

# Éclosion échelonnée : le rôle de l'investissement maternel

Cyril Eraud\*, Anne Jacquet\*, Jean-Marie Boutin & Bruno Faivre\*

\* UMR-CNRS 5561, BioGéoSciences, Équipe Écologie évolutive, Université de Bourgogne

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'une thèse de 3<sup>e</sup> cycle dont l'objet est l'étude de la dynamique de population et des relations hôte-parasites chez la tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*)

## Contexte de l'étude

Les conditions de développement peuvent influencer de façon importante l'histoire de vie d'un individu et par là même, sa valeur sélective. De mauvaises conditions de croissance peuvent par exemple induire une faible condition corporelle, l'apparition de troubles physiologiques à l'âge adulte (Leger *et al.*, 1997 ; González-Barranco & Ríos-Torres, 2004), une réduction de l'espérance de vie (Morgan & Metcalfe, 2001) ou encore un retardement de la maturité sexuelle (Puterflam *et al.*, 2005). Parmi les facteurs qui agissent sur les conditions de croissance, l'accès aux ressources est un déterminisme important de la variabilité des trajectoires de développement (Naguib *et al.*, 2004). Chez les poussins nidicoles, cet accès repose principalement sur l'approvisionnement effectué par les parents. Chez ces espèces, le nid se transforme alors en une véritable arène, où les facultés de compétition des poussins les uns envers les autres pour obtenir de leurs parents la nourriture, affectent alors fortement leur croissance (Ricklefs, 1982).

Chez certaines espèces, l'incubation débute dès la ponte du premier œuf et il en résulte une éclosion échelonnée (asynchronie) des poussins s'étalant parfois sur plusieurs jours. Conséquence de ce phénomène, une hiérarchie de taille s'instaure alors, déterminant pour partie la variabilité des capacités de compétition au sein de la nichée. Du fait de leur petite taille et par conséquent de capacités de compétition réduites vis-à-vis de leur fratrie, les derniers nés souffrent en général de mauvaises conditions de croissance. De nombreux travaux témoignent en effet, chez ces individus subordonnés, d'un niveau de stress élevé, d'une masse à l'envol plus faible ou encore d'une espérance de vie plus réduite (Hörak, 1995 ; Martínez-Padilla *et al.*, 2005). En promouvant une hiérarchie de qualité individuelle entre les poussins, l'asynchronie induit par conséquent un coût important sur le plan de la valeur sélective des poussins. Cependant, et bien que coûteuse, l'asynchronie d'éclosion est un phénomène très largement répandu, témoignant du fait que cette stratégie a malgré tout été maintenue par la sélection naturelle.

De nombreuses hypothèses ont été formulées pour tenter d'expliquer un tel paradoxe, recherchant dans l'asynchronie une valeur adaptative sur la base du bénéfice éventuel que peuvent retirer les parents de l'établissement d'une hiérarchie de taille entre leurs poussins. Selon l'hypothèse de la « réduction de nichée », cette stratégie permettrait aux parents d'ajuster la taille de leur nichée en réponse à une fluctuation stochastique des ressources locales (Stenning, 1996). En effet, lors de pénuries alimentaires, la survie des premiers poussins éclos serait ainsi favorisée aux dépens de celle des derniers nés (Ricklefs, 1965). Cependant pour certaines espèces, la pertinence de tels bénéfices a été remise en question par des hypothèses alternatives considérant la hiérarchie induite par une éclosion asynchrone, non pas comme une stratégie à part entière des parents, mais comme la conséquence de contraintes environnementales s'exerçant sur eux (température, détectabilité des œufs par les prédateurs) et les obligeant notamment à débiter l'incubation avant l'achèvement de la ponte (Slagsvold *et al.*, 1984). Il est par ailleurs supposé que les espèces concernées auraient alors développé des stratégies permettant de compenser le désavantage imposé par l'asynchronie aux poussins subordonnés. L'augmentation de la taille des œufs au cours de la ponte est ainsi suggérée comme l'expression d'un tel mécanisme (Slagsvold *et al.*, 1984). Toutefois, la pertinence de ce mécanisme n'a jamais été démontrée expérimentalement en milieu naturel.

