>	<b>259</b>
3.1 EFFETS DE LA PRÉDATION SUR LES SOINS UNIPARENTAUX ET BIPARENTAUX .....	259
3.2 BUDGET TEMPOREL ET PLANIFICATION TEMPORELLE : COMMENT INTÉGRER AU MIEUX LES CONTRAINTES TEMPORELLES DANS L'ÉTUDE DES COMPROMIS.....	260
3.3 INFORMATION DISPONIBLE ET GESTION DU COMPROMIS DE VISIBILITÉ DANS LES INTERACTIONS PROIES-PRÉDATEURS .....	263
3.4 VERS UNE VALIDATION EXPÉRIMENTALE CHEZ L'HUMAIN PAR LE DÉVELOPPEMENT D'UN JEU SÉRIEUR (« <i>SERIOUS GAME</i> »).....	265
3.5 CONDITIONS D'EXISTENCE D'UN POLYMORPHISME DE COMPORTEMENTS.....	266
3.6 COMMENT S'APPUYER SUR UN CADRE BIOLOGIQUE RESTREINT PEUT PERMETTRE D'OUVRIR DES QUESTIONNEMENTS PLUS LARGES .....	268
<b>4. QUELLE EST LA PLACE D'UN THÉORICIEN AU SEIN D'UN PROJET CENTRÉ SUR UNE APPROCHE EXPÉRIMENTALE OU DE TERRAIN ? .....</b>	<b>269</b>
4.1 LES APPORTS D'UN THÉORICIEN À UN PROJET CENTRÉ SUR UNE APPROCHE EXPÉRIMENTALE OU DE TERRAIN	271
4.2 DES APPROCHES INTRINSÈQUEMENT DIFFÉRENTES MAIS COMPLÉMENTAIRES .....	273
4.3 LA NÉCESSITÉ DE SAVOIR PRÉSENTER ET TRANSMETTRE DES RÉSULTATS THÉORIQUES DE MANIÈRE DIDACTIQUE .....	274
4.4 L'IMPORTANCE DE MON EXPÉRIENCE SUR LE TERRAIN EN TANT QUE THÉORICIEN.....	276
<b>5. QUELLES SUITES POUR MOI APRÈS CETTE THÈSE ?.....</b>	<b>277</b>
5.1 CONSIDÉRER LA VALEUR ADAPTATIVE DES ÉMOTIONS POUR LA PRISE DE DÉCISION.....	277
5.2 COLLABORATION INTERDISCIPLINAIRES ET DÉFINITIONS DES CONCEPTS.....	279
5.3 POURQUOI AVOIR CHOISI LA RECHERCHE ? ET POURQUOI Y CONTINUER ? .....	281

Les trois chapitres qui composent ma thèse ont permis de tirer des conclusions et d'offrir des perspectives à différents niveaux. Au fil de cette discussion, nous nous concentrerons dans un premier temps sur la question spécifique des stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques, cadre initial du projet ANR PACS dans lequel s'est inscrite ma thèse. Nous réaliserons dans un premier temps une synthèse des principaux résultats avant d'aborder les perspectives associées à ce contexte écologique. Dans un second temps, nous prendrons un peu plus de recul afin de discuter des implications de mon travail d'un point de vue plus large, afin de voir dans quelle mesure les modèles que j'ai développés peuvent être généralisés au-delà du cas spécifique de la reproduction des limicoles arctiques. Par la suite, cette discussion de thèse sera l'occasion de questionner le rôle d'un écologue théorique placé au cœur d'un projet collaboratif principalement orienté sur des approches expérimentales. Dans un dernier temps, je profiterai de cette discussion pour évoquer les possibilités que j'entrevois pour la suite de ma carrière, à la lumière des enseignements que j'ai pu tirer de ces trois ans de thèse.

## **1. Synthèse des principaux résultats en lien avec les stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques**

Les trois axes de ma thèse sont en définitive très différents les uns des autres. Il s'agit de trois problématiques biologiques indépendantes, résolues avec des méthodes mathématiques et numériques diverses. Pour autant, elles s'inscrivent bien toutes trois dans le projet ANR PACS auquel ma thèse est rattachée. Le projet dans son ensemble avait pour objectif d'étudier les stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques, en se concentrant sur les effets des conditions abiotiques et du risque de prédation. Plus

## DISCUSSION GENERALE

spécifiquement, mon sujet de thèse visait à modéliser les stratégies optimales de soins parentaux sous la contrainte du triple compromis entre évitement de la prédation, maintien des réserves des parents et thermorégulation des œufs. Aborder ce sujet en proposant d'emblée un modèle général englobant l'ensemble de ces contraintes aurait produit des résultats difficilement exploitables. Il était ainsi préférable de s'attacher à mieux comprendre indépendamment différentes problématiques plus simples, qui combinées permettaient d'offrir une vue d'ensemble du problème général.

C'est cette démarche que j'ai choisi de mener à travers les trois chapitres de ma thèse. À travers mon premier chapitre, je me suis focalisé sur les conséquences du risque de prédation sur les stratégies de soins uniparentaux et biparentaux. Cette question s'inscrivait dans une problématique plus large qui cherchait à expliquer la coexistence de soins uniparentaux et biparentaux chez des limicoles qui sont pour le reste phylogénétiquement et écologiquement très similaires. Les deux chapitres suivants ont été consacrés plus spécifiquement aux compromis auxquels doit faire face un parent qui doit gérer seul l'incubation de ses œufs. Le deuxième chapitre visait à déterminer les routines optimales d'incubation des œufs pour un parent qui doit à la fois demeurer sur son nid pour réchauffer ses œufs et en même temps s'en éloigner pour s'alimenter. Enfin, le troisième chapitre a permis de dégager la dynamique coévolutive des stratégies suivies par les proies et leurs prédateurs en termes d'acquisition et de divulgation d'information, les proies cherchant à éviter leur prédateur tandis que ce dernier cherche à les capturer.

## 1.1 Effet de la prédation sur les stratégies uniparentales et biparentales observées chez les limicoles arctiques

Dans le premier chapitre de cette thèse, nous nous sommes concentrés sur le risque de prédation subi par les stratégies uniparentale et biparentale qui sont exprimées par les différentes espèces de bécasseaux se reproduisant en Arctique. En tenant compte de la durée des *recesses* et de leur fréquence, nous avons pu estimer la probabilité de survie des nids selon le type de soins parentaux adoptés par les adultes. Il avait été initialement suggéré que des soins biparentaux puissent exposer les nids à un plus grand risque de prédation lié à une plus grande détectabilité du nid lorsque les deux parents se relaient pour incuber les œufs (Meyer et al., 2020), un événement souvent associé à une communication acoustique intense entre les deux partenaires chez les limicoles (Bulla et al., 2022; Haff et al., 2015; Sládeček et al., 2019a). Cependant, nous avons mis en évidence que même une très grande détectabilité des nids lors des relais entre adultes ne permettait généralement pas de compenser le surplus de détectabilité associé aux allers-retours plus fréquents dans le cas de soins uniparentaux. En prenant appui sur des données accumulées au cours de suivi de long terme, nous avons démontré que chez les bécasseaux, les soins biparentaux permettent en réalité de limiter le risque de prédation des nids en limitant l'activité totale à proximité des nids par rapport aux soins uniparentaux.

L'hypothèse de Skutch étendue n'étant pas vérifiée, l'explication de la coexistence de soins biparentaux et uniparentaux chez les limicoles arctiques reposerait donc davantage sur les hypothèses soit liées aux conflits sexuels (Reynolds and Székely, 1997;

## DISCUSSION GENERALE

Trivers, 1972), soit liées aux conditions abiotiques (Meyer et al., 2021). Les analyses statistiques de longues séries temporelles réalisés au cours de sa thèse par Léa Etchart (Etchart et al., 2025a), également membre du projet ANR PACS, tendent plutôt à plaider en la faveur d'un rôle majeur joué par les conditions environnementales plutôt que sur le rôle des conflits sexuels pour expliquer la diversité des stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques. On peut ainsi s'attendre à ce que les conditions météorologiques rencontrées préalablement à la ponte ainsi que la condition corporelle des individus de retour de migration contraignent fortement la capacité des adultes à endurer seuls les coûts liés à l'incubation des œufs en début de saison de reproduction. Cela favoriserait la mise en place de soins biparentaux pour les espèces et les individus arrivant tôt sur la zone de reproduction, tandis que les soins uniparentaux seraient plus fréquemment observés chez les espèces et les individus arrivant dans un second temps dans la zone de reproduction (Etchart, 2024). Toutefois, cette prédiction pourrait être relativisée par le fait que les individus qui arrivent tardivement sur leur site de reproduction sont généralement en moins bonne condition physique, ce qui peut limiter leur capacité à assumer seuls l'ensemble des soins parentaux (Kokko, 1999; Møller, 1994). D'une manière générale, on pourrait alors faire l'hypothèse que les types de soins parentaux exprimés soient inclus dans une stratégie plus large, prenant alors en considération les avantages et les inconvénients liés aux dates d'arrivée et de départ des zones de reproduction (e.g. synchronisation avec l'émergence des arthropodes (McKinnon et al., 2012), conditions environnementales lors de l'arrivée des adultes (Schmidt et al., 2019), disponibilité des sites de nidification (Machín et al., 2019)). Il serait envisageable de tester cette hypothèse par un modèle théorique état-dépendant basé sur la même méthode du *dynamic programming* (McNamara et al., 1998), à la condition de limiter le nombre de

paramètres et de facteurs considérés à la fois. Plus largement, développer un tel modèle reviendrait donc à tenir compte des conséquences des fluctuations environnementales au cours de la saison de reproduction. Cette question et les perspectives qu'on pourrait en dégager seront abordée par la suite dans une section dédiée de la discussion.

## 1.2 Routine optimale d'incubation (*incubation schedule*) : la gestion du compromis entre thermorégulation des œufs et maintien des réserves de l'adulte dans l'écosystème arctique

Le deuxième chapitre a quant à lui permis d'étudier les routines optimales d'incubation (*incubation schedule*) des limicoles à soins uniparentaux face au compromis entre quête de nourriture et thermorégulation des œufs. Nous avons exploré la fréquence et la durée des *recesses* attendues pour le cas d'un limicole capable d'ajuster son comportement de manière optimale en fonction de l'état de ses réserves et de la température de ses œufs. Nous avons pu interpréter nos résultats théoriques en vis-à-vis des données collectées sur le terrain au cours des suivis à long terme par les membres de l'*Interaction Working Group*, et dont l'analyse réalisée au cours de la thèse de Léa Etchart a révélé l'existence d'une bimodalité dans la durée des *recesses* effectués (Etchart et al., 2024). On observe d'une part majoritairement des *recesses* de courte durée, l'adulte s'éloignant du nid pendant environ 10 minutes, de l'autre des *recesses* longs durant plus de 2 heures, mais aucun *recess* de durée intermédiaire. Or, les stratégies optimales qui ont émergées de notre modèle sont également caractérisées par l'existence d'une bimodalité dans la durée des *recesses*, combinant des *recesses* d'une durée soit minimale, soit maximale, et sans intermédiaire aucun. Qualitativement, les routines optimales d'incubation

## DISCUSSION GENERALE

prédites par notre modèle rejoignent donc les résultats des analyses statistiques réalisées par Léa Etchart à partir des observations de terrain.

Notre modèle a permis d'offrir un éclairage nouveau sur les causes qui sous-tendent l'existence de cette bimodalité. L'analyse des données de terrain soutenait l'hypothèse que ces *recesses* longs soient réalisés comme une « stratégie de dernier recours » (« *any port in a storm* » (Franks et al., 2003)), lorsque la condition corporelle de l'adulte est très dégradée, et annonceraient une probable désertion future du nid (Etchart et al., 2025b). Notre modèle a nuancé ces conclusions. S'il a démontré que l'existence de *recesses* longs est effectivement favorisée par des conditions de température et de la disponibilité en ressource défavorables, il a également mis en évidence qu'il ne s'agit pas nécessairement d'une « stratégie de dernier recours ». Au contraire, une succession de *recesses* courts suivie d'un *recess* long peut s'inscrire dans une stratégie optimale face à des conditions défavorables : la succession de *recesses* courts permet de maintenir temporairement une température des œufs élevée au prix pour le parent d'une diminution de ses réserves, puis le *recess* long permet de compenser les réserves consommées. En tenant compte de la courbe de performance thermique régissant le développement des œufs, une telle routine d'incubation permet de maximiser le développement total des œufs au cours d'une période d'incubation.

Afin de mieux déterminer les facteurs réels à l'origine de ces *recesses* longs, il était essentiel de mieux connaître la condition corporelle des individus tout du long de leur période d'incubation. La mise en place d'un dispositif expérimental consistant à placer des balances de précision sous les nids des bécasseaux a eu pour objectif de lever le

voile sur cette question. J'ai pu contribuer aux premiers tests de ce dispositif expérimental sur le terrain, qui nous ont permis d'obtenir des premiers jeux de données. Par la suite, nous avons pu valider la qualité de ces données, ce qui permet d'envisager l'idée de généraliser la mise en place d'un tel dispositif lors des campagnes de terrain futures. Grâce à l'analyse des masses des oiseaux relevées de manière continue durant l'incubation, il sera alors possible de pouvoir relier la durée des *recesses* à la condition corporelle de l'individu pesé. En y associant des mesures des conditions météorologiques, nous pourrions acquérir une meilleure compréhension des règles de décision qui sous-tendent les routines d'incubation observées. Cependant, il n'est pas certain qu'un tel dispositif permettent de trancher entre les deux hypothèses alternatives proposées pour expliquer l'existence de *recesses* longs : une stratégie de dernier recours face à une condition corporelle dégradée (Etchart et al., 2025b), ou bien une stratégie à plus long terme permettant de maximiser le développement des œufs face à des conditions environnementales défavorables. En effet, il est possible que ces deux règles de décisions produisent des patrons similaires de variations de masse en lien avec les allers-retours au nid. Par ailleurs, il est essentiel de tenir compte des moyens humains et financiers importants qu'implique la généralisation de ce protocole sur le terrain. Mettre en place un tel protocole ne semble donc pouvoir s'envisager que s'il est au centre d'un projet à part entière.

### 1.3 Évitement de la prédation et gestion du compromis de visibilité dans le choix de la localisation du nid d'un limicole

Enfin, dans le troisième chapitre nous avons abordé la problématique de la gestion du risque de prédation en fonction de l'information à laquelle ont accès les limicoles sur leurs prédateurs. Il est difficile d'acquérir plus d'information sur autrui sans s'exposer soi-même et alors prendre le risque d'être plus facilement détecté (Aben et al., 2018; Treisman, 1975). Cela est notamment vrai dans le cas des interactions entre proies et prédateurs. La quantité d'information échangée entre une proie et son prédateur dépend de l'environnement dans lequel ils évoluent : moins le couvert de végétation est dense, plus l'accès à l'information est facilité pour les proies comme les prédateurs (Stein et al., 2025; Treisman, 1975). Or, proie comme prédateur peuvent tout deux moduler par leur comportement la densité du couvert à laquelle ils sont directement exposés. La densité du couvert choisie par la proie affecte à la fois sa dissimulation vis-à-vis des prédateurs, ainsi que sa propre capacité à détecter la présence d'un prédateur (Camp et al., 2013). Ces contraintes antagonistes sont à l'origine de ce que nous avons nommé le compromis de visibilité : les individus doivent à la fois maximiser leur visibilité des alentours, tout en minimisant leur propre visibilité aux yeux de leurs opposants. Le terme de visibilité est ici compris dans un sens large, englobant non seulement l'usage de la vue mais également les autres modalités sensorielles envisageables. Un tel compromis ne peut cependant survenir qu'à la condition qu'il existe une symétrie entre les sens utilisés par les deux opposants (Aben et al., 2018). Être en mesure de percevoir les indices de présence de son opposant doit nécessairement impliquer de simultanément favoriser sa propre détection. Cela fonctionne effectivement pour les indices visuels, mais également pour

les indices olfactifs ou électriques. En revanche, il est plus délicat d'évoquer le compromis de visibilité dans le cas où la détection repose sur des indices acoustiques, à l'exception des situations où les deux opposants se détectent mutuellement par le biais de l'écholocalisation.

Dans le cas des soins parentaux chez les limicoles, la problématique du compromis de visibilité s'est restreinte à une question spécifique, celle du choix de la localisation des nids dans la toundra : vaut-il mieux avoir un nid dans une végétation peu dense, qui est alors peu dissimulé mais qui offre une vue dégagée sur les alentours, ou au contraire un nid au milieu d'une végétation plus dense, le rendant difficilement détectable mais ne permettant pas d'anticiper l'arrivée d'un éventuel prédateur (Götmark et al., 1995; Koivula and Rönkä, 1998; Meyer, 2021) ? Aucune mesure préalable de la densité du couvert des nids n'avait alors été réalisée, et il n'était pas envisageable d'inclure des mesures supplémentaires à réaliser lors des missions de terrain, qui étaient déjà très chargées. En revanche, il nous a été possible de conceptualiser ce problème afin de l'aborder à l'aide d'un modèle théorique. Le modèle que nous avons construit a simplifié la problématique et nous avons simplement considéré le cas d'une proie au repos et d'un prédateur qui la cherche.

Pour autant, les conclusions que l'on a pu tirer de notre modèle peuvent tout de même apporter un regard nouveau sur les stratégies des limicoles pour limiter la prédation du nid. Le résultat principal du modèle a été de mettre en évidence l'existence de seulement deux stratégies possibles pour les proies : rechercher le couvert le plus dense possible afin de garantir une dissimulation maximale, ou bien rechercher le couvert le moins

## DISCUSSION GENERALE

dense possible et s'assurer la meilleure détectabilité possible des prédateurs. Quant aux prédateurs, le modèle révèle l'existence d'une unique stratégie optimale de couvert pour un environnement donné. Cette stratégie peut parcourir l'ensemble du continuum depuis le couvert le moins dense possible au jusqu'au couvert le plus dense possible en fonction des conditions. Si mesurer la densité du couvert de végétation auquel sont exposé les prédateurs durant leur déplacement paraît délicat à mettre en place, nous pourrions cependant réfléchir à un protocole permettant de voir ce qu'il en est pour les nids des limicoles (Dorsey et al., 2025; Gómez-Serrano and López-López, 2017). À l'aide des techniques de type LiDAR récemment développées, il serait possible de se placer au niveau d'un nid et de mesurer la densité de végétation limitant le champ de vision disponible en ce point (Aben et al., 2018; Lecigne et al., 2020; Olsoy et al., 2015). Nous pourrions étendre cette méthode à un grand nombre de localisation de nids grâce aux localisations enregistrées lors des campagnes de terrain successives des dernières années. En utilisant la même méthode pour mesurer la densité de végétation en des points tirés aléatoirement dans la toundra, il serait alors possible de déterminer s'il existe effectivement une ou plusieurs stratégies dans le choix de la localisation du nid des limicoles du point de vue du couvert de végétation.

Si dans l'immédiat nous n'avons pas de données quant au degré de couvert des nids de limicoles trouvés sur le terrain, nos résultats ont une portée assez générale, concernant un grand nombre de situations différentes. Ils font tout de même écho aux stratégies d'évitement des prédateurs au cours de l'incubation. Les deux stratégies principalement attendues dans le cas d'une proie cryptique recherchée par un prédateur sont de s'enfuir dès lors qu'elles ont détecté le prédateur, ou bien de demeurer cachées et de ne s'enfuir

qu'une fois que le prédateur a lancé une attaque (Broom and Ruxton, 2005; Smith and Edwards, 2018). De telles stratégies sont décrites chez les limicoles, certains individus abandonnant leur nid rapidement en présence d'un prédateur encore lointain, tandis que d'autres demeurent immobiles et ne quittent leur nid qu'une fois le prédateur proche de les découvrir, souvent en mimant une aile cassée ou le comportement d'un rongeur pour induire le prédateur en erreur et l'éloigner du nid (Gochfeld, 1984). Abandonner son nid dès lors qu'un prédateur est détecté pourrait être favorisé par un nid offrant une large visibilité des environs, tandis que miser sur son cryptisme pour échapper à la vue des prédateurs serait plus efficace lorsque son nid permet une bonne dissimulation (Broom and Ruxton, 2005; Smith and Edwards, 2018). Il serait intéressant par la suite d'étudier s'il existe effectivement une corrélation entre ces différents points. Plus largement, on pourrait alors placer ces questions dans le cadre conceptuel de la personnalité animale (Réale et al., 2007; Sih et al., 2004), en faisant les hypothèses suivantes : les individus téméraires choisiraient des emplacements de nids dans une végétation dense assurant une bonne dissimulation, et seraient plus prônes à rester immobiles en présence d'un prédateur tant que celui-ci ne les a pas détectés ; tandis que les individus craintifs choisiraient des emplacements de nids dans une végétation peu dense assurant une meilleure détectabilité des prédateurs, et seraient plus prônes à s'éloigner de leur nid dès lors qu'ils ont détecté un prédateur (Deeming and Reynolds, 2015; Seltnann et al., 2014).

## 2. Perspectives sur les stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques

Comme le préconise le « rasoir d'Einstein » et afin de pouvoir obtenir des résultats interprétables, nous avons pris la décision de limiter la complexité de nos modèles et de favoriser des modèles simples, sans pour autant qu'ils ne soient simplistes (Evans et al., 2012; Fawcett et al., 2014; Robinson, 2018). Pour cela, nous avons donc délibérément choisi de négliger ou d'ignorer certains aspects de notre système biologique. Maintenant que nous avons dégagé les principaux résultats dans la section de synthèse qui précède, nous pouvons envisager des approches théoriques complémentaires pour lever le voile sur les points que nous n'avons jusque-là pas encore abordés. Sans dresser une liste exhaustive des possibilités, je vais prendre le temps de présenter différentes pistes que nous avons envisagées mais non explorées au cours de ma thèse et qui pourrait valoir le coup d'être étudiés par la suite.

### 2.1 Gestion du triple compromis entre évitement de la prédation, thermorégulation des œufs et maintien des réserves des adultes

Comme décrit en introduction, les stratégies de soins parentaux sont au cœur d'un triple compromis : les limicoles doivent à la fois rester au nid pour thermoréguler leurs œufs, maintenir leurs réserves en s'absentant régulièrement pour s'alimenter, tout en limitant la fréquence et la durée de leurs *recesses* afin de réduire le risque de prédation du nid (Etchart, 2024; Meyer, 2021). À travers les trois chapitres de ma thèse, nous avons jusque-là simplifié cette problématique en ne considérant pas l'ensemble de ces contraintes

simultanément (le risque de prédation, chapitre 1 et 3 ; le maintien des réserves et la température des œufs, chapitre 2). Il peut paraître tentant de désormais chercher à intégrer ces trois contraintes au sein d'un même modèle afin de déterminer quelles seraient alors la ou les stratégies optimales suivies par les limicoles. Dans les paragraphes suivants, je vais m'attacher à expliquer pourquoi, en réalité, un tel modèle n'apporterait pas de profondes modifications de nos conclusions.

On peut intégrer ces trois contraintes à travers deux échelles de temps différentes. La première d'entre elle serait de poser la question de l'existence de stratégies uniparentales et biparentales à l'échelle d'une saison de reproduction. Cette question est au cœur d'un des articles tiré de la thèse de Léa Etchart (Etchart et al., 2025a), fondé sur les stratégies de soins parentaux des bécasseaux sanderling, une espèce capable d'assurer des soins uniparentaux comme biparentaux. Dans cette étude, les auteurs mettent en évidence que ce sont principalement les conditions abiotiques qui sont la cause de la mise en place de soins uniparentaux ou biparentaux. La prédation et les conflits parentaux semblent seulement jouer un rôle mineur. Il semble donc que concevoir un modèle intégrant risque de prédation, maintien des réserves et thermorégulation des œufs pour prédire l'adoption de soins uniparentaux ou biparentaux à l'échelle d'une saison de reproduction ne soit pas nécessairement pertinent.

On pourrait chercher à intégrer ces trois contraintes dans un modèle conçu à une échelle de temps plus fine, cherchant à déterminer la fréquence et la durée des *recesses* caractérisant les routines d'incubation optimales. Cela demanderait alors de distinguer un modèle destiné aux soins uniparentaux, et un destiné aux soins biparentaux. Le

## DISCUSSION GENERALE

modèle de routine d'incubation optimale pour des soins uniparentaux pourrait être développé sur la base du modèle présenté dans le chapitre 2 de cette thèse. Celui-ci est un modèle état dépendant basé sur la méthode du *dynamic programming* (Houston and McNamara, 1999). Il tient compte à chaque pas de temps de la température des œufs et du niveau des réserves de l'adulte, et détermine alors la meilleure option pour le parent entre rester sur le nid à incuber ses œufs ou bien s'absenter du nid pour reconstituer ses réserves. Il suffirait donc d'intégrer le risque de prédation aux fondements de ce modèle, ce que la méthode du *dynamic programming* permet de faire relativement aisément (Houston et al., 1993; Houston and McNamara, 1999). Si nous ne l'avons pas réalisé jusque-là c'était dans l'objectif de préalablement bien comprendre comment s'articulaient les interactions déjà complexes entre l'obligation de maintenir ses réserves et la nécessité de thermoréguler ses œufs pour assurer leur bon développement. Une fois la contrainte de la prédation prise en compte, nous nous attendons à ce que cela puisse modifier nos précédents résultats, mais seulement à la marge. En effet, le risque de prédation est d'autant plus fort que la durée totale du temps passé hors du nid est grande et que les *recesses* sont fréquents (Meyer et al., 2020; Smith et al., 2012b). Si l'on considère que l'on peut négliger le coût énergétique associé au trajet jusqu'à la zone d'alimentation, alors toutes les routines d'incubation requièrent la même durée totale de temps passée à s'alimenter pour maintenir les réserves de l'adulte ; seule la fréquence des *recesses* influence alors le risque de prédation. Tenir compte des coûts énergétiques liés aux trajets devrait avoir pour conséquences d'allonger légèrement la durée des *recesses* courts, permettant ainsi de réduire la fréquence des allers-retours au nid. Cela signifie donc des *recesses* plus longs, exposant alors les œufs à de plus faibles températures. En conséquence, les conditions environnementales favorables aux

stratégies incluant des *recesses* longs pourraient être moins rudes que lorsqu'on ne tient pas compte de la prédation. De manière générale, tenir compte de la prédation changerait probablement nos prédictions quantitativement mais pas qualitativement.

