

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

COVARIATIONS ENTRE PERSONNALITÉ, COLORATION ET TRAITS
MORPHOLOGIQUES CHEZ LA MÉSANGE BLEUE (CYANISTES
CAERULEUS) DANS UN ENVIRONNEMENT HÉTÉROGÈNE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

RAPHAËLLE MERCIER GAUTHIER

MARS 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Merci tout d'abord à Denis Réale et Claire Doutrelant pour leur accueil ainsi que pour leur encadrement. Merci à Gabrielle Dubuc-Messier pour son accompagnement et son soutien tout au long du projet. Merci à Christophe de Franceschi pour son aide sur le terrain, sa gestion de la banque de données et son support. Merci à Anne Charmantier pour ses commentaires constructifs ainsi que pour sa prise en charge du projet Mésange. Merci aussi aux étudiants du laboratoire de Denis Réale et à ceux de l'équipe Mésange. Merci à Maria del Rey pour la mesure des colorations et à Amélie Fargevieille pour le traitement de ces données. Merci aux innombrables assistants de terrain et étudiantes graduées qui ont récolté des données sur le terrain. Merci aux organismes de financement sans lesquels tout cela n'aurait pas pu être réalisé. Finalement, merci à ma famille et à mes amis pour leurs encouragements, leur support et leur écoute.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article scientifique intitulé : « Can Morphology and Plumage Coloration Signal Personality in Blue Tits? ». Les auteurs sont Raphaëlle Mercier Gauthier, Claire Doutrelant, Gabrielle Dubuc-Messier, Anne Charmantier et Denis Réale. Cet article traite des liens entre différents traits comportementaux et morphologiques et de la coloration comme signal de personnalité dans trois populations sauvages de mésanges bleues. Cet article sera soumis au journal *Behavioural Ecology*. Conséquemment, il est rédigé en anglais et sera présenté ici selon les contraintes du journal. RMG a récolté les données, fait les analyses et rédigé l'article. DR, AC et GDM ont initié le projet Personnalité et AC et CD assurent la logistique du projet Mésange. DR et CD ont encadré le travail de RMG. GDM a également récolté les données. Tous les auteurs ont participé à la rédaction de l'article. DR, CD et AC ont apporté un support financier et logistique au projet, ce qui a permis de réaliser les nombreuses sessions de terrain.

Ce mémoire est présenté en trois sections. La première consiste en une introduction générale du sujet et une mise en contexte du projet de mémoire. La seconde section est l'intégralité de l'article soumis au journal *Behavioural Ecology* et est le cœur de cette maîtrise. La troisième section se penche sur les conclusions générales de l'étude et discute des limitations et implications de celles-ci.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTSii
AVANT-PROPOS.....	.iii
LISTE DES FIGURES.....	.v
LISTE DES TABLEAUX.....	.vi
RÉSUMÉvii
CHAPITRE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 Coloration, sélection sexuelle et sociale.....	3
1.3 Personnalité	11
1.4 Objectifs et prédictions.....	16
1.5 Espèce étudiée	17
CHAPITRE II. CAN MORPHOLOGY AND PLUMAGE COLORATION SIGNAL PERSONALITY IN BLUE TITS?	18
2.1 Abstract	19
2.2 Introduction	20
2.3 Methods	23
2.4 Results	27
2.5 Discussion	30
2.6 Conclusions	35
2.7 References	36
CHAPITRE III. CONCLUSION.....	46
3.1 Corrélations interindividuelles	46
3.2 Répétabilités	47
3.3 Corrélations intra-individuelles.....	48
3.4 Limitations de l'étude.....	49
3.5 Directions futures	52
ANNEXE A. PROJET DE MANUSCRIT SUR L'HOMOGAMIE	55
RÉFÉRENCES	71

LISTE DES FIGURES

2.1 Covariance between morphological, behavior and coloration traits in Corsican blue tits	44
2.2 Correlation between morphological, behavior and coloration traits in Corsican blue tits	45
A.1 Mating patterns, on the among- and within-individual levels, on twelve traits in three blue tits populations.....	66

LISTE DES TABLEAUX

2.1 Variance and adjusted repeatability estimates on morphological, coloration and behavior traits in three Corsican blue tits populations (France).....	42
A.1 Loadings of the traits used in the Principal Component Analysis for the mating patterns analysis in three populations of blue tits in Corsica, France	63
A.2 Sample size of the models on the presence or absence of homogamy for the twelve studied traits, variance of female random effect, variance of the male random effect, variance of the observer random effect, residual variance, remaining female repeatability for female traits, remaining male repeatability for female traits and remaining observer repeatability for female traits in three populations of blue tits in Corsica, France.....	64
SA.1 Mating patterns, population differences and significant biological variables for twelve morphological, personality and coloration traits across three Corsican blue tits populations (France).....	67

RÉSUMÉ

Chez plusieurs espèces, les couples sont formés selon les ressemblances phénotypiques pour un trait donné. Plusieurs études ont montré une homogamie pour des traits morphologiques et des signaux sexuels secondaires et quelques-unes en ont montré pour des traits de personnalité. Par contre, nous ne comprenons pas bien comment les individus évaluent la personnalité de leurs conspécifiques. Une possibilité serait que les traits comportementaux soient liés aux traits morphologiques et de coloration, sous la forme d'un syndrome, et que ces derniers transmettent de l'information sur la personnalité. Ce projet vise à tester cette hypothèse et à tester si des conditions écologiques contrastées peuvent mener à des différences d'associations entre les traits étudiés. Pour ce faire, nous avons capturé, sur six ans, près de 2500 mésanges bleues dans trois populations occupant des habitats contrastés en Corse. Les oiseaux de ces populations diffèrent dans leur morphologie (masse, longueur des tarses et des ailes), leur coloration (bleu-UV et jaune mesurés par spectrométrie) et leur personnalité (exploration et docilité mesurés par des tests d'arène et de docilité en main). Des analyses multivariées mixtes ont permis de décomposer les (co)variances phénotypiques entre les traits en matrices de (co)variances inter- et intra-individuelles ainsi que de calculer la répétabilité des traits d'intérêt. Nous avons trouvé une répétabilité des traits faible à modéré, ainsi qu'un faible syndrome comportement-coloration-morphologie identique entre les populations : les oiseaux les plus colorés étaient aussi les plus agressifs et les plus gros. Ces résultats indiquent que la coloration et les traits morphologiques ne pourraient probablement pas signaler la personnalité, mais que la redondance dans l'information pourrait faciliter l'évaluation des partenaires potentiels. De plus, pour qu'un trait permette de prédire un autre trait, celui-ci devrait être fortement répétable. Ces résultats suggèrent aussi que, dans ces populations, des conditions écologiques contrastées ne peuvent pas mener à des différences d'associations entre les traits phénotypiques.

Mots clés : oiseaux, suivi à long terme, MCMCglmm, variabilité environnementale, signal

CHAPITRE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

Chez 81% des espèces aviaires, le mâle et la femelle travaillent de pair à l'élevage des jeunes (Cockburn 2006). Selon l'hypothèse de Zahavi (1975), les traits phénotypiques et comportementaux d'un individu sont le reflet de sa qualité. Ainsi, on s'attend à ce que la performance reproductrice d'un couple dépende du phénotype de chaque partenaire, mais aussi de la combinaison de leurs phénotypes. Les individus pourraient donc utiliser des critères phénotypiques spécifiques pour choisir leur partenaire et ainsi assurer un meilleur succès reproducteur. Plusieurs chercheurs ont étudié l'appariement d'oiseaux selon leurs ressemblances (homogamie) ou selon leurs dissemblances (hétérogamie) phénotypiques pour un trait donné. Ils ont montré de l'homogamie génotypique ou phénotypique pour certains traits morphologiques ainsi que pour les signaux sexuels secondaires, dont la couleur (Cooke et al. 1976, Coulter 1986, Chardine & Morris 1989, Andersson et al. 1998, Helfenstein et al. 2004, Dobson et al. 2008, Keddar et al. 2015, revisé dans Jiang et al. 2013). Dans les dernières années, des études ont montré un lien entre les signaux de couleurs et les comportements parentaux (ex : Hill & McGraw 2006a). Ainsi, il est possible que la coloration soit un trait sexuellement ou socialement sélectionné et qu'elle transmette de l'information sur l'individu aux membres du sexe opposé (Hegyi et al. 2015).

Les différences comportementales peuvent également avoir un rôle important dans l'appariement des individus (Schuett et al. 2011). Bien que les comportements soient considérés comme étant très plastiques, chaque individu n'exprime qu'une fraction de la variance totale d'un trait comportemental dans la population (Sih et al. 2004, Réale et al. 2007). Lorsque ces différences interindividuelles persistent dans le temps et entre les situations, elles portent le nom de personnalités (Gosling 2001, Dall et al. 2004, Réale et al. 2007). Bien choisir la personnalité de son partenaire semble donc important.

Chez la mésange charbonnière (*Parus major*), les couples homogames formés d'individus ayant des valeurs phénotypiques extrêmes pour un comportement (très fortes ou très faibles) produisent des jeunes en meilleure condition corporelle à l'envol que les couples homogames ayant des valeurs phénotypiques moyennes (Both et al. 2005). De même, l'homogamie au niveau de la personnalité chez les diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) peut avoir des effets positifs sur le succès reproducteur, probablement en diminuant les conflits d'investissement parental entre les individus du couple (Schuett et al. 2011). Cependant, on ne sait pas comment les individus utilisent les différents traits phénotypiques pour leur choix de partenaire; des différences répétables modérées rendent l'erreur possible. Récemment, il a été proposé que les individus utiliseraient l'information d'un ensemble de traits, ce qui réduirait les risques d'erreurs (Møller & Pomiankowski 1993, Johnstone 1996, Candolin 2003, Hebets & Papaj 2005). Afin de mieux comprendre les bases des processus d'appariement ainsi que leurs origines et conséquences évolutives, l'objectif de ce mémoire est de déterminer s'il existe une structure d'association entre ces différents traits phénotypiques et si certains traits comme la coloration serviraient de signal et transmettraient de l'information sur la personnalité d'un individu à ses conspécifiques.

Un aspect important de l'écologie est d'étudier comment les différences d'habitats ou de conditions environnementales peuvent mener à différents phénotypes et génotypes au sein des populations et entre elles (Blanquart et al. 2012). On parle d'adaptation locale lorsque le génotype d'un individu d'une population montre une plus grande valeur adaptative dans son environnement d'origine qu'un génotype migrant (Kawecki & Ebert 2004, Hereford 2009, Blanquart et al. 2012). Dans cette situation, les pressions de sélection associées aux conditions écologiques locales filtrent les différents phénotypes, résultant en une distribution phénotypique et génotypique autour d'un optimum (Endler 1986). Il est donc probable que la structure d'association entre les traits représente une adaptation locale et diffère entre les populations. Alternativement,

il est aussi possible que la structure d'association entre les traits soit stable entre les environnements, car optimale face à certaines contraintes (Dingemanse et al. 2007). Ainsi, en travaillant sur différentes populations d'une même espèce dans des environnements hétérogènes et présentant des adaptations locales (Charmantier et al. 2016), un autre objectif de ce projet sera de décrire si des conditions écologiques contrastées peuvent mener à des différences d'associations entre les traits phénotypiques.

La suite de cette introduction présente en détails les connaissances actuelles dans les domaines de la coloration et de la personnalité, les objectifs et les prédictions, ainsi que l'espèce étudiée.

1.2 Coloration, sélection sexuelle et sociale

Les signaux sexuels secondaires permettent aux individus d'attirer un partenaire potentiel et de combattre plus efficacement un adversaire et sont le fruit de la sélection sexuelle (Darwin 1871). Ces signaux impliquent la combinaison de caractères, tels que les ornements colorés (Endler 1983, Hill 1990), les signaux acoustiques (Searcy & Andersson 1986), les phéromones (Bucek et al. 2015) et les postures (Fleishman 1988, Proctor 1991). Les ornements colorés peuvent aussi résulter d'une sélection sociale non-sexuelle (Lyon & Montgomerie 2012). Chez les Poeciliidés, la coloration transmet de l'information sur un mâle et influence la préférence des femelles (Endler 1983). Elle peut aussi avoir ces rôles chez des oiseaux comme le roselin familier (*Carpodacus mexicanus*) (Hill 1990). Les colorations ornementales sont phénotypiquement plastiques et influencées par des facteurs environnementaux (Cuervo & Møller 2001, Hadfield & Owens 2006), mais montrent également de la variation génétique (Hadfield et al. 2006, Roulin & Ducrest 2013, Roulin 2016). Il serait donc avantageux pour les individus d'une espèce de pouvoir extraire l'information transmise par la coloration à

propos de la capacité de leurs conspécifiques à faire face aux contraintes environnementales et d'ainsi d'évaluer leur qualité, que ce soit comme partenaire ou comme compétiteur (Zahavi 1975, Hill & McGraw 2006b).

Plusieurs types d'informations peuvent être signalés par le biais des ornements colorés. Tout d'abord, la coloration pourrait indiquer la qualité individuelle et la capacité à survivre et à se reproduire malgré le coût associé à la production de ce handicap (Zahavi 1975, Pomiankowski 1987, Grafen 1990a, 1990b, Iwasa & Pomiankowski 1994). La théorie du handicap, aussi connue sous le nom de condition-dépendance (Cotton et al. 2004), fournit une explication de l'évolution de signaux de qualité individuelle dits honnêtes entre des individus qui pourraient avoir un avantage à tricher en exprimant des signaux malhonnêtes qui tromperaient leurs congénères (Zahavi 1975, Grafen 1990a, 1990b). Un signal honnête est un trait couteux à produire qui transmet une information fiable aux autres individus et augmente la valeur adaptative du signaleur et du receveur (Zahavi 1975). Selon cette théorie, les individus peuvent investir dans un signal d'autant plus coûteux qu'ils sont en bonne condition (Zahavi 1975, Grafen 1990a, 1990b, Iwasa & Pomiankowski 1994). Les individus en bonne condition sont moins affectés par le coût du signal que les individus en mauvaise condition et donc seuls ceux qui sont en bonne condition peuvent produire un phénotype élevé du signal, tandis que ceux qui sont en mauvaise condition ne peuvent pas investir autant dans la production du signal (Zahavi 1975, Grafen 1990a, 1990b, Iwasa & Pomiankowski 1994). Un individu de meilleure qualité est traditionnellement vu comme ayant une meilleure condition corporelle, des gènes plus adaptés à l'environnement dans lequel il se trouve, un statut social plus élevé, moins de parasites, etc. (Hamilton & Zuk 1982, Kodric-Brown & Brown 1984, Hill & McGraw 2006a). Ainsi, selon l'hypothèse de condition-dépendance, l'information transmise par le signal est fiable si le signal de qualité individuelle est coûteux à produire, que ce soit en terme de temps, d'énergie, de sécurité ou d'éléments rares utilisés pour d'autres fonctions (Zahavi 1975, Kodric-

Brown & Brown 1984, Grafen 1990a). L'existence d'une contrainte physiologique et la conventionnalité des signaux, comme c'est le cas pour les badges de statut social qui sont souvent mélaniques, sont d'autres explications possibles de la fiabilité des signaux (Maynard Smith & Harper 1995, Tibbetts & Safran 2009). Dans le cas des badges de statut honnêtes, dont la taille est positivement liée à la dominance, les individus combattent leurs congénères ayant des badges de taille semblable aux leurs (Maynard Smith et al. 1988). Donc, si un individu malhonnête avait un badge plus grand que la taille qu'il devrait honnêtement signaler, ce badge ne reflèterait pas sa capacité à combattre et cet individu malhonnête subirait le coût des combats physiques avec des individus plus dominants que lui (Maynard Smith et al. 1988). Alternativement, la coloration pourrait être résulter de l'attrait qu'un individu a pour les membres de l'autre sexe sans lien avec sa qualité du fait, par exemple, d'un biais sensoriel (Basolo 1990). Ce modèle plus ancien, nommé emballlement Fisherien, explique que les femelles ont une attirance pour un trait retrouvé chez les mâles du fait d'un biais sensoriel et sélectionnent les mâles ayant ce trait (Fisher 1930). Si ce trait est héritable, elles produisent alors des jeunes mâles qui seront attirants à leur tour, et dont les descendants aux versions extrêmes de ce traits seront préférentiellement choisis à leur tour et auront ainsi plus de descendants (Fisher 1930). Les jeunes femelles issues de ces couples hériteront de leur côté de la préférence pour le trait, ce qui permet la coévolution vers des formes extrêmes du trait par un renforcement positif (Fisher 1930, Lande 1981). Une dernière explication possible, lorsque les individus émettent des signaux visant à coopérer, est que la coloration peut signaler honnêtement la stratégie adoptée par l'individu ou son état, que ce soit, par exemple, son sexe (Noble & Vogt 1935), son statut social (Rohwer & Ewald 1981) ou encore sa stratégie parentale (Tuttle 2003). Les ornements colorés pourraient aussi servir de signal pour la compatibilité génétique, une sélection de partenaires qui produirait une combinaison adaptative de gènes chez les jeunes du couple (Trivers 1972), mais cette hypothèse semble peu probable pour les ornements colorés (Mays & Hill 2004, Hill & McGraw 2006a). Par contre, cela n'exclut pas l'importance potentielle de la compatibilité génétique pour la formation

des couples, mais cette compatibilité seraient plutôt signalée par le biais d'autres signaux comme les odeurs (Mays & Hill 2004). Finalement, les types d'informations signalées par les colorations des oiseaux ne sont probablement pas mutuellement exclusifs.

Plusieurs auteurs reportent de l'appariement homogame pour la couleur chez les poissons (Martin 2013) et les oiseaux (par exemple Jones & Montgomerie 1991, Fargevieille et al. 2017). Chez les espèces aviaires, l'homogamie ne se produit pas seulement chez les espèces polymorphiques (Findlay et al. 1985), mais aussi chez celles ayant des variations de couleurs continues et conditions dépendantes (Andersson et al. 1998). Chez le merlebleu de l'Ouest (*Sialia mexicana*) et le merle d'Amérique (*Turdus migratorius*), les couples sociaux s'apparent positivement pour, respectivement, la brillance UV du bleu et la coloration de la poitrine, mais il n'y a pas d'évidence d'homogamie entre les individus s'appariant hors de leur couple (Rowe & Weatherhead 2011, Jacobs et al. 2015). Cet appariement positif pour la brillance UV du bleu a aussi été trouvé chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) (Andersson et al. 1998). Beaucoup d'études reportent de l'homogamie chez les passereaux (Andersson et al. 1998, MacDougall & Montgomery 2003, Griggio et al. 2005, Siefferman & Hill 2005, Bitton et al. 2008, Rowe & Weatherhead 2011, Jacobs et al. 2015). Elle est observée pour différents types de coloration, comme les pigments de caroténoïdes (Griggio et al. 2005), la mélanine (Rowe & Weatherhead 2011) et la structure (Siefferman & Hill 2005, Jacobs et al. 2015). Chez les oiseaux à soins biparentaux, l'homogamie pourrait être produite par le choix mutuel des partenaires, puisque les deux sexes investissent considérablement d'énergie dans leurs jeunes (Hill & McGraw 2006a). La sélection sociale pourrait aussi créer ce type d'appariement. Par exemple, si l'ornement coloré signale la capacité de gagner les interactions agonistiques, les mâles pourraient entrer en compétition pour les meilleurs territoires et les femelles pourraient compétitionner entre-elles pour les meilleurs mâles/territoires

et, conséquemment, les individus les plus compétitifs pourraient se retrouver ensemble dans les meilleurs territoires (Jacobs et al. 2015). L'homogamie pourrait aussi être la conséquence de contraintes écologiques telles qu'une absence de synchronisation spatio-temporelle de la reproduction entre les différents phénotypes (Findlay et al. 1985, Jiang et al. 2013).

Chez les oiseaux, la coloration peut-être pigmentaire ou structurelle (Hill & McGraw 2006b). En ordre d'importance, les principaux pigments responsables de la coloration des plumes sont les mélanines et les caroténoïdes. Les autres types de pigments, soit la ptérine, la porphyrine et la psittacofulvine, sont beaucoup moins communs (Hill & McGraw 2006b). La mélanine est synthétisée directement par les animaux à partir d'acides aminés (Jawor & Breitwisch 2003). On retrouve deux types de mélanines souvent associés en proportion différente dans les tissus (Saino et al. 2013); l'eumélanine, typiquement responsable des colorations noirâtres, et la phéomélanine, qui produit des colorations brunâtres, jaunâtres et rougeâtres (Prota et al. 1995, Jawor & Breitwisch 2003). Chez plusieurs espèces, les traits ornementaux colorés par la mélanine fonctionnent comme un badge de statut social dont la taille reflète la dominance (Rohwer 1975, Senar 1999, Jawor & Breitwisch 2003, Hoi & Griggio 2008). Par exemple, les mâles de moineau domestique (*Passer domesticus*) subordonnés ont des badges plus petits que les mâles dominants (McGraw et al. 2003). Ces badges auraient évolués car ils limitent les interactions agonistiques entre les individus et l'énergie qu'ils dépensent dans ces interactions, et donc influencent directement la survie et indirectement le succès reproducteur du signaleur et du receveur (Rohwer 1975, Rohwer & Ewald 1981, Tanaka 1996, McGraw 2007, 2008, Lyon & Montgomerie 2012, Galván et al. 2015, Acker et al. 2015). La mélanine a aussi un rôle d'antioxydant (Galván & Alonso-Alvarez 2008), protège contre les métaux lourds (García-Rivera & Casadevall 2001), renforce les tissus (révisé dans Burtt 1986), aide à résister aux parasites par son lien avec le système immunitaire (Roulin et al.