Dans la présente étude nous nous sommes attachés à tester cette hypothèse en tirant profit de certaines particularités de la biologie de la tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*). Chez cette espèce, la taille de ponte diffère rarement de 2 œufs et leur éclosion est asynchrone. Les premiers jours de vie, les poussins sont exclusivement nourris à partir d'une sécrétion caséuse produite par les parents (le lait de jabot) et dont la quantité est limitée (Blockstein, 1989). Aussi, les capacités de compétition des poussins pour l'accès à cette ressource sont supposées affecter de manière importante leur croissance et développement. Enfin, il a été montré que chez cette espèce, le deuxième œuf pondu était plus volumineux que le premier (Robertson, 1990). Ceci suggère que les femelles investiraient plus de ressources dans le deuxième œuf afin de compenser un éventuel désavantage compétitif du dernier né imposé par l'éclosion asynchrone. En tirant profit de cette dernière particularité, notre approche expérimentale a consisté à mesurer les conséquences d'une inversion de ce pattern naturel sur la qualité des poussins.

## Matériel et méthodes

L'étude a été menée sur une population nicheuse de tourterelles turques de l'Ouest de la France (Deux-Sèvres et Charente-Maritime). Dans cette population, la durée d'incubation est de 14 jours et la durée de séjour au nid des poussins comprise généralement entre 15 et 17 jours (Eraud & Jacquet, 2004).

### Suivi de la ponte

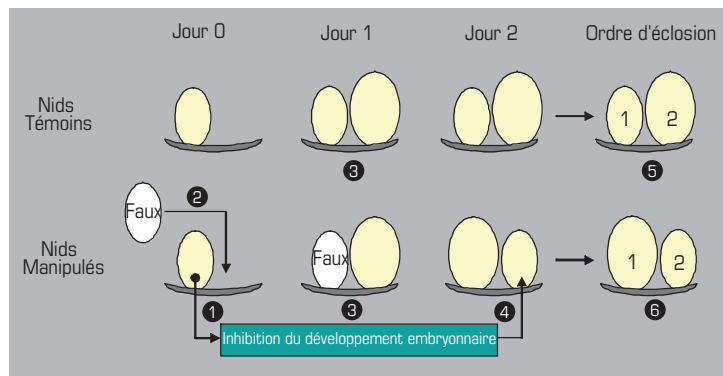
59 nids ont été découverts lors de leur construction. Leur suivi quotidien nous a permis de déterminer précisément la date ainsi que l'ordre de ponte de chacun des œufs. Pour chacun de ces nids, le deuxième œuf était pondu un jour après le premier. Chaque œuf a été marqué selon son ordre de ponte à l'aide d'un marqueur non-toxique, puis mesuré à l'aide d'un pied à coulisse afin d'en déterminer le volume selon la formule suivante :

$$\text{Volume} = \text{Longueur maximale} \times (\text{largeur maximale}/2)$$

Le volume ainsi calculé était fortement corrélé à la masse des œufs fraîchement pondus ( $R^2 = 0,95$ ,  $p < 0,0001$ ,  $n = 94$ ) indiquant sa fiabilité en tant qu'estimateur de la quantité de ressources investies par une femelle dans ses œufs.

### Manipulation expérimentale du pattern d'éclosion

Notre protocole expérimental a consisté à inverser l'ordre d'éclosion des œufs de 27 nids par rapport à leur ordre de ponte. Pour obtenir ce résultat, le premier œuf pondu a été remplacé par un faux, le temps que la ponte soit achevée. Afin de maintenir une éclosion asynchrone entre les œufs telle qu'elle est observée chez cette espèce, l'œuf prélevé a été repositionné dans le nid un jour après la ponte du deuxième œuf (figure 1). À cette fin, l'œuf a été transféré au laboratoire puis conservé pendant 48 heures à l'abri de la lumière, selon des spécifications requises pour inhiber le développement embryonnaire (Ruiz & Lunam, 2002 ; Bourassa *et al.*, 2003). Il est à noter que le stockage d'œufs pendant une courte durée tel que nous l'avons pratiqué, a été utilisé avec succès dans