On pourrait également envisager de tenir compte de ce triple compromis pour développer un modèle prédisant les routines optimales dans le cas de soins biparentaux. Cela pourrait notamment s'avérer intéressant car l'alternance des parents permet de réduire les contraintes liées à la thermorégulation des œufs et au maintien des réserves énergétiques. Le rôle de la prédation pourrait donc s'avérer davantage prépondérant dans la mise en place des routines d'incubation biparentales qu'uniparentales. Par ailleurs, il deviendrait indispensable de prendre en considération les conflits sexuels liés aux intérêts divergents des deux parents (Trivers, 1972). La technique du *dynamic programming* serait là aussi bien adaptée pour résoudre ce genre de problématique (Mcnamara et al., 2000), en s'inspirant des bases offertes par le modèle présenté dans le chapitre 2. S'il n'est pas évident d'émettre des prédictions quant aux potentiels résultats, ils pourraient être analysés à la lumière des routines d'incubation biparentales observées sur le terrain. Une vaste étude s'est en effet intéressée à ce sujet, et a mis en évidence une très grande variabilité dans les routines d'incubation biparentales observées (Bulla et al., 2016). On retrouve ainsi une diversité interspécifique et intraspécifique des fréquences et des durées de *recesses*, ainsi que des rythmes d'alternance entre les parents plus ou moins réguliers. Cette variabilité à la fois interspécifique et intraspécifique demeure néanmoins inexplicée jusqu'à présent, et le modèle d'optimisation proposé dans ce paragraphe pourrait ainsi permettre d'apporter des éléments de réponse à cette question.

## DISCUSSION GENERALE

Par ailleurs, nous avons jusqu'à présent fait le choix d'optimiser la stratégie des individus en se concentrant sur le succès d'une unique saison de reproduction. Cette hypothèse initiale suppose que les individus ajustent leur comportement au regard de la saison de reproduction actuelle avant d'éventuellement considérer les options de reproduction futures. Dans un second temps, il est intéressant de tenir compte du fait que les limicoles se reproduisent généralement lors de plusieurs saisons de reproduction successives, leurs espérances de vie en milieu naturel pouvant excéder les dix ans chez plusieurs espèces (Wasser and Sherman, 2010). Les efforts fournis par un parent lors d'une saison de reproduction peuvent alors se répercuter sur ses performances lors des saisons de reproduction suivantes (Harrison et al., 2011). Il fait donc sens de prendre en considération les opportunités de reproduction futures lors de l'optimisation des stratégies d'incubation (Brommer et al., 2000; Dale et al., 1996). Les opportunités de reproductions futures ont pour effet de décroître l'investissement des parents dans la reproduction actuelle (Stearns, 1998), affectant ainsi les conflits parents-enfants (Trivers, 1974). Les effets sont d'autant plus importants dans le cas de soins biparentaux, puisqu'en plus des conflits parents enfants, la problématique des éventuelles reproductions futures influence également les conflits sexuels entre les deux parents, chacun d'entre eux ayant d'autant plus intérêt de se préserver pour les années suivantes en laissant l'autre s'investir davantage dans la reproduction actuelle (Trivers, 1972). On peut penser que tenir compte des opportunités futures de reproduction aurait pour effet de renforcer les contraintes liées au maintien des réserves, qui sont essentielles lors du trajet retour de migration qui suit la saison de reproduction. Cependant, les limicoles arctiques sont des espèces *income breeder* et ne sont pas capable d'accumuler des

quantités importantes de graisse (Klaassen et al., 2001). En conséquence, on peut s'attendre à ce qu'intégrer les opportunités de reproduction futures ait un effet modéré sur les routines d'incubation optimales des limicoles arctiques.

## 2.2 Intégrer l'effet des fluctuations environnementales

Nous avons mis en évidence l'existence de stratégies optimales basées sur un polymorphisme de comportement en environnement parfaitement constant. Il nous reste désormais à explorer si des fluctuations environnementales (au cours de la journée ou de la saison) pourrait affecter ces stratégies (Bernhardt et al., 2020; Fawcett et al., 2014). On peut distinguer d'un côté les effets de fluctuations périodiques prédictibles pour les organismes, et de l'autre les effets des fluctuations stochastiques imprédictibles.

Les fluctuations périodiques sont en effet aisément prédictibles, comme c'est le cas de l'alternance jour/nuit (Nielsen, 1984). La période de reproduction des limicoles coïncide avec celle où on peut observer le soleil de minuit dans la toundra arctique. Cela n'empêche pas pour autant d'y observer des variations de luminosité et de température selon un cycle de 24 heures (Steiger et al., 2013). On observe également des variations dans l'activité des proies et des prédateurs des limicoles: les arthropodes sont principalement actifs la journée (Høye and Forchhammer, 2008), tandis que les renards polaires sont plutôt actifs la nuit (Audet et al., 2002). On observe sur le terrain que cela se traduit par une diminution de l'activité des limicoles durant la nuit, lors de laquelle ils demeurent généralement sur leur nid (Meyer et al., 2021). De plus, les données obtenues

## DISCUSSION GENERALE

via les dispositifs de balance placées sous les nids ont mis en évidence que la masse des bécasseaux suit également des variations selon le cycle jour/nuit en raison d'un ralentissement ou d'un arrêt des sorties du nid pour s'alimenter durant la nuit. Dans le cas de soins uniparentaux, un modèle théorique tenant compte de ces cycles pourrait délivrer des résultats légèrement différents de notre modèle, le parent devant augmenter la fréquence de ces *recesses* afin d'atteindre un seuil de réserve critique pour survivre durant la nuit. Nous nous attendons pour autant à conserver qualitativement les deux stratégies prédites par notre modèle en environnement constant. Dans le cas de soins biparentaux, il pourrait être intéressant d'étudier si les prédictions d'un modèle théorique convergeraient alors vers une spécialisation de chacun des sexes pour chacune des deux périodes (Bulla et al., 2014; Holmes, 1973; Jehl Jr, 1973; Soikkeli, 1967), ou si les deux partenaires conserveraient une activité similaire l'un à l'autre durant le jour comme la nuit (Norton, 1972; Pienkowski, 1984; Pierce, 1997).

Les fluctuations environnementales peuvent être également imprédictibles pour les individus, qui font alors face à des conditions futures incertaines (Bernhardt et al., 2020; Franch-Gras et al., 2017). Cela peut affecter négativement aussi bien la survie des œufs à travers des variations du risque de prédation (Lima and Bednekoff, 1999), la thermorégulation des œufs via des fluctuations de la température ambiante (Du and Shine, 2015) ou encore le maintien des réserves des adultes via des fluctuations de la température ambiante ou de la disponibilité en arthropodes (Danks, 1999; Higginson et al., 2015). Afin d'étudier les conséquences d'une telle incertitude sur les routines optimales d'incubation, il serait envisageable de se placer dans le cadre conceptuel de l'hypothèse d'allocation du risque généralisée (Higginson et al., 2012; Lima and

Bednekoff, 1999). Celle-ci suppose que les individus modulent leur niveau de vigilance et leur intensité de quête alimentaire en fonction de la fréquence des fluctuations du risque de prédation et de la disponibilité en nourriture (Higginson et al., 2012). Les approches théoriques abordant ce type de question font généralement appel au même type de méthode que celle que nous avons utilisée, à savoir le *dynamic programming* (Houston and McNamara, 1999). Les prédictions d'un tel modèle seraient probablement dépendantes de l'autocorrélation des conditions environnementales (Fawcett et al., 2014). Si je devais développer un modèle abordant ces questions, je commencerais par faire l'hypothèse d'un environnement alternant entre deux états faiblement autocorrélés : un état favorable (faible risque de prédation, température ambiante et/ou disponibilité en ressource élevée), et un état défavorable (risque de prédation élevé, faible température ambiante et/ou faible disponibilité en ressource). Dans un tel cas, on peut s'attendre à ce que des *recesses* courts et peu fréquents soient favorisés lorsque l'environnement est dans un état défavorable, tandis qu'à l'inverse on pourrait observer des *recesses* plus longs ou plus fréquents dès lors que l'environnement est dans un état favorable.

### 2.3 Les heuristiques, des règles de décision parfois suboptimales mais efficaces

Enfin, il est essentiel de souligner que les modèles développés dans cette thèse reposent sur l'hypothèse que les individus disposent d'une connaissance parfaite de l'information requise pour prendre leurs décisions. Nous avons cherché à déterminer les stratégies optimales compte tenu de cette hypothèse forte (Parker and Maynard Smith, 1990). Cela

## DISCUSSION GENERALE

présente l'intérêt de développer des stratégies de références, auxquelles on peut par la suite comparer les performances de stratégies alternatives (Dechaume-Moncharmont, 2024). Cependant, comme présenté dans la section précédente, les individus ont accès seulement à une information partielle et incertaine (Fawcett et al., 2014). Dans une perspective de modèle d'optimalité, il est alors fréquemment proposé que les stratégies optimales face à une information incertaine reposent sur des règles bayésiennes (Dall et al., 2005; Valone, 2006; Yon and Frith, 2021). Pour justifier de faire appel à des règles bayésiennes complexes, il est invoqué le pari comportemental, selon lequel l'évolution naturelle devrait avoir sélectionné les mécanismes cognitifs permettant d'approcher les performances des modèles bayésiens (Fawcett et al., 2013). Cependant, cette approche ignore fondamentalement les coûts cognitifs potentiellement important associés une telle machinerie cognitive (Lange and Dukas, 2009). Ainsi, il est possible que des stratégies en apparence suboptimales soient sélectionnées au détriment de la stratégie théoriquement optimale, qui peut se révéler en réalité trop coûteuse à mettre en place, que ce soit dû à un manque de temps (Chittka et al., 2009), à une information limitée (Higginson et al., 2018) ou au contraire à un surplus d'information à traiter (Latty and Trueblood, 2020). On peut donc s'attendre à ce que l'évolution puisse produire des règles de décisions suboptimales mais efficaces, notamment car rapides ou bien robustes. Pour désigner ces règles de décision simples, on parle d'heuristiques (Gigerenzer and Gaissmaier, 2011; Gigerenzer and Todd, 1999; Hutchinson and Gigerenzer, 2005). Il serait alors intéressant de comparer les performances des stratégies optimales prédites par nos modèles, à des heuristiques reposant sur une information limitée. Dans le cas de l'incubation des limicoles, on peut faire l'hypothèse que les oiseaux ne considèrent pas à la fois le risque de prédation, leur niveau de réserves et la température de leurs œufs

pour prendre leurs décisions. On pourrait par exemple s'attendre à ce que leur niveau de réserve puisse être l'indicateur principal sur lequel il fonde leur stratégie (Higginson et al., 2018). Celui-ci pourrait permettre d'intégrer la durée depuis laquelle l'oiseau est présent ou absent du nid, et ainsi d'inférer la température de ses œufs. De même, le taux de gains ou de perte des réserves pourrait offrir de l'information sur la profitabilité de l'environnement en ressource, et donc sur balance coût/bénéfice de s'alimenter tout en exposant ses œufs à la prédation (Higginson et al., 2018). Des règles de décision simple basées uniquement sur les indices physiologiques qui sous-tendent la dynamique des réserves auraient ainsi pu évoluer (Higginson et al., 2018). De telles perspectives permettraient de confronter différents modèles théoriques entre eux selon les simplifications établies, et offriraient une éventuelle preuve de concept quant aux performances atteignables par des individus en possession d'une information partielle.

## 2.4 En quoi les modèles que j'ai développés lors de ma thèse sont en mesure de guider les futures expériences à mener sur le terrain ?

Les différentes approches théoriques présentées dans ma thèse ont cherché dans la mesure du possible à prendre appui sur les données existantes permettant de caractériser les stratégies individuelles observées sur le terrain. Les seuls indicateurs à notre disposition offrant une résolution assez fine pour être associé à des stratégies individuelles et largement déployé sur le terrain étaient la fréquence et la durée des *recesses* des individus uniparentaux, mesurés grâce aux sondes thermiques placées dans les nids (Etchart, 2024; Meyer, 2021). Ce sont ces données qui ont ainsi orienté mes réflexions au cours de ma thèse. Les résultats mis en évidence par Léa Etchart quant à

## DISCUSSION GENERALE

l'existence de *recesses* longs ont notamment offert un cadre de réflexion fertile qui m'a amené à développer les travaux présentés au sein du chapitre 2. Désormais, il me semble que les travaux théoriques que nous avons développés peuvent à leur tour orienter les futures expériences qui pourraient être réalisées sur le terrain. En effet, les réflexions menées au cours de ma thèse ont souligné l'intérêt de disposer de nouvelles données issues du terrain afin de caractériser les stratégies comportementales suivies par les limicoles. Cela se reflète dans les différentes perspectives de modèles présentées dans la section précédente : si les questions théoriques abordées peuvent paraître intéressantes, il serait intéressant de pouvoir les adosser à un support expérimental.

J'ai bien conscience de la difficulté inhérente à la collecte de données lors des missions sur le terrain, *a fortiori* quand il s'agit de mener des missions en Arctique. Si j'ai pu participer à des missions dans la toundra norvégienne, la majeure partie des données exploitées au sein du projet ANR PACS proviennent de sites situés sur la côte est du Groenland. Les conditions y sont d'autant plus rudes, marquées par des températures faibles, des précipitations fréquentes et un vent soutenu. De plus, les rencontres éventuelles avec les ours polaires représentent un sérieux danger. Sur place, les membres de la mission passent la journée à parcourir la toundra pour effectuer les différents protocoles avant de rejoindre le camp où ils dorment sous la tente. Au-delà de ces conditions difficiles, il existe également des contraintes temporelles, financières et écologiques. En effet, la réalisation des protocoles sur place est limitée d'une part par la couverture nivale qui est encore présente au début de l'été, d'autre part par la courte période de reproduction des limicoles qui s'en retournent rapidement vers le sud. De plus, le budget nécessaire pour acheminer les membres de la mission et le matériel

expérimental sur place est important. Enfin, les trajets vers les zones d'études se font par avion, et représentent donc un bilan carbone élevé. À travers les points que je vais évoquer dans les paragraphes suivants, il ne s'agit donc pas d'exiger d'obtenir davantage de données, mais plutôt de proposer des pistes à explorer dans le cas où les questions soulevées présentaient un intérêt futur.

Au fil de ce manuscrit de thèse, deux expériences éventuelles ont déjà été évoquées. L'une d'entre elle demeure à l'heure actuelle encore très spéculative, et il n'est pour le moment pas prévu de la mettre en place en raison des coûts logistiques associés. Il s'agirait d'étudier l'effet du risque de prédation sur le choix de localisation des nids de limicoles (Dorsey et al., 2025; Gómez-Serrano and López-López, 2017). Cette expérience permettrait ainsi de faire écho aux travaux théoriques présentés dans le chapitre 3. Pour ce faire, l'usage de méthodes de type LiDAR pourrait s'avérer pertinentes afin de caractériser le couvert de végétation au niveau des nids des limicoles (Aben et al., 2018; Lecigne et al., 2020; Olsoy et al., 2015).

La seconde expérience, dont la mise en place est d'ores et déjà d'actualité, viserait à estimer les variations de masse des limicoles au cours de leur incubation afin de les mettre en relations avec les routines d'incubation suivies. Cette expérience impliquerait la mise en place de dispositifs de pesée autonomes des limicoles au nid (Rands et al., 2006), à la manière du protocole décrit dans le chapitre 2. Si l'usage de cette méthode était généralisé, il serait alors possible d'avoir un support biologique solide pour discuter des règles de décisions contrôlant les départs et les arrivées des parents au nid. On aurait en effet la capacité de connaître simultanément les conditions météorologiques

## DISCUSSION GENERALE

auxquelles le nid est exposé, la temporalité des allers-retours de l'adulte au nid ainsi que ses variations de masse. Dans le cas des soins uniparentaux, il deviendrait par exemple possible de mieux comprendre les causes effectives de la mise en place de *recesses* longs.

Pour ce qui est des soins biparentaux en revanche, l'usage des balances seules ne permet pas nécessairement de différencier si c'est la femelle ou le mâle qui est présent au nid. Identifier lequel des deux individus est présent serait pourtant essentiel si l'on souhaite se concentrer sur les règles de décision suivies lors de soins biparentaux. Afin d'y parvenir, il serait par exemple envisageable de poser des puces RFID sur les oiseaux (Bulla et al., 2016; Hou et al., 2015). Une seconde méthode serait possible, qui présente en plus l'avantage d'apporter des informations supplémentaires. Il s'agit de placer des capteurs GPS sur les individus concernés. Cette méthode est actuellement en phase de test, et des premières données ont été récoltées durant l'été 2024 et 2025. Il s'agit de capteurs GPS d'une masse d'environ 1.8 grammes afin de limiter l'effet du poids additionnel imposé aux bécasseaux sanderling (d'une masse de 60g environ) sur lesquelles les manipulations ont été réalisées (Phillips et al., 2003). Ces GPS ont pour but de mesurer les trajets effectués durant la période de reproduction uniquement, et sont donc arrimés sur les oiseaux de telle sorte à ce qu'ils se détachent d'eux-mêmes rapidement, évitant ainsi de les encombrer durant leur trajet migratoire une fois la saison de reproduction terminée. Les données sont elles automatiquement téléchargées par une station placée à proximité des nids ciblés. Ces GPS nous permettront de mieux connaître le comportement des bécasseaux durant leurs *recesses*. Cela nous offrira notamment une meilleure connaissance des trajets effectués par les individus jusqu'à

leur zone de nourrissage, une problématique jusque-là simplifiée en faisant l'hypothèse que les coûts associés étaient négligeables. S'il s'avérait que le temps de trajet représentait une part importante de la durée des *recesses*, il vaudrait alors le coup de se pencher plus en avant sur cette question (Jones, 1989; Voss, 2002). Par ailleurs, le comportement des oiseaux lors de leur absence du nid est pour le moment une boîte noire pour nous, et nous avons fait l'hypothèse qu'ils s'alimentent alors en continu et se trouvent toujours dans le même environnement. Pour autant, on peut imaginer que des *recesses* plus longs par exemple puisse être l'occasion de s'éloigner davantage afin d'atteindre des zones plus favorables d'alimentation (Bulla et al., 2015; Etchart, 2024).

De manière générale, ce dialogue entre les données collectées sur le terrain et les modèles théoriques est fructueux (Fagerström, 1987; Grainger et al., 2022; Shoemaker et al., 2021). L'un et l'autre s'alimentent mutuellement, et permettant ainsi de faire avancer les connaissances sur différents sujets comme dans notre exemple des stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques. Un second atout des modèles théoriques est qu'ils nous permettent de généraliser des questions posées initialement dans un cadre précis à d'autres contextes (Fagerström, 1987; Servedio et al., 2014). Les modèles que nous avons développés au cours de ma thèse en s'inspirant du système biologique spécifique des limicoles nous ont ainsi permis d'ouvrir nos conclusions au-delà de l'écosystème arctique.

### 3. Conclusion et perspectives dans un cadre biologique élargi

#### 3.1 Effets de la prédation sur les soins uniparentaux et biparentaux

On retrouve cette volonté d'élargir la portée des modèles conçus à travers les trois chapitres de ma thèse. Le modèle présenté dans le chapitre 1 était initialement conçu dans l'objectif d'estimer le risque de prédation associé aux stratégies de soins parentaux des limicoles. Il faisait intervenir un grand nombre de paramètres, ce qui limitait notre exploration des résultats (Marquet et al., 2014). Nous aurions pu nous satisfaire de fixer plusieurs d'entre eux grâce aux données collectées dans le cas des limicoles arctiques. Cependant, les prémisses du modèle étaient suffisamment simples pour être en mesure d'encapsuler l'effet de la prédation sur les stratégies de soins biparentaux et uniparentaux pour n'importe quelle espèce animale occupant un nid, un terrier ou tout autre refuge fixé durant la période de reproduction (*central place forager*, Bell, 1990). C'est pour cette raison que nous avons réalisé davantage d'efforts, afin de réussir à réaliser une exploration la plus exhaustive possible des résultats en fonction de la valeur des paramètres. Cela nous a finalement mené à discuter la validité d'un modèle verbal largement répandu dans la littérature. Ce modèle verbal est une extension d'une hypothèse formulée initialement par Alexander Skutch. L'hypothèse de Skutch *stricto sensu* consiste à prédire une plus faible activité des parents au nid en réponse à un fort risque de prédation (Skutch, 1949). Elle a pu être solidement établie expérimentalement par la suite (Ghalambor and Martin, 2001; Lima, 2009; Martin and Briskie, 2009). L'extension de l'hypothèse de Skutch qui a été proposée par d'autres auteurs que Skutch n'a en revanche jamais été validée, bien qu'elle ait été reprise dans différents ouvrages et *reviews* de référence sur le sujet de la prédation lors des soins parentaux (Cestari, 2012;

Clutton-Brock, 1991; Cockle and Bodrati, 2017; Frith et al., 1997; Lill, 1986; Long et al., 2022; Martin and Briskie, 2009; Meyer et al., 2020; Snow, 1962; Willis et al., 1978; Willis and Oniki, 1998). L'hypothèse de Skutch étendue consiste à prédire que des soins uniparentaux pourrait subir une plus faible pression de prédation que les soins biparentaux, car ces derniers imposent une plus grande visibilité du nid notamment lors des relais des deux parents au nid. L'analyse approfondie de l'effet des différents paramètres de notre modèle a permis de mettre en évidence que l'extension de l'hypothèse de Skutch n'est en réalité pas si concluante et qu'elle ne fonctionne généralement pas en dehors de certains cas spécifiques. En partant d'une question émergeant de l'observation des soins parentaux exprimé chez les limicoles arctiques, nous avons ainsi pu apporter un nouvel angle de vue sur une problématique beaucoup plus générale concernant les contraintes liées à la prédation façonnant le succès reproducteur des différentes stratégies de soins parentaux.

### 3.2 Budget temporel et planification temporelle : comment intégrer au mieux les contraintes temporelles dans l'étude des compromis

Le chapitre 2 avait pour objectif d'étudier les stratégies optimales d'allocation du temps entre incubation des œufs et alimentation dans le cas de soins uniparentaux. Cet objectif peut sembler au premier abord très spécifique aux questions liées aux stratégies d'incubation des œufs. Pour autant, si l'on se décentre par rapport à cette thématique, on peut considérer qu'il s'agit simplement d'un problème d'allocation du temps entre deux tâches différentes. Cette question est fréquemment abordée en écologie comportementale, on parle alors de budget temporel, allouant une proportion du temps

## DISCUSSION GENERALE

disponible à chaque tâche (Dunbar et al., 2009). Cependant, l'intérêt de l'exemple de l'incubation apparaît lorsqu'on réalise que le temps absolu passé dans chaque tâche avant d'alterner a un effet direct sur la performance de l'individu. Par exemple, pour une même proportion de temps passé à réchauffer les œufs, leur température moyenne sera différente selon que cette tâche ait été alternée toutes les deux minutes ou toutes les deux heures avec des phases d'alimentation. Or, cette question du temps absolu passé dans chaque tâche est généralement éclipsée par celle du temps relatif passé dans chacune d'entre elles. Nous avons donc utilisé l'exemple de l'incubation comme une preuve de concept, dans l'objectif de mettre en évidence la nécessité de ne pas seulement penser les problèmes d'allocation du temps sous forme de budget temporel mais également de planification temporelle. Un changement de paradigme similaire dans le cas de l'hypothèse d'allocation du risque avait permis d'expliquer les divergences observées entre le modèle initial et les approches expérimentales qui en ont découlé (Ferrari et al., 2009; Higginson et al., 2012; Lima and Bednekoff, 1999). Considérer l'allocation du temps entre différentes tâches de façon relative mais également absolue pourrait de la même manière permettre de mieux relier les approches théoriques et expérimentales.