2001), agit comme antimicrobien (Mackintosh 2001), protège contre les rayons solaires et est un thermorégulateur (révisé dans Burtt 1986). Contrairement à ce qui était supposé à l'origine, les ornements colorés à partir de mélanine pourraient servir de signaux honnêtes puisque la synthèse de la mélanine implique des minéraux rares pouvant être toxiques pour l'organisme lorsqu'accumulés en forte concentration (McGraw 2003, 2008). L'ornement devient alors un signal de l'accès à ces minéraux à travers la diète ainsi que de la capacité à résister à leurs effets néfastes (McGraw 2003). Par ailleurs, les traits ornementaux colorés par la mélanine sont souvent associés à d'autres traits, par exemple l'agressivité, les comportements sexuels, les fonctions immunitaires et la réponse au stress (révisé dans Ducrest et al. 2008). Cette association provient du fait que certains régulateurs de la synthèse de la mélanine ont aussi un effet pléiotropique sur ces autres traits physiologiques et comportementaux (révisé dans Ducrest et al. 2008). Par son lien avec l'agressivité, les ornements colorés par la mélanine pourraient être des bons candidats pour signaler la personnalité des individus. De plus, il semble y avoir de la variation dans l'importance de la coloration des ornements mélanistiques pour le choix de partenaire social et hors couples entre les années, les espèces et les populations (Alatalo et al. 1984, Møller 1990, Ratti et al. 1995, Cordero et al. 1999, Griffith et al. 1999, Riters et al. 2004).

Après les mélanines, les principaux pigments responsables de la coloration des plumes sont les caroténoïdes (Hill & McGraw 2006b). Ceux-ci produisent typiquement des colorations rougeâtres, jaunâtres et orangeâtres et se retrouvent chez les bactéries, les champignons, les plantes et les animaux (Brush 1990, Matsuno 2001). La couleur exacte obtenue change selon le tissu et la concentration du pigment (Hill & McGraw 2006b). Chez les poissons et les oiseaux, la seule source de caroténoïdes est la diète, via la consommation d'algues, de champignons, de plantes ou d'organismes séquestrant les caroténoïdes (Brockmann & Volker, 1934 in Test 1969). Ainsi, chez les canaries, la perte de coloration des plumes n'est pas due à un changement dans le type

de pigment déposé dans les plumes, mais à une plus faible concentration de ceux-ci (Volker 1934 in Hill & McGraw 2006). Les colorations à base de caroténoïdes, puisqu'il s'agit de ressources limitantes, devraient donc en partie refléter la capacité d'un individu à obtenir des ressources contenant des caroténoïdes (Endler 1980, 1983). Cette hypothèse a d'ailleurs été appuyée par de nombreuses études et est largement acceptée de nos jours (Test 1969, Partali et al. 1987, Hill 1990, Grether et al. 1999, Hill et al. 2002). De surcroît, les pigments ingérés doivent être absorbés et transportés par l'organisme pour ensuite être déposés dans les tissus ornamentaux, ce qui demande de l'énergie (Hill & McGraw 2006b). Cette habileté à utiliser les caroténoïdes varie entre les génotypes (Latscha 1990) et semblerait en partie héritable (Hill 1991). Indépendamment de l'accès aux pigments, la condition nutritionnelle lors de la mue peut modifier la coloration du plumage (Hill 2000, McGraw et al. 2005b) ainsi que la vitesse de formation des nouvelles plumes (Hill & Montgomerie 1994). En plus de produire la coloration, les caroténoïdes ont un impact sur la santé, puisque ce sont des antioxydants (Burton & Ingold 1984), des immunomodulateurs (Fenoglio et al. 2002) et qu'ils participent au développement embryonnaire (McGraw et al. 2005a). De plus, plusieurs études ont montré un lien positif entre les concentrations de caroténoïdes sanguins et la résistance immunitaire (Alonso-Alvarez et al. 2004a, Baeta et al. 2008) et un lien négatif entre la coloration ornamentale et le taux de parasites (Thompson et al. 1997, Brawner et al. 2000, McGraw & Hill 2000, Baeta et al. 2008). La charge parasitaire réduirait la qualité des couleurs des ornements, puisque l'énergie utilisée pour la défense parasitaire ne peut être investie dans la production de couleur (Hill & McGraw 2006b). De plus, certains parasites interfèrent avec l'absorption des caroténoïdes (Ruff et al. 1974) et d'autres peuvent inhiber leur expression (Houde & Torio 1992). Ceci semble concorder avec l'hypothèse du handicap parasitaire de Hamilton-Zuk (Hamilton & Zuk 1982) qui propose que les signaux colorés signalent les « bons gènes » de l'individu pour la résistance aux parasites. Le lien entre les ornements colorés par les caroténoïdes et la résistance aux infections futures suggère que les caroténoïdes permettraient de signaler la résistance aux infections (Lindström

& Lundström 2000, Hill & Farmer 2005). Les individus feraient donc face à un compromis entre l'allocation des caroténoïdes pour la coloration et pour les autres fonctions (Lozano 1994). Ainsi les individus ayant acquis le plus de caroténoïdes dans leur alimentation seraient en mesure d'en investir plus dans le signalement via les ornements colorés. Une étude récente a montré que, même chez les espèces n'utilisant pas les caroténoïdes pour colorer leurs plumes, les individus peuvent détecter la présence de caroténoïdes dans leur nourriture et que leur consommation varie entre les individus (Catoni et al. 2011). Cette différence interindividuelle d'allocation et d'acquisition des caroténoïdes concorderait avec la théorie du signal honnête (Lozano 1994, Olson & Owens 1998, Hill et al. 2002). D'ailleurs, plusieurs exemples de cette théorie sont basés sur les ornements colorés par les caroténoïdes (Alonso-Alvarez et al. 2004a, Griggio et al. 2007) et relient positivement, par exemple, la brillance des mâles, leurs comportements de soins parentaux et la préférence des femelles (Hill 1991). La plupart des études ont montré que les femelles préfèrent les mâles ayant les colorations à base de caroténoïdes les plus prononcées et que les individus les plus colorés étaient aussi ceux en meilleure condition (Hill 1990, Toomey & McGraw 2012 mais voir Wolfenbarger 1999). Par contre, pour ce qui est des appariements hors couples, l'importance de ces ornements varie selon les études (Hill et al. 1994, Sundberg & Dixon 1996, Yezerinac & Weatherhead 1997). Ce type d'ornement joue aussi un rôle lors de l'acquisition et de la défense d'un territoire en signalant la dominance et la capacité de remporter les interactions agonistiques d'un individu (Pryke et al. 2001, Pryke & Andersson 2003).

En plus des couleurs pigmentaires, la coloration des plumes des oiseaux peut être d'origine structurelle (Hill & McGraw 2006b). La coloration structurelle est produite par l'interaction de la lumière avec des microlamelles de kératine qui produisent des interférences lumineuses dans les barbules des plumes ou de la diffraction de la lumière dans les barbes des plumes (Dyck 1976). Elle est responsable des colorations bleuâtres,

verdâtres et mauvâtres, du blanc, des couleurs visibles dans les UV et des couleurs iridescentes (Hill & McGraw 2006b). Historiquement, les micro-lamelles sont vues comme non coûteuses à produire puisqu'elles ne sont pas construites avec des nutriments limitants (Endler 1980). Cependant, plusieurs études chez les oiseaux suggèrent maintenant que les couleurs structurelles reflètent la condition nutritionnelle d'un individu au moment de la mue et pourraient donc aussi jouer le rôle de signal honnête (Keyser & Hill 1999, 2000, Doucet 2002, McGraw et al. 2002, Masello et al. 2008, Doutrelant et al. 2012). Si les différentes études ne montrent pas toujours de lien entre la brillance de ces colorations et le choix de partenaire social ou hors couple (Ballentine & Hill 2003, Estep et al. 2005), il a été montré que la coloration UV a un rôle important dans la signalisation sexuelle (Cuthill et al. 1999, Hausmann et al. 2003) et qu'elle influence le choix de partenaire (Bennett et al. 1996, Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1999, Delhey et al. 2007). Comme pour les ornements colorés par les caroténoïdes, il semble y avoir une relation négative entre la présence de parasites et l'intensité de la coloration structurale (Harper 1999, Doucet & Montgomerie 2003, Hill et al. 2005).

1.3 Personnalité

Les traits comportementaux sont généralement considérés comme plastiques; il est donc supposé qu'ils reflètent essentiellement les effets de l'environnement (Krebs & Davies 1997). Par contre, il a récemment été montré que les ajustements phénotypiques des comportements aux changements rapides de l'environnement sont plus limités que ce qui était pensé auparavant et que les individus ne peuvent exprimer qu'une fraction de la variance totale d'un trait comportemental (Sih et al. 2004, Réale et al. 2007). Lorsque ces différences interindividuelles persistent dans le temps et entre les situations, elles portent le nom de personnalité (Gosling 2001, Dall et al. 2004, Réale et al. 2007). Les catégories de traits de personnalité les plus courantes sont la témérité (réaction d'un individu face à une situation risquée, mais non nouvelle), l'exploration

(réaction à une situation nouvelle pouvant être risquée), l'activité (niveau d'activité général d'un individu), l'agressivité (réaction agonistique face à un conspécifique) et la sociabilité (réaction à la présence ou l'absence d'un conspécifique) (Réale et al. 2007). Il a été proposé que la variance génétique interindividuelle dans les traits de personnalité pourrait être maintenue par différents types de pressions de sélection (Dingemanse & Réale 2013), comme des pressions de sélection fluctuante dans le temps et l'espace (Ellner & Hairston 1994, Wilson & Yoshimura 1994, Bürger & Gimelfarb 2002) et des processus fréquence- et densité-dépendants (Dall et al. 2004). Les compromis d'histoire de vie pourraient aussi participer au maintien de la variance dans ces traits (Wolf et al. 2007). Depuis la dernière décennie, les travaux sur les implications de la personnalité en écologie et évolution ont connu un intérêt croissant (Réale et al. 2007, 2010, Wolf & Weissing 2010, Sih et al. 2012). Par exemple, les traits de personnalité d'un individu peuvent être génétiquement ou phénotypiquement corrélés avec des traits qui affectent la valeur adaptative, comme la survie, la dispersion, le statut social, la qualité du territoire, l'âge à la maturité sexuelle, les performances reproductives, le nombre de jeunes recrutés, la réponse au stress, la masse ainsi que la charge parasitaire (révisé dans Réale et al. 2007). Par conséquent, la personnalité pourrait affecter la génétique et la dynamique des populations, l'écologie du paysage, l'écologie des communautés, la biologie des espèces envahissantes et la spéciation (Réale et al. 2007).

Les traits de personnalité sont souvent génétiquement ou phénotypiquement corrélés, formant un syndrome comportemental (Koolhaas et al. 1999, Sih et al. 2004, Réale et al. 2007). L'étude charnière de Huntingford (1976) a montré que les individus les plus hardis face aux prédateurs étaient aussi les plus actifs dans un nouvel environnement ainsi que les plus agressifs envers leurs conspécifiques. En plus d'être corrélés entre eux, les traits de personnalité sont, dans plusieurs études, reliés à des traits d'histoire de vie et à des traits physiologiques (Réale et al. 2010). Il a donc été récemment proposé

que les traits de personnalité soient inclus dans le syndrome de train de vie, puisqu'ils auraient coévolués avec ces autres traits (Réale et al. 2010). À une extrémité du continuum comportemental, les individus dits réactifs, plus dociles, plus approfondis dans leur exploration et moins agressifs, seraient caractérisés par un train de vie lent, soit une grande longévité, une première reproduction tardive et un taux de croissance plus faible (Réale et al. 2010). De l'autre côté du continuum, les individus proactifs, peu dociles, superficiels dans leur exploration et agressifs, montreraient un train de vie rapide, soit une vie courte, une première reproduction précoce et une croissance plus rapide (Réale et al. 2010).

Dans les domaines de l'évolution et de la psychologie sociale humaine, nombreuses sont les études sur la préférence et le choix de partenaire en lien avec les traits de personnalité. Plusieurs d'entre elles montrent que les individus préfèrent et choisissent un partenaire ayant une personnalité semblable à la leur (Mascie-Taylor & Gibson 1979, Morell et al. 1989, Furnham 2009, Gyuris et al. 2010). De plus, il a été suggéré que, puisque les couples homogames ont tendance à rester ensemble plus longtemps et à produire plus de jeunes que les couples hétérogames, l'homogamie pour les traits de personnalité augmenterait le succès reproducteur (Gyuris et al. 2010). Chez les autres espèces animales, les études sur le lien entre la personnalité et le choix de partenaire sont moins courantes. Par exemple, une étude sur le lézard vivipare (*Zootoca vivipara*), a montré que les femelles choisissent leur partenaire selon leur niveau d'activité et que la valeur du trait préféré varie selon l'intensité de prédation de l'environnement dans lequel elles se trouvent (Teyssier et al. 2014). Dans une étude chez la caille du Japon (*Coturnix japonica*), les femelles préfèrent les mâles qu'elles ont vu perdre lors d'une interaction agonistique, car leur plus faible agressivité est corrélée avec une plus faible quantité de comportements de séduction qui peuvent blesser les femelles (Ophir & Galef 2003). Parfois, toutes les femelles ne préfèrent pas le même type de mâles, comme dans cette étude sur le diamant mandarin où certaines femelles préfèrent les

mâles agressifs tandis que d'autres favorisent ceux qui le sont moins (Forstmeier & Birkhead 2004). De même, dans une étude en laboratoire sur les mésanges charbonnières, les mâles proactifs préfèrent les femelles proactives, tandis que les mâles réactifs ne démontrent aucune préférence (Groothuis & Carere 2005). Chez le calmar (*Euprymna tasmanica*), la combinaison de personnalité des membres d'un couple peut affecter leur succès de fertilisation (Sinn et al. 2006). Les liens entre l'homogamie et la personnalité sont encore moins étudiés. Comme mentionné auparavant, dans une population de mésanges charbonnières, les couples homogames formées de deux individus situés aux extrêmes de la gamme comportementale produisent des jeunes en meilleure condition lors de l'envol (Both et al. 2005). Par contre, la combinaison avantageuse peut varier; en effet, dans cette population, le recrutement des jeunes provenant de couples homogames formées par deux individus aux extrêmes du spectre était plus élevé lors des années de nourriture abondante, tandis qu'il était plus élevé pour les couples hétérogames lors des années pauvres (Dingemanse et al. 2004). Une étude chez le diamant mandarin a montré que l'homogamie de personnalité peut avoir des effets positifs sur le succès reproducteur, probablement en diminuant les conflits d'investissement parental entre les individus du couple (Schuett et al. 2011).

Suite à la proposition de Ducrest et al. (2008) selon laquelle la coloration à base de mélanine serait liée à l'agressivité, quelques études se sont penchées sur la relation entre la personnalité et la coloration. Par exemple, une étude chez les mâles de la tortue d'Hermann (*Testudo hermanni*) a montré que la coloration à base de mélanine de la carapace permettait de prédire l'agressivité et la témérité des individus (Mafli et al. 2011). De même, chez les poissons, il a été montré que les individus proactifs ont une coloration mélancolique plus prononcée (Kittilsen et al. 2009, Schweitzer et al. 2015). Une étude a avancé que les ornements colorés des oiseaux pourraient servir de vecteur d'information sur les traits de personnalité puisque les individus avec les badges les

plus grands étaient plus rapides à approcher un nouvel objet (Mateos-Gonzalez & Senar 2012). Chez le diamant de Gould (*Erythrura gouldiae*), une espèce polymorphe, le morphé est corrélé avec l'agressivité et la témérité (Williams et al. 2012). Chez la chouette hulotte (*Strix aluco*), les différences individuelles dans les couleurs d'ornements mélaniques signalent des comportements alternatifs de défense de territoire ainsi que de défense de nichée (Da Silva et al. 2013). Il faut par contre noter que le signal peut transmettre une information différente d'une espèce à l'autre. Par exemple, chez l'effraie des clochers (*Tyto alba*) et le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), lors de la manipulation par des humains, les individus avec une plus large bande noire sur la queue restent en catalepsie plus longtemps et ont un rythme respiratoire plus lent (van den Brink et al. 2012a, 2012b). Cependant, une plus large bande est positivement associée à une plus grande agressivité chez les faucons et à une moins grande agressivité chez les effraies (van den Brink et al. 2012a, 2012b). À ce jour, à ma connaissance, les études ne se sont pas encore penchées sur le lien entre la personnalité et les colorations structurelles ainsi que les colorations à base de caroténoïdes.

Schweitzer et al. (2015) proposent que, si personnalité et coloration sont fortement corrélées, les individus pourraient utiliser les ornements colorés comme une information fiable sur des partenaires potentiels en une seule rencontre et optimiser ainsi ce choix. Dans un même ordre d'idée, Candolin (2003) avance que, si aucun trait morphologique ne transmet d'informations sur la personnalité et qu'un individu doit la déterminer par lui-même, cela prendrait plus de temps et serait risqué, puisque plusieurs rencontres seraient nécessaires, et ce dans différents contextes. De plus, assimiler de l'information provenant de multiples sources pourrait constituer un challenge cognitif plus grand (Fawcett et al. 2011). Appuyant cette logique, une étude sur le guppy (*Poecilia reticulata*) a montré que les colorations à base des caroténoïdes des mâles sont positivement corrélées avec leur témérité et que les femelles préfèrent les mâles

les plus téméraires, et ce indépendamment de leur coloration (Godin & Dugatkin 1996). Les auteurs suggèrent qu'en préférant les mâles colorés les femelles choisissent en moyenne les mâles les plus téméraires (Godin & Dugatkin 1996).

1.4 Objectifs et prédictions

Les études sur le choix de partenaire ont essentiellement été réalisées sur des traits morphologiques (Coulter 1986, Chardine & Morris 1989, Helfenstein et al. 2004), sur des signaux de communications (Endler 1983, Searcy & Andersson 1986, Fleishman 1988, Hill 1990, Proctor 1991, Bucek et al. 2015) ou encore sur des parades comportementales comme des danses (Pruett-Jones & Pruett-Jones 1990). Quelques études sur les patrons d'appariement ont aussi été conduites sur des traits de personnalités (Dingemanse et al. 2004, Both et al. 2005, Schuett et al. 2011). L'objectif de ce mémoire est de déterminer s'il existe une structure d'association entre des traits comportementaux, de coloration et de morphologie. Par le fait même, ce mémoire vise également à évaluer si la coloration ou la morphologie ont le potentiel de signaler les traits de personnalité d'un individu. Finalement, ce mémoire a pour but de tester si des conditions écologiques contrastées peuvent résulter en différentes associations entre des traits comportementaux, de coloration et de morphologie. Pour ce faire, nous avons étudié, durant six ans, trois populations sauvages de mésanges bleues en Corse. Ces populations, soit Muro chêne-blanc (ci-après appelé Muro CB), Muro chêne-vert (Muro CV) et Pirio chêne-vert (Pirio CV), sont génétiquement différentes (Porlier et al. 2012, Szulkin et al. 2016), et ce malgré la faible distance qui les sépare : à vol d'oiseau, les populations Muro CB et Muro CV sont à 6 kilomètres l'une de l'autre, tandis que Muro CB et Pirio CV sont séparées par 25 kilomètres. Ces populations se trouvent dans des milieux contrastés pour l'abondance en ressources lors de l'élevage des jeunes, l'abondance de prédation et la densité de population (Blondel et al. 2006). De plus, les individus des trois populations diffèrent dans leur morphologie, leur coloration et leur personnalité (Blondel et al. 2006, Dubuc-Messier et al. 2016,

Fargevieille et al. 2017). Nous avons donc étudié des traits comportementaux (docilité et exploration d'un nouvel environnement), des signaux (colorations bleues et jaunes) et des traits morphologiques (longueur des tarses, des ailes et masse) qui, bien qu'ils puissent être liés entre eux, ont rarement été étudiés comme un tout. Notre hypothèse est qu'il existe une structure d'association entre ces traits dans chacune des trois populations. Nous faisons la prévisions qu'il existe un syndrome (covariances interindividuelles) entre les traits covariant à l'intérieur de chaque individu de manière plastique (i.e. plasticité combinée ou covariances intra-individuelles) des traits mesurés à plusieurs reprises (Dingemanse et al. 2012).

1.5 Espèce étudiée

Pour cette étude, nous avons utilisé la mésange bleue. Il s'agit d'un petit passereau, pesant entre 9 et 11 grammes, commun dans les habitats forestiers, notamment les forêts de chênes, du sud de la Scandinavie au sud de l'Europe (Blondel et al. 2006, Porlier et al. 2012). Il se nourrit d'invertébrés variés, mais a besoin de chenilles folivores, disponibles au printemps, pour nourrir ses jeunes (Bañbura et al. 1994). De plus, cette espèce socialement monogame et à soins biparentaux est caractérisée par un dimorphisme sexuel de sa couleur UV-bleu et par une forte variabilité interindividuelle des couleurs UV-bleu et jaune pour les deux sexes (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, Doutrelant et al. 2008). Il s'agit d'une espèce très colorée; le dos, les ailes, le dessus de la queue et la couronne sont UV-bleu, la poitrine et le ventre sont jaunes, les joues et le front sont blancs et on retrouve un bandeau noir au niveau des yeux ainsi qu'une ligne bleu foncé sur le ventre. Un avantage majeur de cette espèce pour les études en écologie et évolution est qu'elle niche dans les cavités artificielles et tolère la capture, la recapture et les manipulations sans abandonner sa nichée (Blondel et al. 2006). En Corse, elle est sédentaire et appartient à la sous-espèce *Cyaniste caeruleus ogliastrae*, légèrement plus petite que son homologue du continent (Blondel et al. 2006).

CHAPITRE II. CAN MORPHOLOGY AND PLUMAGE COLORATION SIGNAL
PERSONALITY IN BLUE TITS?