- ❶ Le jour de sa ponte, le premier œuf est ôté du nid puis stocké au laboratoire afin d'inhiber le développement embryonnaire. ❷ Celui-ci est alors remplacé par un faux afin que la femelle complète sa ponte.
- ❸ Le lendemain, la ponte s'achève avec celle d'un deuxième œuf plus volumineux que le premier. ❹ Afin de maintenir dans les nids manipulés, une éclosion asynchrone entre les œufs telle qu'elle est observée dans les nids témoins, l'œuf prélevé a été repositionné dans le nid un jour après la ponte du deuxième œuf. ❺ Dans les nids témoins, l'ordre d'éclosion suit ainsi scrupuleusement celui de la ponte, ❻ alors que notre manipulation entraîne l'inversion de ce pattern.

Figure 1 : Illustration du protocole expérimental.

des travaux précédents (Rutowska & Cichoń, 2005) car il n'affecte pas le développement ultérieur de l'embryon, la masse du poussin à l'éclosion ou encore ses performances à l'âge adulte (Sachdev *et al.*, 1988 ; Petek *et al.*, 2005). Sur les 27 nids ainsi manipulés, l'ordre d'éclosion des œufs a été inversé avec succès de sorte que l'œuf pondu en dernier éclos en première position. En parallèle, 32 nids ont été utilisés comme nids témoins. Dans ces nids, l'ordre d'éclosion des œufs a scrupuleusement respecté leur ordre de ponte. Le délai d'éclosion entre les deux poussins était identique entre nids manipulés et témoins (moyennes respectives :  $21,02 \pm 1,64$  heures et  $21,32 \pm 1,90$  heures), indiquant que notre manipulation n'a pas affecté la durée du développement embryonnaire et que l'étendue de l'asynchronie a été maintenue telle qu'elle est observée naturellement dans la population étudiée. Pour nos propos, les poussins éclos en premier dans les nids manipulés et témoins seront dénommés respectivement *Seniors manipulés* et *Seniors témoins*. Ceux éclos en second seront dénommés respectivement *Juniors manipulés* et *Juniors témoins*.

### Suivi des poussins

Des contrôles réguliers ont été réalisés entre 8h00 et 20h00 afin de déterminer précisément l'ordre, la date et

l'heure d'éclosion de chaque poussin, ainsi que la référence de l'œuf dont il provenait. Chaque poussin a été individuellement marqué sur les tarsi à l'aide d'un marqueur non-toxique. À l'âge de 5 et 14 jours, la masse, la longueur du tarse ainsi que celle de la cinquième rémige primaire ont été mesurées. Ces mesures ont par la suite été synthétisées en une variable composite de la condition et du développement des poussins à l'aide d'une analyse en composante principale (ACP). À 5 et 14 jours, la condition des poussins était estimée comme leur score sur la première composante de l'ACP (82 % de la variance expliquée). L'heure à laquelle étaient réalisées les mesures a également été notée. Nous avons alors utilisé le temps (en heures) écoulé entre l'éclosion et la prise des mesures comme une estimation de l'âge des poussins afin de tenir compte dans nos analyses, des éventuelles différences d'âge entre les poussins. Certaines mesures biométriques n'ont pas été réalisées sur certains poussins âgés de 14 jours car souvent, à cet âge, ces derniers s'échappaient du nid à notre approche. Néanmoins, la plupart ont été re-capturés quelques instants après, puis mesurés avant de les remettre au nid (*Seniors* : 46/59 ; *Juniors* : 48/59).