Dans la lignée de ce modèle, il me semble possible de développer un travail théorique plus complet sur les stratégies optimales à suivre face aux compromis d'allocation du temps. Le cas de l'incubation telle que nous l'avons modélisé est un cas très particulier : un individu doit alterner entre deux tâches, mais seule l'une d'entre elles (la thermorégulation des œufs) affecte directement sa *fitness*. De plus, la mesure de cette *fitness* émerge d'un calcul complexe, résultant de l'intégration du taux de développement

instantané par rapport à l'évolution de la température des œufs au cours du temps. J'aimerais donner un aperçu général des conséquences liées à la prise en compte de la planification temporelle des tâches. Pour cela, il serait intéressant de se focaliser sur un problème purement abstrait centré sur deux tâches distinctes, toutes deux obligatoire et mutuellement exclusive (Dunbar et al., 2009). Cela engloberait une grande variété de situations où les individus doivent allouer leur temps entre différentes tâches. On a déjà évoqué dans ce manuscrit d'autres contextes écologiques que la simple incubation des œufs, à savoir le compromis entre nourrissage et respiration chez les cétacés et les oiseaux plongeurs (Boyd, 1997; Houston and Carbone, 1992; Mori, 1999, 1999; Ramasco et al., 2014) ainsi que l'alternance entre période de vol et de repos chez les oiseaux migrateurs (McWilliams et al., 2004). Au-delà de l'écologie, on peut également penser à d'autres applications en biologie. Je pense notamment aux questions liées à l'alternance entre les phases lytiques et lysogéniques chez les bactériophages (Shivam et al., 2022). Enfin, on retrouve ces contraintes d'allocations temporelles en dehors du cadre de la biologie, y compris pour des problématiques d'économie (Eliaz et al., 2024) ou d'optimisation de calculs numériques (Graham et al., 1979). La forme la plus simple d'un modèle visant à optimiser la planification temporelle de deux tâches distinctes reposerait sur deux éléments clés. Le premier est la manière dont la vitesse d'exécution de chaque tâche varierait au cours du temps. Il s'agirait donc de caractériser la dynamique temporelle d'accomplissement de chaque tâche : dans le cas de l'incubation des œufs celle-ci était concave, mais en fonction des contextes et des tâches étudiées elle pourrait être linéaire, convexe ou bien même sigmoïde. Le second élément clé est la manière dont la *fitness* résultante est estimée : celle-ci peut être fonction du résultat d'une seule des deux tâches, de la somme des résultats des deux tâches, ou bien de leur produit

## DISCUSSION GENERALE

(Houston et al., 1993). En faisant des combinaisons à partir de ces différentes possibilités, il serait alors possible de prédire les planifications temporelles pour une large gamme de tâches réalisées. L'objectif d'un tel modèle ne serait pas de décrire précisément la planification temporelle optimale, et il serait d'ailleurs bien trop simple pour cela. En revanche, il me semble qu'il offrirait un cadre conceptuel général pour penser les réponses optimales face aux compromis d'allocations temporelles.

### 3.3 Information disponible et gestion du compromis de visibilité dans les interactions proies-prédateurs

Le chapitre 3 quant à lui nous a poussé à élargir notre sujet dès la conception même du modèle. Si nous souhaitions initialement aborder le compromis de visibilité lors du choix de la localisation du nid (Götmark et al., 1995; Koivula and Rönkä, 1998; Meyer, 2021), il nous est vite apparu qu'il s'agissait d'un problème plus large dès lors qu'on considérait les relations proies prédateurs (Aben et al., 2018; Camp et al., 2012; Stein et al., 2025). Une question levée lors de réflexions pour de futures manipulations éventuelles sur le terrain nous a ainsi mené à une question théorique beaucoup plus large de gestion de l'information au sein des interactions entre proie et prédateurs. Plutôt que d'être strictement centrés sur la localisation des nids des limicoles, les résultats que nous avons présentés dans le chapitre 3 ont pu éclairer les stratégies d'acquisition d'information suivies par les proies et les prédateurs de manière générale. Ces résultats ont ainsi rejoint certaines études qui relataient l'existence de deux stratégies diamétralement opposées dans l'usage du couvert de végétation par des espèces de proies similaires entre elles (Lima, 1990), ou d'une même proie en fonction des

prédateurs auxquels elle est exposée (Moreno et al., 1996). En réalité, on peut même élargir encore le spectre des domaines connexes à ce compromis. Nos résultats pourraient ainsi être utiles pour mieux comprendre les stratégies dès lors qu'on est dans le contexte d'un jeu où deux adversaires s'opposent, l'un cherchant à attraper l'autre, et les deux ayant le loisir de se placer ou non à couvert. Cette situation familière des cours de récréation (cache-cache) est en réalité très sérieuse (Alpern et al., 2013; Gal, 2011; Gal and Casas, 2014) quand on parle d'espionnage (McCormick and Owen, 2022), notamment par le biais de radar ou sonar, ou de lutte contre les trafics illégaux : les trafiquants joueraient le rôle des proies, cherchant ainsi soit à être à découvert pour anticiper la présence de force de l'ordre, soit à se cacher tout en limitant leurs chances de fuite ; les forces de l'ordre quant à elles joueraient le rôle des prédateurs, adaptant leurs stratégies à celles adoptées par les trafiquants. On pourrait également envisager de considérer le compromis de visibilité en lien avec la coévolution entre le système immunitaire et les pathogènes (Carval and Ferriere, 2010): le système immunitaire peut moduler sa tolérance vis-à-vis des pathogènes (Best et al., 2008), tandis que ces derniers peuvent moduler leur niveau de virulence, une grande virulence étant généralement associé à une grande détectabilité (Sayyar et al., 2025). Ces différents types de situation auxquelles pourrait s'appliquer notre modèle offriraient des opportunités pour tester si l'on peut alors retrouver les prédictions attendues. De manière générale, nos modèles prédisent des stratégies contrastées pour les proies, qui devraient sélectionner soit le couvert de végétation le moins dense ou le plus dense possible, tandis que les prédateurs pourraient adopter n'importe quelle densité de couvert en fonction des conditions environnementales. L'existence d'une telle dichotomie serait aisément caractérisable expérimentalement, mais pouvoir poser ces questions dans d'autres domaines de la

## DISCUSSION GENERALE

biologie et a fortiori dans des domaines autres que la biologie demanderait de faire appel à des collaborations avec des scientifiques spécialistes de ces questions. Si je n'ai pour le moment pas identifié de collaborations en particulier, je suis convaincu que la généralisation de cette question au-delà de la biologie pourrait intéresser d'autres chercheuses et chercheurs, et je souhaiterais donc par la suite tenter de développer de telles collaborations.

### 3.4 Vers une validation expérimentale chez l'humain par le développement d'un jeu sérieux («*serious game*»)

Les jeux sérieux sont des jeux dont l'objectif premier est l'acquisition de connaissance plutôt que le divertissement (Baaden et al., 2018; Michael and Chen, 2006). Leur usage s'est démocratisé durant les dernières années, principalement sous forme numérique mais parfois également analogique (Illingworth and Wake, 2021). Leur développement demande une certaine rigueur mais peut ouvrir des perspectives intéressantes à différents niveaux (Baaden et al., 2018; DuBose, 2024; Illingworth and Wake, 2021; Michael and Chen, 2006). La simplicité des prémisses du modèle présenté dans le troisième chapitre permettrait d'envisager de concevoir un jeu sérieux numérique faisant s'affronter des joueurs ayant le rôle de proies et de prédateur. De la même manière, une telle approche pourrait être mise en place pour le cas de l'extension proposée pour le modèle du chapitre 2. L'idée d'user d'une approche ludique a émergé durant ma thèse, afin de répondre à ma curiosité de savoir ce que feraient des individus placés exactement dans le cadre théorique de nos modèles (Latune et al., 2024). En effet, nous avons conçu des modèles simplifiant la réalité, et estimé les stratégies optimales dans cette réalité

simplifiée. Plutôt que de projeter d'emblée nos conclusions vers des écosystèmes naturels complexes, il conviendrait d'abord de s'interroger : des individus confrontés à des conditions strictement identiques à celles de notre modèle, suivraient-ils les stratégies optimales attendues ou bien s'en écarteraient-ils ? À travers l'usage de jeux sérieux, il nous serait ainsi possible de tester si les réponses des êtres humains, supposément rationnels, s'approchent ou non de la stratégie optimale attendue (Cash-Padgett and Hayden, 2020; Hutchinson et al., 2008; Leighton, 2014; Louâpre et al., 2010; Santos and Rosati, 2015). Je vois également un intérêt de médiation dans cette approche ludique. Que ce soit lors d'événements de médiation scientifique, ou bien à l'occasion de travaux pratiques avec des étudiants, cela pourrait permettre aux participants de mieux comprendre la démarche de modélisation ainsi que le problème biologique sous-jacent. Bien que ce ne soit pas l'objectif principal, un tel travail pourrait également présenter un intérêt pour mes recherches. En révélant d'éventuels décalages entre nos prédictions et la réalité, l'usage de jeux sérieux pourrait nous aider à identifier des aspects clés de notre modèle que nous aurions mal compris (Latune et al., 2024). J'espère ainsi pouvoir mettre en place cette approche par la suite, que ce soit en lien avec les modèles discutés dans cette thèse ou avec d'autres modèles futurs.

### 3.5 Conditions d'existence d'un polymorphisme de comportements

Par ailleurs, il est intéressant de noter que ces trois chapitres abordent finalement tous des questions liées aux causes permettant l'existence d'un polymorphisme de comportements dans un même environnement (Ford, 1945), et ce à travers des angles de vues complémentaires. Or, l'observation d'un tel polymorphisme chez des individus

## DISCUSSION GENERALE

pourtant exposés aux mêmes contraintes posent la question des mécanismes à l'origine de son maintien (Ford, 1945). Un mécanisme généralement proposé est le rôle joué par les fluctuations environnementales (Fryxell et al., 1999; Komers, 1997). Celui a été exploré dans le cas du premier chapitre, lors duquel nous avons cherché à explorer s'il existait un avantage en faveur de la stratégie uniparentale du point de vue du risque de prédation. La stratégie biparentale étant elle davantage robuste face à des conditions abiotiques rudes, le polymorphisme de stratégies de soins parentaux des limicoles arctiques aurait pu être lié aux variations des conditions abiotique et du risque de prédation d'une année sur l'autre (Clutton-Brock, 1991; Long et al., 2022). Cependant, nos résultats ont soutenu l'inverse de notre hypothèse initiale : le risque de prédation favorise davantage la stratégie biparentale, ne permettant donc pas d'expliquer ce polymorphisme par l'existence d'un compromis entre les deux stratégies. Le troisième chapitre a pour sa part souligné un deuxième mécanisme permettant la mise en place d'un polymorphisme de stratégies, associé aux interactions entre proie et prédateurs (Allen, 1988). Le polymorphisme de stratégies obtenu dans ce modèle résulte des interactions fréquence-dépendantes des proies et des prédateurs présents dans l'environnement. Cette cause est fréquemment évoquée pour expliquer l'existence de polymorphisme de stratégies (Ayala and Campbell, 1974; Fitzpatrick et al., 2007). Enfin, le deuxième chapitre de cette thèse nous a également permis de mettre en évidence une stratégie optimale faisant intervenir un polymorphisme de comportements. Dans notre cas, si les conditions environnementales fixées sont trop rudes, les oiseaux ont intérêt d'alterner des phases de *recesses* courts suivies d'un *recess* long. Or ce polymorphisme est obtenu en considérant un environnement parfaitement stable. Ce dernier résultat démontre qu'il n'est pas nécessaire de faire appel à des fluctuations de l'environnement

ou à des interactions fréquence-dépendante entre individus pour permettre l'émergence d'un polymorphisme de comportements.

### 3.6 Comment s'appuyer sur un cadre biologique restreint peut permettre d'ouvrir des questionnements plus larges

En définitive, la contrainte d'une problématique écologique spécifique a de mon point de vue été libératrice. En se plaçant dans un cadre biologie restreint, celui de l'évolution des soins parentaux chez les limicoles arctiques, nous nous sommes focalisés sur des problèmes bien délimités. Cela nous a forcé à réfléchir à des problématiques biologiques concrètes, et donc à développer des modèles théoriques qui soient ancrés dans la biologie et non pas de pures abstractions éloignées de la réalité biologique (Grimm, 1994). En prenant le temps de réfléchir longuement sur ces modèles et de bien les comprendre, il est progressivement devenu évident qu'ils permettaient également de tirer des conclusions plus larges. Il me semble que cette manière de pensée s'est affinée au fur et à mesure de l'avancée de ma thèse. Cela s'est mis en place confusément pour le premier modèle, puis progressivement j'ai mieux compris comment penser une approche plus générale à partir de mes conclusions. Si j'ai pu développer cette manière de faire, c'est avant tout car j'ai eu le loisir de m'appropriier les questions que j'ai étudiées. Cela résulte de deux points essentiels à mes yeux. Le premier est la chance que j'ai eue de pouvoir aller sur le terrain observer les oiseaux dans leur milieu et participer aux suivis de longs termes reposant sur des protocoles standardisés, tout en étant accompagné de scientifiques experts de ces écosystèmes. Ces missions m'ont permis de mieux comprendre le système biologique sur lequel je travaillais, à la fois grâce à l'expérience

## DISCUSSION GENERALE

sensible du terrain et aux discussions nombreuses et passionnantes que j'ai pu avoir avec les chercheuses et les chercheurs qui m'ont fait découvrir le milieu arctique. Cela m'a été essentiel afin de réellement comprendre le système biologique sur lequel j'ai travaillé. Le second point est la liberté que m'ont laissée mes directeurs de thèse tout au long de ses trois ans. Liberté à la fois dans les échanges que j'ai eus avec eux, dans l'autonomie et la confiance qui m'ont été offerte pour avancer de mon côté, et dans les problématiques que j'ai souhaitées ou non aborder. La combinaison d'avoir été immergé dans mon modèle d'étude lors des missions sur le terrain tout en me laissant une très grande liberté pour construire ma thèse m'ont offert la possibilité de m'approprier véritablement mon sujet, et ainsi d'être capable de comprendre comment les conclusions tirées sur les stratégies des limicoles pouvaient être étirées pour également mieux appréhender des questionnements plus larges.

### **4. Quelle est la place d'un théoricien au sein d'un projet centré sur une approche expérimentale ou de terrain ?**

Si cette thèse a pu avoir lieu, c'est notamment grâce au travail mené autour du cercle arctique par les différents membres de l'*Interaction Working Group*, et évidemment grâce aux différents membres du projet ANR PACS qui se sont impliquées dans la recherche de financement et qui ont fait vivre le projet au cours des quatre dernières années. L'idée était que j'apporte un éclairage théorique sur les problématiques liées aux soins parentaux des limicoles arctiques, en collaborant avec des écologues ayant plutôt une approche expérimentale et de terrain. Ces deux approches se reflètent au travers de mes

deux directeurs de thèse. Dans leurs travaux de recherche respectifs, FX Dechaume-Moncharmont a davantage adopté une approche théorique, tandis que Jérôme Moreau a lui davantage adopté une approche expérimentale. Par leur complémentarité, ils m'ont grandement aidé à ancrer ma thèse dans l'écologie des limicoles arctiques, tout en m'offrant la possibilité d'ouvrir des perspectives au-delà de ce contexte spécifique. Par ailleurs, nous avons également cherché à faire vivre les échanges entre les différents membres du projets ANR PACS répartis à travers la France en mettant place un Journal Club que j'ai animé de mon mieux. Il nous a permis d'échanger régulièrement, environ une fois par mois, afin de discuter de nos avancées respectives ou bien de présenter des articles scientifiques pertinents pour nos questions. Cela a été essentiel pour moi, à la fois pour régulièrement confronter les approches théoriques et de terrain, mais aussi afin de maintenir un lien humain régulier avec les uns et les autres.

Ma place en tant que théoricien au sein d'un projet principalement orienté sur des approches expérimentales et de terrain n'était pas nécessairement évidente au premier abord. J'aurais pu faire le choix de partir plutôt sur un sujet de thèse fondamentalement théorique. Après ces trois ans de thèse, je suis cependant convaincu que mon choix a été le bon. Un projet purement théorique aurait sans nul doute été intéressant et stimulant pour moi, mais je pense que devoir trouver ma place au milieu d'un projet plus concret biologiquement m'a fait davantage progresser. Dans la section suivante, je vais tâcher de présenter le rôle qui incombe selon moi à un théoricien au sein d'un projet centré sur des approches expérimentales ou de terrain, et en quoi cela me paraît profitable pour l'ensemble des membres du projet en question.

### 4.1 Les apports d'un théoricien à un projet centré sur une approche expérimentale ou de terrain

Bien qu'initialement sensibilisé à l'aspect naturaliste de mon sujet de thèse, je suis malgré tout arrivé avec une certaine naïveté sur les questions traitées au cœur du projet ANR PACS. La naïveté d'un théoricien qui découvre son nouveau sujet biologique peut se révéler être un atout dans le sens où cela le force à devoir poser des questions afin de mieux comprendre ce que font les uns et les autres (Schwartz, 2008). Même s'il ne me semble pas que ce n'ait été le cas lors de ma thèse, il me semble que cela peut parfois mener à faire émerger des questions nouvelles, négligées auparavant car paraissant évidentes avant qu'on ne soit confronté à les expliquer pour de bon. Par ailleurs, un théoricien arrive également dans un projet en apportant sa propre culture scientifique, potentiellement éloignée des nouvelles problématiques auxquelles il va être confronté. Cela peut offrir de nouvelles perspectives pour penser les questions biologiques abordées, en découvrant les choses sous un angle différent issu d'un pan de la littérature en biologie théorique. Enfin, le travail théorique offre la possibilité de généraliser un problème et de souligner l'existence de mécanismes similaires dans des situations parfois très éloignées. En conceptualisant une question biologique spécifique, il devient parfois possible de réaliser que celle-ci s'intègre dans une problématique plus large déjà explorée théoriquement, offrant alors une meilleure compréhension des mécanismes mis en œuvre.

À travers ses propres compétences, et avec l'appui des différents membres du projet, un théoricien va pouvoir aider à conceptualiser les problématiques abordées

expérimentalement. Parmi les différents rôles qu'on peut envisager pour un théoricien (Shaw et al., 2024), je peux notamment illustrer trois d'entre eux à travers le travail effectué au cours de ma thèse. Un théoricien permet par exemple de tester des hypothèses qui ne seraient pas aisément vérifiables par l'expérience (Servedio, 2020; Servedio et al., 2014; Shaw et al., 2024) : c'est le rôle du « *Semantician* » (Shaw et al., 2024). C'est ce qui s'est produit dans le cas de mon premier chapitre. L'extension de l'hypothèse de Skutch semblait valable, mais concevoir une expérience permettant de la vérifier sur le terrain aurait été délicat. Mon apport dans cette situation a été de pouvoir conceptualiser le problème, de telle sorte à pouvoir proposer des prédictions qui ensuite ont pu être confrontées à la réalité. Un théoricien peut également offrir un point de vue complémentaire à une analyse de donnée, permettant parfois de proposer de potentielles hypothèses alternatives (Servedio, 2020; Shaw et al., 2024) : c'est le rôle de l'« *Explainer* » (Shaw et al., 2024). Dans le cas du chapitre 2 par exemple, Léa Etchart avait déjà mis en évidence par l'analyse des suivis à long terme des données de terrain l'existence de deux catégories distinctes de *recesses*, les uns étant courts (environ 10 minutes) et les autres longs (plus de 2 heures) (Etchart et al., 2024). Les hypothèses formulées et testées sur les données existantes ont proposé que ces *recesses* longs ne soient que les symptômes d'un individu en mauvaise condition corporelle, et proche de l'abandon. Pour autant, le modèle que nous avons développé nuance ces hypothèses et propose une explication alternative pour l'existence de cette bimodalité dans la durée des *recesses*. Elle pourrait en effet être la résultante d'une stratégie d'incubation optimale pour le développement des œufs, et non le signe annonciateur d'un futur abandon du nid. Enfin, la présence d'un théoricien dans un projet offre la possibilité de conceptualiser et de clarifier un problème jusque-là non expliqué, ouvrant ainsi par la

## DISCUSSION GENERALE

suite la voie à de nouvelles manipulations (Servedio, 2020; Shaw et al., 2024) : c'est le rôle de l'« *Instigator* » (Shaw et al., 2024). C'est l'exemple du chapitre 3, qui a permis de conceptualiser les questions liées au compromis de visibilité. Celles-ci étaient jusque-là mal comprises et non testées sur le terrain. Le développement d'un modèle théorique sur cette question a permis de placer un cadre conceptuel, à partir duquel il sera désormais possible de formuler des hypothèses avant d'essayer de les tester sur le terrain.

### 4.2 Des approches intrinsèquement différentes mais complémentaires

Il est important de garder en tête que le travail d'un théoricien n'est généralement pas de chercher à reproduire fidèlement les résultats obtenus dans la pratique (Caswell, 1988; Marquet et al., 2014; Servedio et al., 2014). L'objectif d'un modèle est de pouvoir tester des hypothèses, et de mieux comprendre les causes et les conséquences liées à un problème biologique donné (Servedio, 2020). Cela requiert de développer un modèle qui demeure simple, permettant de bien comprendre les liens logiques qui sous-tendent les différents résultats obtenus (Fagerström, 1987; Marquet et al., 2014). En conséquence, il s'éloigne nécessairement de la complexité de la réalité. De plus, un modèle simple limite les risques liés à un trop grand nombre de paramètres. Un grand nombre de paramètres se traduit par un grand nombre de degrés de liberté. Un tel modèle peut alors s'ajuster presque parfaitement à n'importe quel jeu de données, ce qui rend délicat la réalisation d'analyses de sensibilité exhaustives (Mayer et al., 2010). Enfin, un modèle qui décrit de trop près son problème biologique associé perd en intérêt général (Lahire, 2025), ce qui représente pourtant un intérêt majeur du travail de modélisation (Marquet et al., 2014). Au-delà des méthodes utilisées, travail pratique et théorique sont donc fondamentalement différents dans leurs approches. Si cela peut parfois rendre

compliquer de répondre aux attentes de chacun (Haller, 2014), ce sont justement ces différences qui rendent d'autant plus enrichissant de placer en vis-à-vis ces deux approches. Elles se répondent l'une l'autre, et offrent alors sur le sujet d'étude des points de vue complémentaires et non pas simplement redondants (Grainger et al., 2022; Servedio, 2020; Shoemaker et al., 2021).

### 4.3 La nécessité de savoir présenter et transmettre des résultats

#### théoriques de manière didactique

Pouvoir présenter les résultats de travaux théoriques à destination de non-théoriciens (mais également à d'autres théoriciens) n'est pas forcément aisé, les aspects mathématiques ou numériques des méthodes utilisées pouvant rapidement se révéler indigestes (Fawcett and Higginson, 2012; Grainger et al., 2022; Shoemaker et al., 2021). La présence de Jérôme Moreau comme directeur de thèse, peu accoutumé à développer des modèles théoriques, m'a permis de me confronter à ce défi. En réalité, je pense que cela a constitué un atout pour mon travail. Devoir fréquemment lui présenter clairement mes pistes de réflexion, mes avancées ou mes échecs m'a mené en réalité à prendre du recul sur mon travail et à mieux structurer ma pensée. Plus largement, cette contrainte m'a poussé à travailler l'aspect didactique dans la présentation de mes résultats lors des discussions de travail avec l'ensemble des membres du projet ANR PACS. J'ai essayé d'effectuer ce travail sur la communication de mon mieux, et je pense avoir grandement progressé sur ce point tout du long de ma thèse. Cela m'a mené à réaliser un travail important sur l'esthétique et la clarté de mes figures, en tentant de rendre les résultats qu'elles présentent le plus clair possible. Le temps nécessaire pour y parvenir peut se révéler important, mais je reste persuadé que c'est un investissement en temps précieux

## DISCUSSION GENERALE

pour favoriser la transmission de ses résultats. Les communications orales et les supports associés sont un autre point sur lequel j'ai cherché à gagner en clarté, en espérant y être arrivé de mon mieux.

Enfin, il m'a semblé essentiel que les uns et les autres puissent appréhender par eux-mêmes les résultats des modèles développés, afin de pouvoir mieux comprendre les conclusions tirées. Afin d'assurer cela, j'ai sur les conseils de FX Dechaume-Moncharmont appris à utiliser *Shiny*<sup>1</sup>, un outil numérique permettant de concevoir des interfaces interactives. Cela m'a permis de produire dans la mesure du possible des supports interactifs permettant de tester les prédictions du modèle en laissant l'utilisateur jouer lui-même avec les paramètres et ce sans requérir de sa part de compétences particulière en informatique ou en mathématique. De manière inattendue, cet outil s'est révélé également précieux pour mon propre usage, afin de parfois mieux saisir les comportements de mes modèles avant d'aller vers des analyses plus complètes. Pour aller plus loin, il me semble que cela offre un excellent outil en faveur de la reproductibilité des modèles. En effet, bien qu'en apparence non soumis à des problèmes de répliquabilité, il demeure possible de présenter les résultats d'un modèle qui ne représentent en réalité que résultats partiels, en appliquant certains paramètres spécifiquement choisis. Cela peut alors mener à des situations où les conclusions présentées dans l'article peuvent totalement s'effondrer une fois le modèle présenté dans son intégralité (Doyen et al., 2023; Huisman and Weissing, 1999). Il est à noter qu'une tentative récente de *modelRxiv* vise justement à offrir une plateforme permettant

---

<sup>1</sup> <https://tinyurl.com/hideorseek-1>

d'accéder à des interfaces interactives pour les modèles lors de leur publication (Harris et al., 2025), de manière relativement similaire à ce qui est permis par Shiny, mais en systématisant cette méthode.