Raphaëlle Mercier-Gauthier¹, Claire Doutrelant², Gabrielle Dubuc-Messier^{1,2}, Anne
Charmantier² & Denis Réale¹

¹Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada

²Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, Montpellier Cedex 5, France

Short title: signals of personality

Correspondence to: Denis Réale

E-mail: reale.denis@uqam.ca

2.1 Abstract

Several studies have shown that reproductive partners mate assortatively based on their personality, but we do not fully understand how individuals assess their conspecifics' personality. One hypothesis is that some morphological or coloration traits act as cues or signals of personality. Here, we tested whether coloration and morphological traits could serve as indicators of personality by analyzing the correlation patterns between behavioral traits (handling aggression and exploration), coloration (structural and pigmentary) and morphological traits (tarsus and wing length, and body mass) across three wild blue tit populations living in contrasted habitats. Using six years of data, we decomposed the phenotypic correlation between traits into among- and within-individual correlations and calculated adjusted repeatability of the studied traits. We found low to moderate repeatability of traits and a weak behavior-coloration-morphology syndrome that was identical in the three studied populations: more colorful birds were also more aggressive and bigger. These results suggest that, across populations, coloration and morphological traits may not signal personality at a precise time, given that the among-individual correlations between traits were weak. Moreover, traits did not seem to be future signals of other traits, because, for one trait to be a predictor of another trait in the future, traits would have to be highly repeatable, which was not the case. Our results also suggest that, in those populations, ecological conditions do not result in different associations between the studied traits; it would therefore be interesting in the future to test whether coloration is a part of the pace-of-life syndrome.

2.2 Introduction

Behavioral traits have generally been considered plastic, and are assumed to primarily reflect the immediate effects of the environment (Krebs & Davies 1997). However, it has recently been shown that behavior adjustment to rapid changes in the environment is more limited than previously thought and that each individual can only express a fraction of the total variance of a behavioral trait of a population (Sih et al. 2004, Réale et al. 2007). When differences among individuals persist over time and across situations, they are called personality (Gosling 2001, Dall et al. 2004, Réale et al. 2007). Personality traits are often genetically or phenotypically correlated, forming a behavioral syndrome (Koolhaas et al. 1999, Sih et al. 2004, Réale et al. 2007). Huntingford's landmark study (1976) showed that bold individuals facing predators were also more active in a new environment as well as more aggressive towards conspecifics than shyer individuals. In addition to being correlated, personality traits are, in several studies, linked to life-history traits and physiological traits (Careau et al. 2008, Réale et al. 2010). It has therefore been recently suggested that personality traits should be included in the pace-of-life syndrome, because they might have coevolved with these other traits (Réale et al. 2010). Genetic variance in behavior traits could be maintained by different types of selection pressures (Dingemanse & Réale 2013), such as fluctuating selection in space and time (Ellner & Hairston 1994, Wilson & Yoshimura 1994, Bürger & Gimelfarb 2002), or frequency- and density-dependent selection (Dall et al. 2004). Life-history trade-offs could also participate in maintaining variance in those traits (Wolf et al. 2007). Another possibility, which has drawn less attention, is that sexual selection could have a role in the evolution and maintenance of personality differences, because mate choice based on behavior may help the cohesion of a breeding pair and improve reproductive success (Dall et al. 2004, Schuett et al. 2010). Assortative mating could also increase genetic and phenotypic variance of these traits in the population (Jiang et al. 2013). Assortative mating implies that individuals can evaluate the phenotype (here personality) of potential mating partners, either directly, or indirectly by estimating the value of other traits correlated with personality. However, how individuals evaluate their respective personality is not yet known. Studies on mate choice have essentially been conducted either on morphological traits (Coulter 1986, Chardine & Morris 1989, Helfenstein et al. 2004), communication signals like

visual (Endler 1983, Fleishman 1988, Hill 1990, Proctor 1991), chemical (Bucek et al. 2015) or acoustic signals (Searcy & Andersson 1986) or on behavioral displays like dance (Pruett-Jones & Pruett-Jones 1990).

When traits are labile, like personality traits, an individual assessing another individual's phenotype would need to meet with this other individual more than once, and possibly in several contexts, and this would be time-consuming and could potentially increase predation risk (Candolin 2003). Thus, some studies have suggested that mate choice is based on multimodal signals to reduce the uncertainty associated with a unimodal evaluation (Hebets et al. 2006, Taff et al. 2012). A second possibility would be that some traits act as cues or signals and transmit information of an individual's personality. Schweitzer et al. (2015) suggested that, in the case of a strong correlation between a personality trait and a signal, individuals could use that signal to obtain reliable information on their conspecific in one meeting, which would optimize mate selection and could allow individuals to avoid agonistic interactions. Furthermore, processing information from multiple sources could be a cognitive challenge (Fawcett et al. 2011). However, to be used as a future signal of personality, cues and signals would have to be not only highly correlated with personality, but also to be highly repeatable. A high repeatability is necessary for the phenotype to be predictable of both the value of the trait in the future and the value of the correlated traits (Boake 1989, Nakagawa et al. 2007). A few previous studies in fishes suggest that morphology is a cue that is sometimes correlated with personalities (for body size; Brown & Braithwaite 2004, Brown et al. 2007), but this relationship is not always consistent (see Bell & Sih 2007, Harris et al. 2010).

Coloration is likely to be a good candidate for signaling personality type. Coloration is produced either by pigments (melanin and carotenoids) or by structure (Hill & McGraw 2006b). Ornamental traits colored by melanin are often associated with other traits, for example aggressiveness, sexual behaviors, immune function and stress response (review in Ducrest et al. 2008). At the origin of this association, some regulators of the synthesis of

melanin have a pleiotropic effect on some physiological and behavioral traits. For example, in Hermann's tortoises (*Testudo hermanni*), males with darker shell are more aggressive and bolder (Mafli et al. 2011). Proactive fish have more pronounced melanin-based coloration than reactive ones (Kittilsen et al. 2009, Schweitzer et al. 2015). In siskins (*Carduelis spinus*), individuals with large melanistic badges approach a novel object faster than individuals with smaller badges (Mateos-Gonzalez & Senar 2012). Differences in personalities have also been found between different morphs in the Gouldian finch (*Erythrura gouldiae*; Williams et al. 2012), and the tawny owl (*Strix aluco*; Da Silva et al. 2013). Melanin is not the only mechanism responsible for individual coloration differences. The link between personality and other types of colorations, such as carotenoid-based and structural-based coloration, has, however, not received the same attention as melanin-based coloration. Godin & Dugatkin (1996) found that carotenoid-based coloration in males guppies (*Poecilia reticulate*) was positively correlated with boldness, and that females under the threat of predation preferred bolder and more colorful males. They suggested that females preferring more colorful males were also choosing bolder males.

In this paper, we tested whether coloration and body size could serve as indicators of personality by analyzing the correlation patterns between behavior traits, coloration and morphological traits in three Corsican blue tit populations (*Cyanistes caeruleus*), living in contrasted habitats. This passerine displays significant among-individual variance in UV-blue and yellow coloration (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, Doutrelant et al. 2008), size (Blondel et al. 2006), and personalities (Dubuc-Messier et al. 2016). We used six years of data on more than 1000 individuals with repeated measures over the years. We decomposed the phenotypic (co)variance between traits into among- and within-individual (co)variance (Dingemanse & Dochtermann 2012). On one hand, among-individual variance and covariance provide information on the individual consistency over time and across situations of each trait and of the association between traits, respectively. It is the material on which selection operates (Nakagawa et al. 2007, Réale et al. 2007). On the other hand, within-individual (co)variance provides information on the level of integrated plasticity among traits (Dingemanse & Dochtermann 2012). To test whether coloration or morphological traits

could be a predictor of behavioral variation among individuals in the next year, we calculated adjusted repeatability of the studied traits. That large sample size over six years allowed us to increase the power of our study and the generality of our results (Parker 2013, Cockburn 2014, Fargevieille et al. 2017). Birds from the three populations differed in their morphology, coloration, and personality (Charmantier et al. 2016). This allows us to test whether contrasted ecological conditions could result in different matrices of associations between those traits.

2.3 Methods

2.3.1 Study species and sites

Blue tits are small (9–11 g), hole-nesting, passerines commonly found in western Palearctic woodlands (Blondel et al. 2006, Porlier et al. 2012). This socially monogamous species is characterized by biparental care, sexual dimorphism of its UV-blue coloration, and strong among-individual variance in UV-blue and yellow coloration for both sexes (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, Delhey & Peters 2008, Doutrelant et al. 2008). This species readily breeds in artificial nest boxes and tolerates capture and manipulation without deserting its nest (Blondel et al. 2006). This study took place in 3 populations with contrasted habitats (evergreen vs. deciduous) near Calvi, Corsica, France. In D-Muro (42°32'N, 08°55'E; 350 m elevation; 110 nest-boxes) the habitat is dominated by pubescent oak (*Quercus humilis*). In contrast, in the two other populations, E-Muro (42°35'N, 08°57'E; 100 m elevation; 75 nest-boxes) and E-Pirio (42°34'N, 08°44'E; 200-m elevation; 205 nest-boxes), the habitat consists of forest patches dominated by evergreen oak (*Quercus ilex*) (Blondel et al. 2006, Charmantier et al. 2016). Adults were captured and identified or equipped with uniquely numbered bands from the Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO, Paris, France).

2.3.2 Handling aggression score

Handling aggression was scored from 2011 to 2016. This behavioral test was run during the nest construction period (from 17 to 30 March for D-Muro and E-Muro, and from 4 April to 3 May for E-Pirio) and throughout the breeding period (from 24 April to 22 June for D-Muro and E-Muro, and from 23 May to 26 June for E-Pirio). During nest construction, birds were caught with a mist net, or with a trap, using a blue tit decoy. In both cases, we broadcasted playback territorial calls to attract birds to the trap. During the breeding period, birds were caught in the nest-box. We also measured handling aggression of parents when nestlings were 10–14 days old. This test, lasted less than a minute and was done within 2 minutes after capture. The handling aggression score ranged from 0 (no reaction from the bird) to 3 (the bird spreads its wings and tail and strikes the handler's fingers; for further details see Dubuc-Messier et al. (2016).

2.3.3 Exploratory behavior in a novel environment

Data on exploration were collected between 2011 and 2016. During the nest construction period, after the handling aggression test, birds were placed in a novel-environment apparatus based on the model of Mutzel et al. (2013), and filmed for five minutes (Dubuc-Messier et al. 2016). From the videos, we extracted the average speed of an individual (cm/s) during a trial using the software EthoVision XT version 9. This variable was used in the analyses as a measure of exploration behavior (Dubuc-Messier et al. 2016).

2.3.4 Coloration

Coloration data were obtained from feathers collected between 2011 and 2016, both during nest construction and during the breeding period. After the exploration test and the breeding captures, we sampled eight blue feathers from the crown and ten yellow feathers from the breast (Doutrelant et al. 2008, 2012, Fargevieille et al. 2017). Coloration analyses were performed later, in the laboratory, using a spectrophotometer (AVASPEC-2048) and a deuterium-halogen light source (AVALIGHT-DH-S lamp; range of 300-700 nm). Based on

previous studies of blue tits (Sheldon et al. 1999, Delhey et al. 2003, Alonso-Alvarez et al. 2004b, Limbourg et al. 2004, Doutrelant et al. 2008), we measured the blue feathers hue, UV-chroma and brightness, and the yellow feathers chroma and brightness. All measures were realized with the software Avicol (Gomez 2006). More colored birds showed higher values of blue UV-chroma and yellow chroma, whereas lower values of blue hue corresponded to less colored birds. Brighter birds had higher values of yellow and blue brightness than did paler birds.

2.3.5 Morphological traits

Data on morphological traits were collected between 2011 and 2016 during both nest construction and breeding periods. Following the exploration test, adults were weighed using a Pesola® spring scale. The length of the right tarsus and wing were measured with a digital caliper and a small wing ruler, respectively. Tarsus length is fixed in adults, and we thus selected only one measure per individual, from the most repeatable measurer (Nakagawa & Schielzeth 2010).

2.3.6 Other information

The sex of each bird was determined based on feather coloration during the nest construction period and on the presence/absence of a brood patch during the breeding period (Ferns & Hinsley 2010, Fresneau et al. 2014). Age was determined precisely for individuals captured for the first time as chicks or as juveniles (i.e., ≤ 1 year old, based on wing covert coloration). We assumed that individuals captured for the first time as adults were 2 years old at the moment of their first capture, which was the youngest that they could have been.

2.3.7 Data set

We excluded individuals that were either missing a record for at least one trait or for an explanatory variable used in the models. When a bird was caught twice during the same

period, we ignored the second capture. When including ten traits in the analyses (handling aggression, exploration, blue hue, blue UV-chroma, blue brightness, yellow chroma, yellow brightness, body mass, tarsus length and wing length) our sample included 919 records on 770 individuals. However, data on exploration tests were missing for a large number of birds, and we thus ran a second series of analyses on nine traits, excluding exploration, for a total of 2494 observations on 1245 individuals.

2.3.8 Statistical analyses

We analyzed the links between morphology, color and behavior, using multivariate mixed models (Hadfield 2010), for both 9-trait and 10-trait models (see above). All analyses were done using the MCMCglmm package (Hadfield 2010) in R 3.3.1 (R Core Team 2012). Traits were scaled prior to analyses. These models allowed us to estimate both among- and within-individual variance-covariance matrices between the traits (Dingemanse & Dochtermann 2012). From variance and covariance estimates we calculated the among- and within-individual correlation matrices, and the phenotypic correlation matrix, and repeatability of the 10 traits (see below). For both models, we included sex as a fixed effect for all the traits. Age, period of capture (nest construction or reproduction), and year were also included as fixed effects on all traits, but tarsus length. Dubuc-Messier et al. (2016) previously found some habituation on handling aggression score, hence we thus included the number of tests as a fixed effect on this trait. Individual ID (for all the traits) and observer ID (for handling aggression score only) were included as random effects. All models were run for 10 000 000 iterations, keeping a data point each 1 500 iterations (thin), dropping the 10 000 first iterations (burnin), and using non-informative priors (nu = 0.01). We estimated (co)variance and fixed effects in the model using the mode of the posterior value distribution and obtained the 95% credibility interval around these estimates (Dingemanse & Dochtermann 2012).

We tested whether (co)variance matrices differed between populations by comparing two models: one where we allowed the among- and within-individual matrices to differ between populations, and one where both the among- and the within-individual matrices were

constrained to be identical between the three populations (i.e. overall (co)variance matrix). The final model was chosen based on the smaller DIC (Spiegelhalter et al. 2002). As the model with the overall (co)variance matrix provided the smaller DIC, we performed the next operations on this matrix (see results section). We obtained estimates of among-individual (VID), among-observer (VOBS, only for handling aggression), and within-individual (VR) variance, as well as estimates of among- and within-individual covariance matrices.

Adjusted repeatability was calculated for all traits using repeated measures for the same individual across years as $rID = VID/(VID + VR)$ or $rID = VID/(VID + VR + VOBS)$, in the case of handling aggression. We then used the (co)variance components to calculate the among- and within-individual correlations between traits, and to calculate the phenotypic correlations between traits (see equation 6b from Dingemanse and Dochtermann 2012).

2.4 Results

2.4.1 Population differences

Populations did not differ in their matrices of variance-covariance (among- and within-individuals). There was a ΔDIC of 2 444.32 between the model in which those matrices varied between populations ($DIC = 23\ 735.53$) and the chosen model in which the matrices did not differ between populations ($DIC = 21\ 291.21$).

2.4.2 Repeatability

Repeatability estimates ranged from 0.01 to 1.00 (Table 2.1). Morphological traits were the most repeatable (0.72 for wing length and 0.56 for body mass). Repeatability for coloration and personality traits were moderate and ranged between 0.21 to 0.30, except for blue UV-chroma, ($rID = 0.47$) and yellow brightness ($rID = 0.01$).

2.4.3 Covariance

Among-individual covariance

Most of the among-individual covariance differed from 0 (31 out of 45; 95% credibility intervals did not overlap with zero; Fig. 2.1A). They varied between -0.27 and 0.42 (Fig. 2.1A). For the 9-trait models, the strongest among-individual covariance were between tarsus length and both wing length and body mass (0.42) and then between morphological traits and UV blue coloration (wing length and blue UV-chroma (0.32) and tarsus and blue UV-chroma (0.28)). By contrast, among-individual covariance between morphological traits and yellow coloration were all smaller than 0.13. Among-individual covariance between handling aggression and either morphology or coloration varied between -0.08 and 0.17. Moreover, birds that were more chromatic for their UV blue coloration were also more chromatic for their yellow coloration (0.13).

For the 10-trait models (only for the covariance including exploration), among-individual covariance between exploration and tarsus, exploration and blue UV-chroma, and exploration and blue hue differed from zero. All the other covariance with exploration were overlapping with zero (Fig. 2.1A). Overall, the among-individual covariance matrix showed that more colorful individuals were more aggressive, faster explorers, had longer tarsus and wing, and were also heavier, while less colorful individuals were more docile, slower explorers, had smaller tarsus and wing, and were also lighter (Fig. 2.1A).

Within-individual covariance

Most of the within-individual covariance estimates overlapped with zero (33 out of 45; 95% credibility intervals overlapped with 0; Fig. 2.1B). They varied between -0.29 and 0.10 for the 9-trait and the 10-trait models (only for the covariance including exploration; Fig. 2.1B). Most of the within-individual covariance that differed from 0 (7 out of 11) were between components of coloration, while the others concerned wing length and coloration component or body mass (3 out of 11) and handling aggression and yellow chroma. The strongest within-

individual covariance estimates were between yellow brightness and yellow chroma (-0.29), and between blue hue and blue UV-chroma (-0.23).

2.4.3 Correlations

Among-individual correlations

Among-individual correlations varied between -0.25 and 0.25 and showed similar patterns than the among-individual covariance between the traits (Fig. 2.2A). Most of them differed from 0 (31 out of 45). Correlations that did not differ from 0 were based on covariance that did not differ from 0. The strongest among-individual correlations were between tarsus length and body mass (0.25), and between blue hue and blue UV-chroma (-0.25). Similar to among-individual covariance, most of the among-individual correlations were positive and most of the negative among-individual correlations involved blue hue. Globally, more colorful individuals were more aggressive, faster explorers, had longer tarsus and wing, and were also heavier (Fig. 2.2A).

Within-individual correlations

Within-individual correlations varied between -0.18 and 0.06 (Fig. 2.2B). Most of them overlapped with zero (33 out of 45), excluding the same pairs of traits as for the within-individual covariance. The strongest within-individual correlation estimates were found between yellow brightness and yellow chroma (-0.18) and between blue hue and blue UV-chroma (-0.17). Globally, at the within-individual level, correlations between traits were small or negligible (Fig. 2.2B).

Phenotypic correlations

Phenotypic correlations varied between -0.19 and 0.20 (Fig. 2.2C). Most of them did not overlap with zero (30 out of 45). Correlations between morphological traits and yellow coloration, personality traits and yellow coloration, most of the correlations implying exploration (6 out of 9), and correlation between blue brightness and blue hue overlapped

with zero (Fig. 2.2C). The strongest phenotypic correlation estimates were found between tarsus and wing length (0.20) and between blue hue and blue UV-chroma (-0.19). As with the among-individual covariance and correlations, most of the phenotypic correlations were positive and most of the negative phenotypic correlations involved blue hue. Globally, at the phenotypic level, more colorful individuals were more aggressive, faster explorers, had longer tarsus and wing, and were also heavier (Fig. 2.2C) In all three correlations matrices, correlations with exploration had larger credibility intervals, as a result of smaller sample size in the 10-trait model (Fig. 2.2C).

2.5 Discussion

Traits were moderately to highly repeatable across the years, with values ranging from 0.21 (blue chroma) to 1 (tarsus length). Yellow brightness was the only non-repeatable trait. We also found a set of positive among-individual correlations between morphological, behavioral and coloration traits that were identical in the three studied populations. More colorful birds were also more aggressive and bigger (they had longer tarsus and wing, and were heavier). Although most traits were correlated at the phenotypic level, these correlations were moderate to low (i.e. all the correlations < 0.20). Associations involving morphology and coloration traits were stronger than association involving personality traits. Blue and yellow colorations were both associated with personality and morphological traits, but associations were stronger for structural than for pigmentary coloration. Thus, morphological, pigmentary and structural colorations, and behavioral traits formed a syndrome, but the weak associations between pairs of traits may restrict the potential for the former two types of traits to signal personality. By contrast, within-individual correlations were overall small, indicating that integrated plasticity was unlikely for these traits. Finally, the morphology-coloration-behavior syndrome was identical across the three studied populations, which suggest that local environmental conditions did not affect trait associations.

2.5.1 Repeatability and among-individual differences

Across the years, traits were moderately to highly repeatable. Moreover, yellow brightness was the only non-repeatable trait. As expected, morphological traits were more repeatable than coloration and personality traits. Moreover, repeatability of personality traits (0.30 for handling aggression and 0.29 for exploration) were identical to the average repeatability of personality traits reported (0.35; Bell et al. 2009). Repeatability of coloration and personality traits were similar, averaging 0.30 (excluding yellow brightness), and blue UV-chroma was the most repeatable of those traits (0.47) and, thus, had more potential to be correlated with other traits.

The absence of among-individual variance prevents any covariance between yellow brightness and other traits. Therefore, this trait was not part of the morphology-coloration-behavior syndrome found in Corsican blue tits. Low repeatability of yellow brightness has been found in another study ($rID = 0.19 \pm 0.05$; Evans & Sheldon 2012). The high lability of this trait probably results from yearly fluctuations in nutritional status and from individual body condition at the time of the molt. As a result, yellow brightness was mostly associated with other traits at the within-individual level (4 out of 8 within-individual covariance estimates did not overlap with zero). This is similar to what we found with yellow chroma associations at the within-individual level (3 out of 8 within-individual covariance estimates did not overlap with zero). From a biological standpoint, within-individual correlations are associated with plasticity and response to rapidly changing environment, and yellow coloration could thus be interesting as a proxy to evaluate individual body condition during a given reproduction period. However, because it is not repeatable, this trait should not be considered as an appropriate indicator of the genetic quality of an individual.