### Traitement statistique

L'analyse des effets de l'ordre d'éclosion, de l'ordre de ponte et du traitement

expérimental sur le volume des œufs ou la condition des poussins repose sur l'utilisation de modèles linéaires mixtes (GLMM) et de comparaisons planifiées (Contrastes). Dans ces modèles, l'identité du nid a été incluse comme un facteur aléatoire de façon à tenir compte de la non-indépendance existante entre les œufs pondus dans un même nid ou entre les poussins élevés par les mêmes parents. Au sein de chaque nichée, la hiérarchie de taille a été estimée comme la différence entre la mesure composite du poussin *Senior* et celle du poussin *Junior*. L'effet du traitement sur cette hiérarchie entre des poussins âgés de 5 et 14 jours a été examinée à l'aide d'analyses de covariances (ANCOVA) avec l'âge des poussins (en heures) comme covariable.

### Résultats

Le volume des œufs était similaire entre les traitements ( $F_{1,57} = 0,002$ ,  $p = 0,964$ ). Cependant et conformément aux connaissances existantes sur la biologie de l'espèce (Robertson, 1990), nos résultats montrent que des deux œufs pondus, le deuxième était significativement plus volumineux que le premier (GLMM - ordre de ponte :  $F_{1,57} = 38,44$ ,  $p < 0,0001$ , figure 2) avec un pattern similaire entre les traitements (GLMM - ordre de ponte x traitement :  $F_{1,57} = 1,02$ ,  $p = 0,318$ ). Dans la mesure où l'ordre d'éclosion des œufs est déterminé par leur ordre de ponte, l'œuf éclos en second dans les nids témoins était ainsi significativement plus volumineux que celui éclos en premier. Ce pattern était inversé pour les nids manipulés

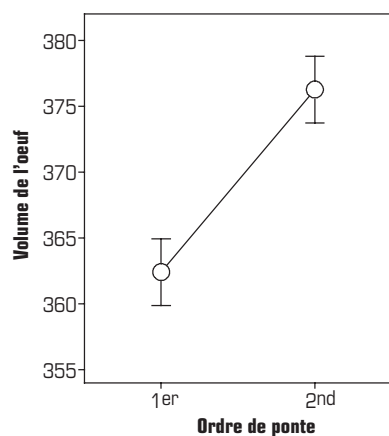


Figure 2 : Volume moyen des œufs (± se) selon l'ordre de ponte, pour les 59 nids suivis.

(GLMM - ordre d'éclosion x traitement :  $F_{1,57} = 38,44$ ,  $p < 0,0001$  ; Figure 3). Par conséquent, les poussins *Seniors manipulés* provenaient d'œufs plus volumineux que les *Seniors témoins* (Contrastes :  $t = -2,81$ ,  $p = 0,007$ ) et inversement, les *Juniors manipulés* provenaient d'œufs de plus petite taille que les *Juniors* des nids témoins (Contrastes :  $t = -2,73$ ,  $p = 0,008$  ; figure 3).

Si chez la tourterelle turque, le fait de pondre un deuxième œuf plus volumineux que le premier est un mécanisme dont la fonction est de réduire la hiérarchie entre les poussins, nous prédisons une différence de taille plus importante entre des poussins provenant de nids manipulés. En outre, si ce mécanisme a également pour fonction de compenser le désavantage compétitif imposé au dernier né par une éclosion asynchrone, nous prédisons un handicap plus marqué pour les *Juniors manipulés*, se traduisant par une taille plus faible à âge égal que les *Juniors témoins*. Aussi, dans la mesure où les *Seniors manipulés* bénéficiaient d'œufs plus volumineux que leurs homologues des nids témoins, nous nous attendons au pattern inverse. En accord avec la première prédiction, nos résultats montrent qu'entre *Seniors* et *Juniors* âgés de 5 ou 14 jours, la différence de taille était significativement plus exacerbée dans les nids manipulés (ANCOVA - traitement, respectivement à 5 et 14 jours :  $F_{1,56} = 15,49$ ,  $p < 0,001$  et  $F_{1,40} = 4,59$ ,  $p = 0,038$  ; figure 4).