#### 4.4 L'importance de mon expérience sur le terrain en tant que théoricien

Par ailleurs, je tiens également à souligner l'importance qu'a eu pour moi mon expérience sur le terrain. Au-delà de mon travail théorique, cela m'a permis de m'immerger dans mon projet de thèse de manière plus concrète. Le projet de thèse ne requérait pas nécessairement de collecter des données par moi-même, et l'objectif n'était pas d'analyser les données obtenues lors des missions de terrain. Pouvoir participer à certaines de ces missions m'a cependant offert la possibilité de réellement m'approprier mon modèle biologique d'étude. J'avais beau avoir une culture ornithologique au préalable, celle-ci n'aurait pu en aucun cas remplacer l'expérience que j'ai accumulée sur le terrain en Arctique. Observer les oiseaux dans leur environnement m'a également aidé à formuler plus clairement les problèmes théoriques à la base de mes modèles (Grimm, 1994). En complément de l'aide et des conseils apportés par les experts du domaine présents parmi mes encadrants, le temps passé sur le terrain m'a permis de mieux ancrer dans une réalité biologique les hypothèses sur lesquelles j'ai développé mes modèles. Lors de ces missions, j'ai également pu lier connaissances et amitiés avec les autres membres du projet ANR PACS qui étaient présents. Olivier Gilg, Brigitte Sabard, Thomas Pagnon et Léa Etchart m'ont offert à la fois un cadre chaleureux et scientifiquement rigoureux lors des missions que j'ai réalisées à leurs côtés. Ces semaines de terrain m'ont ainsi permis de tisser des liens avec eux en partageant leur

## DISCUSSION GENERALE

quotidien, ce qui était forcément bien plus compliqué le reste du temps à travers des rencontres ayant essentiellement lieu en visioconférence. À mes yeux, cet aspect humain permis par le travail sur le terrain a joué un rôle essentiel pour la réussite de ma thèse, m'offrant la chance de pouvoir réellement profiter des conseils et de l'expérience des autres membres du projet.

## 5. Quelles suites pour moi après cette thèse ?

### 5.1 Considérer la valeur adaptative des émotions pour la prise de décision

Au-delà de cette thèse, je souhaiterais par la suite poursuivre mes réflexions sur l'évolution des règles de décision. Jusqu'ici, nous nous sommes concentrés sur l'étude de règles de décision en se plaçant dans le cadre conceptuel de la théorie de la décision. Comme précisé en introduction, cette discipline est fondée sur le principe d'une prise de décision rationnelle. Cette rationalité est généralement présumée comme étant indissociable de toute prise de décision optimale. L'ensemble des règles de décisions qui dévient des principes fondamentaux de la rationalité ont donc généralement été considérés comme des biais (Kacelnik, 2006). Ces biais sont en réalité très fréquents, non seulement chez l'humain comme mis en évidence par les travaux des psychologues et des économistes (Ariely, 2010), mais également à travers l'ensemble du règne animal (Zentall, 2015). On pourrait supposer que ces biais ne soient que le sous-produit de l'évolution de la machinerie cognitive, et ne présenterait alors aucun intérêt évolutif (Blanco, 2017). Un point de vue différent peut être de considérer que si ces biais sont

aussi omniprésentes à travers le monde animal, il se peut qu'il s'agisse en réalité d'adaptation (Blanco, 2017; Fawcett et al., 2014). Violer la rationalité d'un point de vue économique pourrait s'avérer rationnel écologiquement, lorsqu'on considère les contraintes écologiques auxquelles font face les individus dans la nature (Fawcett et al., 2014; Kacelnik, 2006).

Plus particulièrement, j'aimerais me pencher sur la question de l'origine évolutive des biais émotionnels (Anderson and Adolphs, 2014; Mendl et al., 2010), un projet que j'avais initié lors de mon stage de M2. S'il était initialement considéré que les émotions existaient uniquement chez l'être humain, leur ubiquité à travers le monde animal est désormais solidement démontrée (Anderson and Adolphs, 2014; Lagisz et al., 2020). Les émotions négatives comme la peur ont déjà fait l'objet de plusieurs travaux empiriques et théoriques (Brown et al., 1999; Clinchy et al., 2013; Mobbs et al., 2020). En plus d'être relativement aisée à détecter chez les animaux, la peur peut par ailleurs présenter des intérêts adaptatifs dans divers contextes écologiques. À l'image du principe du détecteur de fumée, il peut être préférable de réagir de manière excessive à une fausse alerte plutôt que de ne pas réagir en présence réelle d'un prédateur (Mobbs et al., 2020; Nesse, 2005). À l'inverse, la valeur adaptative des émotions positive est moins bien compris (Bateson, 2016). Un cadre de pensée pertinent pour aborder cette question est le contexte du choix du partenaire, pour lequel des biais positifs ont déjà été démontrés expérimentalement (Laubu et al., 2019). Mon objectif serait alors de développer un modèle théorique fréquence-dépendant permettant d'étudier si un biais positif peut se révéler prendre part à une stratégie optimale de choix du partenaire. Je m'attends notamment à ce que cela puisse être intéressant lorsque la saison de reproduction est limitée dans le temps :

## DISCUSSION GENERALE

surestimer la qualité de son propre partenaire permettraient de ne pas changer indéfiniment, et donc de ne pas prendre le risque de ne pas avoir saisi d'opportunité de reproduction une fois la saison terminée (Gigerenzer and Todd, 1999; Miller and Todd, 1998; Todd, 1997).

### 5.2 Collaboration interdisciplinaires et définitions des concepts

L'image qu'on peut avoir d'une théoricienne ou d'un théoricien est celle d'une personne travaillant de manière indépendante, avec pour seule compagnie son tableau noir ou son ordinateur. Pour autant, il me semble que comme pour toute autre chercheuse ou chercheur, ce sont avant tout les échanges et les discussions qui le stimulent et qui nourrissent son travail. En particulier, ce sont les fréquentes discussions deux à deux qui me paraissent importantes (Yanai and Lercher, 2024). Au cours de ma thèse, j'ai eu la chance de pouvoir régulièrement discuter longuement avec mon directeur de thèse FX Dechaume-Moncharmont, pour s'exposer nos idées respectives, pointer du doigts leurs incohérences, et tenter d'y répondre. Ces temps échanges ont été parfois tout à fait aléatoires dans les cheminements qu'ils ont pris, mais ils nous ont offert un espace de réflexion et de créativité qui a beaucoup compté pour moi. Par la suite, je tiens tout particulièrement à conserver des espaces de discussions similaires, qui je pense sont une part essentielle du plaisir que je trouve dans la recherche.

J'aimerais également par la suite développer des projets en interactions avec des chercheuses et chercheurs issus de domaines différents du mien, afin de pouvoir confronter mon point de vue à d'autres angles de vues originaux. J'ai déjà cherché à faire

cela dans la mesure du possible au cours de ma thèse. J'ai notamment régulièrement échangé avec Corentin Morvan, un ami en thèse de virologie, à propos de nos travaux de thèse respectifs. De même, j'ai pu participer à l'école de recherche de la Chaire Modélisation Mathématique et Biodiversité (MMB), qui vise à faire se rencontrer et collaborer des chercheurs en mathématiques appliquées et en écologie.

Interagir avec des chercheuses et chercheurs issus de domaines aussi différents impose nécessairement de clarifier le vocabulaire utilisé. Cela permet parfois de réaliser que certains termes très utilisés conservent en réalité un sens ambigu. Au fur et à mesure de ma thèse, j'ai compris à quel point définir précisément les concepts que l'on utilise était important (Colyvan et al., 2009; Loehle, 1988). Cela m'a poussé à réfléchir sur le sens que je mettais derrière des termes que j'invoquais fréquemment, et à m'intéresser à la philosophie de la biologie pour répondre à mes interrogations. J'ai notamment eu l'occasion de réfléchir longuement au sens mis derrière le terme stochasticité (Kenny, 2023; Lenormand et al., 2009; van Heyningen, 2024; von Collani, 2004b), que l'on rencontre fréquemment en biologie en général, et en écologie en particulier. En dépit de son ubiquité dans la littérature, le concept de stochasticité demeure ambigu (Zernicka-Goetz and Huang, 2010). Cela fut encore plus frappantes lors de discussions avec des chercheuses et chercheurs physiciens, pour qui le terme n'avait de sens qu'en physique quantique (Zaslavsky, 1981). D'une manière générale, je suis intéressé par ces débats, qui m'aide à clarifier ma pensée et la logique de mes raisonnements, et je pense donc chercher à prolonger ces réflexions à la suite de ma thèse.

### 5.3 Pourquoi avoir choisi la recherche ? Et pourquoi y continuer ?

Pourquoi je me suis lancé dans la recherche ? C'est une bonne question, à laquelle il m'a demandé du temps avant de répondre. J'y suis arrivé en apparence un peu par hasard, au détour d'un parcours qui m'a fait naviguer entre mathématiques et biologie, désir de devenir vétérinaire pour finalement me diriger vers l'école normale supérieure de Lyon, et incertitude entre un futur dédié l'enseignement à la suite du concours de l'agrégation ou bien plutôt à la recherche académique après ma thèse. Avec le recul désormais, je réalise que c'est principalement mon désir de mieux comprendre le monde qui m'entoure qui m'a aiguillé tout du long de ce parcours. Si j'ai réellement apprécié ces trois dernières années de thèse, c'est en réalité pour des raisons finalement purement égoïstes, afin de satisfaire ma curiosité personnelle. Je ne peux pas affirmer que je m'imagine un futur en recherche dans le but d'améliorer nos conditions de vie. Je n'ai pas en tête un noble objectif qui me donnerait l'illusion que ma recherche pourrait être utile pour lutter contre les changements globaux qui menacent notre avenir (un objectif qui d'ailleurs semble illusoire quand on réalise que l'accumulation de connaissances sur le sujet ne se traduit pas par un renforcement de l'engagement des écologues eux-mêmes (Dupont et al., 2024)). Finalement, il me semble que chercher des réponses aux questions que je me pose à travers mes travaux de recherche est une part essentielle de mon épanouissement personnel, au même titre que me plonger dans une fiction ou admirer un paysage de montagne. C'est pourquoi j'envisage de poursuivre dans cette voie, où je pense pouvoir m'épanouir.

Ce point de vue sur ce que représente la recherche pour moi a néanmoins deux conséquences majeures sur la manière dont je me projette pour la suite. La première est

que je ne me place pas dans un objectif de performance en termes de publication scientifique. Là n'est pas pour moi le cœur de ce qui me motive à faire de la recherche. Publier mes travaux est un moyen de faire connaître à d'autres mon point de vue sur certaines questions, en ayant en tête que cela peut peut-être par la suite déboucher sur des échanges intéressants. De plus, mes travaux de recherche étant jusque-là effectués dans le cadre d'un travail de fonctionnaire, il est de mon devoir de rendre compte publiquement de mes résultats. Cependant, il me semble que comprendre le sens profond des choses est antinomique avec un objectif de productivité, qui vise avant tout à produire en quantité plutôt qu'en qualité. C'est pourtant cette productivité scientifique qui est généralement mise en avant dans le système scientifique actuel. Ainsi, s'il s'avère que ma productivité scientifique n'est pas suffisante pour me permettre de poursuivre ma carrière en recherche, je n'éprouverai aucune difficulté ni regret à l'accepter et à sortir du système de ma recherche pour me diriger vers l'enseignement. Je ne dis pas que je n'aurai plus aucune activité de recherche dans ce cas, mais que si j'en poursuis une elle sera uniquement destinée à satisfaire ma propre curiosité, sans aucune contrainte de publication.

Assumer pleinement cet aspect égoïste dans mon travail de chercheur me mène à une seconde conclusion. Je ressens le besoin d'être utile pour les autres à travers mon métier. Cette conviction personnelle est renforcée par le soutien matériel et financier que j'ai eu la chance de recevoir de la part de l'état en ayant été logé à l'internat durant mes années de classes préparatoires et ayant eu le statut d'étudiant salarié durant mes études à l'ENS de Lyon. Je ne me vois donc pas être uniquement concentré sur un travail de recherche. C'est dans cette optique là que j'ai passé le concours de l'agrégation en sciences de la

## DISCUSSION GENERALE

vie et de la terre. Il me semble qu'enseigner la biologie comme la géologie est une voie possible pour ouvrir les élèves au monde qui les entoure. Cela me paraît d'autant plus important dans le contexte de changements globaux. J'ai l'espoir que faire découvrir et aimer les sciences naturelles à des élèves initialement peu intéressés puisse leur faire ressentir qu'ils sont partie intégrante de la biodiversité. A mon sens, cette approche ne peut se faire uniquement par le savoir rationnel, et il est important également de toucher les émotions des gens. C'est pourquoi je tiens à m'investir dans la médiation scientifique, comme j'ai pu le faire au cours de ma thèse. En conséquence, si j'envisage effectivement de poursuivre ma route dans le monde de la recherche, ce n'est qu'à la condition de pouvoir conserver un équilibre avec ces tâches d'enseignement et de médiation scientifique.



## Bibliographie

- Aben, J., Pellikka, P., Travis, J.M.J., 2018. A call for viewshed ecology: advancing our understanding of the ecology of information through viewshed analysis. *Methods Ecol. Evol.* 9, 624–633. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12902>
- Acerenza, L., 2016. Constraints, Trade-offs and the Currency of Fitness. *J. Mol. Evol.* 82, 117–127. <https://doi.org/10.1007/s00239-016-9730-3>
- Adams, D.C., Currie, P.O., Knapp, B.W., Mauney, T., Richardson, D., 1987. An automated range-animal data acquisition system. *J. Range Manag.* 40, 256. <https://doi.org/10.2307/3899091>
- Aframian, N., Omer Bendori, S., Kabel, S., Guler, P., Stokar-Avihail, A., Manor, E., Msaeed, K., Lipsman, V., Grinberg, I., Mahagna, A., Eldar, A., 2022. Dormant phages communicate via arbitrium to control exit from lysogeny. *Nat. Microbiol.* 7, 145–153. <https://doi.org/10.1038/s41564-021-01008-5>
- Aguiar, I.R. de, Vianna, V.R., Dias, R.I., 2022. Nest density, egg conspicuity, vegetation structure and seasonality affect artificial nest predation in the Brazilian Cerrado. *J. Trop. Ecol.* 38, 362–369. <https://doi.org/10.1017/S0266467422000268>
- Ahloy-Dallaire, J., Klein, J.D., Davis, J.K., Garner, J.P., 2019. Automated monitoring of mouse feeding and body weight for continuous health assessment. *Lab. Anim.* 53, 342–351. <https://doi.org/10.1177/0023677218797974>
- Alan MacMasters, 2025. . Wikipédia.
- Aleklett, K., Boddy, L., 2021. Fungal behaviour: a new frontier in behavioural ecology. *Trends Ecol. Evol.* 36, 787–796. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.05.006>
- Alerstam, T., Hedenström, A., Åkesson, S., 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103, 247–260. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>
- Allen, J.A., 1988. Frequency-dependent selection by predators. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 319, 485–503. <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0061>
- Alleva, L., 2006. Taking time to savour the rewards of slow science. *Nature* 443, 271–271. <https://doi.org/10.1038/443271e>
- Alonso-Alvarez, C., Velando, A., 2012. Benefits and costs of parental care, in: Kölliker, M., Royle, N.J., Smiseth, P.T. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199692576.003.0003>
- Alpern, S., Fokkink, R., Gal, S., Timmer, M., 2013. On search games that include ambush. *SIAM J. Control Optim.* 51, 4544–4556. <https://doi.org/10.1137/110845665>
- Altmann, S.A., 1956. Avian mobbing behavior and predator recognition. *The Condor* 58, 241–253. <https://doi.org/10.2307/1364703>
- Amado, A., Campos, P.R.A., 2019. Ecological specialization under multidimensional trade-offs. *Evol. Ecol.* 33, 769–789. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-10013-4>
- Andersen, R., Gaillard, J.-M., Linnell, J.D.C., Duncan, P., 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *J. Anim. Ecol.* 69, 672–682. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00425.x>

- Anderson, D.J., Adolphs, R., 2014. A framework for studying emotions across species. *Cell* 157, 187–200. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.03.003>
- Ariely, D., 2010. Predictably irrational: The hidden forces that shape our decisions. *J. Behav. Decis. Mak.* 23, 330–331. <https://doi.org/10.1002/bdm.673>
- Audet, A.M., Robbins, C.B., Larivière, S., 2002. Alopex lagopus. *Mamm. Species* 2002, 1–10. [https://doi.org/10.1644/1545-1410\(2002\)713%253C0001:AL%253E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1410(2002)713%253C0001:AL%253E2.0.CO;2)
- Austad, S.N., Hoffman, J.M., 2018. Is antagonistic pleiotropy ubiquitous in aging biology? *Evol. Med. Public Health* 2018, 287–294. <https://doi.org/10.1093/emph/eoy033>
- Austin, S.H., Robinson, W.D., Ellis, V.A., Rodden Robinson, T., Ricklefs, R.E., 2019. Nest attendance by tropical and temperate passerine birds: Same constancy, different strategy. *Ecol. Evol.* 9, 13555–13566. <https://doi.org/10.1002/ece3.5812>
- Ayala, F.J., Campbell, C.A., 1974. Frequency-dependent selection. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 5, 115–138. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000555>
- Baaden, M., Delalande, O., Ferey, N., Pasquali, S., Waldispühl, J., Taly, A., 2018. Ten simple rules to create a serious game, illustrated with examples from structural biology. *PLOS Comput. Biol.* 14, e1005955. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005955>
- Badyaev, A.V., Uller, T., 2009. Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 1169–1177. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0302>
- Bailey, S., Isogai, Y., 2022. Parenting as a model for behavioural switches. *Curr. Opin. Neurobiol.* 73, 102543. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2022.102543>
- Baker, R.R., Parker, G.A., 1979. The evolution of bird coloration. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 287, 63–130. <https://doi.org/10.1098/rstb.1979.0053>
- Barber, I., 2013. The Evolutionary Ecology of Nest Construction: Insight from Recent Fish Studies. *Avian Biol. Res.* 6, 83–98. <https://doi.org/10.3184/175815513X13609538379947>
- Bassano, B., von Hardenberg, A., Pelletier, F., Gobbi, G., 2003. A method to weigh free-ranging ungulates without handling. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 31, 1205–1209.
- Bateson, M., 2016. Optimistic and pessimistic biases: a primer for behavioural ecologists. *Curr. Opin. Behav. Sci., Behavioral ecology* 12, 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.09.013>
- Baudelaire, C., 1973. *Correspondance*, Bibliothèque de la Pléiade. Gallimard, Paris.
- Beauchamp, G., 2015a. Visual obstruction and vigilance: a natural experiment. *J. Avian Biol.* 46, 476–481. <https://doi.org/10.1111/jav.00612>
- Beauchamp, G., 2015b. *Animal vigilance: monitoring predators and competitors*. Academic Press.
- Beauchamp, G., 2015c. Vigilance, alarm calling, pursuit deterrence, and predation inspection, in: Blumstein, D.T., Cooper, J., William E. (Eds.), *Escaping From Predators: An Integrative View of Escape Decisions*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 265–286. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107447189.011>
- Bell, W.J., 1990. Central place foraging, in: *Searching Behaviour*. Springer, Dordrecht, pp. 171–187. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-3098-1\\_12](https://doi.org/10.1007/978-94-011-3098-1_12)
- Berardo, C., Geritz, S., 2021. Coevolution of the reckless prey and the patient predator. *J. Theor. Biol.* 530, 110873. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2021.110873>

## BIBLIOGRAPHIE

- Bergman, T.J., Beehner, J.C., 2023. Information ecology: an integrative framework for studying animal behavior. *Trends Ecol. Evol.* 38, 1041–1050. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.05.017>
- Bernays, E.A., 2001. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annu. Rev. Entomol.* 46, 703–727. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.703>
- Bernhardt, J.R., O'Connor, M., Sunday, J.M., Gonzalez, A., 2020. Life in fluctuating environments. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 375, 20190454. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0454>
- Best, A., White, A., Boots, M., 2008. Maintenance of host variation in tolerance to pathogens and parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 20786–20791. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809558105>
- Blanchard, P., Fritz, H., 2007. Induced or routine vigilance while foraging. *Oikos* 116, 1603–1608. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15799.x>
- Blanchard, P., Lauzeral, C., Chamailé-Jammes, S., Yoccoz, N.G., Pontier, D., 2016. Analyzing the proximity to cover in a landscape of fear: a new approach applied to fine-scale habitat use by rabbits facing feral cat predation on Kerguelen archipelago. *PeerJ* 4, e1769. <https://doi.org/10.7717/peerj.1769>
- Blanco, F., 2017. Cognitive Bias, in: *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham, pp. 1–7. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6\\_1244-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_1244-1)
- Blank, D.A., Ruckstuhl, K., Yang, W., 2015. Antipredator strategy of female goitered gazelles (*Gazella subgutturosa* Guld., 1780) with hiding fawn. *Behav. Processes* 119, 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.07.013>
- Blomqvist, S., Holmgren, N., Ekesson, S., Hedenström, A., Pettersson, J., 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern sweden. *Oecologia* 133, 146–158.
- Bolduc, J.-S., 2012. Behavioural ecology's ethological roots. *Stud. Hist. Philos. Sci. Part C Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci., Centre and Periphery in the Eighteenth-Century Habsburg "Medical Empire"* 43, 674–683. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2012.02.003>
- Bonneh, Y., Tuval, A., Ben-Shitrit, I., Goffer, L., Cohen, Y., 2024. Automated, stress-free, and precise measurement of songbird weight in neuroscience experiments. <https://doi.org/10.1101/2024.10.05.616794>
- Borgmann, K.L., Conway, C.J., 2015. The nest-concealment hypothesis: new insights from a comparative analysis. *Wilson J. Ornithol.* 127, 646–660.
- Borowik, O.A., McLennan, D.A., 1999. Phylogenetic Patterns of Parental Care in Calidridine Sandpipers. *The Auk* 116, 1107–1117. <https://doi.org/10.2307/4089689>
- Bossaerts, P., Murawski, C., 2015. From behavioural economics to neuroeconomics to decision neuroscience: the ascent of biology in research on human decision making. *Curr. Opin. Behav. Sci., Neuroeconomics* 5, 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.07.001>
- Boucaud, I.C.A., Mariette, M.M., Villain, A.S., Vignal, C., 2016. Vocal negotiation over parental care? Acoustic communication at the nest predicts partners' incubation share. *Biol. J. Linn. Soc.* 117, 322–336. <https://doi.org/10.1111/bij.12705>
- Boyd, I.L., 1997. The behavioural and physiological ecology of diving. *Trends Ecol. Evol.* 12, 213–217. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01054-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01054-9)

- Bravo, C., Sarasa, M., Bretagnolle, V., Pays, O., 2022. Detectability and predator strategy affect egg depredation rates: Implications for mitigating nest depredation in farmlands. *Sci. Total Environ.* 829, 154558.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154558>
- Brommer, J., Kokko, H., Pietiäinen, H., 2000. Reproductive effort and reproductive values in periodic environments. *Am. Nat.* 155, 454–472.  
<https://doi.org/10.1086/303335>
- Broom, M., 2013. Interactions between searching predators and hidden prey, in: Alpern, S., Fokink, R., Gašieniec, L., Lindelauf, R., Subrahmanian, V.S. (Eds.), *Search Theory: A Game Theoretic Perspective*. Springer, New York, NY, pp. 233–248.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6825-7\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6825-7_15)
- Broom, M., Ruxton, G.D., 2005. You can run—or you can hide: optimal strategies for cryptic prey against pursuit predators. *Behav. Ecol.* 16, 534–540.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/ari024>
- Brown, J.S., Laundré, J.W., Gurung, M., 1999. The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions. *J. Mammal.* 80, 385–399.  
<https://doi.org/10.2307/1383287>
- Brown, J.S., Vincent, T.L., 1987. Predator-prey coevolution as an evolutionary game, in: Cohen, Y. (Ed.), *Applications of Control Theory in Ecology: Proceedings of the Symposium on Optimal Control Theory Held at the State University of New York, Syracuse, New York, August 10–16, 1986*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 83–101. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-46616-8\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-642-46616-8_5)
- Bueno-Enciso, J., Barrientos, R., Ferrer, E.S., Sanz, J.J., 2017. Do extended incubation recesses carry fitness costs in two cavity-nesting birds? *J. Field Ornithol.* 88, 146–155. <https://doi.org/10.1111/jfo.12194>
- Bulla, M., Muck, C., Tritscher, D., Kempnaers, B., 2022. Nest reliefs in a cryptically incubating shorebird are quick, but vocal. *Ibis* 164, 1013–1034.  
<https://doi.org/10.1111/ibi.13069>
- Bulla, M., Prüter, H., Vitnerová, H., Tijssen, W., Sládeček, M., Alves, J.A., Gilg, O., Kempnaers, B., 2017. Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Sci. Rep.* 7, 12851.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-13005-y>
- Bulla, M., Stich, E., Valcu, M., Kempnaers, B., 2015. Off-nest behaviour in a biparentally incubating shorebird varies with sex, time of day and weather. *Ibis* 157, 575–589.  
<https://doi.org/10.1111/ibi.12276>
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A.M., Dondua, A.G., Kosztolányi, A., Rutten, A.L., Helm, B., Sandercock, B.K., Casler, B., Ens, B.J., Spiegel, C.S., Hassell, C.J., Küpper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D.B., Payer, D.C., Loktionov, E.Y., Nol, E., Kwon, E., Smith, F., Gates, H.R., Vitnerová, H., Prüter, H., Johnson, J.A., St Clair, J.J.H., Lamarre, J.-F., Rausch, J., Reneerkens, J., Conklin, J.R., Burger, J., Liebezeit, J., Bêty, J., Coleman, J.T., Figuerola, J., Hooijmeijer, J.C.E.W., Alves, J.A., Smith, J.A.M., Weidinger, K., Koivula, K., Gosbell, K., Exo, K.-M., Niles, L., Koloski, L., McKinnon, L., Praus, L., Klaassen, M., Giroux, M.-A., Sládeček, M., Boldenow, M.L., Goldstein, M.I., Šálek, M., Senner, N., Rönkä, N., Lecomte, N., Gilg, O., Vincze, O., Johnson, O.W., Smith, P.A., Woodard, P.F., Tomkovich, P.S., Battley, P.F., Bentzen, R., Lanctot, R.B., Porter, R., Saalfeld, S.T., Freeman, S., Brown, S.C., Yezerinac, S., Székely, T., Montalvo, T., Piersma, T., Loverti, V., Pakanen, V.-M.,