Exploration was another trait that was not part of the morphology-coloration-behavior syndrome. Multivariate mixed models are highly data hungry and the small sample sizes for analyses including exploration compared to analyses excluding it might have decreased our statistical power to detect associations. The lower average number of replicated records per

individual in that data set (i.e. 1.2 rec./ind. compared to 2.0 rec./ind.) may thus explain our inability to detect covariance with exploration at the within-individual level. Alternatively, the absence or the weak association between yellow brightness or exploration and other traits might have biological reasons. For example, yellow brightness could be a Fisherian ornament which would not be indicative of condition (Fisher 1930).

2.5.2 Can coloration or morphology signal personality?

We found that personality is more strongly associated with structural coloration than with yellow coloration. Phenotypic correlations between blue structural coloration and personality traits varied between -0.14 and 0.16, while it varied between -0.02 and 0.08 between yellow pigmentary coloration and behavior traits. In northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*) female facial mask color intensity and size showed a positive correlation ($r_p = 0.13$) with aggression (Jawor et al. 2004). In Eurasian siskin (*Spinus spinus*), black bib size was positively, but weakly, correlated ($r_p = 0.05$) with boldness (Mateos-Gonzalez & Senar 2012).

Apart from signals, personality could be associated with morphological cues like body size and body morphology. We found weak among-individual correlations between handling aggression and both tarsus length and wing length (0.11), and a very weak among-individual correlation between handling aggression and body mass (0.06). We also found a very weak among-individual correlation between exploration and tarsus length (0.04), while we found no among-individual correlation between exploration and either wing length or body mass. Studies to date suggest that the link between body mass and personality is mixed (reviewed in Kelleher et al. 2017). For example, a study on southern corroboree frogs (*Pseudophryne corroboree*) found a significant among-individual correlation between exploration and body mass (0.64), but no significant among-individual correlation between body mass and either activity, or boldness (Kelleher et al. 2017). A study on zebrafish (*Danio rerio*) artificially selected two lines, one for boldness and one for shyness, and found that those lines also changed their body morphology: compared to the shy line, bold zebra finches had more elongated body and a larger caudal region (Kern et al. 2016). Authors explained that this

correlated response may indicate that evolution of personality and morphology can be genetically linked and can coevolve (Kern et al. 2016).

In all above studies, except for the study on southern corroboree frogs, correlations between personality and other traits were weak and thus, correlations found in the present study are in the same range than estimates reported in the literature for melanin-based coloration in adult passerines. Nevertheless, authors argued that coloration could contain some information on personality and thus act as signal of personality (Mateos-Gonzalez & Senar 2012). We consider however that, because the correlations were weak, it is not plausible for those traits to have evolved as signals of personality. Therefore, we conclude that, in Corsican blue tits, coloration and morphology could not be used as immediate signals of personality. Moreover, because the studied traits were mostly moderately repeatable, one trait could not be used as a future signal of a correlated trait in the next year. For example, our results showed that handling aggression and blue UV-chroma were correlated at the among-individual level (0.09). In our opinion, this correlation is too weak for an individual to get any relevant immediate information about the docility of a conspecific based on the blue UV-chroma. Moreover, because those traits were not highly repeatable (respectively 0.30 and 0.47), the blue UV-chroma of a conspecific might not be an accurate predictor of their docility in the next reproduction period. In the same way, the immediate docility of a conspecific would not be a perfect predictor of the docility of the same individual in the next year. Another point to highlight is that birds might not be evaluating and distinguishing variation in traits the same way we can by measuring them.

2.5.3 On the interest of decomposing among- and within-individual correlations

Phenotypic associations between melanin-based coloration and personality has received considerable amount of attention recently, with studies generally concluding that darker animals are more aggressive (for more details, see Ducrest et al. 2008). However, in a recent study on great tits (*Parus major*), Nicolaus et al. (2016) partitioned the phenotypic covariance between melanin-based coloration and exploration into the among- and within-individual

covariance. They showed a negative relationship between those traits at the among-individual level: contrary to what they expected, birds with smaller tie size were in fact faster explorers. However, at the within-individual level, an individual was more explorative after molting the years when its tie size increased. In their case, among- and within-individual covariance showed different signs, masking the link between the two traits at the phenotypic level. In our study, the among- and within-individual correlations that both differed from 0 showed different signs in 5 out of 10 associations. This was the case, for example, between exploration and blue UV-chroma: while more UV-blue individuals were superficial explorers, the same individual showed more thorough in its exploration that years it was more UV-blue. As a result, the correlation between those traits was barely significant, and positive, at the phenotypic level. Our results show the importance of partitioning the phenotypic correlations into both the among- and within-individual correlations and of estimating repeatability (Dingemanse & Dochtermann 2012): most of the studied traits were moderately repeatable, leading to weaker correlations at the phenotypic than at the among-individual level. At the phenotypic level, the behavior-coloration-morphology syndrome does appear weaker as at the among-individual level. In the future, it would be interesting to try to understand why only some associations of traits present those patterns of inverse slopes.

2.5.4 Could contrasted ecological conditions result in different associations between the traits?

Our results showed that populations did not differ in their variance-covariance matrices, both at the among- and within-individual level. We thus found that, in those populations, contrasted ecological conditions did not result in different correlations between morphology, coloration and personality traits. This study is the first to compare those associations across populations. Given that, across the populations studied here, blue tits differed in morphology, coloration and personality (Charmantier et al. 2016), the fact that correlations between those diverse traits are the same could suggest that those links could have evolved because of correlational selection favoring certain combinations of traits. As behavioral differences can have a strong influence in selecting a mate (Schuett et al. 2011), different individuals could

be looking for different partner's profiles. For example, one that would defend a good territory or one that would bring a lot of food to the nestlings. Assuming those traits are not positively correlated, we could therefore end up with selection for a combination of traits with regards to those different profiles.

2.6 Conclusions

Our results reveal a morphology-coloration-behavior syndrome that was consistent across three blue tits populations living in contrasted habitats in Corsica: more colorful birds being also more aggressive and bigger. Moreover, this is the first study to investigate if structural and pigment-based coloration in birds could be transmitting some information about other traits to conspecifics. In the study of syndromes, we stressed the need to partition phenotypic (co)variance into both among- and within-individual (co)variance. Furthermore, those results had us think about the importance of both the strength of correlation and of the repeatability of the traits in order to predict information from a trait of a conspecific seen previously. Even if coloration and morphology might not be signaling personality, those traits are weakly correlated, and redundancy in the information provided by the different traits could help evaluate potential mates. An interesting next step would be to determine whether coloration could be included in the pace-of-life syndrome by including life-history traits with those studied here. Coloration should be important in the pace-of-life syndrome either because of pleiotropy for melanin-based coloration or because yellow and structural coloration are costly to produce or to bear (Endler 1980, Keyser & Hill 2000, Ducrest et al. 2008, McGraw 2008, Doutrelant et al. 2012). Thus, coloration should be subjected to life-history trade-offs between investing in secondary sexual trait or in other traits like parental care or survival (Badyaev & Qvarnström 2002, Doutrelant et al. 2016).

Funding

R.M.G. received fellowships from the Fonds de Recherche Québec Nature et Technologies and from the Natural Science and Engineering Research Council of Canada. She also received a grant from the Quebec Center for Biodiversity Science and one from Mitacs

Globalink in partnership with Campus France. This research was funded by a Discovery Grant from the Natural Science and Engineering Research Council of Canada to D.R., grants from the French National Research Agency to C.D. (ANR 09-JCJC-0050-0), and to A.C. (ANR-12-ADAP-0006- 02-PEPS), a “Chercheur d’Avenir” grant from the Regional Government of Languedoc-Roussillon to C.D., a starting grant from the European Research Council to A.C. (ERC-2013-StG- 337365- SHE), and funds from the OSU-OREME.

Acknowledgements

We thank all the fieldworkers that participate to collect these data and Christophe de Franceschi, Philippe Perret, Samuel Perret, Sarah Cubaynes, Virginie Journeau, Marc-Olivier Beausoleil, Catherine Geoffroy, Karine Dubois, Simon Côté-Bourgouin, and Jessé Roy-Drainville for their precious work in the field. We are grateful to the landowners for permission to work on their property in Muro valley, and to the Office National des Forêts and the Association Pour l’Étude Écologique du Maquis for work conducted in the Fango valley. We thank Maria del Rey for the measurement of the colorations and Amélie Fargevieille, Arnaud Grégoire and Doris Gomez for their help with the constitution of the color data base. Finally, we would like to thank Joris Maillochon and Maxime Aubert for their help with video analysis.

2.7 References

- Alonso-Alvarez, C., C. Doutrelant & G. Sorci, 2004. Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology*, 15: 805–809.
- Andersson, S., J. Örnborg & M. Andersson, 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265: 445–450.
- Badyaev, A. V. & A. Qvarnström, 2002. Putting sexual traits into the context of an organism: a life-history perspective in studies of sexual selection. *The Auk*, 119: 301–310.
- Bell, A. M., S. J. Hankison & K. L. Laskowski, 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77: 771–783.
- Bell, A. M. & A. Sih, 2007. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10: 828–834.
- Blondel, J., D. W. Thomas, A. Charmantier, P. Perret, P. Bourgault & M. M. Lambrechts,

2006. A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, 56: 661–673.
- Boake, C. R. B., 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*, 3: 173–182.
- Brown, C. B. & V. A. Braithwaite, 2004. Size matters: a test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyraphis episopi*. *Animal Behaviour*, 68: 1325–1329.
- Brown, C., F. Jones & V. A. Braithwaite, 2007. Correlation between boldness and body mass in natural populations of the poeciliid *Brachyraphis episopi*. *Journal of Fish Biology*, 71: 1590–1601.
- Bucek, A., P. Matouskova, H. Vogel, P. Sebesta, U. Jahn, J. Weibflog, A. Svatos & I. Pichova, 2015. Evolution of moth sex pheromone composition by a single amino acid substitution in a fatty acid desaturase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 12586–12591.
- Bürger, R. & A. Gimelfarb, 2002. Fluctuating environments and the role of mutation in maintaining quantitative genetic variation. *Genetics Research*, 80: 31–46.
- Candolin, U., 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, 78: 575–595.
- Careau, V., D. Thomas, M. M. Humphries & D. Reale, 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117: 641–653.
- Chardine, J. W. & R. D. Morris, 1989. Sexual size dimorphism and assortative mating in the brown noddy. *The Condor*, 91: 868–874.
- Charmantier, A., C. Doutrelant, G. Dubuc-Messier, A. Fargevieille & M. Szulkin, 2016. Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evolutionary Applications*, 9: 135–152.
- Cockburn, A., 2014. Behavioral ecology as big science: 25 years of asking the same questions. *Behavioral Ecology*, 25: 1283–1286.
- Coulter, M. C., 1986. Assortative mating and sexual dimorphism in the common tern. *The Wilson Bulletin*, 98: 93–100.
- Da Silva, A., V. van den Brink, G. Emaresi, E. Luzio, P. Bize, A. N. Dreiss & A. Roulin, 2013. Melanin-based colour polymorphism signals aggressive personality in nest and territory defence in the tawny owl (*Strix aluco*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67: 1041–1052.
- Dall, S. R. X., A. I. Houston & J. M. McNamara, 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7: 734–739.
- Delhey, K., A. Johnsen, A. Peters, S. Andersson & B. Kempenaerst, 2003. Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings : Biological Sciences*, 270: 2057–2063.
- Delhey, K. & A. Peters, 2008. Quantifying variability of avian colours: are signalling traits more variable? *PLoS ONE*, 3: e1689.
- Dingemanse, N. J. & N. A. Dochtermann, 2012. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, 82: 39–54.
- Dingemanse, N. J. & D. Réale, 2013. What is the evidence that natural selection maintains variation in animal personalities? Pages 201–220 in University of Chicago Press (ed.) *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*.

- Doutrelant, C., A. Grégoire, N. Grnac, D. Gomez, M. M. Lambrechts & P. Perret, 2008. Female coloration indicates female reproductive capacity in blue tits. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 226–233.
- Doutrelant, C., A. Grégoire, A. Midamegbe, M. Lambrechts & P. Perret, 2012. Female plumage coloration is sensitive to the cost of reproduction. An experiment in blue tits. *Journal of Animal Ecology*, 81: 87–96.
- Doutrelant, C., M. Paquet, J. P. Renault, A. Grégoire, P.-A. Crochet & R. Covas, 2016. Worldwide patterns of bird colouration on islands. *Ecology Letters*, 19: 537–545.
- Dubuc-Messier, G., D. Réale, P. Perret & A. Charmantier, 2016. Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behavioral Ecology*, 28: 448–459.
- Ducrest, A., L. Keller & A. Roulin, 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 502–510.
- Ellner, S. & N. G. J. Hairston, 1994. Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment. *The American Naturalist*, 143: 403–417.
- Endler, J. A., 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34: 76–91.
- Endler, J. A., 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 173–190.
- Evans, S. R. & B. C. Sheldon, 2012. Quantitative genetics of a carotenoid-based color: heritability and persistent natal environmental effects in the great tit. *The American Naturalist*, 179: 79–94.
- Fargevieille, A., A. Grégoire, A. Charmantier, M. del Rey Granado & C. Doutrelant, 2017. Assortative mating by colored ornaments in blue tits: space and time matter. *Ecology and Evolution*, 7: 2069–2078.
- Fawcett, T. W., N. J. Boogert & L. Lefebvre, 2011. Female assessment: cheap tricks or costly calculations? *Behavioral Ecology*, 22: 462–463.
- Ferns, P. N. & S. A. Hinsley, 2010. How blue are british tits? Sex, age and environmental effects. *Bird Study*, 57: 315–329.
- Fisher, R. A., 1930. The genetical theory of natural selection. Page (J. H. Bennett, Ed.). Oxford University Press, Oxford.
- Fleishman, L. J., 1988. Sensory and environmental influences on display form in *Anolis auratus*, a grass anole from Panama. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 309–316.
- Fresneau, N., E. Kluen & J. E. Brommer, 2014. A sex-specific behavioral syndrome in a wild passerine. *Behavioral Ecology*, 25: 359–367.
- Godin, J.-G. J. & L. A. Dugatkin, 1996. Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93: 10262–10267.
- Gomez, D., 2006. Avicol.
- Gosling, S. D., 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127: 45–86.
- Hadfield, J., 2010. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software*, 33: 1–22.
- Harris, S., I. W. Ramnarine, H. G. Smith & L. B. Pettersson, 2010. Picking personalities

- apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, 119: 1711–1718.
- Hebets, E., K. Cuasay & P. K. Rivlin, 2006. The role of visual ornamentation in female choice of a multimodal male courtship display. *Ethology*, 112: 1062–1070.
- Helfenstein, F., E. Danchin & R. H. Wagner, 2004. Assortative mating and sexual size dimorphism in black-legged kittiwakes. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 27: 350–354.
- Hill, G. E., 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40: 563–572.
- Hill, G. E. & K. J. McGraw, 2006. Bird coloration: mechanisms and measurements. Page (G. E. Hill & K. J. McGraw, Eds.). Harvard University Press, Cambridge.
- Hunt, S., A. T. D. Bennett, I. C. Cuthill & R. Griffiths, 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings : Biological Sciences*, 265: 451–455.
- Huntingford, F. A., 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 24: 245–260.
- Jawor, J. M., N. Gray, S. M. Beall & R. Breitwisch, 2004. Multiple ornaments correlate with aspects of condition and behaviour in female northern cardinals, *Cardinalis cardinalis*. *Animal Behaviour*, 67: 875–882.
- Jiang, Y., D. I. Bolnick & M. Kirkpatrick, 2013. Assortative mating in animals. *The American Naturalist*, 181: E125–E138.
- Kelleher, S. R., A. J. Silla, N. J. Dingemanse & P. G. Byrne, 2017. Body size predicts between-individual differences in exploration behaviour in the southern corroboree frog. *Animal Behaviour*, 129: 161–170.
- Kern, E. M. A., D. Robinson, E. Gass, J. Godwin & R. B. Langerhans, 2016. Correlated evolution of personality, morphology and performance. *Animal Behaviour*, 117: 79–86.
- Keyser, A. J. & G. E. Hill, 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology*, 11: 202–209.
- Kittelsen, S., J. Schjolden, I. Beitnes-Johansen, J. C. Shaw, T. G. Pottinger, C. Sørensen, B. O. Braastad, M. Bakken & O. Øverli, 2009. Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Hormones and Behavior*, 56: 292–298.
- Koolhaas, J. M., S. M. Korte, S. F. De Boer, B. J. Van Der Vegt, C. G. Van Reenen, H. Hopster, I. C. De Jong, M. A. W. Ruis & H. J. Blokhuis, 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23: 925–935.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies, 1997. Behavioural ecology: an evolutionary approach. 4e Edition. Wiley-Blackwell.
- Limbourg, T., A. C. Mateman, S. Andersson & C. M. Lessells, 2004. Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271: 1903–1908.
- Mafli, A., K. Wakamatsu & A. Roulin, 2011. Melanin-based coloration predicts aggressiveness and boldness in captive eastern Hermann's tortoises. *Animal Behaviour*, 81: 859–863.
- Mateos-Gonzalez, F. & J. C. Senar, 2012. Melanin-based trait predicts individual exploratory behaviour in siskins, *Carduelis spinus*. *Animal Behaviour*, 83: 229–232.

- McGraw, K. J., 2008. An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 21: 133–138.
- Mutzel, A., N. J. Dingemanse, Y. G. Araya-Ajoy & B. Kempenaers, 2013. Parental provisioning behaviour plays a key role in linking personality with reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 1–9.
- Nakagawa, S., D. O. S. Gillespie, B. J. Hatchwell & T. Burke, 2007. Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 1674–1681.
- Nakagawa, S. & H. Schielzeth, 2010. Repeatability for gaussian and non-gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85: 935–956.
- Nicolaus, M., R. Piault, R. Ubels, J. M. Tinbergen & N. J. Dingemanse, 2016. The correlation between coloration and exploration behaviour varies across hierarchical levels in a wild passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 29: 1780–1792.
- Parker, T. H., 2013. What do we really know about the signalling role of plumage colour in blue tits? A case study of impediments to progress in evolutionary biology. *Biological Reviews*, 88: 511–536.
- Porlier, M., D. Garant, P. Perret & A. Charmantier, 2012. Habitat-linked population genetic differentiation in the blue tit *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Heredity*, 103: 781–791.
- Proctor, H. C., 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour*, 42: 589–598.
- Pruett-Jones, S. G. & M. A. Pruett-Jones, 1990. Sexual selection through female choice in lawes' parotia, a lek-mating bird of paradise. *Evolution*, 44: 486–501.
- R Core Team, 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau & P.-O. Montiglio, 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 4051–4063.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall & N. J. Dingemanse, 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82: 291–318.
- Schuett, W., S. R. X. Dall & N. J. Royle, 2011. Pairs of zebra finches with similar “personalities” make better parents. *Animal Behaviour*, 81: 609–618.
- Schuett, W., T. Tregenza & S. R. X. Dall, 2010. Sexual selection and animal personality. *Biological Reviews*, 85: 217–246.
- Schweitzer, C., S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont, 2015. Coloration reflects behavioural types in the convict cichlid, *Amatitlania siquia*. *Animal Behaviour*, 105: 201–209.
- Searcy, W. A. & M. Andersson, 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 507–533.
- Sheldon, B. C., S. Andersson, S. C. Grif, J. Ornborg & J. Sendecka, 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, 402: 874–877.
- Sih, A., A. Bell & J. C. Johnson, 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 372–378.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin & A. van der Linde, 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 64: 583–

- 639.
- Taff, C. C., C. Freeman-Gallant, P. O. Dunn & L. A. Whittingham, 2012. Multimodal sexual selection in a warbler: plumage and song are related to different fitness components. *Animal Behaviour*, 84: 813–821.
- Williams, L. J., A. J. King & C. Mettke-Hofmann, 2012. Colourful characters: head colour reflects personality in a social bird, the gouldian finch, *Erythrura gouldiae*. *Animal Behaviour*, 84: 159–165.
- Wilson, D. S. & J. Yoshimura, 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist*, 144: 692–707.
- Wolf, M., G. S. van Doorn, O. Leimar & F. J. Weissing, 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, 447: 581–584.

Table 2.1 Variance and adjusted repeatability estimates of morphological, coloration, and behavior traits in three Corsican blue tits populations (France). V_i = among-individual variance; V_r = residual variance; rID = adjusted repeatability; Lower and Upper CI = Lower and upper 95% credibility intervals. BB = blue brightness; BH = blue hue; BUVC = blue UV-chroma; YB = yellow brightness; YC = yellow chroma. Number of observation = 2494; number of individuals = 1245, except for exploration (nb observation = 919; nb individuals = 770).

Trait	V_i	Lower CI	Upper CI	V_r	Lower CI	Upper CI	rID	Lower CI	Upper CI
Tarsus length	1.03	0.95	1.12	3.99×10^{-6}	3.73×10^{-6}	4.35×10^{-6}	1.00	1.00	1.00
Wing length	0.66	0.59	0.72	0.25	0.23	0.27	0.72	0.70	0.75
Body mass	0.53	0.48	0.61	0.43	0.40	0.46	0.56	0.52	0.60
Handling aggression	0.31	0.25	0.36	0.62	0.58	0.67	0.30	0.25	0.35
Exploration	0.25	0.14	0.36	0.53	0.43	0.65	0.29	0.17	0.45
BB	0.15	0.11	0.19	0.61	0.56	0.65	0.21	0.15	0.24
BH	0.23	0.19	0.28	0.54	0.50	0.58	0.29	0.25	0.35
BUVC	0.34	0.29	0.39	0.39	0.36	0.42	0.47	0.42	0.51
YB	0.01	3.43×10^{-3}	0.03	0.74	0.70	0.78	0.01	4.96×10^{-3}	0.03
YC	0.21	0.16	0.27	0.67	0.62	0.73	0.25	0.19	0.30

FIGURE LEGENDS

Figure 2.1 Covariance between morphological, behavior, and coloration traits in Corsican blue tits. A) Among-individual covariance and B) Within-individual covariance. Morphological traits = tarsus length (tarsus), wing length (wing), and body mass (body mass); personality traits = handling aggression (aggression) and exploration (exploration); coloration = blue brightness (BB), blue hue (BH), blue UV-chroma (BUVC), yellow brightness (YB) and yellow chroma (YC). Green dots represent covariance between morphological traits, yellow dots represent covariance between morphological and personality traits, purple dots represent covariance between morphological and coloration traits, blue dots represent covariance between personality and coloration traits, red dots represent covariance between coloration traits and black dots represent covariance between personality traits. Full dots represent estimates whose 95% CI did not overlap zero, while empty dots represent estimates whose 95% CI overlap zero.