La condition des poussins âgés de 5 et 14 jours était significativement affectée par leur ordre d'éclosion (GLMM - ordre

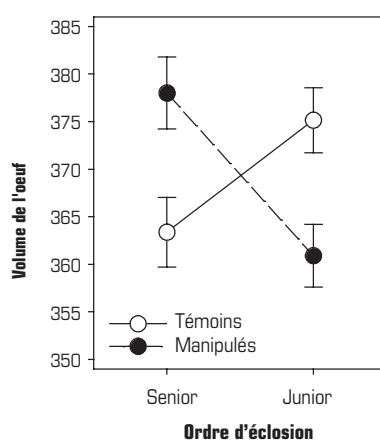


Figure 3 : Volume moyen des œufs (± se) selon l'ordre d'éclosion et le traitement.

d'éclosion, respectivement à 5 et 14 jours :  $F_{1,56} = 32,14$ ,  $p < 0,001$  et  $F_{1,40} = 10,45$ ,  $p = 0,002$  ; figure 5), cependant ce pattern était fortement influencé par notre manipulation expérimentale comme en témoigne l'interaction significative entre les effets de l'ordre d'éclosion et du traitement (GLMM - ordre d'éclosion x traitement ; respectivement à 5 et 14 jours :  $F_{1,56} = 14,15$ ,  $p < 0,001$  et  $F_{1,40} = 4,36$ ,  $p = 0,002$  ; figure 5a, b). Conformément à la seconde prédiction, la condition des poussins *Juniors manipulés* était significativement plus faible que celle de leurs homologues des nids témoins (figure 5a, b). De plus, et comme attendu, la condition des poussins *Seniors manipulés* était significativement plus importante que celle des *Seniors témoins* (figure 5a). Cependant, cette différence ne persistait pas à l'âge de 14 jours (figure 5b), suggérant que des œufs plus volumineux ne confèreraient des avantages que pour les poussins *Juniors*. Dans la mesure où le handicap imposé par l'asynchronie s'applique en premier lieu aux poussins éclos en dernier, ce résultat s'accorde avec l'idée que des œufs volumineux bénéficient à moyen terme particulièrement aux individus faisant face à des conditions de croissance médiocres (Smiths et al., 1995).

### Discussion-Conclusion

Nos résultats supportent l'idée que chez la tourterelle turque, la ponte d'un deuxième œuf plus volumineux serait une stratégie de compensation des effets

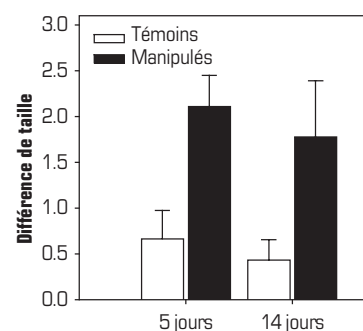
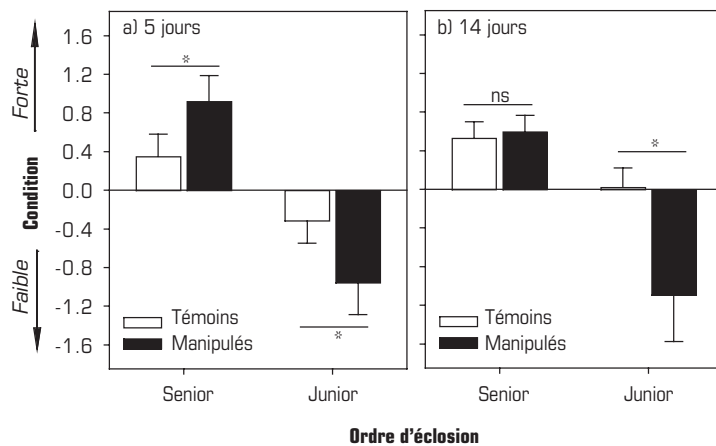


Figure 4 : Étendue de la hiérarchie au sein d'une nichée selon le traitement (moyenne ± se). Pour une nichée, l'étendue a été estimée comme la différence de taille entre le poussin *Senior* et le poussin *Junior*. De fortes valeurs positives indiquent une grande différence de taille en faveur du poussin *Senior*.