## BIBLIOGRAPHIE

- Tijssen, W., Kempnaers, B., 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature* 540, 109–113.  
<https://doi.org/10.1038/nature20563>
- Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A.L., Kempnaers, B., 2019. Temporary Mate Removal During Incubation Leads to Variable Compensation in a Biparental Shorebird. *Front. Ecol. Evol.* 7.
- Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A.L., Kempnaers, B., 2014. Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? *Behav. Ecol.* 25, 152–164. <https://doi.org/10.1093/beheco/art098>
- Camp, M.J., Rachlow, J.L., Woods, B.A., Johnson, T.R., Shipley, L.A., 2013. Examining functional components of cover: the relationship between concealment and visibility in shrub-steppe habitat. *Ecosphere* 4, art19.  
<https://doi.org/10.1890/ES12-00114.1>
- Camp, M.J., Rachlow, J.L., Woods, B.A., Johnson, T.R., Shipley, L.A., 2012. When to run and when to hide: the influence of concealment, visibility, and proximity to refugia on perceptions of risk. *Ethology* 118, 1010–1017.  
<https://doi.org/10.1111/eth.12000>
- Caraco, T., 1979a. Time budgeting and group size: a theory. *Ecology* 60, 611–617.  
<https://doi.org/10.2307/1936081>
- Caraco, T., 1979b. Time budgeting and group size: a test of theory. *Ecology* 60, 618–627.  
<https://doi.org/10.2307/1936082>
- Caro, T., 2017. Wallace on Coloration: Contemporary Perspective and Unresolved Insights. *Trends Ecol. Evol.* 32, 23–30. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.10.003>
- Carpenter, B.G., Sieving, K.E., Li, T.M.T., Shields, R., Pittman, H.T., Sylvania, A., 2023. Effects of Hen Wild Turkey (*Meleagris gallopavo*) Incubation Recess Behavior on Survival and Nest Survival in Florida. *Southeast. Nat.* 22, 402–418.  
<https://doi.org/10.1656/058.022.0313>
- Carpenter, F.L., Paton, D.C., Hixon, M.A., 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 80, 7259–7263.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.80.23.7259>
- Carval, D., Ferriere, R., 2010. A unified model for the coevolution of resistance, tolerance, and virulence. *Evolution* 64, 2988–3009.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01035.x>
- Cash-Padgett, T., Hayden, B., 2020. Behavioural variability contributes to over-staying in patchy foraging. *Biol. Lett.* 16, 20190915. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0915>
- Caswell, H., 1988. Theory and models in ecology: A different perspective. *Ecol. Model.* 43, 33–44. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(88\)90071-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(88)90071-3)
- Cestari, C. [UNESP, 2012. Sexual differences in parental feeding effort during the nestling period of the White-headed Marsh-Tyrant (*Arundinicola leucocephala*). *Ornitol. Neotropical* 261.
- Chalfoun, A.D., Martin, T.E., 2010. Parental Investment Decisions in Response to Ambient Nest-Predation Risk Versus Actual Predation on the Prior Nest. *The Condor* 112, 701–710. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.090242>
- Chittka, L., Dyer, A.G., Bock, F., Dornhaus, A., 2003. Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature* 424, 388–388. <https://doi.org/10.1038/424388a>

- Chittka, L., Skorupski, P., Raine, N.E., 2009. Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends Ecol. Evol.* 24, 400–407.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010>
- Clinchy, M., Sheriff, M.J., Zanette, L.Y., 2013. Predator-induced stress and the ecology of fear. *Funct. Ecol.* 27, 56–65. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12007>
- Clutton-Brock, T.H., 1991. The evolution of parental care, *Monographs in behavior and ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Cockburn, A., 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Cockle, K.L., Bodrati, A., 2017. Divergence in nest placement and parental care of Neotropical foliage-gleaners and treehunters (Furnariidae: Philydorini). *J. Field Ornithol.* 88, 336–348. <https://doi.org/10.1111/jfo.12227>
- Colyvan, M., Linqvist, S., Grey, W., Griffiths, P.E., Odenbaugh, J., Possingham, H.P., 2009. Philosophical issues in ecology: recent trends and future directions. *Ecol. Soc.* 14.
- Conway, C.J., Martin, T.E., 2000a. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54, 670–685.  
[https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2000\)054%255B0670:EOPIBI%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2000)054%255B0670:EOPIBI%255D2.0.CO;2)
- Conway, C.J., Martin, T.E., 2000b. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav. Ecol.* 11, 178–188. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.2.178>
- Cooper, W.E., Blumstein, D.T., 2015. Escaping from predators: an integrative view of escape decisions. Cambridge university press, Cambridge (GB).
- Cox, W.A., Thompson, F.R., Faaborg, J., 2012. Landscape forest cover and edge effects on songbird nest predation vary by nest predator. *Landsc. Ecol.* 27, 659–669.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-012-9711-x>
- Creel, S., Christianson, D., 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends Ecol. Evol.* 23, 194–201.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.004>
- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J.M., Whitfield, D.P., Mellanby, R.J., Norton, D., Waldron, S., 2004. The energetic costs of egg heating constrain incubation attendance but do not determine daily energy expenditure in the pectoral sandpiper. *Behav. Ecol.* 15, 498–507. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh042>
- Criscuolo, F., Gabrielsen, G., Gendner, J., Yvon, L.M., 2000. An automatic weighing system application in a study of the common eider *Somateria mollissima* breeding biology. *Alauda* 59–63.
- Dale, S., Gustavsen, R., Slagsvold, T., 1996. Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39, 31–42. <https://doi.org/10.1007/s002650050264>
- Dall, S.R.X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J.M., Stephens, D.W., 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 20, 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>
- Dall, S.R.X., Schmidt, K.A., Van Gils, J.A., 2010. Biological information in an ecological context. *Oikos* 119, 201–202. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18348.x>
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J., Wagner, R.H., 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487–491.  
<https://doi.org/10.1126/science.1098254>

## BIBLIOGRAPHIE

- Danks, H.V., 2004. Seasonal adaptations in arctic insects. *Integr. Comp. Biol.* 44, 85–94. <https://doi.org/10.1093/icb/44.2.85>
- Danks, H.V., 1999. Life cycles in polar arthropods - flexible or programmed? *Eur. J. Entomol.* 83–102.
- Davis, J.M., Stamps, J.A., 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends Ecol. Evol.* 19, 411–416. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.006>
- de Alcantara Viana, J.V., Vieira, C., Duarte, R.C., Romero, G.Q., 2022. Predator responses to prey camouflage strategies: a meta-analysis. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 289, 20220980. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0980>
- de Mazancourt, C., Dieckmann, U., 2004. Trade-Off Geometries and Frequency-Dependent Selection. *Am. Nat.* 164, 765–778. <https://doi.org/10.1086/424762>
- de Oliveira, V.M., Amado, A., Campos, P.R.A., 2018. The interplay of tradeoffs within the framework of a resource-based modelling. *Ecol. Model.* 384, 249–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.06.026>
- Dechaume-Moncharmont, F.-X., 2024. L'approche évolutionniste du comportement animal, in: Lévy, F., Darmaillacq, A.-S. (Eds.), *Ethologie Animale: Une Approche Biologique Du Comportement*. De Boeck, pp. 281–300.
- Dechaume-Moncharmont, F.-X., 2014. *Stratégies de choix du partenaire : importance des mécanismes et des contraintes (HDR)*.
- Dechaume-Moncharmont, F.-X., Brom, T., Cézilly, F., 2016. Opportunity costs resulting from scramble competition within the choosy sex severely impair mate choosiness. *Anim. Behav.* 114, 249–260. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.019>
- Deeming, D.C., 2023. Nest construction in mammals: a review of the patterns of construction and functional roles. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 378, 20220138. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0138>
- Deeming, D.C., Reynolds, S.J., 2015. *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*, 1st ed. ed. Oxford university press, Oxford (GB).
- Del Giudice, M., Crespi, B.J., 2018. Basic functional trade-offs in cognition: An integrative framework. *Cognition* 179, 56–70. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.06.008>
- Dendi, D., Segniagbeto, G.H., Meek, R., Luiselli, L., 2023. Opportunistic foraging strategy of rainbow lizards at a seaside resort in Togo. *Afr. J. Ecol.* 61, 226–227. <https://doi.org/10.1111/aje.13100>
- Dill, L.M., 1987. Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour. *Can. J. Zool.* 65, 803–811. <https://doi.org/10.1139/z87-128>
- Dimond, S., Lazarus, J., 1974. The problem of vigilance in animal life. *Brain. Behav. Evol.* 9, 60–79. <https://doi.org/10.1159/000123655>
- Dion, N., Hobson, K.A., Larivière, S., 2000. Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *Condor Ornithol. Appl.* 102, 629–634. <https://doi.org/10.1093/condor/102.3.629>
- Donaldson-Matasci, M.C., Bergstrom, C.T., Lachmann, M., 2010. The fitness value of information. *Oikos* 119, 219–230. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17781.x>
- Dorsey, S.S., Catlin, D.H., Ritter, S.J., Wails, C.N., Robinson, S.G., Oliver, K.W., Bellman, H.A., Karpanty, S.M., Fraser, J.D., 2025. The importance of viewshed in nest site

- selection of a ground-nesting shorebird. *PLOS ONE* 20, e0319021.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0319021>
- Doyen, G., Picoche, C., Barraquand, F., 2023. [Re] Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *ReScience J*.
- Du, W.-G., Shine, R., 2015. The behavioural and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. *Biol. Rev.* 90, 19–30. <https://doi.org/10.1111/brv.12089>
- Duan, Y., Edwards, J.S., Dwivedi, Y.K., 2019. Artificial intelligence for decision making in the era of Big Data – evolution, challenges and research agenda. *Int. J. Inf. Manag.* 48, 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.ijinfomgt.2019.01.021>
- DuBose, J., 2024. Serious games in academic research: play to learn. *Public Serv. Q.* 20, 294–299. <https://doi.org/10.1080/15228959.2024.2405701>
- Dukas, R., 2002. Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 357, 1539–1547.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1063>
- Dukas, R., 1999. Costs of memory: ideas and predictions. *J. Theor. Biol.* 197, 41–50.  
<https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0856>
- Dukas, R., Ratcliffe, J.M. (Eds.), 2009. *Cognitive Ecology II*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Dunbar, R.I.M., Korstjens, A.H., Lehmann, J., 2009. Time as an ecological constraint. *Biol. Rev.* 84, 413–429. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00080.x>
- Dupont, L., Jacob, S., Philippe, H., 2024. Scientist engagement and the knowledge–action gap. *Nat. Ecol. Evol.* 1–11.
- Egas, M., Dieckmann, U., Sabelis, M.W., 2004. Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists: the role of trade-off structure. *Am. Nat.* 163, 518–531.  
<https://doi.org/10.1086/382599>
- Eilon, S., 1969. What is a decision? *Manag. Sci.* 16, B172–B189.
- Ekanayake, K.B., Weston, M.A., Nimmo, D.G., Maguire, G.S., Endler, J.A., Küpper, C., 2015. The bright incubate at night: sexual dichromatism and adaptive incubation division in an open-nesting shorebird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20143026.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.3026>
- Eliaz, K., Fershtman, D., Frug, A., 2024. On optimal scheduling. *Am. Econ. J. Microecon.* 16, 475–522. <https://doi.org/10.1257/mic.20230169>
- Engel, N., Végvári, Z., Rice, R., Kubelka, V., Székely, T., 2020. Incubating parents serve as visual cues to predators in Kentish plover (*Charadrius alexandrinus*). *PLOS ONE* 15, e0236489. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236489>
- Erckmann, W.J., 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: an evaluation of hypotheses. *Soc. Behav. Female Vertebr.* 113, 168.
- Etchart, L., 2024. *Stratégies des soins parentaux du becasseau sanderling (Calidris alba)*. Université de Besançon, Besançon, France.
- Etchart, L., Lecomte, N., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Lang, J., Moreau, J., Pagnon, T., Schmidt, N.M., Sittler, B., Bollache, L., Gilg, O., 2025a. Snowmelt and laying date impact the parental care strategy of a high-Arctic shorebird. *Sci. Rep.* 15, 19760. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-02318-y>
- Etchart, L., Lecomte, N., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Lang, J., Pagnon, T., Sittler, B., Teixeira, M., Bollache, L., Gilg, O., 2025b. Extended incubation

## BIBLIOGRAPHIE

- recesses increase before nest abandonment in a high-arctic shorebird. *Oecologia* 207, 92. <https://doi.org/10.1007/s00442-025-05735-y>
- Etchart, L., Lecomte, N., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Lang, J., Pagnon, T., Sittler, B., Teixeira, M., Bollache, L., Gilg, O., 2024. Extended incubation recesses in sanderlings are impacted by temperature and body condition. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 291, 20232264. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2264>
- Evans, M.R., Norris, K.J., Benton, T.G., 2012. Predictive ecology: systems approaches. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367, 163–169. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0191>
- Fagerström, T., 1987. On theory, data and mathematics in ecology. *Oikos* 50, 258–261. <https://doi.org/10.2307/3566010>
- Farahpour, F., Saeedghalati, M., Brauer, V.S., Hoffmann, D., 2018. Trade-off shapes diversity in eco-evolutionary dynamics. *eLife* 7, e36273. <https://doi.org/10.7554/eLife.36273>
- Fawcett, T.W., Fallenstein, B., Higginson, A.D., Houston, A.I., Mallpress, D.E.W., Trimmer, P.C., McNamara, J.M., 2014. The evolution of decision rules in complex environments. *Trends Cogn. Sci.* 18, 153–161. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.12.012>
- Fawcett, T.W., Hamblin, S., Giraldeau, L.-A., 2013. Exposing the behavioral gambit: the evolution of learning and decision rules. *Behav. Ecol.* 24, 2–11.
- Fawcett, T.W., Higginson, A.D., 2012. Heavy use of equations impedes communication among biologists. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 11735–11739. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205259109>
- Ferdy, J.B., David, P., Rousset, F., 2010. Formalisations mathématiques de l'évolution biologique, in: *Biologie Évolutive*. Bruxelles, pp. 1–32.
- Ferrari, M.C.O., Sih, A., Chivers, D.P., 2009. The paradox of risk allocation: a review and prospectus. *Anim. Behav.* 78, 579–585. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.034>
- Finch, C.E., Rose, M.R., 1995. Hormones and the physiological architecture of life history evolution. *Q. Rev. Biol.* 70, 1–52.
- Fischer, E.K., 2023. Form, function, foam: evolutionary ecology of anuran nests and nesting behaviour. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 378, 20220141. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0141>
- Fischer, S., Oberhammer, E., Cunha-Saraiva, F., Gerber, N., Taborsky, B., 2017. Smell or vision? The use of different sensory modalities in predator discrimination. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71, 143. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2371-8>
- Fisher, R.A., 1958. *The genetical theory of natural selection*, 2nd rev. ed. Dover Publications.
- Fitzpatrick, M.J., Feder, E., Rowe, L., Sokolowski, M.B., 2007. Maintaining a behaviour polymorphism by frequency-dependent selection on a single gene. *Nature* 447, 210–212. <https://doi.org/10.1038/nature05764>
- Folstad, I., Karter, A.J., 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139, 603–622. <https://doi.org/10.1086/285346>
- Ford, E.B., 1945. Polymorphism. *Biol. Rev.* 20, 73–88. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1945.tb00315.x>

- Franch-Gras, L., García-Roger, E.M., Serra, M., José Carmona, M., 2017. Adaptation in response to environmental unpredictability. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20170427. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0427>
- Franks, N.R., Dornhaus, A., Fitzsimmons, J.P., Stevens, M., 2003. Speed versus accuracy in collective decision making. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 270, 2457–2463. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2527>
- French, S.S., DeNardo, D.F., Moore, M.C., 2007. Trade-offs between the reproductive and immune systems: facultative responses to resources or obligate responses to reproduction? *Am. Nat.* 170, 79–89. <https://doi.org/10.1086/518569>
- Frith, C.B., Frith, D.W., Jansen, A., 1997. The Nesting Biology of the Chowchilla, *Orthonyx spaldingii* (Orthonychidae). *Emu* 97, 18–30. <https://doi.org/10.1071/mu97002>
- Fryxell, J.M., Crease, T., Illius, A.W., 1999. Population cycles can maintain foraging polymorphism. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 266, 1277–1281. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0775>
- Fu, Y., Dai, B., Wen, L., Chen, B., Dowell, S., Zhang, Z., 2017. Unusual incubation behavior and embryonic tolerance of hypothermia in the Sichuan Partridge (*Arborophila rufipectus*). *J. Ornithol.* 158, 707–715. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1422-7>
- Gal, S., 2011. Search Games, in: *Wiley Encyclopedia of Operations Research and Management Science*. Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470400531.eorms0912>
- Gal, S., Casas, J., 2014. Succession of hide–seek and pursuit–evasion at heterogeneous locations. *J. R. Soc. Interface* 11, 20140062. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0062>
- Garland Jr., T., Downs, C.J., Ives, A.R., 2022. Trade-Offs (and Constraints) in Organismal Biology. *Physiol. Biochem. Zool.* <https://doi.org/10.1086/717897>
- Garland, T., 2014. Trade-offs. *Curr. Biol.* 24, R60–R61. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.11.036>
- Geritz, S.A.H., Kisdi, É., Meszéna, G., Metz, J.A.J., 1998. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evol. Ecol.* 12, 35–57. <https://doi.org/10.1023/A:1006554906681>
- Ghalambor, C.K., Martin, T.E., 2001. Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds. *Science* 292, 494–497. <https://doi.org/10.1126/science.1059379>
- Gibson, R.M., Bachman, G.C., 1992. The costs of female choice in a lekking bird. *Behav. Ecol.* 3, 300–309. <https://doi.org/10.1093/beheco/3.4.300>
- Gigerenzer, G., Gaissmaier, W., 2011. Heuristic decision making. *Annu. Rev. Psychol.* 62, 451–482. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120709-145346>
- Gigerenzer, G., Todd, P.M., 1999. *Simple heuristics that make us smart*, Evolution and cognition. Oxford University Press, New York.
- Gilg, O., Hanski, I., Sittler, B., 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science* 302, 866–868. <https://doi.org/10.1126/science.1087509>
- Gilg, O., Kovacs, K.M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., Ims, R.A., Meltofte, H., Moreau, J., Post, E., Schmidt, N.M., Yannic, G., Bollache, L., 2012. Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1249, 166–190. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06412.x>
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P., Hanski, I., 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic

## BIBLIOGRAPHIE

- Greenland. *Oikos* 113, 193–216. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14125.x>
- Gilg, O., Yoccoz, N.G., 2010. Explaining bird migration. *Science* 327, 276–277. <https://doi.org/10.1126/science.1184964>
- Gochfeld, M., 1984. Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds, in: Burger, J., Olla, B.L. (Eds.), *Shorebirds*. Springer US, Boston, MA, pp. 289–377. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4691-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4691-3_8)
- Gómez-Serrano, M.Á., López-López, P., 2017. Deceiving predators: linking distraction behavior with nest survival in a ground-nesting bird. *Behav. Ecol.* 28, 260–269. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw157>
- Gómez-Serrano, M.Á., López-López, P., 2014. Nest site selection by kentish plover suggests a trade-off between nest-crypsis and predator detection strategies. *PLOS ONE* 9, e107121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107121>
- González-Mariscal, G., Caba, M., Martínez-Gómez, M., Bautista, A., Hudson, R., 2016. Mothers and offspring: The rabbit as a model system in the study of mammalian maternal behavior and sibling interactions. *Horm. Behav., Parental Care* 77, 30–41. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.05.011>
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O.C., Bergkvist, J., 1995. Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *J. Avian Biol.* 26, 305–312. <https://doi.org/10.2307/3677045>
- Graham, R.L., Lawler, E.L., Lenstra, J.K., Kan, A.R., 1979. Optimization and approximation in deterministic sequencing and scheduling: a survey, in: *Annals of Discrete Mathematics*. Elsevier, pp. 287–326.
- Grainger, T.N., Senthilnathan, A., Ke, P.-J., Barbour, M.A., Jones, N.T., DeLong, J.P., Otto, S.P., O'Connor, M.I., Coblenz, K.E., Goel, N., Sakarchi, J., Szojka, M.C., Levine, J.M., Germain, R.M., 2022. An empiricist's guide to using ecological theory. *Am. Nat.* 199, 1–20. <https://doi.org/10.1086/717206>
- Grémillet, D., Dey, R., Wanless, S., Harris, M.P., Regel, J., 1996. Determining food intake by great cormorants and european shags with electronic balances (determinando las características de ingestión de phalacrocorax carbo y P. aristotelis con balanzas electrónicas). *J. Field Ornithol.* 67, 637–648.
- Grieves, L.A., Gilles, M., Cuthill, I.C., Székely, T., MacDougall-Shackleton, E.A., Caspers, B.A., 2022. Olfactory camouflage and communication in birds. *Biol. Rev.* 97, 1193–1209. <https://doi.org/10.1111/brv.12837>
- Grimm, V., 1994. Mathematical models and understanding in ecology. *Ecol. Model., State-of-the-Art in Ecological Modelling proceedings of ISEM's 8th International Conference* 75–76, 641–651. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90056-6](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)90056-6)
- Grocott, D.F.H., 2003. Maps in mind—how animals get home? *J. Navig.* 56, 1–14.
- Gross, K., Pasinelli, G., Kunc, H.P., 2010. Behavioral plasticity allows short-term adjustment to a novel environment. *Am. Nat.* 176, 456–464. <https://doi.org/10.1086/655428>
- Hackett, S.J., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C.K., Braun, E.L., Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A., Han, K.-L., Harshman, J., Huddleston, C.J., Marks, B.D., Miglia, K.J., Moore, W.S., Sheldon, F.H., Steadman, D.W., Witt, C.C., Yuri, T., 2008. A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. *Science* 320, 1763–1768. <https://doi.org/10.1126/science.1157704>

- Haff, T.M., Horn, A.G., Leonard, M.L., Magrath, R.D., 2015. Conspicuous calling near cryptic nests: a review of hypotheses and a field study on white-browed scrubwrens. *J. Avian Biol.* 46, 289–302. <https://doi.org/10.1111/jav.00622>
- Hall, J.R., Cuthill, I.C., Baddeley, R., Shohet, A.J., Scott-Samuel, N.E., 2013. Camouflage, detection and identification of moving targets. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130064. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0064>
- Haller, B.C., 2014. Theoretical and empirical perspectives in ecology and evolution: a survey. *BioScience* 64, 907–916. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu131>
- Halme, P., Komonen, A., Huitu, O., 2012. Solutions to replace quantity with quality in science. *Trends Ecol. Evol.* 27, 586. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.007>
- Hamel, S., Côté, S.D., 2008. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Anim. Behav.* 75, 217–227. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.04.028>
- Harris, K.D., Hadari, G., Greenbaum, G., 2025. modelRxiv: A Platform for the Dissemination and Interactive Display of Models. *Ecol. Lett.* 28, e70042. <https://doi.org/10.1111/ele.70042>
- Harrison, F., Barta, Z., Cuthill, I., Székely, T., 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *J. Evol. Biol.* 22, 1800–1812. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01792.x>
- Harrison, X.A., Blount, J.D., Inger, R., Norris, D.R., Bearhop, S., 2011. Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *J. Anim. Ecol.* 80, 4–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x>
- Haskell, D.G., 1996. Do bright colors at nests incur a cost due to predation? *Evol. Ecol.* 10, 285–288. <https://doi.org/10.1007/BF01237685>
- Hatchwell, B.J., 2009. The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 3217–3227. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0109>
- Hatchwell, B.J., 1999. Investment strategies of breeders in avian cooperative breeding systems. *Am. Nat.* 154, 205–219. <https://doi.org/10.1086/303227>
- Hau, M., Wingfield, J.C., 2011. Hormonally-regulated trade-offs: Evolutionary variability and phenotypic plasticity in testosterone signaling pathways, in: Flatt, T., Heyland, A. (Eds.), *Mechanisms of Life History Evolution: The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199568765.003.0026>
- Hepp, G.R., DuRant, S.E., Hopkins, W.A., 2015. Influence of incubation temperature on offspring phenotype and fitness in birds, in: Deeming, D.C., Reynolds, S.J. (Eds.), *Nests, Eggs, and Incubation*. Oxford University Press Oxford, pp. 171–178. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718666.003.0014>
- Higginson, A.D., Fawcett, T.W., Houston, A.I., 2015. Evolution of a flexible rule for foraging that copes with environmental variation. *Curr. Zool.* 61, 303–312. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.2.303>
- Higginson, A.D., Fawcett, T.W., Houston, A.I., McNamara, J.M., 2018. Trust your gut: using physiological states as a source of information is almost as effective as optimal Bayesian learning. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, 20172411. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2411>