Figure 2.2 Correlation between morphological, behavior, and coloration traits in Corsican blue tits. A) Among-individual correlations, B) Within-individual correlations, and C) Phenotypic correlations. Morphological traits = tarsus length (tarsus), wing length (wing) and body mass (body mass); personality = handling aggression (aggression) and exploration (exploration); coloration = blue brightness (BB), blue hue (BH), blue UV-chroma (BUVC), yellow brightness (YB) and yellow chroma (YC). Green dots represent correlations between morphological traits, yellow dots represent correlations between morphological and personality traits, purple dots represent correlations between morphological and coloration traits, blue dots represent correlations between personality and coloration traits, red dots represent correlations between coloration traits and black dots represent correlations between personality traits. Full dots represent estimates whose 95% CI did not overlap zero, while empty dots represent estimate whose 95% CI overlap zero

Figure 2.1

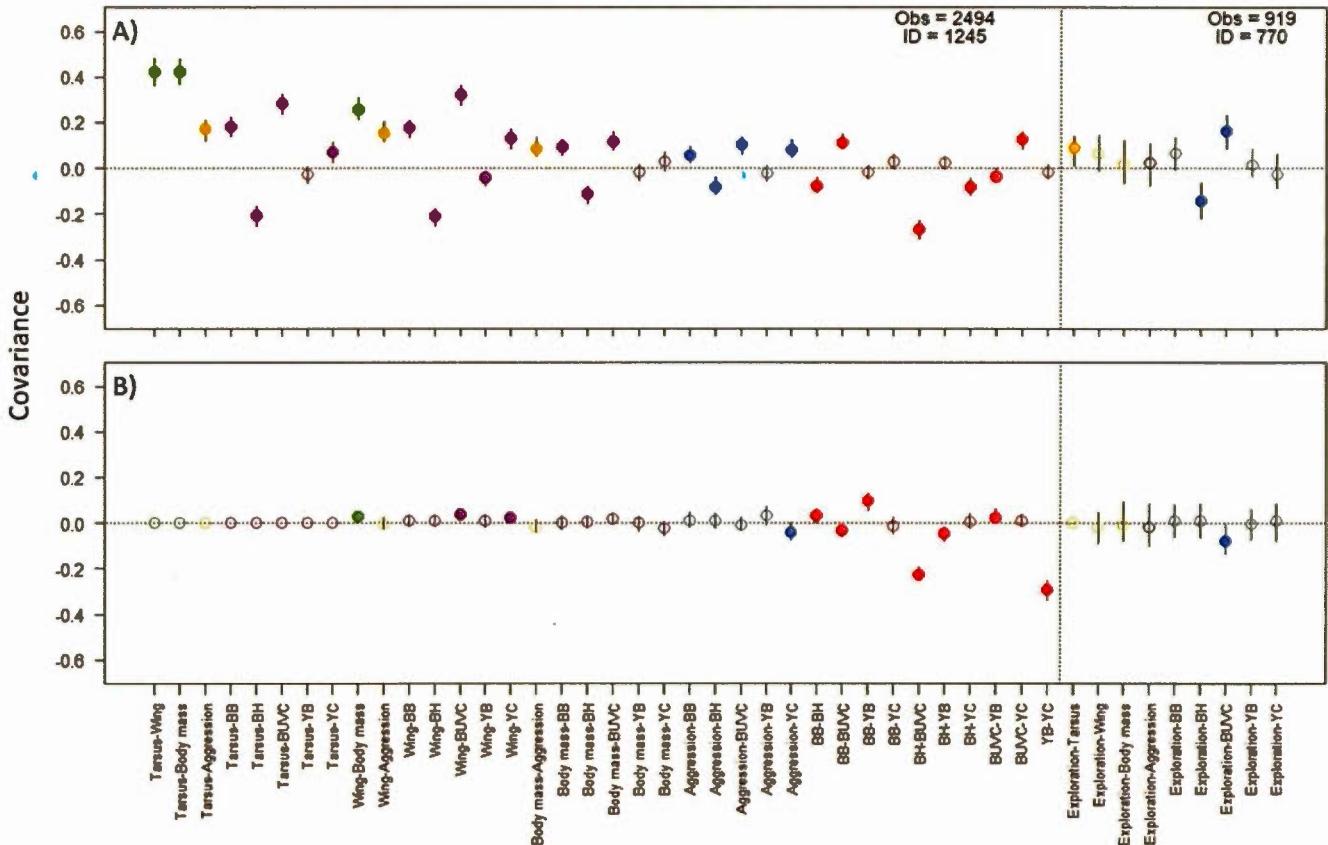
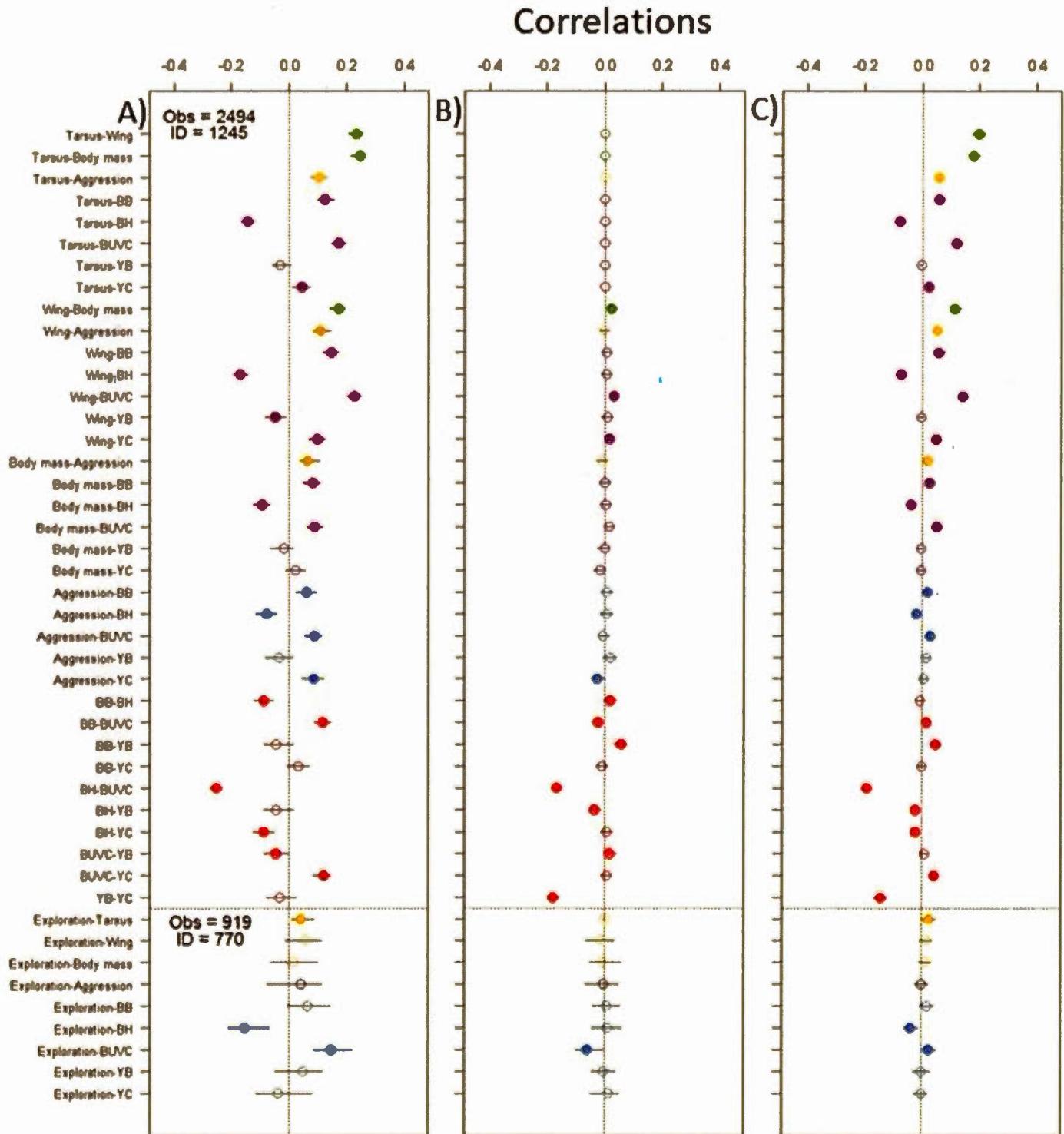


Figure 2.2



CHAPITRE III. CONCLUSION

Nous avons évalué les corrélations entre la personnalité, la coloration et les traits morphologiques dans trois populations sauvages de mésanges bleues. L'objectif de ce mémoire était de déterminer s'il existe une structure d'association entre des traits morphologiques, comportementaux et de coloration et si la coloration et les traits morphologiques pourraient servir de signal et transmettre de l'information sur la personnalité. Il s'agit de la première étude s'intéressant au lien entre la personnalité et les colorations structurelle et pigmentaires. De plus, ce mémoire visait à décrire si des conditions écologiques contrastées peuvent mener à des différences d'associations entre ces traits phénotypiques, ce qui n'avait pas été précédemment testé.

3.1 Corrélations interindividuelles

Nous avons trouvé des corrélations positives entre les traits comportementaux, les traits morphologiques et la corrélation. Ce syndrome était identique entre les trois populations étudiées : les individus les plus colorés étaient aussi les plus agressifs et les plus gros. Les corrélations interindividuelles étaient, cependant, faibles à modérées (i.e. toutes inférieure à 0.25). Les colorations bleues et jaunes étaient associées avec les autres traits, mais ces associations étaient plus fortes pour les couleurs structurelles que pour les couleurs pigmentaires. Ces résultats montrent, pour la première fois, que des conditions écologiques contrastées ne résultent pas en des corrélations interindividuelles différentes entre les traits.

Dans nos populations, les traits de coloration ou morphologique les plus corrélés avec la personnalité au niveau interindividuel varient selon le trait de personnalité. Pour la docilité, les traits les plus fortement corrélés au niveau interindividuel sont la longueur

du tarse et la longueur de l'aile (0.11 dans les deux cas). Pour l'exploration, les traits les plus fortement corrélés à ce niveau sont la teinte du bleu et le chroma UV-bleu (-0.15 et 0.15, respectivement). Suivant la logique des études précédentes proposant que la coloration à base de mélanine pourrait transmettre de l'information sur la docilité et la témérité à un moment précis chez les passereaux, il serait donc tentant de conclure que, respectivement, la longueur du tarse et de l'aile ainsi que la teinte du bleu et le chroma UV-bleu sont les meilleurs traits candidats pour signaler la docilité et l'exploration, puisque les forces des corrélations trouvées dans nos populations sont semblables à celles reportées dans ces études ($r_p = 0.13$, $r_p = 0.05$; Jawor et al. 2004, Mateos-Gonzalez & Senar 2012). Cependant, un point important est, qu'à notre avis, la corrélation interindividuelle entre les traits qui pourraient transmettre de l'information et les traits de personnalité devrait être forte et il est donc probable que les corrélations obtenues dans nos populations et dans les études précédentes ne soient en fait pas suffisamment fortes pour que la coloration et la morphologie puisse évoluer comme signal de personnalité. Il faudrait donc essayer de comprendre la signification biologique de ces corrélations hors du concept de signal de personnalité, qui semble plutôt être une « just-so story ».

3.2 Répétabilités

La répétabilité est la part de la variance d'un trait provenant des différences entre les individus; un trait est donc répétable si les individus ont une valeur de trait stable dans le temps et qui est variable entre les individus (Bell et al. 2009). La répétabilité permet donc d'avoir une mesure individuelle de consistance du trait (Boake 1989). Pour qu'un trait soit utilisé comme un signal ultérieur d'un autre trait, il devrait alors être répétable. En effet, comment, par exemple, un individu pourrait-il se fier à un trait important pour la reproduction pour prédire la valeur d'un autre trait dans le futur si ce dernier n'est pas au moins un peu constant entre les saisons de reproduction (Nakagawa et al. 2007)? Nous avons trouvé des répétabilités faibles à modérées pour les traits d'intérêt variant

entre 0.21 (chroma UV-bleu) et 0.72 (longueur de l'aile). Seule la brillance du jaune avait une répétabilité qui n'était pas significativement différente de 0. La répétabilité des traits de personnalité (0.30 pour la docilité et 0.29 pour l'exploration) était légèrement inférieure aux valeurs moyennes de répétabilités des traits de personnalité trouvées dans la littérature (0.35 ; Bell et al. 2009). Ces résultats confirment nos précédentes conclusions : les traits étudiés étant modérément répétables, chaque trait peut difficilement être considéré comme un signal ultérieur de la valeur d'autre trait dans ces populations. En effet, si un trait est peu répétable, il n'est pas prévisible et il ne devrait pas être fiable pour transmettre de l'information future, que ce soit sur ce trait lui-même ou, encore moins, sur un trait corrélé.

3.3 Corrélations intra-individuelles

Les corrélations intra-individuelles étaient faibles ou inexistantes, et ce dans les trois populations. Il est donc peu probable de trouver de la plasticité combinée entre les traits morphologiques, comportementaux et de coloration. Par exemple, une corrélation intra-individuelle entre la docilité et le chroma jaune incluant 0 signifie que les changements temporels des valeurs phénotypiques chromatiques dans le jaune à l'intérieur d'un individu étaient indépendants des changements temporels de docilité. Par contre, avec une corrélation intra-individuelle entre la taille de l'aile et la masse qui est positive et n'inclut pas 0, on peut s'attendre à ce que, si la mesure d'aile de l'oiseau diminue par rapport à sa dernière mesure, il soit aussi plus léger qu'à sa dernière mesure. Ce dernier exemple illustre bien une des raisons pouvant expliquer les faibles corrélations intra-individuelles positives trouvées ; nous avons capturé les individus deux fois pendant une même année, soit pendant la construction du nid et la reproduction. Donc, les données répétées qui permettaient de calculer les corrélations intra-individuelles pouvaient être sur plusieurs années, mais aussi sur deux périodes à l'intérieur d'une même année. Entre les périodes, les couleurs des plumes peuvent se dégrader et la taille des ailes peut décroître avec l'usage, car la mue a lieu après la

reproduction et les individus peuvent perdre du poids suite à l'énergie investie dans l'élevage de la nichée. Par contre, cette explication ne s'applique pas aux corrélations intra-individuelles impliquant l'exploration, puisque ce trait était mesuré seulement une fois par année. Pour avoir une idée plus précise de la plasticité interannuelle, il aurait été possible de mettre une combinaison entre l'identité des oiseaux et l'année en effet aléatoire dans le modèle. De plus, les résultats montrent que, dans ces populations, des conditions écologiques contrastées ne peuvent pas mener à différentes associations intra-individuelles entre les traits.

3.4 Limitations de l'étude

En période de construction des nids, les individus sont capturés autour des nichoirs et, en période de reproduction, les individus reproducteurs sont capturés directement dans les nichoirs. Donc, les individus qui se reproduisent dans des cavités naturelles risquent moins d'être capturés. Pour capturer une deuxième fois ces individus qui ne s'installent pas dans les nichoirs, et donc obtenir plus de données répétées, nous aurions pu localiser les cavités naturelles qui se trouvent sur les sites d'étude. Si les individus qui utilisent les nichoirs naturels sont différents de ceux qui utilisent les nichoirs artificiels (par exemple moins colorés, ou plus dociles), il est possible qu'ils soient sous-représentés dans les analyses. Conséquemment, les corrélations retrouvées auraient pu être plus fortes. Toutefois, cette recherche des cavités naturelles et les captures supplémentaires associées auraient demandé du temps, du matériel et du personnel que nous ne pouvions pas assumer.

Dans un même ordre d'idée, lors de la période de reproduction, les adultes sont capturés lorsque les poussins sont âgés de 9 à 15 jours pour les populations de D-Muro et de E-Muro, tandis qu'ils sont âgés de 13 à 15 jours pour la population de E-Pirio, puisque les conditions d'élevages y sont plus difficiles. En conséquence, les individus de la

banque de données initiale pour cette période sont ceux qui ont réussi à élever des jeunes jusqu'à cet âge. Dans ce cas, il n'y a pas de moyen d'y remédier, car une priorité principale d'un suivi à long terme de population naturelle est de minimiser l'impact de la présence scientifique sur ladite population, surtout dans des populations comme celles étudiées ici, qui sont aussi utilisées pour comprendre des processus de sélection naturelle. Plus les poussins sont âgés, plus les adultes ont investi d'énergie dans leurs jeunes et donc plus le coût de l'abandon est grand. Donc, en capturant les parents lorsque leurs poussins sont plus jeunes, nous augmenterions grandement les risques de mortalité des jeunes suite à l'abandon des parents et augmenterions aussi notre impact sur les populations que l'on veut garder les plus naturelles possible. Aussi, il ne semble pas y avoir de raison pour laquelle les mésanges qui réussissent leur reproduction devraient avoir des corrélations entre les traits d'intérêt qui soient différentes des mésanges qui ne réussissent pas, ou qui ne se reproduisent pas.

D'un côté plus statistique, pour réaliser les analyses multivariées requises à la partition de la variance phénotypique, il a été nécessaire d'exclure les individus pour lesquels des données étaient manquantes pour au moins un trait d'intérêt ou pour une variable explicative du modèle. Cela a fait diminuer la taille de l'échantillon disponible pour les analyses subséquentes (de 2943 observations à 2494 observations pour le modèle 9-trait et de 1041 à 920 observations pour le modèle 10-trait). En se fiant aux intervalles de crédibilité autour des covariances, et tel que discuté dans le chapitre 2, une plus grande taille d'échantillon, et donc de données répétées, pour le modèle 10-trait aurait augmenté notre pouvoir de détection, puisque ce type de modèle demande beaucoup de données. Puisque l'élément limitant notre taille d'échantillon était l'exploration, il aurait été possible de faire plus de tests d'arène. Comme ils sont réalisés seulement lors de la période de construction, il aurait été nécessaire de les faire aussi lors de la période de reproduction. Par contre, en pratique, cela n'aurait pas été réaliste. Lors des captures en période de construction, certaines personnes sur le terrain étaient dédiées aux

captures, tandis que d'autres faisaient seulement les manipulations. En période de reproduction, une seule personne capturait et manipulait les oiseaux d'un même nichoir. Puisque nous devions minimiser le temps passé aux nichoirs pendant l'élevage des jeunes, ajouter deux tests d'exploration par nichoir aurait ajouté environ 10 minutes de manipulation par adulte. De plus, cela aurait impliqué le design et la construction d'un nouveau type d'arènes. Pour ce projet, en période de construction, puisque les manipulations étaient centralisées, une seule arène transportable en voiture était nécessaire. Pour réaliser des tests d'exploration en période de reproduction, il aurait fallu une arène pour chaque manipulateur et celle-ci aurait dû être légère et non-encombrante pour le transport d'un nichoir à l'autre. De plus, elles auraient dû être simple et rapide à installer.

Une dernière limitation de l'étude est l'absence de test formel pour déterminer si les corrélations entre les traits diffèrent entre les sexes. Cela aurait permis de savoir si le syndrome est constant entre les sexes, ainsi que de déterminer si les forces des corrélations et si les répétabilités varient entre les sexes. Si cela est le cas, peut-être que les traits morphologiques et les traits de coloration auraient pu servir de signal ou encore de signal ultérieur de personnalité pour l'un des sexes, mais pas pour l'autre. Il aurait été possible de le faire de la même façon que nous avons testé si les matrices différaient entre les populations, c'est-à-dire en comparant deux modèles, un qui permet aux matrices inter- et intra-individuelles de varier entre les populations et l'autre où ces deux matrices sont contraintes à être identiques entre les populations, et ensuite de comparer les DIC pour choisir le meilleur modèle. Ce test n'a pas été effectué pour plusieurs raisons. Premièrement, les modèles sur MCMCglmm prennent énormément de temps avant de donner un résultat et, puisque la différenciation entre les sexes n'était pas un objectif principal du projet, nous avons choisi de ne pas faire cette étape supplémentaire. L'objectif étant de voir si les corrélations variaient entre les populations pour déterminer si des conditions écologiques contrastées peuvent mener

à différentes associations entre les traits, nous avons seulement fait varier les matrices entre les populations. De plus, si le test formel n'a pas été réalisé, des analyses préliminaires l'ont été. Dans ces analyses, les covariances entre l'exploration, l'agressivité en main, le chroma UV-bleu et le chroma jaune ne montraient pas de différences entre les sexes en comparant les intervalles de crédibilités des paires de traits. Dans un même ordre d'idée, il aurait été possible de mesurer aussi un trait mélanique, par exemple la cravate, et un trait coloré qui est connu comme ne transmettant pas d'information, par exemple la coloration du dos (Gomez & Théry 2007, Delhey & Peters 2008), afin d'ajouter des contrôles à notre expérience.