## BIBLIOGRAPHIE

- Higginson, A.D., Fawcett, T.W., Trimmer, P.C., McNamara, J.M., Houston, A.I., 2012. Generalized Optimal Risk Allocation: Foraging and Antipredator Behavior in a Fluctuating Environment. *Am. Nat.* 180, 589–603. <https://doi.org/10.1086/667885>
- Holland, M.M., Bitz, C.M., 2003. Polar amplification of climate change in coupled models. *Clim. Dyn.* 21, 221–232. <https://doi.org/10.1007/s00382-003-0332-6>
- Holmes, R.T., 1973. Social behaviour of breeding western sandpipers *Calidris mauri*. *Ibis* 115, 107–123. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1973.tb02627.x>
- Holt, S. (Sue E.), 2002. Uniparental incubation in a cool climate : behavioural adaptations in the Eurasian dotterel.
- Holzman, R., Collar, D.C., Mehta, R.S., Wainwright, P.C., 2011. Functional complexity can mitigate performance trade-offs. *Am. Nat.* 177, E69–E83. <https://doi.org/10.1086/658366>
- Hou, L., Verdirame, M., Welch Jr, K.C., 2015. Automated tracking of wild hummingbird mass and energetics over multiple time scales using radio frequency identification (RFID) technology. *J. Avian Biol.* 46, 1–8. <https://doi.org/10.1111/jav.00478>
- Houde, A.E., 1987. Mate choice based upon naturally occurring color-pattern variation in a guppy population. *Evolution* 41, 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05766.x>
- Houston, A.I., Carbone, C., 1992. The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behav. Ecol.* 3, 255–265. <https://doi.org/10.1093/beheco/3.3.255>
- Houston, A.I., Fromhage, L., McNamara, J.M., 2024. A general framework for modelling trade-offs in adaptive behaviour. *Biol. Rev.* 99, 56–69. <https://doi.org/10.1111/brv.13011>
- Houston, A.I., McNamara, J.M., 1999. *Models of Adaptive Behaviour: An Approach Based on State*. Cambridge University Press.
- Houston, A.I., McNamara, J.M., Hutchinson, J.M.C., 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 341, 375–397. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0123>
- Houston, A.I., Székely, T., McNamara, J.M., 2005. Conflict between parents over care. *Trends Ecol. Evol.* 20, 33–38. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.10.008>
- Howlett, J.S., Stutchbury, B.J., 1996. Nest Concealment and Predation in Hooded Warblers: Experimental Removal of Nest Cover. *The Auk* 113, 1–9. <https://doi.org/10.2307/4088930>
- Høyve, T.T., Forchhammer, M.C., 2008. The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC Ecol.* 8, 8. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-8-8>
- Hughes, N.K., Kelley, J.L., Banks, P.B., 2012. Dangerous liaisons: the predation risks of receiving social signals. *Ecol. Lett.* 15, 1326–1339. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01856.x>
- Huin, N., Prince, P.A., Briggs, D.R., 2000. Chick provisioning rates and growth in blackbrowed albatross *diomedea melanophris* and grey-headed albatross *D. chrysostoma* at bird island, south georgia. *Ibis* 142, 550–565. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2000.tb04456.x>
- Huisman, J., Weissing, F.J., 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402, 407–410.

- Hutchinson, J.M.C., Gigerenzer, G., 2005. Simple heuristics and rules of thumb: where psychologists and behavioural biologists might meet. *Behav. Processes* 69, 97–124. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2005.02.019>
- Hutchinson, J.M.C., Wilke, A., Todd, P.M., 2008. Patch leaving in humans: can a generalist adapt its rules to dispersal of items across patches? *Anim. Behav.* 75, 1331–1349. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.006>
- Huygens, C., 1657. *De Ratiociniis in Ludo Aleae*.
- Ibáñez-Álamo, J.D., Magrath, R.D., Oteyza, J.C., Chalfoun, A.D., Haff, T.M., Schmidt, K.A., Thomson, R.L., Martin, T.E., 2015. Nest predation research: recent findings and future perspectives. *J. Ornithol.* 156, 247–262. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1207-4>
- Illingworth, S., Wake, P., 2021. Ten simple rules for designing analogue science games. *PLOS Comput. Biol.* 17, e1009009. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009009>
- Jablonka, E., 2002. Information: its interpretation, its inheritance, and its sharing. *Philos. Sci.* 69, 578–605. <https://doi.org/10.1086/344621>
- Jamieson, S.E., 2012. Body mass dynamics during incubation and duration of parental care in Pacific Dunlins *Calidris alpina pacifica*: a test of the differential parental capacity hypothesis. *Ibis* 154, 838–845. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2012.01255.x>
- Jehl Jr, J.R., 1973. Breeding biology and systematic relationships of the Stilt Sandpiper. *Wilson Bull.* 85, 1.
- Jennions, M.D., Backwell, P.R.Y., Murai, M., Christy, J.H., 2003. Hiding behaviour in fiddler crabs: how long should prey hide in response to a potential predator? *Anim. Behav.* 66, 251–257. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2190>
- Jensen, J.L.W.V., 1906. Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. *Acta Math.* 30, 175–193. <https://doi.org/10.1007/BF02418571>
- Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K., Mooers, A.O., 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491, 444–448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>
- Jia, C.-X., Sun, Y.-H., Swenson, J.E., 2010. Unusual incubation behavior and embryonic tolerance of hypothermia by the Blood pheasant (*Ithaginis cruentus*). *The Auk* 127, 926–931. <https://doi.org/10.1525/auk.2010.09254>
- Jin, T., Hu, Q., Liu, Y., Li, J., Pan, S., Xu, J., 2025. Latitudinal variations in incubation behaviour among uniparental incubating birds. *J. Anim. Ecol.* 1–11.
- Jones, G., 1989. Optimizing time off the nest during incubation in female swallows (*hirundo rustica* [L.]). *Funct. Ecol.* 3, 303–309. <https://doi.org/10.2307/2389370>
- Jones, G., 1987a. The use of precision electronic balances to monitor short-term changes in the body mass of birds. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* 87, 287–293. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(87\)90124-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(87)90124-1)
- Jones, G., 1987b. Time and energy constraints during incubation in free-living swallows (*hirundo rustica*): an experimental study using precision electronic balances. *J. Anim. Ecol.* 56, 229–245. <https://doi.org/10.2307/4812>
- Kaaronen, R.O., 2020. Mycological rationality: heuristics, perception and decision-making in mushroom foraging. *Judgm. Decis. Mak.* 15, 630–647. <https://doi.org/10.1017/S1930297500007841>

## BIBLIOGRAPHIE

- Kacelnik, A., 2006. Meanings of rationality, in: *Rational Animals?* Oxford University Press, New York, NY, US, pp. 87–106.  
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198528272.003.0002>
- Kaplan, M., 1983. Decision theory as philosophy. *Philos. Sci.* 50, 549–577.  
<https://doi.org/10.1086/289139>
- Kappeler, L., Meaney, M.J., 2010. Epigenetics and parental effects. *BioEssays* 32, 818–827. <https://doi.org/10.1002/bies.201000015>
- Kavelaars, M.M., Lens, L., Müller, W., 2019. Sharing the burden: on the division of parental care and vocalizations during incubation. *Behav. Ecol.* 30, 1062–1068.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/arz049>
- Kenny, A., 2023. A Philosopher’s Perspective on the Harnessing of Stochasticity, in: *The Language of Symmetry*. Chapman and Hall/CRC.
- Kerry, K., Clarke, J., Else, G., 1993. The use of an automated weighing and recording system for the study of the biology of Adelie penguins. *Proc. Natl. Inst. Polar Res. Symp. Polar Biol.* 62–75.
- Kilner, R.M., Hinde, C.A., 2012. Parent-offspring conflict. *Evol. Parent. Care* 119–132.
- Kimball, R.T., Ligon, J.D., 1999. Evolution of Avian Plumage Dichromatism from a Proximate Perspective. *Am. Nat.* 154, 182–193. <https://doi.org/10.1086/303228>
- Kirkpatrick, M., 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36, 1–12. <https://doi.org/10.2307/2407961>
- Klaassen, M., Lindström, Å., Møltøfte, H., Piersma, T., 2001. Arctic waders are not capital breeders. *Nature* 413, 794–794. <https://doi.org/10.1038/35101654>
- Knowles, S.C.L., Nakagawa, S., Sheldon, B.C., 2009. Elevated reproductive effort increases blood parasitaemia and decreases immune function in birds: a meta-regression approach. *Funct. Ecol.* 23, 405–415.
- Koivula, K., Rönkä, A., 1998. Habitat deterioration and efficiency of antipredator strategy in a meadow-breeding wader, Temminck’s stint (*Calidris temminckii*). *Oecologia* 116, 348–355. <https://doi.org/10.1007/s004420050597>
- Kokko, H., 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *J. Anim. Ecol.* 68, 940–950. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00343.x>
- Komers, P.E., 1997. Behavioural plasticity in variable environments. *Can. J. Zool.* <https://doi.org/10.1139/z97-023>
- König, B., Lindholm, A.K., Lopes, P.C., Dobay, A., Steinert, S., Buschmann, F.J.-U., 2015. A system for automatic recording of social behavior in a free-living wild house mouse population. *Anim. Biotelemetry* 3, 39. <https://doi.org/10.1186/s40317-015-0069-0>
- Koussoroplis, A.-M., Pincebourde, S., Wacker, A., 2017. Understanding and predicting physiological performance of organisms in fluctuating and multifactorial environments. *Ecol. Monogr.* 87, 178–197. <https://doi.org/10.1002/ecm.1247>
- Krebs, J.R., Davies, N.B., 1978. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. John Wiley & Sons.
- Kuzawa, C.W., Chugani, H.T., Grossman, L.I., Lipovich, L., Muzik, O., Hof, P.R., Wildman, D.E., Sherwood, C.C., Leonard, W.R., Lange, N., 2014. Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 13010–13015. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323099111>
- Lagisz, M., Zidar, J., Nakagawa, S., Neville, V., Sorato, E., Paul, E.S., Bateson, M., Mendl, M., Lovlie, H., 2020. Optimism, pessimism and judgement bias in animals: A

- systematic review and meta-analysis. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 118, 3–17.  
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.07.012>
- Lahire, B., 2025. Vers une science sociale du vivant. *La Découverte*.
- Lande, R., 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *Am. Nat.* 116, 463–479. <https://doi.org/10.1086/283642>
- Lange, A., Dukas, R., 2009. Bayesian approximations and extensions: Optimal decisions for small brains and possibly big ones too. *J. Theor. Biol.* 259, 503–516.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.03.020>
- Larios, D.F., Rodríguez, C., Barbancho, J., Baena, M., Leal, M.Á., Marín, J., León, C., Bustamante, J., 2013. An automatic weighting system for wild animals based in an artificial neural network: how to weigh wild animals without causing stress. *Sensors* 13, 2862–2883. <https://doi.org/10.3390/s130302862>
- Larsen, T., 1991. Anti-predator behaviour and mating systems in waders: aggressive nest defence selects for monogamy. *Anim. Behav.* 41, 1057–1062.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80643-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80643-8)
- Latty, T., Trueblood, J.S., 2020. How do insects choose flowers? A review of multi-attribute flower choice and decoy effects in flower-visiting insects. *J. Anim. Ecol.* 89, 2750–2762. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13347>
- Latune, J.L., Berthet, E.T., Fouqueray, T., Souchère, V., Frascaria-Lacoste, N., 2024. Analysing the potential of serious games to raise new research questions on social-ecological systems. *Nat. Sci. Sociétés* 32, 216–225.  
<https://doi.org/10.1051/nss/2024048>
- Laubu, C., Louâpre, P., Dechaume-Moncharmont, F.-X., 2019. Pair-bonding influences affective state in a monogamous fish species. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286, 20190760. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0760>
- Laughlin, K., Mendl, M., 2004. Costs of acquiring and forgetting information affect spatial memory and its susceptibility to interference. *Anim. Behav.* 68, 97–103.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.10.019>
- Laughlin, S.B., 2001. Energy as a constraint on the coding and processing of sensory information. *Curr. Opin. Neurobiol.* 11, 475–480. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(00\)00237-3](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00237-3)
- Law, R., 1979. Optimal Life Histories Under Age-Specific Predation. *Am. Nat.* 114, 399–417. <https://doi.org/10.1086/283488>
- Lazarus, J., Symonds, M., 1992. Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Anim. Behav.* 519–521.
- Le Maho, Y., Gendner, J.-P., Challet, E., Bost, C.-A., Gilles, J., Verdon, C., Plumeré, C., Robin, J.-P., Handrich, Y., 1993. Undisturbed breeding penguins as indicators of changes in marine resources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95, 1–6.
- Léandri-Breton, D.-J., Bêty, J., 2020. Vulnerability to predation may affect species distribution: plovers with broader arctic breeding range nest in safer habitat. *Sci. Rep.* 10, 5032. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61956-6>
- Lecigne, B., Eitel, J.U.H., Rachlow, J.L., 2020. viewshed3d: An r package for quantifying 3D visibility using terrestrial lidar data. *Methods Ecol. Evol.* 11, 733–738.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13385>
- Leighton, G.M., 2014. Multiple interactive public goods games allows for exploration of evolutionary mechanisms that maintain cooperation. *Evol. Educ. Outreach* 7, 19.  
<https://doi.org/10.1186/s12052-014-0019-y>

## BIBLIOGRAPHIE

- Lenormand, T., Roze, D., Rousset, F., 2009. Stochasticity in evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24, 157–165. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.014>
- Lent, P.C., 1974. Mother-infant relationships in ungulates. *Behav. Ungulates Its Relat. Manag.* 1, 14–55.
- Lessells, C.M., 2012. Sexual conflict, in: Kölliker, M., Royle, N.J., Smiseth, P.T. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199692576.003.0009>
- Lessells, C.M., 2006. The evolutionary outcome of sexual conflict. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 361, 301–317. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1795>
- Lessells, C.M., McNamara, J.M., 2011. Sexual conflict over parental investment in repeated bouts: negotiation reduces overall care. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 1506–1514. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1690>
- Lessells, C.M., Sibly, R.M., Owen, M., Ellis, S., 1979. Weights of females barnacle geese during breeding. *Wildfowl* 30, 72–74.
- Letunic, I., Bork, P., 2024. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool. *Nucleic Acids Res.* 52, W78–W82. <https://doi.org/10.1093/nar/gkae268>
- Levins, R., 1962. Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and adaptive function. *Am. Nat.* 96, 361–373.
- Lill, A., 1986. Time-Energy Budgets During Reproduction and the Evolution of Single Parenting in the Superb Lyrebird. *Aust. J. Zool.* 34, 351–371. <https://doi.org/10.1071/zo9860351>
- Lima, S.L., 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol. Rev.* 84, 485–513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x>
- Lima, S.L., 2002. Putting predators back into behavioral predator–prey interactions. *Trends Ecol. Evol.* 17, 70–75. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02393-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02393-X)
- Lima, S.L., 1990. Protective cover and the use of space: different strategies in finches. *Oikos* 58, 151–158. <https://doi.org/10.2307/3545422>
- Lima, S.L., Bednekoff, P.A., 1999. Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *Am. Nat.* 153, 649–659. <https://doi.org/10.1086/303202>
- Lima, S.L., Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lima, S.L., Zollner, P.A., 1996. Anti-predatory vigilance and the limits to collective detection: visual and spatial separation between foragers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38, 355–363.
- Loehle, C., 1988. Philosophical tools: potential contributions to ecology. *Oikos* 51, 97–104. <https://doi.org/10.2307/3565812>
- Long, X., Liu, Y., Liker, A., Weissing, F.J., Komdeur, J., Székely, T., 2022. Does ecology and life history predict parental cooperation in birds? A comparative analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 76, 92. <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03195-5>
- Lopes, G.S., 2018. Iteroparity, in: *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Springer, Cham, pp. 1–2. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6\\_2061-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_2061-1)
- Louâpre, P., Alphen, J.J.M. van, Pierre, J.-S., 2010. Humans and insects decide in similar ways. *PLOS ONE* 5, e14251. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014251>

- Luczak, J., 2017. Talk about toy models. *Stud. Hist. Philos. Sci. Part B Stud. Hist. Philos. Mod. Phys.* 57, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.shpsb.2016.11.002>
- MacDonald, E.C., Camfield, A.F., Jankowski, J.E., Martin, K., 2013. Extended incubation recesses by alpine-breeding Horned Larks: a strategy for dealing with inclement weather? *J. Field Ornithol.* 84, 58–68. <https://doi.org/10.1111/jofo.12006>
- Machín, P., Fernández-Elipe, J., Hungar, J., Angerbjörn, A., Klaassen, R.H.G., Aguirre, J.I., 2019. The role of ecological and environmental conditions on the nesting success of waders in sub-Arctic Sweden. *Polar Biol.* 42, 1571–1579. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02544-x>
- Macleod, R., Gosler, A.G., Cresswell, W., 2005. Diurnal mass gain strategies and perceived predation risk in the great tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 74, 956–964. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00993.x>
- Magaña, M., Alonso, J.C., Martín, C.A., Bautista, L.M., Martín, B., 2010. Nest-site selection by great bustards *Otis tarda* suggests a trade-off between concealment and visibility. *Ibis* 152, 77–89. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00976.x>
- Mainwaring, M.C., Hartley, I.R., Lambrechts, M.M., Deeming, D.C., 2014. The design and function of birds' nests. *Ecol. Evol.* 4, 3909–3928. <https://doi.org/10.1002/ece3.1054>
- Mainwaring, M.C., Stoddard, M.C., Barber, I., Deeming, D.C., Hauber, M.E., 2023. The evolutionary ecology of nests: a cross-taxon approach. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 378, 20220136. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0136>
- Mallory, M.L., Weatherhead, P.J., 1993. Incubation rhythms and mass loss of common goldeneyes. *The Condor* 95, 849–859. <https://doi.org/10.2307/1369422>
- Mallory, M.L., Weatherhead, P.J., 1992. A comparison of three techniques for monitoring avian nest attentiveness and weight change (comparación de tres técnicas utilizadas para monitorear la atención al nido y el cambio en peso de aves que incuban). *J. Field Ornithol.* 63, 428–435.
- Mao, F., 2023. A brief history of decision theory. *SGFER*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-20791-9>
- Maroto-Gómez, M., Alonso-Martín, F., Malfaz, M., Castro-González, Á., Castillo, J.C., Salichs, M.Á., 2023. A systematic literature review of decision-making and control systems for autonomous and social robots. *Int. J. Soc. Robot.* 15, 745–789. <https://doi.org/10.1007/s12369-023-00977-3>
- Marquet, P.A., Allen, A.P., Brown, J.H., Dunne, J.A., Enquist, B.J., Gillooly, J.F., Gowaty, P.A., Green, J.L., Harte, J., Hubbell, S.P., O'Dwyer, J., Okie, J.G., Ostling, A., Ritchie, M., Storch, D., West, G.B., 2014. On theory in ecology. *BioScience* 64, 701–710. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu098>
- Marshall, H.H., Carter, A.J., Rowcliffe, J.M., Cowlshaw, G., 2012. Linking social foraging behaviour with individual time budgets and emergent group-level phenomena. *Anim. Behav.* 84, 1295–1305. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.09.030>
- Martín, J., López, P., 2015. Hiding time in refuge, in: Blumstein, D.T., Cooper, J., William E. (Eds.), *Escaping From Predators: An Integrative View of Escape Decisions*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 227–262. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107447189.010>
- Martin, T., Roux, S. (Eds.), 2016. Sur le calcul ès jeux de hasard de Huygens. *Dialogues avec les mathématiciens français (1655-1657)*, in: *Œuvres d'Ernest Coumet*

## BIBLIOGRAPHIE

- (T. 1), Sciences : concepts et problèmes. Presses universitaires de Franche-Comté, Besançon, pp. 437–452. <https://doi.org/10.4000/books.pufc.13848>
- Martin, T.E., Auer, S.K., Bassar, R.D., Niklison, A.M., Lloyd, P., 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61, 2558–2569. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00204.x>
- Martin, T.E., Badyaev, A.V., 1996. Sexual dichromatism in birds: importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution* 50, 2454–2460. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb03631.x>
- Martin, T.E., Briskie, J.V., 2009. Predation on Dependent Offspring. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1168, 201–217. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04577.x>
- Martin, T.E., Ghalambor, C.K., Byers, A.E.J.A., Gowaty, P.A., 1999. Males Feeding Females during Incubation. I. Required by Microclimate or Constrained by Nest Predation? *Am. Nat.* 153, 131–139. <https://doi.org/10.1086/303153>
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J., Fontaine, J.J., 2000a. Parental Care and Clutch Sizes in North and South American Birds. *Science* 287, 1482–1485. <https://doi.org/10.1126/science.287.5457.1482>
- Martin, T.E., Oteyza, J.C., Boyce, A.J., Lloyd, P., Ton, R., 2015. Adult Mortality Probability and Nest Predation Rates Explain Parental Effort in Warming Eggs with Consequences for Embryonic Development Time. *Am. Nat.* 186, 223–236. <https://doi.org/10.1086/681986>
- Martin, T.E., Scott, J., Menge, C., 2000b. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 2287–2293. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1281>
- Massey, M.D., Hutchings, J.A., 2021. Thermal variability during ectotherm egg incubation: A synthesis and framework. *J. Exp. Zool. Part Ecol. Integr. Physiol.* 335, 59–71. <https://doi.org/10.1002/jez.2400>
- Matysioková, B., Remeš, V., 2018. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. *Evolution* 72, 2214–2224. <https://doi.org/10.1111/evo.13580>
- Matysioková, B., Remeš, V., Cockburn, A., 2017. Broad-scale variation in sexual dichromatism in songbirds is not explained by sex differences in exposure to predators during incubation. *J. Avian Biol.* 48, 1322–1330. <https://doi.org/10.1111/jav.01144>
- Mayer, J., Khairy, K., Howard, J., 2010. Drawing an elephant with four complex parameters. *Am. J. Phys.* 78, 648–649. <https://doi.org/10.1119/1.3254017>
- Maynard Smith, J., 2000. The concept of information in biology. *Philos. Sci.* 67, 177–194.
- Maynard Smith, J., 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press.
- McCormick, G.H., Owen, G., 2022. The role of deception in a game of ‘hide and seek.’ *Int. Game Theory Rev.* 24, 2250008. <https://doi.org/10.1142/S0219198922500086>
- McEntee, J.P., Zelazny, Z., Burleigh, J.G., 2021. On the relationship between nest concealment and the conspicuous coloration of female passerines: a test of Wallace’s hypothesis. *Rev. Ecuat. Med. Cienc. Biológicas* 42. <https://doi.org/10.26807/remcb.v42i2.906>
- McKim, C., 2015. Ten surprising Scottish inventions [WWW Document]. *The Scotsman*. URL <https://www.scotsman.com/arts-and-culture/ten-surprising-scottish-inventions-1494798> (accessed 9.26.25).

- McKinnon, L., Berteaux, D., Bêty, J., 2014. Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk* 131, 619–628. <https://doi.org/10.1642/AUK-13-154.1>
- McKinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G., Bêty, J., 2013. Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos* 122, 1042–1048. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20708.x>
- McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C., Bêty, J., 2012. Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Can. J. Zool.* 90, 961–971. <https://doi.org/10.1139/z2012-064>
- McNamara, J., Houston, A., 1980. The application of statistical decision theory to animal behaviour. *J. Theor. Biol.* 85, 673–690. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(80\)90265-9](https://doi.org/10.1016/0022-5193(80)90265-9)
- McNamara, J.M., Dall, S.R.X., 2010. Information is a fitness enhancing resource. *Oikos* 119, 231–236. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17509.x>
- McNamara, J.M., Houston, A.I., Barta, Z., Osorno, J.-L., 2003. Should young ever be better off with one parent than with two? *Behav. Ecol.* 14, 301–310. <https://doi.org/10.1093/beheco/14.3.301>
- McNamara, J.M., Székely, T., Webb, J.N., Houston, A.I., 2000. A Dynamic Game-theoretic Model of Parental Care. *J. Theor. Biol.* 205, 605–623. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2093>
- McNamara, J.M., Trimmer, P.C., Houston, A.I., 2012. The Ecological Rationality of State-Dependent Valuation. *Psychol. Rev.* 119, 114–119. <https://doi.org/10.1037/a0025958>
- McNamara, J.M., Welham, R.K., Houston, A.I., 1998. The timing of migration within the context of an annual routine. *J. Avian Biol.* 29, 416–423. <https://doi.org/10.2307/3677160>
- McWilliams, S.R., Guglielmo, C., Pierce, B., Klaassen, M., 2004. Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *J. Avian Biol.* 35, 377–393. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03378.x>
- Meltofte, H., Høye, T.T., Schmidt, N.M., 2008. Effects of food availability, snow and predation on breeding performance of waders at Zackenberg, in: *Advances in Ecological Research, High-Arctic Ecosystem Dynamics in a Changing Climate*. Academic Press, pp. 325–343. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(07\)00014-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(07)00014-1)
- Mendl, M., Burman, O.H.P., Paul, E.S., 2010. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 277, 2895–2904. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0303>
- Merkle, M.S., Barclay, R.M.R., 1996. Body mass variation in breeding mountain bluebirds *sialia currucoides*: evidence of stress or adaptation for flight? *J. Anim. Ecol.* 65, 401–413. <https://doi.org/10.2307/5776>
- Mery, F., Kawecki, T.J., 2003. A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 2465–2469. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2548>
- Metcalfe, N.B., Ure, S.E., 1995. Diurnal variation in flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Proc. Biol. Sci.* 261, 395–400.

## BIBLIOGRAPHIE

- Meyer, N., 2021. Ecologie comportementale des stratégies d'incubation des bécasseaux arctiques : contraintes et conséquences dans un écosystème en mutation (PhD thesis). Bourgogne Franche-Comté.
- Meyer, N., Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R.B., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S.T., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., van Bemmelen, R., Gilg, O., 2020. Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers. *Oikos* 129, 1481–1492. <https://doi.org/10.1111/oik.07311>
- Meyer, N., Bollache, L., Galipaud, M., Moreau, J., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Brown, G., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R., Lang, J., Latty, C., Lecomte, N., McKinnon, L., Kennedy, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., van Bemmelen, R., Varpe, Ø., Gilg, O., 2021. Behavioural responses of breeding arctic sandpipers to ground-surface temperature and primary productivity. *Sci. Total Environ.* 755, 142485. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142485>
- Michael, D.R., Chen, S., 2006. Serious games: games that educate, train and inform. Thomson Course Technology.
- Millar, J., 2016. An ethics evaluation tool for automating ethical decision-making in robots and self-driving cars. *Appl. Artif. Intell.* 30, 787–809. <https://doi.org/10.1080/08839514.2016.1229919>
- Miller, G.F., Todd, P.M., 1998. Mate choice turns cognitive. *Trends Cogn. Sci.* 2, 190–198. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(98\)01169-3](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01169-3)
- Mobbs, D., Headley, D.B., Ding, W., Dayan, P., 2020. Space, Time, and Fear: Survival Computations along Defensive Circuits. *Trends Cogn. Sci.* 24, 228–241. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.12.016>
- Møller, A.P., 1994. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35, 115–122. <https://doi.org/10.1007/BF00171501>
- Montgomerie, R.D., Cantar, R.V., 1985. The influence of weather on incubation Scheduling of the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*): a uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour* 95, 261–289. <https://doi.org/10.1163/156853985X00154>
- Moreau, J., Perroud, L., Bollache, L., Yannic, G., Teixeira, M., Schmidt, N.M., Reneerkens, J., Gilg, O., 2018. Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. *Ibis* 160, 13–22. <https://doi.org/10.1111/ibi.12507>
- Moreno, J., 1989a. Strategies of mass change in breeding birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 37, 297–310. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01907.x>
- Moreno, J., 1989b. Body-mass variation in breeding northern wheatears: a field experiment with supplementary food. *The Condor* 91, 178–186. <https://doi.org/10.2307/1368160>
- Moreno, S., Delibes, M., Villafuerte, R., 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. *Can. J. Zool.* 74, 1656–1660. <https://doi.org/10.1139/z96-183>

- Mori, Y., 1999. The optimal allocation of time and respiratory metabolism over the dive cycle. *Behav. Ecol.* 10, 155–160. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.2.155>
- Morosinotto, C., Thomson, R.L., Korpimäki, E., 2013. Plasticity in incubation behaviour under experimentally prolonged vulnerability to nest predation. *Behaviour* 150, 1767–1786. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003119>
- Morrell, L.J., 2004. Are behavioural trade-offs all they seem? Counter-intuitive resolution of the conflict between two behaviours. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 539–545. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0821-6>
- Mulder, J.L., Swaan, A.H., 1992. Body-weight changes of egg-laying curlews *Numenius arquata*, as monitored by an automatic weighing system. *Ardea* 80, 273–279.
- Myall, S., 2012. Made in the UK: The life-changing everyday innovations which put British genius on the map [WWW Document]. *Dly. Mirror*. URL <http://www.mirror.co.uk/incoming/made-in-the-uk-the-life-changing-everyday-innovations-1294240> (accessed 9.25.25).
- Mysterud, A., Østbye, E., 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 27, 385–394.
- Nesse, R.M., 2005. Natural selection and the regulation of defenses: A signal detection analysis of the smoke detector principle. *Evol. Hum. Behav.* 26, 88–105. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2004.08.002>
- Nielsen, E.T., 1984. Relation of behavioural activity rhythms to the changes of day and night. A revision of views. *Behaviour* 89, 147–173.
- Nolan, P.M., Stoehr, A.M., Hill, G.E., McGraw, K.J., 2001. The number of provisioning visits by house finches predicts the mass of food delivered. *The Condor* 103, 851–855.
- Nord, A., Nilsson, J.-Å., 2011. Incubation temperature affects growth and energy metabolism in blue tit nestlings. *Am. Nat.* 178, 639–651. <https://doi.org/10.1086/662172>
- Nord, A., Williams, J.B., 2015. The energetic costs of incubation, in: Deeming, D.C., Reynolds, J.S. (Eds.), *Nests, Eggs, and Incubation: New Ideas About Avian Reproduction*. Oxford University Press, pp. 152–170.
- Norton, D.W., 1972. Incubation Schedules of Four Species of Calidridine Sandpipers at Barrow, Alaska. *The Condor* 74, 164–176. <https://doi.org/10.2307/1366280>
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., Feldman, M.W., 1996. Niche construction. *Am. Nat.* 147, 641–648. <https://doi.org/10.1086/285870>
- Ogas, O., Gaddam, S., 2022. *Journey of the mind: how thinking emerged from chaos*. W. W. Norton & Company.
- Olsoy, P.J., Forbey, J.S., Rachlow, J.L., Nobler, J.D., Glenn, N.F., Shipley, L.A., 2015. Fearscales: mapping functional properties of cover for prey with terrestrial LiDAR. *BioScience* 65, 74–80.
- Oring, L.W., 1986. Avian Polyandry, in: Johnston, R.F. (Ed.), *Current Ornithology: Volume 3, Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA, pp. 309–351. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6784-4\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6784-4_7)
- Orr, H.A., 2009. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat. Rev. Genet.* 10, 531–539. <https://doi.org/10.1038/nrg2603>

## BIBLIOGRAPHIE

- Oshanin, G., Vasilyev, O., Krapivsky, P.L., Klafter, J., 2009. Survival of an evasive prey. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 13696–13701. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904354106>
- Otte, D., 1974. Effects and functions in the evolution of signaling systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 385–417.
- Owens, I.P.F., 2002. Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philos. Trans. Biol. Sci.* 357, 283–293.
- Palmer, M.S., Gaynor, K.M., Becker, J.A., Abraham, J.O., Mumma, M.A., Pringle, R.M., 2022. Dynamic landscapes of fear: understanding spatiotemporal risk. *Trends Ecol. Evol.* 37, 911–925. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.06.007>
- Palomares, F., Fernández, N., Roques, S., Chávez, C., Silveira, L., Keller, C., Adrados, B., 2016. Fine-scale habitat segregation between two ecologically similar top predators. *PLOS ONE* 11, e0155626. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155626>
- Parker, G.A., Maynard Smith, J., 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348, 27–33.
- Parrochia, P.D., n.d. Philosophie et épistémologie de la décision.
- Parsons, M.H., Apfelbach, R., Banks, P.B., Cameron, E.Z., Dickman, C.R., Frank, A.S.K., Jones, M.E., McGregor, I.S., McLean, S., Müller-Schwarze, D., Sparrow, E.E., Blumstein, D.T., 2018. Biologically meaningful scents: a framework for understanding predator–prey research across disciplines. *Biol. Rev.* 93, 98–114. <https://doi.org/10.1111/brv.12334>
- Patin, R., 2018. Jeu spatial et interactions comportementales dans la relation prédateur-proie (phdthesis). Université Montpellier.
- Pembury Smith, M.Q.R., Ruxton, G.D., 2020. Camouflage in predators. *Biol. Rev.* 95, 1325–1340. <https://doi.org/10.1111/brv.12612>
- Perkins, T.J., Swain, P.S., 2009. Strategies for cellular decision-making. *Mol. Syst. Biol.* 5, 326. <https://doi.org/10.1038/msb.2009.83>
- Peterson, M., 2017. An introduction to decision theory. Cambridge University Press.
- Phillips, R.A., Xavier, J.C., Croxall, J.P., 2003. Effects of Satellite Transmitters on Albatrosses and Petrels. *The Auk* 120, 1082–1090. <https://doi.org/10.1093/auk/120.4.1082>
- Pienkowski, M.W., 1984. Breeding biology and population dynamics of Ringed plovers *Charadrius hiaticula* in Britain and Greenland: nest-predation as a possible factor limiting distribution and timing of breeding. *J. Zool.* 202, 83–114. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb04289.x>
- Pierce, E.P., 1997. Sex roles in the monogamous purple sandpiper *Calidris maritima* in Svalbard. *Ibis* 139, 159–169. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04516.x>
- Piersma, T., van Gils, J.A., Wiersma, P., 1996. Family Scolopacidae (sandpipers, snipes and phalaropes), in: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, Vol. 3. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 444–533.
- Pitelka, F.A., Holmes, R.T., MacLean, S., 1974. Ecology and Evolution of Social Organization in Arctic Sandpipers. *Am. Zool.* 14, 185–204. <https://doi.org/10.1093/icb/14.1.185>
- Poole, A., Shoukimas, J., 1982. A scale for weighing birds at habitual perches. *J. Field Ornithol.* 53, 409–414.

- Prince, P.A., Walton, D.W.H., 1984. Automated measurement of meal sizes and feeding frequency in albatrosses. *J. Appl. Ecol.* 21, 789–794.  
<https://doi.org/10.2307/2405047>
- Pyke, G.H., 1979. The Economics of Territory Size and Time Budget in the Golden-Winged Sunbird. *Am. Nat.* 114, 131–145. <https://doi.org/10.1086/283458>
- Ramasco, V., Biuw, M., Nilssen, K.T., 2014. Improving time budget estimates through the behavioural interpretation of dive bouts in harbour seals. *Anim. Behav.* 94, 117–134. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.05.015>
- Ramesh, D., Mitchell, W.A., 2018. Evolution of signalling through pursuit deterrence in a two-prey model using game theory. *Anim. Behav.* 146, 155–163.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.10.012>
- Rands, S.A., Houston, A.I., Cuthill, I.C., 2006. Measurement of mass change in breeding birds: A bibliography and discussion of measurement techniques. *Ring. Migr.* 23, 1–5. <https://doi.org/10.1080/03078698.2006.9674337>
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82, 291–318.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Reguera, P., Gomendio, M., 1999. Predation costs associated with parental care in the golden egg bug *Phyllomorpha laciniata* (Heteroptera: Coreidae). *Behav. Ecol.* 10, 541–544. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.541>
- Reid, C.R., MacDonald, H., Mann, R.P., Marshall, J.A.R., Latty, T., Garnier, S., 2016. Decision-making without a brain: how an amoeboid organism solves the two-armed bandit. *J. R. Soc. Interface* 13, 20160030.  
<https://doi.org/10.1098/rsif.2016.0030>
- Reid, J.M., 2001. Resource Allocation During Avian Incubation (PhD). ProQuest Dissertations & Theses, Ann Arbor :
- Reid, K., Liddle, G.M., Prince, P.A., Croxall, J.P., 1999. Measurement of chick provisioning in antarctic prions *pachyptila desolata* using an automated weighing system. *J. Avian Biol.* 30, 127–134. <https://doi.org/10.2307/3677121>
- Reneerkens, J., Grond, K., Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., 2011. Do uniparental sanderlings *Calidris alba* increase egg heat input to compensate for low nest attentiveness? *PLOS ONE* 6, e16834.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016834>
- Reneerkens, J., Piersma, T., Damsté, J.S.S., 2005. Switch to diester preen waxes may reduce avian nest predation by mammalian predators using olfactory cues. *J. Exp. Biol.* 208, 4199–4202. <https://doi.org/10.1242/jeb.01872>
- Reneerkens, J., van Veelen, P., van der Velde, M., Luttikhuisen, P., Piersma, T., 2014. Within-population variation in mating system and parental care patterns in the Sanderling (*Calidris alba*) in northeast Greenland. *The Auk* 131, 235–247.  
<https://doi.org/10.1642/AUK-13-247.1>
- Resheff, Y.S., Bensch, H.M., Zöttl, M., Rotics, S., 2022. Correcting a bias in the computation of behavioural time budgets that are based on supervised learning. *Methods Ecol. Evol.* 13, 1488–1496. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13862>
- Reynolds, J.D., Goodwin, N.B., Freckleton, R.P., 2002. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 357, 269–281. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0930>

## BIBLIOGRAPHIE

- Reynolds, J.D., Székely, T., 1997. The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology, and sexual selection. *Behav. Ecol.* 8, 126–134. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.2.126>
- Ridley, A.R., Wiley, E.M., Thompson, A.M., 2014. The ecological benefits of interceptive eavesdropping. *Funct. Ecol.* 28, 197–205. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12153>
- Robinson, A., 2018. Did Einstein really say that? *Nature* 557, 30–30. <https://doi.org/10.1038/d41586-018-05004-4>
- Roff, D.A., Fairbairn, D.J., 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *J. Evol. Biol.* 20, 433–447. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01255.x>
- Roper, J.J., Goldstein, R.R., 1997. A test of the skutch hypothesis: does activity at nests increase nest predation risk? *J. Avian Biol.* 28, 111–116. <https://doi.org/10.2307/3677304>
- Rose, M.R., 1982. Antagonistic pleiotropy, dominance, and genetic variation. *Heredity* 48, 63–78. <https://doi.org/10.1038/hdy.1982.7>
- Ross, C.T., Winterhalder, B., 2015. Sit-and-wait versus active-search hunting: A behavioral ecological model of optimal search mode. *J. Theor. Biol.* 387, 76–87. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.09.022>
- Royle, N.J., Alonzo, S.H., Moore, A.J., 2016. Co-evolution, conflict and complexity: what have we learned about the evolution of parental care behaviours? *Curr. Opin. Behav. Sci., Behavioral ecology* 12, 30–36. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.08.004>
- Royle, N.J., Russell, A.F., Wilson, A.J., 2014. The evolution of flexible parenting. *Science* 345, 776–781. <https://doi.org/10.1126/science.1253294>
- Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M., 2012. The evolution of parental care. Oxford university press, Oxford (GB).
- Rugg, D.J., Buech, R.R., 1990. Analyzing Time Budgets with Markov Chains. *Biometrics* 46, 1123–1131. <https://doi.org/10.2307/2532453>
- Salguero-Gómez, R., Evans, D.M., Gaillard, J.-M., Lancaster, L.T., Sanders, N., Briden, M.I., Meyer, J., 2024. Conceptualising ecology to support more theory-driven research. *J. Anim. Ecol.* 93, 1814–1818. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14206>
- Santos, L.R., Rosati, A.G., 2015. The evolutionary roots of human decision making. *Annu. Rev. Psychol.* 66, 321–347. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010814-015310>
- Sayyar, G., Garab, Á., Röst, G., 2025. Evolution into chaos – Implications of the trade-off between transmissibility and immune evasion. *Infect. Dis. Model.* 10, 909–923. <https://doi.org/10.1016/j.idm.2025.04.003>
- Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., Visser, G.H., 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia* 134, 332–342.
- Schmid, B., 2016. Decision-making: are plants more rational than animals? *Curr. Biol.* 26, R675–R678. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.073>
- Schmidt, K.A., Dall, S.R.X., Van Gils, J.A., 2010. The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos* 119, 304–316. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17573.x>
- Schmidt, N.M., Hardwick, B., Gilg, O., Høye, T.T., Krogh, P.H., Meltofte, H., Michelsen, A., Mosbacher, J.B., Raundrup, K., Reneerkens, J., Stewart, L., Wirta, H., Roslin, T.,

2017. Interaction webs in arctic ecosystems: Determinants of arctic change? *Ambio* 46, 12–25. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0862-x>
- Schmidt, N.M., Reneerkens, J., Christensen, J.H., Olesen, M., Roslin, T., 2019. An ecosystem-wide reproductive failure with more snow in the Arctic. *PLOS Biol.* 17, e3000392. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000392>
- Schneeberger, K., Taborsky, M., 2020. The role of sensory ecology and cognition in social decisions: Costs of acquiring information matter. *Funct. Ecol.* 34, 302–309. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13488>
- Schwartz, M.A., 2008. The importance of stupidity in scientific research. *J. Cell Sci.* 121, 1771. <https://doi.org/10.1242/jcs.033340>
- Selmann, M.W., Jaatinen, K., Steele, B.B., Öst, M., 2014. Boldness and stress responsiveness as drivers of nest-site selection in a ground-nesting bird. *Ethology* 120, 77–89. <https://doi.org/10.1111/eth.12181>
- Sen, A., 1973. Behaviour and the concept of preference. *Economica* 40, 241–259. <https://doi.org/10.2307/2552796>
- Servedio, M.R., 2020. An effective mutualism? The role of theoretical studies in ecology and evolution. *Am. Nat.* 195, 284–289. <https://doi.org/10.1086/706814>
- Servedio, M.R., Brandvain, Y., Dhole, S., Fitzpatrick, C.L., Goldberg, E.E., Stern, C.A., Cleve, J.V., Yeh, D.J., 2014. Not just a theory—the utility of mathematical models in evolutionary biology. *PLOS Biol.* 12, e1002017. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002017>
- Servedio, M.R., Powers, J.M., Lande, R., Price, T.D., 2019. Evolution of sexual cooperation from sexual conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 23225–23231. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904138116>
- Severino, L.S., 2021. Plants make smart decisions in complex environments. *Plant Signal. Behav.* 16, 1970448. <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1970448>
- Shaddy, F., Fishbach, A., Simonson, I., 2021. Trade-Offs in Choice. *Annu. Rev. Psychol.* 72, 181–206. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-072420-125709>
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. *The mathematical theory of communication.* University of Illinois Press.
- Shaw, A.K., Bisesi, A.T., Wojan, C., Kim, D., Torstenson, M., Naven Narayanan, null, Lutz, P., Ales, R., Shao, C., 2024. Six personas to adopt when framing theoretical research questions in biology. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 291, 20240803. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.0803>
- Shivam, S., Li, G., Lucia-Sanz, A., Weitz, J.S., 2022. Timescales modulate optimal lysis–lysogeny decision switches and near-term phage reproduction. *Virus Evol.* 8, veac037. <https://doi.org/10.1093/ve/veac037>
- Shoemaker, L.G., Walter, J.A., Gherardi, L.A., DeSiervo, M.H., Wisnoski, N.I., 2021. Writing mathematical ecology: A guide for authors and readers. *Ecosphere* 12, e03701. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3701>
- Shoval, O., Sheftel, H., Shinar, G., Hart, Y., Ramote, O., Mayo, A., Dekel, E., Kavanagh, K., Alon, U., 2012. Evolutionary Trade-Offs, Pareto Optimality, and the Geometry of Phenotype Space. *Science* 336, 1157–1160. <https://doi.org/10.1126/science.1217405>
- Sibly, R.M., McCleery, R.H., 1980. A balance for weighing ground-nesting birds. *J. Appl. Ecol.* 17, 323–327. <https://doi.org/10.2307/2402328>

## BIBLIOGRAPHIE

- Sih, A., 1994. Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behaviour. *J. Fish Biol.* 45, 111–130. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01087.x>
- Sih, A., 1980. Optimal Behavior: Can Foragers Balance Two Conflicting Demands? *Science* 210, 1041–1043. <https://doi.org/10.1126/science.210.4473.1041>
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C., Ziemba, R.E., 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q. Rev. Biol.* 79, 241–277. <https://doi.org/10.1086/422893>
- Sih, A., Ziemba, R., Harding, K.C., 2000. New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends Ecol. Evol.* 15, 3–4. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01766-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01766-8)
- Silva, M., 2022. Alan MacMasters: How the great online toaster hoax was exposed [WWW Document]. BBC. URL <https://www.bbc.com/news/the-reporters-63622746> (accessed 9.24.25).
- Simon, H.A., 1967. Motivational and emotional controls of cognition. *Psychol. Rev.* 74, 29–39. <https://doi.org/10.1037/h0024127>
- Singer, M.C., Vasco, D., Parmesan, C., Thomas, C.D., Ng, D., 1992. Distinguishing between ‘preference’ and ‘motivation’ in food choice: an example from insect oviposition. *Anim. Behav.* 44, 463–471. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(92\)90056-F](https://doi.org/10.1016/0003-3472(92)90056-F)
- Sirot, E., Benoit, T., Hamelin, F.M., 2025. How coevolution in daily activity rhythms governs encounters between predator and prey. *Anim. Behav.* 221, 123078. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2025.123078>
- Sirot, E., Blanchard, P., Loison, A., Pays, O., 2021. How vigilance shapes the functional response of herbivores. *Funct. Ecol.* 35, 1491–1500. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13813>
- Skutch, A.F., 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of neotropical birds, reviewed. *Ornithol. Monogr.* 575–594. <https://doi.org/10.2307/40168306>
- Skutch, A.F., 1957. The incubation patterns of birds. *Ibis* 99, 69–93. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1957.tb01934.x>
- Skutch, A.F., 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91, 430–455. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1949.tb02293.x>
- Sládeček, M., Vozabulová, E., Brynychová, K., Šálek, M.E., 2019a. Parental incubation exchange in a territorial bird species involves sex-specific signalling. *Front. Zool.* 16, 7. <https://doi.org/10.1186/s12983-019-0306-0>
- Sládeček, M., Vozabulová, E., Šálek, M., Bulla, M., 2019b. Diversity of incubation rhythms in a facultatively uniparental shorebird – the Northern Lapwing. *Sci. Rep.* 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41223-z>
- Smith, J.A., Cooper, C.B., Reynolds, S.J., 2015. Advances in techniques to study incubation, in: Deeming, D.C., Reynolds, S. James (Eds.), *Nests, Eggs, and Incubation: New Ideas about Avian Reproduction*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718666.003.0015>
- Smith, P.A., Dauncey, S.A., Gilchrist, H.G., Forbes, M.R., 2012a. The Influence of Weather on Shorebird Incubation, in: Ribic, C.A., Thompson III, F.R. (Eds.), *Video Surveillance of Nesting Birds*. University of California Press, p. 0. <https://doi.org/10.1525/california/9780520273139.003.0008>
- Smith, P.A., Edwards, D.B., 2018. Deceptive nest defence in ground-nesting birds and the risk of intermediate strategies. *PLOS ONE* 13, e0205236. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205236>

- Smith, P.A., Tulp, I., Schekkerman, H., Gilchrist, H.G., Forbes, M.R., 2012b. Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Anim. Behav.* 84, 835–842. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.004>
- Snell-Rood, E.C., 2013. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Anim. Behav.* 85, 1004–1011. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031>
- Snow, D.W., 1962. A field study of the black and white manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad. *Zool. Sci. Contrib. N. Y. Zool. Soc.* 47, 65–104. <https://doi.org/10.5962/p.203324>
- Soikkeli, M., 1967. Breeding cycle and population dynamics in the dunlin (*Calidris alpina*). *Ann. Zool. Fenn.* 4, 158–198.
- Stahlschmidt, Z.R., Holcomb, L.M., Luoma, R.L., 2016. Context-dependent effects of complex environments on behavioral plasticity. *Behav. Ecol.* 27, 237–244. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv147>
- Stajanko, D., Vindiš, P., Janžekovič, M., Brus, M., 2010. Non invasive estimating of cattle live weight using thermal imaging, in: *New Trends in Technologies. BoD – Books on Demand*, p. 452.
- Stearns, S.C., 1998. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198577416.001.0001>
- Stearns, S.C., 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct. Ecol.* 3, 259–268. <https://doi.org/10.2307/2389364>
- Steiger, S.S., Valcu, M., Spoelstra, K., Helm, B., Wikelski, M., Kempenaers, B., 2013. When the sun never sets: diverse activity rhythms under continuous daylight in free-living arctic-breeding birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20131016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1016>
- Stein, R.M., Lecigne, B., Johnson, T.R., Eitel, J.U.H., Rachlow, J.L., 2025. Under cover: the nuanced influence of functional properties of cover on resource selection by pygmy rabbits (*Brachylagus idahoensis*). *J. Mammal.* 106, 85–95. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyae136>
- Stephens, D.W., 2008. Decision ecology: foraging and the ecology of animal decision making. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 8, 475–484. <https://doi.org/10.3758/CABN.8.4.475>
- Stephens, P.A., Boyd, I.L., McNamara, J.M., Houston, A.I., 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90, 2057–2067. <https://doi.org/10.1890/08-1369.1>
- Stevens, M., 2013. *Sensory Ecology, Behaviour, and Evolution*. OUP Oxford.
- Stevens, M., Merilaita, S., 2008. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 423–427. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0217>
- Stuhrmann, C., 2022. “it felt more like a revolution.” how behavioral ecology succeeded ethology, 1970–1990. *Berichte Zur Wiss.* 45, 135–163. <https://doi.org/10.1002/bewi.202200002>
- Stygar, A.H., Dolecheck, K.A., Kristensen, A.R., 2018. Analyses of body weight patterns in growing pigs: a new view on body weight in pigs for frequent monitoring. *animal* 12, 295–302. <https://doi.org/10.1017/S1751731117001690>