3.5 Directions futures

Pour la suite, l'objectif sera d'investiguer comment les patrons d'appariements des mésanges bleues influencent leur succès reproducteur. Ce futur papier se divisera en deux parties, soit de 1) comparer les différentes combinaisons de phénotypes dans les couples reproducteurs entre les trois environnements et sur six ans, et de 2) déterminer si la ressemblance pour les traits étudiés entre les individus d'un couple affecte leur succès reproducteur, en utilisant le nombre de poussins qui survivent jusqu'à l'envol pour ce couple comme proxy. Les analyses permettront de déterminer comment les valeurs de traits des deux individus d'une paire, leurs interactions ainsi que le niveau d'homogamie influencent le succès reproducteur. De plus, il sera possible de comparer si ces patrons appariement-succès reproducteur varient entre les populations vivant dans des environnements hétérogènes. Les analyses de ce premier objectif ont déjà été réalisées dans le cadre de ce projet de maîtrise, mais j'ai manqué de temps pour rédiger un second article (résultats dans l'Annexe 1). Globalement, nous trouvons de l'homogamie pour les traits d'intérêt et ces patrons sont majoritairement similaires entre les populations. Le second objectif ainsi que la rédaction de ce second article scientifique auront lieu dans la prochaine année hors du cadre de la maîtrise.

Après avoir compris comment les patrons d'appariement des mésanges influencent leur succès reproducteur à l'intérieur des paires sociales, il serait intéressant de se pencher sur les patrons d'appariement hors-couple en étudiant les différentes combinaisons de phénotypes dans les paires hors-couple de mésanges bleues des trois populations étudiées précédemment. Une étude précédente portant sur les populations de E-Pirio et D-Muro a trouvé que, respectivement, 25.4% et 18.2% des jeunes proviennent de copulations hors-couple et que 68% et 50% des nichées contiennent des jeunes qui proviennent de copulations hors-couple (Charmantier et al. 2004). Il serait donc possible de comparer les différents degrés de polygamie pour comprendre 1) s'il y a un patron dans les ensembles de traits des femelles polygames, 2) s'il y a un patron dans les ensembles de traits des mâles polygames, 3) si le mâle social et le mâle extra-paire d'une femelle possèdent des ensembles de traits différents et 4) si les individus avec des jeunes hors-couples ont un succès reproducteur différent des individus qui n'ont pas de jeunes hors-couples.

Ensuite, tel que mentionné dans la discussion du manuscrit présenté au chapitre 2, puisque la coloration est corrélée avec la personnalité, il pourrait être intéressant de refaire les analyses réalisées dans le chapitre 2 en y ajoutant des traits d'histoire de vie pour investiguer s'il était possible d'inclure la coloration dans le syndrome de train de vie (voir chapitre 1.3 et chapitre 2.6).

Finalement, il pourrait être intéressant d'étudier les covariances génétiques entre les traits de colorations et les traits morphologiques à l'aide d'un modèle animal. L'estimation des covariances génétiques nécessite d'inclure le pedigree des populations dans les modèles et donc d'avoir ces informations sur plusieurs années consécutives (Hadfield 2010). Comme les données de colorations sont récoltées dans nos populations depuis 2005, il y a maintenant douze années de données disponibles simultanément pour la coloration, la morphologie et le pedigree. Cela permettrait de

savoir si les covariances phénotypiques retrouvées lors de ce projet de maîtrise sont aussi présentes au niveau génétique et si elles sont aussi stables entre les différentes populations suivies.

ANNEXE A. PROJET DE MANUSCRIT SUR L'HOMOGAMIE

Objectives

Objective 1: To compare the different combinations of phenotypes in the breeding pairs between the three environments.

Objective 2: To determine whether the resemblance between the individuals of a pair for the studied traits affects their reproductive success.

Hypothesis and predictions

Hypothesis 1: There is presence of mating patterns in the pairs for behavioral, coloration and morphological traits.

Prediction 1: There is homogamy in the pairs for those traits.

Hypothesis 2.1: Homogamy gives a selective advantage.

Prediction 2.1.: The number of fledglings produced by a couple in a year increases with the level of homogamy of the pair.

Hypothesis 2.2: The combination of phenotypes in a pair influences its reproductive success and the set of favored phenotypic traits varies between populations living in heterogenous environments.

Prediction 2.2.1: In the population with the highest density of blue tits and with the lower survival, reproductive success should increase with the level of proactivity of both partners, because traits linked with proactivity increase the competitiveness of individuals (Senar 1999, Réale et al. 2010).

Prediction 2.2.2: By contrast, in populations where food is limited and where the survival is higher, reproductive success should increase with the level of reactivity of both individuals. In this situation, by exploring their environment more in depth, individuals are more likely to find food (Réale et al. 2010). Moreover, by being less

colorful, they need less resources to obtain the needed pigments (Hill & McGraw 2006a).

Statistical analyses

Presence or absence of homogamy

To analyze the links between the traits of both partners in a pair and test for the presence of homogamy within our populations, we used a mean-centering approach (van de Pol & Verhulst 2006) with one model for each scaled trait. We used mixed model to test for the relationship between a female trait and that of her mating partners at the among- and within female level. By using the mean value of a trait for all the males of a given female and the deviation of each male relative to the female mean as fixed effects, we could separate the estimation of homogamy (i.e. fixed effect coefficients) among- and within-female relationships. This way, it was possible to know if homogamy comes from differences among or within females. Among female homogamy indicates that, in the population, females are pairing with males looking like themselves. On the other hand, within female homogamy indicates that adjustments in a female's phenotype will be reflected in adjustments in the partner's phenotype, either a new one or not. Models were female-centered because there are more individual females than males in our dataset. Both female and male ID were kept as random effects in each model to control for the dependence of repeated measures on the same individual. Models on tarsus length did not include female ID because individual had only one value: tarsus length is fixed in adults, and we thus selected only one measure per individual, from the most repeatable measurer (Nakagawa & Schielzeth 2010). We report the female and male variances and repeatability. These estimates correspond to the variance and repeatability (i.e. remaining repeatability) among individuals that is left on a female trait after accounting for the variance in a female trait that is explained by her male phenotypes.

We added two synthetic traits: PC1 and PC2, extracted from a principal component analysis on the dataset including tarsus length, wing length, body mass, handling aggression, blue brightness, blue hue, blue UV-chroma, yellow brightness and yellow chroma (2494 observations). PC1 was mainly driven by blue UV-chroma, tarsus length and blue hue, while PC2 was mainly driven by yellow brightness and yellow chroma (Table A.1).

In all our analyses, we only used pairs for which no information was missing for the traits for both individuals in a pair. Measures on each partner could have been done either during the nest construction or during the reproduction period. Thus, we created four combinations of periods (i.e. CC, RR, CR and RC; R = reproduction period; C = construction period, first letter = male; second = female) that we included as a fixed effect in the models to control for potential changes in the traits over the reproductive season. This factor will not be presented in the results (but see Table SA.1).

For the tarsus length, the final model included the mean tarsus length of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population and the age of the female as fixed effects. For the wing length and the exploration, the final model included the mean wing length or exploration, respectively, of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean and the year as fixed effects. For the body mass, the final model included the mean body mass of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population, the age of the female, the combination and an interaction between the mean and the population as fixed effects. For the handling aggression, the final model included the mean handling aggression of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population, the number of handling aggression test done previously, an interaction between the mean and the population and an interaction between the deviation and the

population. Moreover, this model also included the identity of the observer as a random effect ($n = 23$). For blue brightness, the final model included the mean blue brightness of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population, the age of the female, the combination, an interaction between the mean and the population and an interaction between the deviation and the population. For blue hue, the final model included the mean blue hue of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population, the age of the female and the combination. For blue UV-chroma, the final model included the mean blue UV-chroma of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population, the age of the female, the combination, an interaction between the mean and the year and an interaction between the deviation and the population. For yellow brightness, the final model included the mean tarsus length of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year and the combination. For yellow brightness, the final model included the mean yellow chroma of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year and the population. For PC1, the final model included the mean PC1 of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population, an interaction between the mean and the population and an interaction between the deviation and the age of the female. For PC2, the final model included the mean PC2 of all the males of a given female, the deviation of each male value from that mean, the year, the population, the combination and an interaction between the mean and the population. For the sample size of those models, see Table A.2.

Analyses were done using the packages lme4 and lmerTest in R (R Core Team 2012). To account for multiple comparisons on the same database, all p-values were adjusted using the False Discovery Rate method (Benjamini et al. 2001) implemented in the package fdrtool (R version 3.3.1).

Impact of homogamy on fitness

In order to investigate how mating patterns of blue tits influence their reproductive success, we plan to extract indices of multivariate Euclidian distances to determine the dissimilarity between the partners in the breeding pairs. These indices of homogamy will be used as an explicative variable in a multivariate model which will analyze the effect of the morphological, coloration and behavioral traits of the partners, of the interactions between those traits and of the level of homogamy of the pair on their reproductive success. If the resulting model contains too many variables, composite variables will be calculated through principal component analyzes. Moreover, for each population, a three-dimensional graphical representation of the relationship between males' traits, females' traits and reproductive success will be done for each of the studied traits.

PRELIMINARY RESULTS

Presence or absence of homogamy

Globally, at the among-individual level, there was a significant homogamy for 6 traits at D-Muro (wing length, handling aggression, blue brightness, blue UV-chroma, yellow brightness, yellow chroma), 8 traits at E-Muro (wing length, body mass, handling aggression, blue brightness, blue UV-chroma, yellow brightness, yellow chroma, PC1) and 7 traits at E-Pirio (wing length, body mass, blue brightness, blue UV-chroma, yellow brightness, yellow chroma, PC2). At the within-individual level, there was a significant homogamy for 8 traits at D-Muro (wing length, body mass, blue brightness, blue hue, blue UV-chroma, yellow brightness, yellow chroma, PC2), 9 traits at E-Muro (wing length, body mass, handling aggression, blue brightness, blue hue, blue UV-chroma, yellow brightness, yellow chroma, PC2) and 7 traits at E-Pirio (wing length, body mass, blue brightness, blue hue, yellow brightness, yellow chroma, PC2). We then will look more in depth at each of the studied traits.

No significant mating pattern was found for tarsus length, whatever the level of analysis (Figure A.1a, b). Female tarsus length was smaller in 2016 and at E-Pirio. It was also longer in older females (Table SA.1). The remaining male repeatability for female tarsus length was 0.24 (Table A.2), which means that males differed consistently in the size of their reproductive partners.

There was a significant homogamy on wing length, both among and within individuals (Figure A.1c, d). Female wing lengths were smaller in 2016 (Table SA.1). There was no significant remaining male random effect. The remaining female repeatability was 0.38 (Table A.2).

At D-Muro, no significant mating pattern was detected on body mass at the among-individual level, but we found a significant homogamy on body mass at E-Muro and E-Pirio. At the within-individual level, there was a significant homogamy (Figure A.1e, f). Females were lighter in 2012 and in E-Pirio and body mass increased with age (Table SA.1). We did not detect any significant remaining male random effect, but we detected a strong female random effect. The remaining repeatability for the female random effect was 0.46 (Table A.2).

For the handling aggression, on the between-individual level, there was a significant homogamy at D-Muro and E-Muro and no significant mating pattern at E-Pirio. On the within-individual level, there was no significant mating pattern at D-Muro and E-Pirio and significant homogamy at E-Muro (Figure A.1g, h). Females were more aggressive at D-Muro and with each new handling aggression test they were facing. Compared to 2011, they were also less aggressive in 2013, 2014 and 2016 (Table SA.1). There was no significant remaining male random effects nor observer random effects. The remaining repeatability for the female random effect was 0.33 (Table A.2).

No significant mating pattern was found for exploration, whatever the level of analysis (Figure A.1i, j). Females were less explorative starting in 2014 (Table SA.1). We did not detect any significant remaining male random effect, but we detected a strong female one. The remaining repeatability for the female random effect was 0.52 (Table A.2).

For blue brightness, on the between- and within-individual level, there was a significant homogamy (Figure A.1k, l). Compared to 2011, females' blue brightness was more intense in 2013 and less intense in 2012, 2015 and 2016. Females were brighter at D-Muro and E-Muro and older females were brighter (Table SA.1). Both the remaining male and the remaining female random effects were not significant (Table A.2).

No significant mating pattern was detected on blue hue at the among-individual level, but we found a significant homogamy on blue hue at the within-individual level (Figure A.1m, n). Compared to 2011, females were more UV in 2012 and 2016 and less UV in 2013, 2014 and 2015. Females had a darker hue at D-Muro and as they got older (Table SA.1). There was no significant remaining male random effect. The remaining repeatability for the female random effect was 0.21 (Table A.2).

There was a significant homogamy at the among-individual level for blue UV-chroma. For the within-individual level, there was a significant homogamy for D-Muro and E-Muro, but there was a significant absence of mating pattern at E-Pirio (Figure A.1o, p). Compared to 2011, females were more chromatic in 2013 and less chromatic in 2016. They were also less chromatic when they were younger and in E-Muro (Table SA.1). We did not detect any significant remaining male random effect. The remaining repeatability for the female random effect was 0.22 (Table A.2).

There was a significant homogamy on yellow brightness, both among and within individuals (Figure A.1q, r). Females were less bright starting in 2015 (Table SA.1). Both the remaining male and the remaining female random effects were not significant (Table A.2).

For yellow chroma, at the among- and within-individual level, there was a significant homogamy (Figure A.1s, t). Females were less chromatic at E-Muro. Compared to 2011, they were less chromatic in 2012 and in 2016 and more chromatic in 2015 (Table SA.1). We did not detect any significant remaining male random effect. The remaining repeatability for the female random effect was 0.10 (Table A.2).

For PC1, on the among-individual level, there was a significant homogamy at E-Muro and no significant mating pattern at D-Muro and E-Pirio. On the within-individual level, there was no mating pattern (Figure A.1u, v). Homogamy at the within-individual level was getting stronger with the age of the female. Females had higher values of PC1 at E-Muro and E-Pirio and smaller values as they were getting older. Compared to 2011, females had higher values of PC1 in 2012, 2015 and 2016 and lower values in 2013 (Table SA.1). We did not detect any significant remaining male random effect, but we detected a strong female one. The remaining repeatability for the female random effect was 0.53 (Table A.2).

On the between-individual level, there was no significant mating pattern for PC2 at D-Muro and E-Muro, but there was a significant homogamy at E-Pirio. On the within-individual level, there was a significant homogamy (Figure A.1w, x). Females had higher values of PC2 in 2015 and 2016 and at D-Muro (Table SA.1). Both the remaining male and the remaining female random effects were not significant (Table A.2).

Table A.1 Loadings of the traits used in the Principal Component Analysis for the mating patterns analysis in three populations of blue tits in Corsica, France. 2494 observations. Bold loadings are superior to 0.30.

Trait	Loadings PC1	Loadings PC2
Tarsus length	-0.44	0.08
Wing length	-0.31	0.07
Body mass	-0.41	0.02
Handling aggression	-0.17	0.11
Blue brightness	-0.28	-0.38
Blue hue	0.40	0.01
Blue UV-chroma	-0.48	-0.06
Yellow brightness	-0.06	-0.72
Yellow chroma	-0.18	0.55

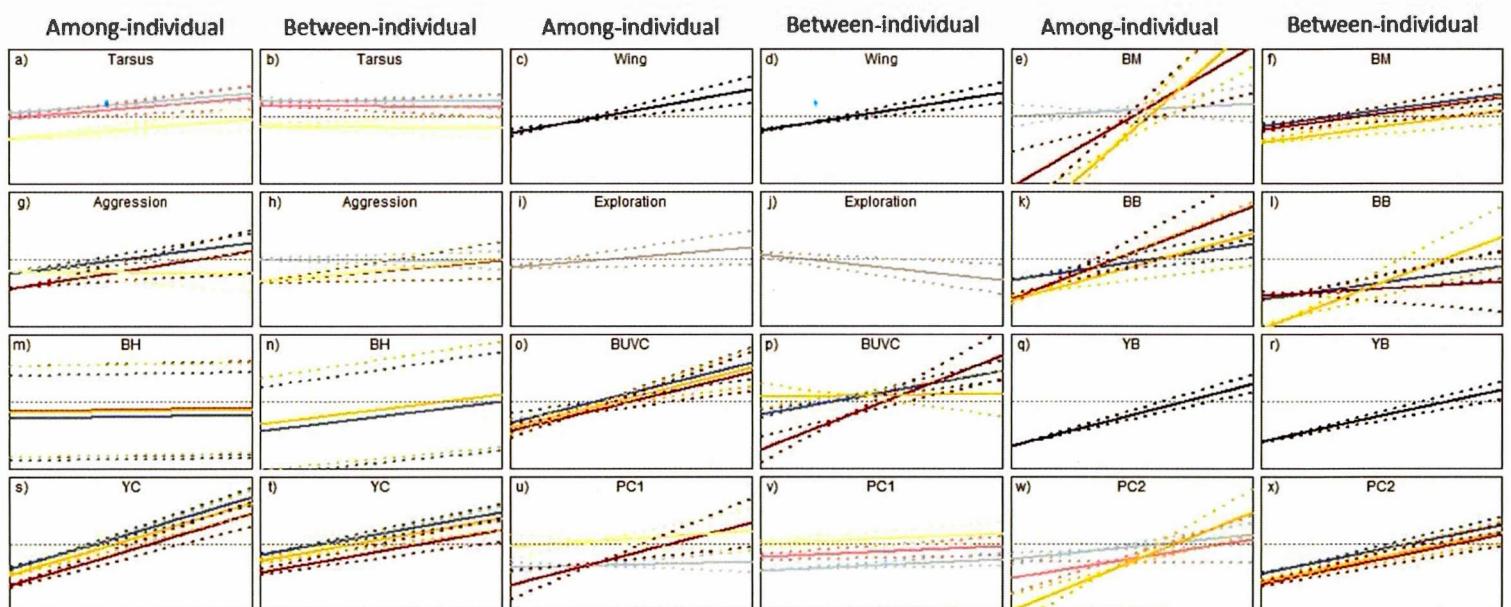
Table A.2 Sample size of the models on the presence or absence of homogamy for the twelve studied traits, variance of female random effect ($=V_f$), variance of the male random effect ($=V_m$), variance of the observer random effect ($=V_o$), residual variance ($=V_r$), remaining female repeatability for female traits (= Female R), remaining male repeatability for female traits (= Male R) and remaining observer repeatability for female traits (= Obs R) in three populations of blue tits in Corsica, France.

Trait	Nb of obs	Nb of females	Nb of males	V_f	V_m	V_o	V_r	Female R	Male R	Obs R
Tarsus length	794	-	526	-	0.21	-	0.66	-	0.24	-
Wing length	818	559	543	0.04	5.58×10^{-14}	-	0.06	0.38	3.74×10^{-4}	-
Body mass	823	560	541	0.37	0.01	-	0.42	0.46	0.01	-
Handling aggression	794	538	532	0.29	0.08	0.01	0.50	0.33	0.09	0.02
Exploration	226	200	201	0.40	0.08	-	0.28	0.52	0.10	-
Blue brightness	810	552	537	0.06	0.05	-	0.50	0.10	0.09	-
Blue hue	810	552	537	0.14	0.02	-	0.50	0.21	0.03	-
Blue UV-chroma	810	552	537	0.13	0.04	-	0.42	0.22	0.06	-
Yellow brightness	810	552	537	2.47×10^{-2}	4.19×10^{-17}	-	0.06	0.04	6.68×10^{-17}	-
Yellow chroma	813	553	538	0.07	0.04	-	0.64	0.10	0.05	-
PC1	694	477	475	0.29	0.01	-	0.25	0.53	0.02	-
PC2	694	477	475	0.06	0.04	-	0.54	0.09	0.06	-

FIGURE LEGENDS

Figure A.1 Mating patterns, on the among- and within-individual levels, on twelve traits in three blue tits populations. Models are female-centered. Dark lines correspond to significant mating patterns, whereas light lines correspond to non-significant mating patterns. Blue = D-Muro, Red = E-Muro, Yellow = E-Pirio, Black = all populations. Dotted lines = standard deviations. A null slope represents the non-association between male and female phenotype. Homogamy is characterized by a positive slope and heterogamy by a negative slope. Morphological traits = tarsus length (tarsus), wing length (wing), and body mass (BM); personality traits = handling aggression (aggression) and exploration (exploration); coloration = blue brightness (BB), blue hue (BH), blue UV-chroma (BUVC), yellow brightness (YB) and yellow chroma (YC); composite variables = PC1 and PC2.

Figure A.1



SUPPLEMENTARY MATERIALS

Table SA.1 Mating patterns, population differences and significant biological variables for twelve morphological, personality and coloration traits across three Corsican blue tit populations (France). Bold adjusted *P* values indicates significant (<0.05) males' mean, males' deviation and interaction between those fixed effect and populations.

Trait	Fixed effect	Estimate	Standard error	<i>P</i> value	Adjusted <i>P</i> value
Tarsus length	Intercept	0.379	0.091	3.71×10^{-05}	1.15×10^{-04}
	Males' mean	0.069	0.038	0.0670	0.1027
	Males' deviation	-0.007	0.034	0.8376	0.8644
	Year 2012	-0.034	0.108	0.7518	0.8121
	Year 2013	0.002	0.112	0.9833	0.9833
	Year 2014	-0.199	0.110	0.0698	0.1060
	Year 2015	-0.233	0.115	0.0433	0.0719
	Year 2016	-0.348	0.109	0.0014	0.0039
	E-Muro	-0.119	0.091	0.1924	0.26111
	E-Pirio	-0.631	0.090	7.39×10^{-12}	1.19×10^{-10}
	Female's age	0.098	0.033	0.0033	0.0084
	CR	0.227	0.350	0.5174	0.6125
Wing length	Intercept	0.020	0.081	0.8021	0.8440
	Males' mean	0.098	0.037	0.0089	0.0195
	Males' deviation	0.085	0.027	0.0020	0.0054
	Year 2012	-0.073	0.111	0.5104	0.6087
	Year 2013	-0.144	0.111	0.1929	0.2611
	Year 2014	0.054	0.111	0.6231	0.7065
	Year 2015	0.132	0.113	0.2433	0.3084
	Year 2016	-0.289	0.111	0.0091	0.0195
	RC	0.227	0.350	0.5174	0.6125
	RR	0.302	0.068	9.24×10^{-06}	4.65×10^{-05}
	Males' mean*E-Muro	0.252	0.104	0.0152	0.0301
	Males' mean*E-Pirio	0.393	0.083	3.10×10^{-06}	1.18×10^{-05}
Body mass	Intercept	0.170	0.103	0.1004	0.1483
	Males' mean	0.025	0.059	0.6763	0.7458
	Males' deviation	0.061	0.024	0.0094	0.0197
	Year 2012	-0.416	0.098	2.32×10^{-05}	0.0001
	Year 2013	-0.129	0.098	0.1911	0.2611
	Year 2014	-0.198	0.100	0.0474	0.0770
	Year 2015	-0.214	0.102	0.0367	0.0622
	Year 2016	-0.123	0.101	0.2253	0.2879
	E-Muro	-0.091	0.094	0.3295	0.4049
	E-Pirio	-0.396	0.094	3.20×10^{-05}	0.0001
	Female's age	0.118	0.031	0.0002	0.0006
	CR	0.227	0.350	0.5174	0.6125
	RC	0.495	0.217	0.0233	0.0421
	RR	0.302	0.068	9.24×10^{-06}	4.65×10^{-05}

	Handling aggression	Intercept	0.480	0.115	1.00×10^{-4}	0.0004
		Males' mean	0.191	0.056	0.0007	0.0021
		Males' deviation	-0.012	0.051	0.8221	0.8594
		Year 2012	-0.268	0.122	0.0288	0.0504
		Year 2013	-0.501	0.127	0.0001	0.0006
		Year 2014	-0.431	0.128	0.0010	0.0030
		Year 2015	-0.138	0.130	0.2906	0.3655
		Year 2016	-0.487	0.130	0.0003	0.0008
		E-Muro	-0.305	0.095	0.0014	0.0039
		E-Pirio	-0.285	0.091	0.0018	0.0050
		Number of HA tests in life	0.133	0.036	0.0002	0.0007
		Males' mean*E-Muro	0.049	0.093	0.6009	0.6935
		Males' mean*E-Pirio	-0.209	0.081	0.0101	0.0209
		Males' deviation*E-Muro	0.150	0.067	0.0271	0.0479
		Males' deviation*E-Pirio	0.151	0.069	0.0306	0.0530
	Exploration	Intercept	0.432	0.147	0.0036	0.0091
		Males' mean	0.085	0.068	0.2102	0.2773
		Males' deviation	-0.109	0.051	0.0363	0.0621
		Year 2012	0.069	0.202	0.7312	0.7954
		Year 2013	0.316	0.219	0.1495	0.2111
		Year 2014	-0.798	0.210	0.0002	0.0006
		Year 2015	-0.855	0.196	2.09×10^{-5}	0.0001
		Year 2016	-0.734	0.188	0.0001	0.0005
BB		Intercept	0.267	0.093	0.0039	0.0096
		Males' mean	0.118	0.048	0.0143	0.0289
		Males' deviation	0.111	0.047	0.0184	0.0348
		Year 2012	-0.403	0.096	3.05×10^{-5}	0.0001
		Year 2013	0.485	0.101	1.84×10^{-6}	1.14×10^{-5}
		Year 2014	0.024	0.096	0.7994	0.8440
		Year 2015	-0.724	0.099	7.87×10^{-13}	1.81×10^{-11}
		Year 2016	-0.589	0.096	1.24×10^{-9}	1.43×10^{-8}
		E-Muro	-0.051	0.075	0.4971	0.5973
		E-Pirio	-0.269	0.071	0.0002	0.0007
		Female's age	0.083	0.029	0.0043	0.0103
		CR	-0.419	0.326	0.1990	0.2669
		RC	-0.553	0.207	0.0075	0.0171
		RR	0.098	0.064	0.1260	0.1827
		Males' mean*E-Muro	0.184	0.070	0.0089	0.0194
		Males' mean*E-Pirio	0.100	0.069	0.1469	0.2094
		Males' deviation*E-Muro	-0.064	0.064	0.3201	0.3964
		Males' deviation*E-Pirio	0.186	0.064	0.0038	0.0094
BH		Intercept	-5.890	1.204	1.26×10^{-6}	8.45×10^{-6}
		Males' mean	0.015	0.003	3.45×10^{-6}	1.92×10^{-5}
		Males' deviation	0.121	0.027	1.33×10^{-5}	6.49×10^{-5}
		Year 2012	0.320	0.098	0.0012	0.0035
		Year 2013	-0.513	0.102	6.64×10^{-7}	5.07×10^{-6}

	Year 2014	-0.714	0.101	3.22×10^{-12}	5.76×10^{-11}
	Year 2015	-0.371	0.099	0.0002	0.0007
	Year 2016	0.328	0.096	0.0007	0.0021
	E-Muro	0.188	0.082	0.0227	0.0421
	E-Pirio	0.185	0.077	0.0167	0.0320
	Female's age	-0.141	0.029	2.13×10^{-06}	1.27×10^{-05}
	CR	0.242	0.334	0.4695	0.5683
	RC	-0.005	0.210	0.9793	0.9833
	RR	0.316	0.069	5.50×10^{-06}	2.86×10^{-05}
BUVC	Intercept	0.253	0.091	0.0053	0.0124
	Males' mean	0.166	0.073	0.0229	0.0421
	Males' deviation	0.119	0.042	0.0050	0.0118
	Year 2012	-0.178	0.093	0.0561	0.0886
	Year 2013	0.867	0.111	1.64×10^{-14}	4.40×10^{-13}
	Year 2014	0.193	0.093	0.0388	0.0650
	Year 2015	0.040	0.094	0.6717	0.7458
	Year 2016	-0.646	0.120	9.06×10^{-08}	7.29×10^{-07}
	E-Muro	-0.203	0.078	0.0094	0.0197
	E-Pirio	-0.094	0.072	0.1930	0.2611
	Female's age	0.182	0.030	1.07×10^{-09}	1.33×10^{-08}
	CR	0.167	0.320	0.6013	0.6935
	RC	0.092	0.199	0.6446	0.7207
	RR	-0.233	0.063	0.0002	0.0007
	Males' mean*2012	-0.201	0.106	0.0583	0.0912
	Males' mean*2013	-0.120	0.099	0.2249	0.2879
	Males' mean*2014	0.098	0.111	0.3785	0.4617
	Males' mean*2015	0.140	0.110	0.2054	0.2734
YB	Males' mean*2016	-0.011	0.115	0.9231	0.9406
	Males' deviation*E-Muro	0.143	0.059	0.0162	0.0314
	Males' deviation*E-Pirio	-0.112	0.057	0.0484	0.0779
	Intercept	0.014	0.086	0.8746	0.8969
	Males' mean	0.217	0.030	2.67×10^{-12}	5.37×10^{-10}
	Males' deviation	0.179	0.030	2.99×10^{-09}	3.01×10^{-08}
	Year 2012	-0.186	0.099	0.0607	0.0940
	Year 2013	0.122	0.099	0.2185	0.2860
	Year 2014	0.140	0.098	0.1550	0.2170
	Year 2015	-0.946	0.103	$< 2 \times 10^{-16}$	8.05×10^{-15}
	Year 2016	-0.528	0.096	4.41×10^{-08}	4.18×10^{-08}
YC	CR	0.404	0.330	0.2214	0.2875
	RC	-0.053	0.208	0.7978	0.8440
	RR	0.324	0.065	6.93×10^{-07}	5.07×10^{-06}
	Intercept	0.236	0.087	0.0071	0.0163
	Males' mean	0.237	0.035	1.60×10^{-11}	2.34×10^{-10}
	Males' deviation	0.140	0.030	4.22×10^{-06}	2.26×10^{-05}
	Year 2012	-0.592	0.109	7.46×10^{-08}	6.32×10^{-07}
	Year 2013	0.022	0.107	0.8338	0.8644

PC1	Year 2014	0.051	0.105	0.6277	0.7067
	Year 2015	0.314	0.106	0.0031	0.0082
	Year 2016	-0.238	0.105	0.0232	0.0421
	E-Muro	-0.423	0.084	7.46×10^{-7}	5.22×10^{-6}
	E-Pirio	-0.151	0.077	0.0497	0.0793
	Intercept	-0.498	0.082	2.54×10^{-9}	2.73×10^{-8}
	Males' mean	0.022	0.056	0.6990	0.7656
	Males' deviation	0.041	0.024	0.0900	0.1355
	Year 2012	0.571	0.087	1.50×10^{-10}	2.01×10^{-9}
	Year 2013	-0.398	0.092	1.89×10^{-5}	8.95×10^{-5}
	Year 2014	-0.177	0.088	0.0459	0.0755
	Year 2015	0.235	0.093	0.0114	0.0232
	Year 2016	0.874	0.096	$< 2 \times 10^{-16}$	8.05×10^{-15}
	E-Muro	0.316	0.084	0.0002	0.0007
	E-Pirio	0.640	0.080	1.29×10^{-14}	4.15×10^{-13}
	Female's age	-0.270	0.029	$< 2 \times 10^{-16}$	8.05×10^{-15}
	Males' mean*E-Muro	0.208	0.086	0.0161	0.0314
	Males' mean*E-Pirio	0.036	0.071	0.6093	0.6957
	Males' deviation*Female's age	0.053	0.020	0.0080	0.0179
PC2	Intercept	-0.007	0.100	0.9442	0.9561
	Males' mean	0.089	0.058	0.1257	0.1827
	Males' deviation	0.172	0.031	6.85×10^{-8}	6.13×10^{-7}
	Year 2012	0.168	0.111	0.1315	0.1890
	Year 2013	-0.189	0.112	0.0921	0.1373
	Year 2014	-0.033	0.107	0.7566	0.8121
	Year 2015	1.022	0.114	$< 2 \times 10^{-16}$	8.05×10^{-15}
	Year 2016	0.504	0.104	1.42×10^{-6}	9.14×10^{-6}
	E-Muro	-0.248	0.084	0.0032	0.0084
	E-Pirio	-0.177	0.078	0.0235	0.0421
	CR	-0.367	0.363	0.3125	0.3900
	RC	0.116	0.224	0.6031	0.6935
	RR	-0.221	0.069	0.0014	0.0039
	Males' mean*E-Muro	0.045	0.081	0.5777	0.6789
	Males' mean*E-Pirio	0.258	0.079	0.0012	0.0035

RÉFÉRENCES

- Alatalo, R. V., A. Lundberg & K. Stahlbrandt, 1984. Female mate choice in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 14: 253–261.
- Alonso-Alvarez, C., S. Bertrand, G. Devevey, M. Gaillard, J. Prost, B. Faivre & G. Sorci, 2004a. An experimental test of the dose-dependent effect of carotenoids and immune activation on sexual signals and antioxidant activity. The American Naturalist, 164: 651–659.
- Alonso-Alvarez, C., C. Doutrelant & G. Sorci, 2004b. Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). Behavioral Ecology, 15: 805–809.
- Andersson, S., J. Örnborg & M. Andersson, 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 265: 445–450.
- Badyaev, A. V. & A. Qvarnström, 2002. Putting sexual traits into the context of an organism: a life-history perspective in studies of sexual selection. The Auk, 119: 301–310.
- Baeta, R., B. Faivre, S. Motreuil, M. Gaillard & J. Moreau, 2008. Carotenoid trade-off between parasitic resistance and sexual display: an experimental study in the blackbird (*Turdus merula*). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 275: 427–434.
- Ballentine, B. & G. E. Hill, 2003. Female mate choice in relation to structural plumage coloration in blue grosbeaks. The Condor, 105: 593–598.
- Baíbura, J., J. Blondel, H. de Wilde-Lambrechts, M.-J. Galan & M. Maistre, 1994. Nestling diet variation in an insular mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus*: effects of years, territories and individuals. Oecologia, 100: 413–420.
- Basolo, A. L., 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. Science, 250: 808–810.
- Bell, A. M., S. J. Hankison & K. L. Laskowski, 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. Animal Behaviour, 77: 771–783.
- Bell, A. M. & A. Sih, 2007. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). Ecology Letters, 10: 828–834.
- Benjamini, Y., D. Drai, G. Elmer, N. Kafkafi & I. Golani, 2001. Controlling the false discovery rate in behavior genetics research. Behavioural Brain Research, 125: 279–284.
- Bennett, A. T. D., I. C. Cuthill, J. C. Partridge & E. J. Maier, 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. Nature, 380: 433–435.
- Bitton, P.-P., R. D. Dawson & C. L. Ochs, 2008. Plumage characteristics, reproductive investment and assortative mating in tree swallows *Tachycineta bicolor*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 62: 1543–1550.

- Blanquart, F., S. Gandon & S. L. Nuismer, 2012. The effects of migration and drift on local adaptation to a heterogeneous environment. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 1351–1363.
- Blondel, J., D. W. Thomas, A. Charmantier, P. Perret, P. Bourgault & M. M. Lambrechts, 2006. A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, 56: 661–673.
- Boake, C. R. B., 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*, 3: 173–182.
- Both, C., N. J. Dingemanse, P. J. Drent & J. M. Tinbergen, 2005. Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 74: 667–674.
- Brawner, W. R., G. E. Hill & C. A. Sundermann, 2000. Effects of coccidial and mycoplasmal infections on carotenoid-based plumage pigmentation in male house finches. *The Auk*, 117: 952–963.
- Brown, C. B. & V. A. Braithwaite, 2004. Size matters: a test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episopi*. *Animal Behaviour*, 68: 1325–1329.
- Brown, C., F. Jones & V. A. Braithwaite, 2007. Correlation between boldness and body mass in natural populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episopi*. *Journal of Fish Biology*, 71: 1590–1601.
- Brush, A. H., 1990. Metabolism of carotenoid pigments in birds. *The FASEB Journal*, 4: 2969–2977.
- Bucek, A., P. Matouskova, H. Vogel, P. Sebesta, U. Jahn, J. Weibflog, A. Svatos & I. Pichova, 2015. Evolution of moth sex pheromone composition by a single amino acid substitution in a fatty acid desaturase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 12586–12591.
- Bürger, R. & A. Gimelfarb, 2002. Fluctuating environments and the role of mutation in maintaining quantitative genetic variation. *Genetics Research*, 80: 31–46.
- Burton, G. W. & K. U. Ingold, 1984. Beta-carotene: an unusual type of lipid antioxidant. *Science*, 224: 569–573.
- Burtt, E. H., 1986. An analysis of physical, physiological, and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers. *Ornithological Monographs*, 38: 1–126.
- Candolin, U., 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, 78: 575–595.
- Careau, V., D. Thomas, M. M. Humphries & D. Reale, 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117: 641–653.
- Catoni, C., B. J. Metzger, H. M. Schaefer & F. Bairlein, 2011. Garden warbler, *Sylvia borin*, detect carotenoids in food but differ strongly in individual food choice. *Journal of Ornithology*, 152: 153–159.
- Chardine, J. W. & R. D. Morris, 1989. Sexual size dimorphism and assortative mating in the brown noddy. *The Condor*, 91: 868–874.
- Charmantier, A., J. Blondel, P. Perret & M. M. Lambrechts, 2004. Do extra-pair

- paternities provide genetic benefits for female blue tits *Parus caeruleus*? Journal of Avian Biology, 35: 524–532.
- Charmantier, A., C. Doutrelant, G. Dubuc-Messier, A. Fargevieille & M. Szulkin, 2016. Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. Evolutionary Applications, 9: 135–152.
- Cockburn, A., 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273: 1375–1383.
- Cockburn, A., 2014. Behavioral ecology as big science: 25 years of asking the same questions. Behavioral Ecology, 25: 1283–1286.
- Cooke, F., G. H. Finney & R. F. Rockwell, 1976. Assortative mating in lesser snow geese (*Anser caerulescens*). Behavior Genetics, 6: 127–140.
- Cordero, P. J., J. H. Wetton & D. T. Parkin, 1999. Extra-pair paternity and male badge size in the house sparrow. Journal of Avian Biology, 30: 97–102.
- Cotton, S., K. Fowler & A. Pomiankowski, 2004. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 271: 771–783.
- Coulter, M. C., 1986. Assortative mating and sexual dimorphism in the common tern. The Wilson Bulletin, 98: 93–100.
- Cuervo, J. J. & A. P. Møller, 2001. Components of phenotypic variation in avian ornamental and non-ornamental feathers. Evolutionary Ecology, 15: 53–72.
- Cuthill, I. C., J. C. Partridge & A. T. D. Bennett, 1999. Avian UV vision and sexual selection. Pages 87–106 in Y. Espmark, T. Amundsen, & G. Rosenqvist (eds.) Animal signals. Signalling and signal design in animal communication. Tapir Publishers, Trondheim, Norway.
- Da Silva, A., V. van den Brink, G. Emaresi, E. Luzio, P. Bize, A. N. Dreiss & A. Roulin, 2013. Melanin-based colour polymorphism signals aggressive personality in nest and territory defence in the tawny owl (*Strix aluco*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 67: 1041–1052.
- Dall, S. R. X., A. I. Houston & J. M. McNamara, 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. Ecology Letters, 7: 734–739.
- Darwin, C., 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. Page (J. Murray, Ed.). London.
- Delhey, K., A. Johnsen, A. Peters, S. Andersson & B. Kempenaerst, 2003. Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*). Proceedings : Biological Sciences, 270: 2057–2063.
- Delhey, K. & A. Peters, 2008. Quantifying variability of avian colours: are signalling traits more variable? PLoS ONE, 3: e1689.
- Delhey, K., A. Peters, A. Johnsen & B. Kempenaers, 2007. Fertilization success and UV ornamentation in blue tits *Cyanistes caeruleus*: correlational and experimental evidence. Behavioral Ecology, 18: 399–409.
- Dingemanse, N. J., C. Both, P. J. Drent & J. M. Tinbergen, 2004. Fitness consequences

- of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271: 847–852.
- Dingemanse, N. J. & N. A. Dochtermann, 2012. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, 82: 39–54.
- Dingemanse, N. J., N. A. Dochtermann & S. Nakagawa, 2012. Defining behavioural syndromes and the role of “syndrome deviation” in understanding their evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 1543–1548.
- Dingemanse, N. J. & D. Réale, 2013. What is the evidence that natural selection maintains variation in animal personalities? Pages 201–220 in University of Chicago Press (ed.) *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*.
- Dingemanse, N. J., J. Wright, A. J. N. Kazem, T. K. Dawn, R. Hickling & N. Dawnay, 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, 76: 1128–1138.
- Dobson, S. F., P. M. Nolan, M. Nicolaus, C. Bajzak, A.-S. Coquel & P. Jouventin, 2008. Comparison of color and body condition between early and late breeding king penguins. *Ethology*, 114: 925–933.
- Doucet, S. M., 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *The Condor*, 104: 30–38.
- Doucet, S. M. & R. Montgomerie, 2003. Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *Journal of Avian Biology*, 34: 237–242.
- Doutrelant, C., A. Grégoire, N. Grnac, D. Gomez, M. M. Lambrechts & P. Perret, 2008. Female coloration indicates female reproductive capacity in blue tits. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 226–233.
- Doutrelant, C., A. Grégoire, A. Midamegbe, M. Lambrechts & P. Perret, 2012. Female plumage coloration is sensitive to the cost of reproduction. An experiment in blue tits. *Journal of Animal Ecology*, 81: 87–96.
- Doutrelant, C., M. Paquet, J. P. Renoult, A. Grégoire, P.-A. Crochet & R. Covas, 2016. Worldwide patterns of bird colouration on islands. *Ecology Letters*, 19: 537–545.
- Dubuc-Messier, G., D. Réale, P. Perret & A. Charmantier, 2016. Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behavioral Ecology*, 28: 448–459.
- Ducrest, A., L. Keller & A. Roulin, 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 502–510.
- Dyck, J., 1976. Structural colours. Page 426:437 *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Ellner, S. & N. G. J. Hairston, 1994. Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment. *The American Naturalist*, 143: 403–417.
- Endler, J. A., 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34: 76–91.