## BIBLIOGRAPHIE

- Sugishita, J., McKenzie, M., Torres, L., Seddon, P., 2017. Automated techniques for measuring meal size in great albatrosses. *N. Z. J. Ecol.* 41. <https://doi.org/10.20417/nzjecol.41.6>
- Suppes, P., 1961. The philosophical relevance of decision theory. *J. Philos.* 58, 605–614. <https://doi.org/10.2307/2023536>
- Svensson, O., Kvarnemo, C., 2023. How sexual and natural selection interact and shape the evolution of nests and nesting behaviour in fishes. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 378, 20220139. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0139>
- Szaniawski, K., 1980. Philosophy of decision making. *Acta Psychol. (Amst.)* 45, 327–341. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(80\)90041-4](https://doi.org/10.1016/0001-6918(80)90041-4)
- Székely, T., 2014. Sexual conflict between parents: offspring desertion and asymmetrical parental care. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 6, a017665.
- Székely, T., Kosztolányi, A., Küpper, C., Thomas, G.H., 2007. Sexual conflict over parental care: a case study of shorebirds. *J. Ornithol.* 148, 211–217. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0218-1>
- Székely, T., Reynolds, J.D., 1995. Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 262, 57–64. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0176>
- Székely, T., Webb, J.N., Houston, A.I., McNamara, J.M., 1996. An evolutionary approach to offspring desertion in birds, in: Nolan, V., Ketterson, E.D. (Eds.), *Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA, pp. 271–330. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5881-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5881-1_6)
- Szép, T., Barta, Z., Tóth, Z., Sóvári, Z., 1995. Use of an electronic balance with bank swallow nests: a new field technique (el uso de una balanza electrónica en nidos de riparia riparia: una nueva técnica de campo). *J. Field Ornithol.* 66, 1–11.
- Tarwater, C.E., Kelley, J.P., Brawn, J.D., 2009. Parental response to elevated begging in a high predation, tropical environment. *Anim. Behav.* 78, 1239–1245. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.040>
- Taylor, G., Thomas, A., 2014. *Evolutionary Biomechanics*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198566373.001.0001>
- The slow science academy, 2010. The slow science manifesto [WWW Document]. *Slow Sci. Manif.* URL <http://slow-science.org/> (accessed 7.28.25).
- Thomson, D.L., Monaghan, P., Furness, R.W., 1998. The demands of incubation and avian clutch size. *Biol. Rev.* 73, 293–304. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1998.tb00032.x>
- Thomson, R.L., Forsman, J.T., Mönkkönen, M., 2011. Risk taking in natural predation risk gradients: support for risk allocation from breeding pied flycatchers. *Anim. Behav.* 82, 1443–1447. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.09.029>
- Tinbergen, N., 1963. On aims and methods of Ethology. *Z. Für Tierpsychol.* 20, 410–433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>
- Tkaczyk, S.P., Chivers, D.P., Wiebe, K.L., 2023. Shifting incubation rhythms in response to predation risk and the length of the response in mountain bluebirds. *Behaviour* 161, 51–69. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10250>
- Todd, P.M., 1997. Searching for the Next Best Mate, in: Conte, R., Hegselmann, R., Terna, P. (Eds.), *Simulating Social Phenomena, Lecture Notes in Economics and Mathematical Systems*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 419–436. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-03366-1\\_34](https://doi.org/10.1007/978-3-662-03366-1_34)

- Todhunter, I. (1820-1884) A. du texte, 1865. A history of the mathematical theory of probability : from the time of Pascal to that of Laplace / by I. Todhunter...
- Treisman, M., 1975. Predation and the evolution of gregariousness. I. Models for concealment and evasion. *Anim. Behav.* 23, 779–800.  
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90106-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90106-2)
- Trimmer, P.C., Houston, A.I., Marshall, J.A.R., Bogacz, R., Paul, E.S., Mendl, M.T., McNamara, J.M., 2008. Mammalian choices: combining fast-but-inaccurate and slow-but-accurate decision-making systems. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 275, 2353–2361. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0417>
- Trivers, R., 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14, 249–264.  
<https://doi.org/10.1093/icb/14.1.249>
- Trivers, R.L. (Ed.), 1972. Parental Investment and Sexual Selection, in: *Sexual Selection and the Descent of Man*. Routledge.
- Trommershäuser, J., Maloney, L.T., Landy, M.S., 2008. Decision making, movement planning and statistical decision theory. *Trends Cogn. Sci.* 12, 291–297.  
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.04.010>
- Trumbo, S.T., 2007. Defending young biparentally: female risk-taking with and without a male in the burying beetle, *Nicrophorus pustulatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 1717–1723. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0403-5>
- Tulp, I., Schekkerman, H., 2006. Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *J. Avian Biol.* 37, 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0908-8857.03519.x>
- Tulp, I., schekkerman, H., Bruinzeel, L.W., Jukema, J., Visser, G.H., piersma, T., 2009. Energetic Demands During Incubation and Chick Rearing in a Uniparental and a Biparental Shorebird Breeding in the High Arctic. *The Auk* 126, 155–164.  
<https://doi.org/10.1525/auk.2009.07181>
- Tulp, I., Schekkerman, H., Leeuw, J. de, 2012. Eggs in the Freezer: Energetic Consequences of Nest Site and Nest Design in Arctic Breeding Shorebirds. *PLOS ONE* 7, e38041. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038041>
- Tulp, I.Y.M., 2007. The arctic pulse: Timing of breeding in long-distance migrant shorebirds (Thesis fully internal (DIV)). [s.n.].
- Ucero, A., Abril-Colón, I., Palacín, C., Álvarez-Martínez, J.M., Alonso, J.C., 2025. Nest-site and brood-rearing habitat selection in Canarian houbara bustards: the importance of concealment and food availability. *J. Ornithol.* 166, 399–413.  
<https://doi.org/10.1007/s10336-024-02224-6>
- Uller, T., 2008. Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends Ecol. Evol.* 23, 432–438. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.04.005>
- Vági, B., Végvári, Z., Liker, A., Freckleton, R.P., Székely, T., 2020. Climate and mating systems as drivers of global diversity of parental care in frogs. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29, 1373–1386. <https://doi.org/10.1111/geb.13113>
- Vale, A.N., 2020. Trialling an automatic weighing system to monitor seasonal weight changes in spotted-tailed quolls *dasyurus maculatus gracilis*.
- Valone, T.J., 2006. Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos* 112, 252–259.
- Valone, T.J., 1989. Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos* 56, 357–363. <https://doi.org/10.2307/3565621>

## BIBLIOGRAPHIE

- van Heyningen, V., 2024. Stochasticity in genetics and gene regulation. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 379, 20230476. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0476>
- Vasseur, D.A., DeLong, J.P., Gilbert, B., Greig, H.S., Harley, C.D.G., McCann, K.S., Savage, V., Tunney, T.D., O'Connor, M.I., 2014. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20132612. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2612>
- Vézina, F., Charlebois, D., Thomas, D.W., 2001. An automated system for the measurement of mass and identification of birds at perches (un sistema automatizado para medir la masa e identificación de ayes en perchas). *J. Field Ornithol.* 72, 211–220.
- Vickery, W.L., Giraldeau, L.-A., Templeton, J.J., Kramer, D.L., Chapman, C.A., 1991. Producers, scroungers, and group foraging. *Am. Nat.* 137, 847–863. <https://doi.org/10.1086/285197>
- Vincze, O., Székely, T., Küpper, C., AlRashidi, M., Amat, J.A., Ticó, A.A., Burgas, D., Burke, T., Cavitt, J., Figuerola, J., Shobrak, M., Montalvo, T., Kosztolányi, A., 2013. Local environment but not genetic differentiation influences biparental care in ten plover populations. *PLOS ONE* 8, e60998. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060998>
- Vlaev, I., Chater, N., Stewart, N., Brown, G.D.A., 2011. Does the brain calculate value? *Trends Cogn. Sci.* 15, 546–554. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.09.008>
- von Collani, E., 2004a. The Concept of Probability. Historical Review And Future Prospects. Presented at the International Conference on History and Heritage of Mathematical Sciences, Indore.
- von Collani, E., 2004b. Defining the Science of Stochastics, Helderermann Verlag. ed, Sigma Series in Stochastics. Helderermann, Lemgo.
- Von Neumann, J., Morgenstern, O., 1947. Theory of games and economic behavior, 2nd rev. ed, Theory of games and economic behavior, 2nd rev. ed. Princeton University Press, Princeton, NJ, US.
- Voss, M., 2002. Predictions and quantitative tests of optimal time and temperature allocation during intermittent incubation (PhD thesis).
- Voss, M.A., Reed Hainsworth, F., Ellis-Felege, S.N., 2006. Use of a new model to quantify compromises between embryo development and parental self-maintenance in three species of intermittently incubating passerines. *J. Therm. Biol.* 31, 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2006.03.002>
- Voss, M.A., Rutter, M.A., Zimmerman, N.G., Moll, K.M., 2008. Adaptive Value of Thermally Inefficient Male Incubation in Barn Swallows (*Hirundo Rustica*). *The Auk* 125, 637–642. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.07046>
- Waders, Shorebirds, and Gulls (Aves, Charadriiformes), 2005. , in: Van Nostrand's Scientific Encyclopedia. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/0471743984.vse7447>
- Wagner, R.H., Danchin, É., 2010. A taxonomy of biological information. *Oikos* 119, 203–209. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17315.x>
- Wallace, A.R., 1868. A theory of birds' nests: showing the relation of certain sexual differences of colour in birds to their mode of nidification. *J Travel Nat Hist* 1, 73–89.
- Walther, F., 1968. Verhalten der Gazellen. 144 pp. Die Neue Brehm Bücherei, no. 373. Wittenberg-Lutherstadt: A.

- Walther, F., 1964. Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, 1816 in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. *Z. Für Tierpsychol.* 21, 393–467. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1964.tb01203.x>
- Walther, F., 1961. Einige Verhaltensbeobachtungen am Bergwild des Georg von Opel-Freigeheges. *Jahrbichte Georg Von Opel-Freigeheje* 3, 53–89.
- Walther, F.R., 1965. Verhaltensstudien an der Grantgazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) im Ngorongoro-Krater<sup>1,2</sup>. *Z. Für Tierpsychol.* 22, 167–208. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1965.tb01430.x>
- Wasser, D.E., Sherman, P.W., 2010. Avian longevities and their interpretation under evolutionary theories of senescence. *J. Zool.* 280, 103–155. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00671.x>
- Waxman, D., Gavrillets, S., 2005. 20 questions on adaptive dynamics. *J. Evol. Biol.* 18, 1139–1154. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00948.x>
- Webb, D.R., 1987. Thermal Tolerance of Avian Embryos: A Review. *The Condor* 89, 874–898. <https://doi.org/10.2307/1368537>
- Webb, J.N., Székely, T., Houston, A.I., McNamara, J.M., 2002. A theoretical analysis of the energetic costs and consequences of parental care decisions. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 357, 331–340. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0934>
- Weitz, J.S., Mileyko, Y., Joh, R.I., Voit, E.O., 2008. Collective decision making in bacterial viruses. *Biophys. J.* 95, 2673–2680. <https://doi.org/10.1529/biophysj.108.133694>
- Westneat, D.F., Craig Sargent, R., 1996. Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends Ecol. Evol.* 11, 87–91. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81049-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81049-4)
- Whittingham, M.J., Percival, S.M., Brown, A.F., 2002. Nest-site selection by golden plover: why do shorebirds avoid nesting on slopes? *J. Avian Biol.* 33, 184–190.
- Wickman, J., Koffel, T., Klausmeier, C.A., 2023. A theoretical framework for trait-based eco-evolutionary dynamics: population structure, intraspecific variation, and community assembly. *Am. Nat.* 201, 501–522. <https://doi.org/10.1086/723406>
- Willis, E.O., Oniki, Y., 1998. One-parent nesting in cinnamon-vented pihas (*Lipaugus lanioides*, Cotinginae, Tyrannidae). *Ornitol Neotrop* 9, 129–159.
- Willis, E.O., Wechsler, D., Oniki, Y., 1978. On Behavior and Nesting of McConnell's Flycatcher (*Pipromorpha Macconnelli*): Does Female Rejection Lead to Male Promiscuity? *The Auk* 95, 1–8. <https://doi.org/10.2307/4085490>
- Wilson, D.S., Yoshimura, J., 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *Am. Nat.* 144, 692–707.
- Wirta, H.K., Vesterinen, E.J., Hambäck, P.A., Weingartner, E., Rasmussen, C., Reneerkens, J., Schmidt, N.M., Gilg, O., Roslin, T., 2015. Exposing the structure of an Arctic food web. *Ecol. Evol.* 5, 3842–3856. <https://doi.org/10.1002/ece3.1647>
- Wolf, J.B., Iii, E.D.B., Cheverud, J.M., Moore, A.J., Wade, M.J., 1998. Evolutionary consequences of indirect genetic effects. *Trends Ecol. Evol.* 13, 64–69. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01233-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01233-0)
- Wong, B.B.M., Candolin, U., 2015. Behavioral responses to changing environments. *Behav. Ecol.* 26, 665–673. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru183>
- Yanai, I., Lercher, M.J., 2024. It takes two to think. *Nat. Biotechnol.* 42, 18–19. <https://doi.org/10.1038/s41587-023-02074-2>
- Yon, D., Frith, C.D., 2021. Precision and the Bayesian brain. *Curr. Biol.* 31, R1026–R1032. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.044>

## BIBLIOGRAPHIE

- Zarrow, M.X., Denenberg, V.H., Anderson, C.O., 1965. Rabbit: Frequency of Suckling in the Pup. *Science* 150, 1835–1836.  
<https://doi.org/10.1126/science.150.3705.1835>
- Zaslavsky, G.M., 1981. Stochasticity in quantum systems. *Phys. Rep.* 80, 157–250.  
[https://doi.org/10.1016/0370-1573\(81\)90127-7](https://doi.org/10.1016/0370-1573(81)90127-7)
- Zentall, T.R., 2015. When animals misbehave: Analogs of human biases and suboptimal choice. *Behav. Processes* 112, 3–13.  
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.001>
- Zernicka-Goetz, M., Huang, S., 2010. Stochasticity versus determinism in development: a false dichotomy? *Nat. Rev. Genet.* 11, 743–744.  
<https://doi.org/10.1038/nrg2886>
- Zheng, J., Komdeur, J., Székely, T., Versteegh, M.A., Li, D., Wang, H., Zhang, Z., 2021. Males and females of a polygamous songbird respond differently to mating opportunities. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 75, 72. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03000-9>
- Zijlmans, D.G.M., Vernes, M.K., Sterck, E.H.M., Langermans, J. a. M., 2021. The utility of voluntary weighing in captive group-living rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Anim. Welf.* 30, 249–258. <https://doi.org/10.7120/09627286.30.3.002>
- Zong, X., Wang, T., Skidmore, A.K., Heurich, M., 2023. LiDAR reveals a preference for intermediate visibility by a forest-dwelling ungulate species. *J. Anim. Ecol.* 92, 1306–1319. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13847>

## **Annexes**

Mon CV est disponible en pages suivantes, permettant de résumer les différentes activités annexes que j'ai pu réaliser au cours de mes trois années de thèse.

# Julien Bouvet

✉ [julien.bouvet@univ-lyon1.fr](mailto:julien.bouvet@univ-lyon1.fr)  <https://gitlab.com/Ramirezj>

## RESEARCH EXPERIENCE

---

- 2022 - Present** PhD student, **Modelling adaptive parental care strategies in Arctic shorebirds.**  
Supervisors: Prof. FX Dechaume-Moncharmont and Prof. Jérôme Moreau  
Thesis advisors: Prof. Loïc Bollache and Dr. Olivier Gilg  
*Laboratory of the Ecology of Natural and Anthropised Hydrosystems (LEHNA)*, CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France
- 2022** Research internship (*20 weeks*), **Love as a stopping rule: when being optimistic about its current partner can be adaptive.**  
Supervisor: Prof. FX Dechaume-Moncharmont  
*Laboratory of the Ecology of Natural and Anthropised Hydrosystems (LEHNA)*, CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France
- 2020** Research internship (*20 weeks*), **Modelling the evolution of social complexity in cichlids.**  
Supervisor: Prof. Alex Jordan  
*Behavioural evolution lab, Max Planck Institute of Animal Behaviour (MPI-AB)*, Konstanz, Germany
- 2019** Research internship (*7 weeks*), **Modelling plant microbes interactions.**  
Supervisor: Prof. Arezki Boudaoud.  
*Plant Reproduction and Development Laboratory (RDP)*, École normale supérieure de Lyon, Lyon, France

## EDUCATION

---

- 2018 - 2022** Employed student as civil servant at the *École normale supérieure de Lyon, Lyon, France*  
**Admission based on a national competitive exam - Rank 37.**  
A 4-year French public higher education institution for training researchers and teachers
- 2021 - 2022** Master 2 (MSc, 2nd year), Biosciences and modelling of complex systems  
*École Normale Supérieure de Lyon, Lyon, France*  
Ecology, fundamental computer science, complex networks analysis, modelling of biological systems.
- 2020 - 2021** Preparation of the national educational competitive exam of the Agrégation SV-STU  
*École Normale Supérieure de Lyon, Lyon, France*  
**Admitted to Agrégation SV-STU 2021 - Rank 37 at the national competitive exam.**  
**Ability to teach biology and geology at high school level.**
- 2019 - 2020** Master 1 (MSc, 1st year), Biosciences  
*École Normale Supérieure de Lyon, Lyon, France*  
Developmental biology, ecology, evolution, biophysics, bioinformatics, modelling.
- 2018 - 2019** Licence 3 (BSc, 3rd year), Biosciences  
*École Normale Supérieure de Lyon, Lyon, France*  
Cellular biology, genetics, biochemistry, developmental biology, immunology, ecology, evolution, bio-statistics, bioinformatics and modelling.
- 2016 - 2018** Classe Préparatoire aux Grandes Écoles, BCPST  
*Lycée Clémenceau, Nantes, France*  
Biology, geology, physics, chemistry, mathematics

## PRESENTATIONS

---

### Oral communications

- **Julien Bouvet**, Agnès Hivet, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. Love as a stopping rule: an example of optimal delusion. *Mathematical Modelling and Biodiversity (MMB) Chair's 2025 Meeting*, Jun 2025, Aussois, France.
- **Julien Bouvet**, Agnès Hivet, Olivier Gilg, Loïc Bollache, Jérôme Moreau, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. Two is too many: does being a single parent reduce the risk of nest predation?. *International conference of the French Society of Ecology and Evolution (SFE2) 2024*, Oct 2024, Lyon, France.
- **Julien Bouvet**, Agnès Hivet, Olivier Gilg, Loïc Bollache, Jérôme Moreau, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. Two is too many: does being a single parent reduce the risk of nest predation? *16th Ecology and Behaviour meeting*, Aug 2024, Villiers-en-Bois, France.
- **Julien Bouvet**, Agnès Hivet, Olivier Gilg, Loïc Bollache, Jérôme Moreau, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. Two is too many: does being a single parent really reduce the risk of nest predation? *European Conference on Behavioural Biology (ECBB 2024)*, Jul 2024, Zürich, Switzerland.
- **Julien Bouvet**, Agnès Hivet, Olivier Gilg, Loïc Bollache, Jérôme Moreau, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. On the advantages of being a single parent. *52ème Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal*, May 2023, Tours, France.
- **Julien Bouvet**, Agnès Hivet, Olivier Gilg, Loïc Bollache, Jérôme Moreau, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. De l'avantage d'être un parent célibataire. *DECRYPHthèse 2023*, May 2023, Villeurbanne, France.

### Poster communications

- **Julien Bouvet**, Agnès Hivet, Olivier Gilg, Loïc Bollache, Jérôme Moreau, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. Should I stay or should I go: when should predation lead to the choice of uniparental rather than biparental care? *EvoLyon Biannual Meeting*, Nov 2023, Lyon, France.

## MANUSCRIPT REVIEWS

---

— *Scientific Reports*

## AWARDS & GRANTS

---

**2023**                    **Best oral communication** from Décrypthèse, the E2M2 doctoral school conference (300€)

## TEACHING & MENTORING EXPERIENCE

---

**Teaching**    205h at Univ. Claude Bernard Lyon 1 (2022-2025) - 2h at ENS de Lyon (2023)

BSc, 1st year    Zoology, 112h (Practicals)

BSc, 1st year    Botany, 9h (Practicals)

BSc, 1st year    Introduction to R, 6h (Practicals)

BSc, 1st year    Student professional project, 24h (Practicals)

BSc, 3rd year    Bioethics, 9h (Lecture)

BSc, 3rd year    Animal behaviour, 20h (Practicals)

MSc, 1st year    Ecology, 9h (Lecture)

MSc, 1st year    Human reproduction, 6h (Lecture)

MSc, 1st year    Animal behaviour, 9h (Practicals)

MSc, 2nd year    Mitochondrial DNA and chloroplastic DNA, 2h (Oral exam)

### Student mentoring

MSc, 2nd year	Agnès Hivet, ENS de Lyon (4 months) <i>Love as a stopping rule: an example of optimal delusion.</i> Supervisors: Julien Bouvet and F.-X. Dechaume-Moncharmont
MSc, 1st year	Lélio Belloir, ENS de Lyon (5 months) <i>Better to be biased? A framework for studying the adaptive value of emotion in mate choice.</i> Supervisors: Julien Bouvet and F.-X. Dechaume-Moncharmont
MSc, 1st year	Colin Palandre, Duzguncan Meral, Alexis Monnier, Univ. Lyon 1 (2 months) <i>Design of a serious game exploring the role of emotions in mate choice.</i> Supervisors: Julien Bouvet and F.-X. Dechaume-Moncharmont
MSc, 1st year	Romain Bally, Océane Bertrand, Chloé Robin, Antoine Rondot, Univ. Lyon 1 (2 months) <i>Reserve dynamics of Arctic shorebird species during egg incubation.</i> Supervisors: Julien Bouvet and F.-X. Dechaume-Moncharmont
BSc, 3rd year	Augustin d'Aboville, ENS de Lyon (7 weeks) <i>Better to be biased: adaptive optimism when trading up for a mate.</i> Supervisors: Julien Bouvet and F.-X. Dechaume-Moncharmont
BSc, 3rd year	Joachim Girard, Univ. Lyon 1 (6 weeks) <i>Recess strategies of incubating shorebirds under predation pressure.</i> Supervisors: Julien Bouvet and F.-X. Dechaume-Moncharmont

#### ADDITIONAL ACADEMIC ACTIVITIES

---

<b>2023 - Present</b>	Student representative on E2M2 doctoral school.
<b>2023 - Present</b>	Communication manager for DocE2M2, the PhD association of the E2M2 doctoral school.
<b>2023 - 2025</b>	Member of the organizing committee of Décrypthèse, the E2M2 doctoral school annual conference (Lyon).
<b>2024</b>	Member of the scientific council of SFÉ <sup>2</sup> 2024, the international biennial conference of the French Society of Ecology and Evolution (Lyon).

#### OUTREACH

---

<b>2024</b>	Presentation of my research theme at the regional finals of the <i>Olympiades de Biologie</i> : a national competition for high school students making biological projects.
-------------	-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

#### SCIENCE POPULARISATION

---

<b>2019 - 2025</b>	Organisation of a nature photography exhibition to showcase biodiversity at the École normale supérieure de Lyon, as part of the national <i>Fête de la Science</i> event.
<b>2024</b>	Participation in the Lyon stage of the <i>Tournée du Climat et de la Biodiversité</i> at the Lyon city hall: a travelling scientific exhibition on climate and biodiversity issues.
<b>2023 - 2024</b>	Presentation of research jobs to high school students at the Lycée du Parc (Lyon).
<b>2023</b>	Participation in <i>Déclics</i> event at the Lycée Louis Aragon (Givors): speed dating researchers-high school students.

## SKILLS & INTERESTS

---

### Languages

- French: Native language
- English: Professional capacity, reading, writing and speaking, validation of Cambridge CAE level C1
- German: Basic skills, level B2

### Computer skills

- Programming languages: Python, R, Shiny
- Markup languages:  $\LaTeX$ , Markdown
- Tools: Git/GitLab, Unix Shell, Hugo, Obsidian

### Hobbies

- Sports: Played tennis for 8 years, volley-ball, running, hiking
- Art: Played harpsichord and music theory for 7 years, photography
- Naturalist observation: Ornithology, entomology, geology and botany