- Endler, J. A., 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 173–190.
- Endler, J. A., 1986. Natural selection in the wild. Princeton University Press.
- Estep, L. K., H. Mays, A. J. Keyser, B. Ballentine & G. E. Hill, 2005. Effects of breeding density and plumage coloration on mate guarding and cuckoldry in blue grosbeaks (*Passerina caerulea*). *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1143–1148.
- Evans, S. R. & B. C. Sheldon, 2012. Quantitative genetics of a carotenoid-based color: heritability and persistent natal environmental effects in the great tit. *The American Naturalist*, 179: 79–94.
- Fargevieille, A., A. Grégoire, A. Charmantier, M. del Rey Granado & C. Doutrelant, 2017. Assortative mating by colored ornaments in blue tits: space and time matter. *Ecology and Evolution*, 7: 2069–2078.
- Fawcett, T. W., N. J. Boogert & L. Lefebvre, 2011. Female assessment: cheap tricks or costly calculations? *Behavioral Ecology*, 22: 462–463.
- Fenoglio, S., M. Cucco & G. Malacarne, 2002. The effect of a carotenoid-rich diet on immunocompetence and behavioural performances in moorhen chicks. *Ethology Ecology & Evolution*, 14: 149–156.
- Ferns, P. N. & S. A. Hinsley, 2010. How blue are british tits? Sex, age and environmental effects. *Bird Study*, 57: 315–329.
- Findlay, C. S., R. F. Rockwell, J. A. Smith & F. Cooke, 1985. Life history studies of the lesser snow goose (*Anser caerulescens caerulescens*). VI. Plumage polymorphism, assortative mating and fitness. *Evolution*, 39: 904–914.
- Fisher, R. A., 1930. The genetical theory of natural selection. Page (J. H. Bennett, Ed.). Oxford University Press, Oxford.
- Fleishman, L. J., 1988. Sensory and environmental influences on display form in *Anolis auratus*, a grass anole from Panama. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 309–316.
- Forstmeier, W. & T. R. Birkhead, 2004. Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females. *Animal Behaviour*, 68: 1017–1028.
- Fresneau, N., E. Klun & J. E. Brommer, 2014. A sex-specific behavioral syndrome in a wild passerine. *Behavioral Ecology*, 25: 359–367.
- Furnham, A., 2009. Sex differences in mate selection preferences. *Personality and Individual Differences*, 47: 262–267.
- Galván, I. & C. Alonso-Alvarez, 2008. An intracellular antioxidant determines the expression of a melanin-based signal in a bird. *Plos One*, 3: e3335.
- Galván, I., K. Wakamatsu, P. R. Camarero, R. Mateo & C. Alonso-Alvarez, 2015. Low-quality birds do not display high-quality signals: the cysteine-pheomelanin mechanism of honesty. *Evolution*, 69: 26–38.
- García-Rivera, J. & A. Casadevall, 2001. Melanization of *Cryptococcus neoformans* reduces its susceptibility to the antimicrobial effects of silver nitrate. *Medical mycology : official publication of the International Society for Human and Animal Mycology*, 39: 353–357.
- Godin, J.-G. J. & L. A. Dugatkin, 1996. Female mating preference for bold males in

- the guppy, *Poecilia reticulata*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 93: 10262–10267.
- Gomez, D., 2006. Avicol.
- Gomez, D. & M. Théry, 2007. Simultaneous crypsis and conspicuousness in color patterns: comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. The American Naturalist, 169: S42–S61.
- Gosling, S. D., 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? Psychological Bulletin, 127: 45–86.
- Grafen, A., 1990a. Biological signals as handicaps. Journal of Theoretical Biology, 144: 517–546.
- Grafen, A., 1990b. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. Journal of Theoretical Biology, 144: 473–516.
- Grether, G. F., J. Hudon & D. F. Millie, 1999. Limitation sexual in along gradient guppies. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 266: 1317–1322.
- Griffith, S. C., I. P. F. Owens & T. Burke, 1999. Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows. Proceedings : Biological Sciences, 266: 765–770.
- Griggio, M., L. Serra, D. Licheri, A. Monti & A. Pilastro, 2007. Armaments and ornaments in the rock sparrow: a possible dual utility of a carotenoid-based feather signal. Behavioral Ecology and Sociobiology, 61: 423–433.
- Griggio, M., F. Valera, A. Casas & A. Pilastro, 2005. Males prefer ornamented females: a field experiment of male choice in the rock sparrow. Animal Behaviour, 69: 1243–1250.
- Groothuis, T. G. G. & C. Carere, 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 29: 137–150.
- Gyuris, P., R. Járai & T. Bereczkei, 2010. The effect of childhood experiences on mate choice in personality traits: homogamy and sexual imprinting. Personality and Individual Differences, 49: 467–472.
- Hadfield, J., 2010. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. Journal of Statistical Software, 33: 1–22.
- Hadfield, J. D., M. D. Burgess, A. Lord, A. B. Phillimore, S. M. Clegg & I. P. F. Owens, 2006. Direct versus indirect sexual selection: genetic basis of colour, size and recruitment in a wild bird. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273: 1347–1353.
- Hadfield, J. D. & I. P. F. Owens, 2006. Strong environmental determination of a carotenoid-based plumage trait is not mediated by carotenoid availability. Journal of Evolutionary Biology, 19: 1104–1114.
- Hamilton, W. D. & M. Zuk, 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science, 218: 384–387.
- Harper, D. G. C., 1999. Feather mites, pectoral muscle condition, wing length and plumage coloration of passerines. Animal Behaviour, 58: 553–562.
- Harris, S., I. W. Ramnarine, H. G. Smith & L. B. Pettersson, 2010. Picking personalities

- apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, 119: 1711–1718.
- Hausmann, F., K. E. Arnold, N. J. Marshall & I. P. F. Owens, 2003. Ultraviolet signals in birds are special. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 61–67.
- Hebets, E. A. & D. R. Papaj, 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology*, 57: 197–214.
- Hebets, E., K. Cuasay & P. K. Rivlin, 2006. The role of visual ornamentation in female choice of a multimodal male courtship display. *Ethology*, 112: 1062–1070.
- Hegyi, G., M. Laczi, G. Nagy, E. Szász, D. Kötél & J. Török, 2015. Stable correlation structure among multiple plumage colour traits: can they work as a single signal? *Biological Journal of the Linnean Society*, 114: 92–108.
- Helfenstein, F., E. Danchin & R. H. Wagner, 2004. Assortative mating and sexual size dimorphism in black-legged kittiwakes. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 27: 350–354.
- Hereford, J., 2009. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *The American Naturalist*, 173: 579–588.
- Hill, G. E., 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40: 563–572.
- Hill, G. E., 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, 350: 337–339.
- Hill, G. E., 2000. Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology*, 31: 559–566.
- Hill, G. E., S. M. Doucet & R. Buchholz, 2005. The effect of coccidial infection on iridescent plumage coloration in wild turkeys. *Animal Behaviour*, 69: 387–394.
- Hill, G. E. & K. L. Farmer, 2005. Carotenoid-based plumage coloration predicts resistance to a novel parasite in the house finch. *Naturwissenschaften*, 92: 30–34.
- Hill, G. E., C. Y. Inouye & R. Montgomerie, 2002. Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269: 1119–1124.
- Hill, G. E. & K. J. McGraw, 2006a. Bird coloration: function and evolution. Page (G. E. Hill & K. J. McGraw, Eds.). Harvard University Press, Cambridge.
- Hill, G. E. & K. J. McGraw, 2006b. Bird coloration: mechanisms and measurements. Page (G. E. Hill & K. J. McGraw, Eds.). Harvard University Press, Cambridge.
- Hill, G. E. & R. Montgomerie, 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 258: 47–52.
- Hill, G. E., R. Montgomerie, C. Roeder & P. Boag, 1994. Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: implications for sexual selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35: 193–199.
- Hoi, H. & M. Griggio, 2008. Dual utility of a melanin-based ornament in bearded tits. *Ethology*, 114: 1094–1100.
- Houde, A. E. & A. J. Torio, 1992. Effect of parasitic infection on male colour pattern

- and female choice in guppies. *Behavioral Ecology*, 3: 346–351.
- Hunt, S., A. T. D. Bennett, I. C. Cuthill & R. Griffiths, 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings : Biological Sciences*, 265: 451–455.
- Hunt, S., I. C. Cuthill, A. T. Bennett & R. Griffiths, 1999. Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour*, 58: 809–815.
- Huntingford, F. A., 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 24: 245–260.
- Iwasa, Y. & A. Pomiankowski, 1994. The evolution of mate preferences for multiple sexual ornaments. *Evolution*, 48: 853–867.
- Jacobs, A. C., J. M. Fair & M. Zuk, 2015. Coloration, paternity, and assortative mating in western bluebirds. *Ethology*, 121: 176–186.
- Jawor, J. M. & R. Breitwisch, 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk*, 120: 249–265.
- Jawor, J. M., N. Gray, S. M. Beall & R. Breitwisch, 2004. Multiple ornaments correlate with aspects of condition and behaviour in female northern cardinals, *Cardinalis cardinalis*. *Animal Behaviour*, 67: 875–882.
- Jiang, Y., D. I. Bolnick & M. Kirkpatrick, 2013. Assortative mating in animals. *The American Naturalist*, 181: E125–E138.
- Johnstone, R. A., 1996. Multiple displays in animal communication: “backup signals” and “multiple messages.” *Philosophical Transaction: Biological Sciences*, 351: 329–338.
- Jones, I. L. & R. Montgomerie, 1991. Mating and remating of least auklets (*Aethia pusilla*) relative to ornamental traits. *Behavioural Ecology*, 2: 249–257.
- Kawecki, T. J. & D. Ebert, 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7: 1225–1241.
- Keddar, I., S. Altmeyer, C. Couchoux, P. Jouventin & F. S. Dobson, 2015. Mate choice and colored beak spots of king penguins. *Ethology*, 121: 1048–1058.
- Kelleher, S. R., A. J. Silla, N. J. Dingemanse & P. G. Byrne, 2017. Body size predicts between-individual differences in exploration behaviour in the southern corroboree frog. *Animal Behaviour*, 129: 161–170.
- Kern, E. M. A., D. Robinson, E. Gass, J. Godwin & R. B. Langerhans, 2016. Correlated evolution of personality, morphology and performance. *Animal Behaviour*, 117: 79–86.
- Keyser, A. J. & G. E. Hill, 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266: 771–777.
- Keyser, A. J. & G. E. Hill, 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology*, 11: 202–209.
- Kittilsen, S., J. Schjolden, I. Beitnes-Johansen, J. C. Shaw, T. G. Pottinger, C. Sørensen, B. O. Braastad, M. Bakken & O. Øverli, 2009. Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Hormones and Behavior*, 56: 292–298.

- Kodric-Brown, A. & J. H. Brown, 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *The American Naturalist*, 124: 309–323.
- Koolhaas, J. M., S. M. Korte, S. F. De Boer, B. J. Van Der Vegt, C. G. Van Reenen, H. Hopster, I. C. De Jong, M. A. W. Ruis & H. J. Blokhuis, 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23: 925–935.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies, 1997. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 4e Edition. Wiley-Blackwell.
- Lande, R., 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 78: 3721–3725.
- Latscha, T., 1990. Carotenoids – their nature and significance in animal feeds. Page (F. Hoffmann-LaRoche, Ed.).
- Limbourg, T., A. C. Mateman, S. Andersson & C. M. Lessells, 2004. Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271: 1903–1908.
- Lindström, K. & J. Lundström, 2000. Male greenfinches (*Carduelis chloris*) with brighter ornaments have higher virus infection clearance rate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48: 44–51.
- Lozano, G. A., 1994. Carotenoids, parasites and sexual selection. *Oikos*, 70: 309–311.
- Lyon, B. E. & R. Montgomerie, 2012. Sexual selection is a form of social selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367: 2266–2273.
- MacDougall, A. K. & R. Montgomery, 2003. Assortative mating by carotenoid-based plumage colour: a quality indicator in american goldfinches, *Carduelis tristis*. *Naturwissenschaften*, 90: 464–467.
- Mackintosh, J. A., 2001. The antimicrobial properties of melanocytes, melanosomes and melanin and the evolution of black skin. *Journal of Theoretical Biology*, 211: 101–113.
- Mafli, A., K. Wakamatsu & A. Roulin, 2011. Melanin-based coloration predicts aggressiveness and boldness in captive eastern Hermann's tortoises. *Animal Behaviour*, 81: 859–863.
- Martin, C. H., 2013. Strong assortative mating by diet, color, size, and morphology but limited progress toward sympatric speciation in a classic example: Cameroon crater lake cichlids. *Evolution*, 67: 2114–2123.
- Mascie-Taylor, C. G. & J. B. Gibson, 1979. A biological survey of a Cambridge suburb: assortative marriage for IQ and personality traits. *Annals of Human Biology*, 6: 1–16.
- Masello, J. F., T. Lubjuhn & P. Quillfeldt, 2008. Is the structural and psittacofulvin-based coloration of wild burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus* condition dependent? *Journal of Avian Biology*, 39: 653–662.
- Mateos-Gonzalez, F. & J. C. Senar, 2012. Melanin-based trait predicts individual exploratory behaviour in siskins, *Carduelis spinus*. *Animal Behaviour*, 83: 229–

232.

- Matsuno, T., 2001. Aquatic animal carotenoids. *Fisheries Science*, 67: 771–783.
- Maynard Smith, J. & D. G. C. Harper, 1995. Animal signals: models and terminology. *Journal of Theoretical Biology*, 177: 305–311.
- Maynard Smith, J., D. G. C. Harper & J. F. T. Brookfield, 1988. The evolution of aggression: can selection generate variability? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 319: 557–570.
- Mays, H. L. & G. E. Hill, 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 554–559.
- McGraw, K. J., 2003. Melanins, metals, and mate quality. *Oikos*, 102: 402–406.
- McGraw, K. J., 2007. Dietary mineral content influences the expression of melanin-based ornamental coloration. *Behavioral Ecology*, 18: 137–142.
- McGraw, K. J., 2008. An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 21: 133–138.
- McGraw, K. J., E. Adkins-Regan & R. S. Parker, 2005a. Maternally derived carotenoid pigments affect offspring survival, sex ratio, and sexual attractiveness in a colorful songbird. *Naturwissenschaften*, 92: 375–380.
- McGraw, K. J., J. Dale & E. A. Mackillop, 2003. Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53: 116–122.
- McGraw, K. J. & G. E. Hill, 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 1525–1531.
- McGraw, K. J., G. E. Hill & R. S. Parker, 2005b. The physiological costs of being colourful: nutritional control of carotenoid utilization in the american goldfinch, *Carduelis tristis*. *Animal Behaviour*, 69: 653–660.
- McGraw, K. J., E. A. Mackillop, J. Dale & M. E. Hauber, 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology*, 205: 3747–3755.
- Møller, A. P., 1990. Sexual behavior is related to badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 23–29.
- Møller, A. P. & A. Pomiankowski, 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 167–176.
- Morell, M. A., R. K. Twillman & M. E. Sullaway, 1989. Would a type A date another type A ?: Influence of behavior type and personal attributes in the selection of dating partners. *Journal of Applied Social Psychology*, 19: 918–931.
- Mutzel, A., N. J. Dingemanse, Y. G. Araya-Ajoy & B. Kempenaers, 2013. Parental provisioning behaviour plays a key role in linking personality with reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 1–9.
- Nakagawa, S., D. O. S. Gillespie, B. J. Hatchwell & T. Burke, 2007. Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 1674–1681.

- Nakagawa, S. & H. Schielzeth, 2010. Repeatability for gaussian and non-gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85: 935–956.
- Nicolaus, M., R. Piault, R. Ubels, J. M. Tinbergen & N. J. Dingemanse, 2016. The correlation between coloration and exploration behaviour varies across hierarchical levels in a wild passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 29: 1780–1792.
- Noble, G. K. & W. Vogt, 1935. An experimental study of sex recognition in birds. *The Auk*, 52: 278–286.
- Olson, V. A. & I. P. F. Owens, 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 510–514.
- Ophir, A. G. & B. G. Galef, 2003. Female Japanese quail that “eavesdrop” on fighting males prefer losers to winners. *Animal Behaviour*, 66: 399–407.
- Parker, T. H., 2013. What do we really know about the signalling role of plumage colour in blue tits? A case study of impediments to progress in evolutionary biology. *Biological Reviews*, 88: 511–536.
- Partali, V., S. Liaaen-Jensen, T. Slagsvold & J. Lifjeld, 1987. Carotenoids in food chain studies-II. The food chain of *Parus* spp. monitored by carotenoid analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 87B: 885–888.
- Pomiankowski, A., 1987. Sexual selection: the handicap principle does work – sometimes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 231: 123–145.
- Porlier, M., D. Garant, P. Perret & A. Charmantier, 2012. Habitat-linked population genetic differentiation in the blue tit *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Heredity*, 103: 781–791.
- Proctor, H. C., 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour*, 42: 589–598.
- Prota, G., M. L. Lamoreux, J. Muller, T. Kobayashi, A. Napolitano, M. R. Vincensi, C. Sakai & V. J. Hearing, 1995. Comparative analysis of melanins and melanosomes produced by various coat color mutants. *Pigment Cell Research*, 8: 153–163.
- Pruett-Jones, S. G. & M. A. Pruett-Jones, 1990. Sexual selection through female choice in lawes' parotia, a lek-mating bird of paradise. *Evolution*, 44: 486–501.
- Pryke, S. R. & S. Andersson, 2003. Carotenoid-based epaulettes reveal male competitive ability: experiments with resident and floater red-shouldered widowbirds. *Animal Behaviour*, 66: 217–224.
- Pryke, S. R., M. J. Lawes & S. Andersson, 2001. Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Animal Behaviour*, 62: 695–704.
- R Core Team, 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ratti, O., M. Hovi, A. Lundberg, H. Tegelstrom & R. V Alatalo, 1995. Extra-pair paternity and male characteristics in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and*

- Sociobiology, 37: 419–425.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau & P.-O. Montiglio, 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 4051–4063.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall & N. J. Dingemanse, 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82: 291–318.
- Riters, L. V., D. P. Teague & M. B. Schroeder, 2004. Social status interacts with badge size and neuroendocrine physiology to influence sexual behavior in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 63: 141–150.
- Rohwer, S., 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, 29: 593–610.
- Rohwer, S. & P. W. Ewald, 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system. *Evolution*, 35: 441–454.
- Roulin, A., 2016. Condition-dependence, pleiotropy and the handicap principle of sexual selection in melanin-based colouration. *Biological Reviews*, 91: 328–348.
- Roulin, A. & A.-L. Ducrest, 2013. Genetics of colouration in birds. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24: 594–608.
- Roulin, A., C. Riols, C. Dijkstra & A. Ducrest, 2001. Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology*, 12: 103–110.
- Rowe, K. M. C. & P. J. Weatherhead, 2011. Assortative mating in relation to plumage traits shared by male and female american robins. *The Condor*, 113: 881–889.
- Ruff, M. D., W. M. Reid & K. Johnson, 1974. Lowered blood carotenoid levels in chickens infected with coccidia. *Poultry Science*, 53: 1801–1809.
- Saino, N., M. Romano, D. Rubolini, C. Teplitsky, R. Ambrosini, M. Caprioli, L. Canova & K. Wakamatsu, 2013. Sexual dimorphism in melanin pigmentation, feather coloration and its heritability in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS ONE*, 8: e58024.
- Schuett, W., S. R. X. Dall & N. J. Royle, 2011. Pairs of zebra finches with similar “personalities” make better parents. *Animal Behaviour*, 81: 609–618.
- Schuett, W., T. Tregenza & S. R. X. Dall, 2010. Sexual selection and animal personality. *Biological Reviews*, 85: 217–246.
- Schweitzer, C., S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont, 2015. Coloration reflects behavioural types in the convict cichlid, *Amatitlania siquia*. *Animal Behaviour*, 105: 201–209.
- Searcy, W. A. & M. Andersson, 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 507–533.
- Senar, J. C., 1999. Plumage coloration as a signal of social status. Pages 1669–1686 in N. Adams & R. H. Slotow (eds.) *Proceedings of the International Ornithological Congress*. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Sheldon, B. C., S. Andersson, S. C. Grif, J. Ornborg & J. Sendecka, 1999. Ultraviolet

- colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, 402: 874–877.
- Siefferman, L. & G. E. Hill, 2005. Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution*, 59: 1819–1828.
- Sih, A., A. Bell & J. C. Johnson, 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 372–378.
- Sih, A., J. Cote, M. Evans, S. Fogarty & J. Pruitt, 2012. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15: 278–289.
- Sinn, D. L., L. A. Apolaza & N. A. Moltschaniwskyj, 2006. Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1437–1447.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin & A. van der Linde, 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 64: 583–639.
- Sundberg, J. & A. Dixon, 1996. Old, colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour*, 52: 113–122.
- Szulkin, M., P.-A. Gagnaire, N. Bierne & A. Charmantier, 2016. Population genomic footprints of fine-scale differentiation between habitats in Mediterranean blue tits. *Molecular Ecology*, 25: 542–558.
- Taff, C. C., C. Freeman-Gallant, P. O. Dunn & L. A. Whittingham, 2012. Multimodal sexual selection in a warbler: plumage and song are related to different fitness components. *Animal Behaviour*, 84: 813–821.
- Tanaka, Y., 1996. Social selection and the evolution of animal signals. *Evolution*, 50: 512–523.
- Test, F. H., 1969. Relation of wing and tail color of the woodpeckers *Colaptes auratus* and *C. cafer* to their food. *The Condor*, 71: 206–211.
- Teyssier, A., E. Bestion, M. Richard & J. Cote, 2014. Partners' personality types and mate preferences: predation risk matters. *Behavioral Ecology*, 25: 723–733.
- Thompson, C. W., N. Hillgarth, M. Leu & H. E. McClure, 1997. High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *The American Naturalist*, 149: 270–294.
- Tibbetts, E. A. & R. J. Safran, 2009. Co-evolution of plumage characteristics and winter sociality in new and old world sparrows. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2376–2386.
- Toomey, M. B. & K. J. McGraw, 2012. Mate choice for a male carotenoid-based ornament is linked to female dietary carotenoid intake and accumulation. *BMC Evolutionary Biology*, 12: 1:13.
- Trivers, R., 1972. Parental investment and sexual selection. Pages 136–179 in B. Campbell (ed.) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Publishing Company, New York.
- Tuttle, E. M., 2003. Alternative reproductive strategies in the white-throated sparrow: behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology*, 14: 425–432.
- van de Pol, M. & S. Verhulst, 2006. Age-dependent traits: a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *The American Naturalist*, 167:

- 766–773.
- van den Brink, V., V. Dolivo, X. Falourd, A. N. Dreiss & A. Roulin, 2012a. Melanic color-dependent antipredator behavior strategies in barn owl nestlings. *Behavioral Ecology*, 23: 473–480.
- van den Brink, V., I. Henry, K. Wakamatsu & A. Roulin, 2012b. Melanin-based coloration in juvenile kestrels (*Falco tinnunculus*) covaries with anti-predatory personality traits. *Ethology*, 118: 673–682.
- Williams, L. J., A. J. King & C. Mettke-Hofmann, 2012. Colourful characters: head colour reflects personality in a social bird, the gouldian finch, *Erythrura gouldiae*. *Animal Behaviour*, 84: 159–165.
- Wilson, D. S. & J. Yoshimura, 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist*, 144: 692–707.
- Wolf, M., G. S. van Doorn, O. Leimar & F. J. Weissing, 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, 447: 581–584.
- Wolf, M. & F. J. Weissing, 2010. An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 3959–3968.
- Wolfenbarger, L. L., 1999. Female mate choice in northern cardinals: is there a preference for redder males? *The Wilson Bulletin*, 111: 76–83.
- Yezerinac, S. M. & P. J. Weatherhead, 1997. Extra-pair mating, male plumage coloration and sexual selection in yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264: 527–532.
- Zahavi, A., 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205–214.