**Figure 5 :** Condition moyenne ( $\pm$  se) des poussins âgés de **a) 5 jours** et **b) 14 jours** selon leur ordre d'éclosion et le traitement. La condition est une variable composite de la biométrie (masse, longueur du tarse et de la 5<sup>e</sup> primaire ; cf *Matériel et méthodes*) correspondant aux scores des individus sur la première composante d'une Analyse en Composante Principale. Les résultats des comparaisons planifiées (Contrastes) sont indiqués comme suit : \*) différence significative au seuil  $p \leq 0,05$  ; ns) différence non significative. Senior = premier poussin éclos ; Junior = second poussin éclos.

que peut induire l'échelonnement des éclosions sur la qualité des jeunes. Chez de nombreuses espèces, il a été démontré qu'un œuf de grande taille conférerait au poussin un avantage certain, que ce soit en terme de masse à l'éclosion ou de croissance (Christians, 2002). Par ailleurs, il est reconnu que les œufs les plus volumineux contiennent une plus grande quantité de réserves énergétiques (Birkhead & Nettleship, 1982), servant alors à supporter le métabolisme des embryons ou encore leur croissance après l'émergence de l'œuf

(Dzialowski & Sotherland, 2004). Ainsi, dans notre étude, le maintien de la qualité des poussins Juniors pourrait résulter de la variation de la quantité d'énergie investie dans les œufs selon leur ordre de ponte.

Cependant, la qualité d'un œuf peut-être affectée indépendamment de la quantité d'énergie investie. Les femelles peuvent en effet allouer des quantités différentes d'hormones dans leurs œufs. Certaines de ces hormones, telles que la testostérone, sont reconnues

comme agissant de manière importante sur les capacités de compétition et la croissance des poussins (Lipar & Ketterson, 2001) et il a été montré qu'elles se retrouvaient en plus forte quantité dans les œufs pondus en dernier (Royle *et al.*, 2001). Chez la tourterelle turque, aucune donnée n'est disponible quant à la variation de la quantité de testostérone allouée aux œufs selon l'ordre de ponte. Aussi, nous ne pouvons exclure que nos résultats proviennent du fait que les femelles aient investi plus de cette hormone dans le deuxième œuf pondu que dans le premier. Par conséquent, en raison des effets confondants susceptibles d'exister entre la quantité de réserves énergétiques allouées aux œufs selon leur ordre de ponte et celle de certaines hormones, nous ne pouvons conclure que le mécanisme de compensation d'une éclosion asynchrone repose uniquement sur l'augmentation de la taille des œufs avec l'ordre de ponte.

## Remerciements

Nous remercions les habitants et les municipalités des communes concernées par cette étude de leur accueil. Cette étude a bénéficié d'un soutien financier de l'ONCFS, de la Région Bourgogne, ainsi que du Fonds Social Européen.



Photo © L. Barbier/ONCFS

## BIBLIOGRAPHIE

- Birkhead, T. R. & D. N. Nettleship (1982) – The adaptive significance of egg size and laying date in Thick-Billed Mures *Uria lomvia*. *Ecology* 63 : 300-306
- Blockstein, D. E. (1989) – Crop milk and clutch size in mourning doves. *Wilson Bulletin* 101 : 11-25
- Bourassa, D. V., R. J. Buhr & J. L. Wilson (2003) – Elevated egg holding-room temperature of 74 °F (23 °C) does not depress hatchability or chick quality. *Journal of Applied Poultry Research* 12: 1-6
- Christians, J. K. (2002) – Avian egg size : variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77 : 1-26
- Dzialowski, E. M. & P. R. Sotherland (2004) – Maternal effects of egg size on emu *Dromaius novaehollandiae* egg composition and hatchling phenotype. *Journal of Experimental Biology* 207 : 597-606
- Eising, C. M., C. Eikenaar, H. Schwabl & T. G. G. Groothuis (2001) – Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs : consequences for chick development. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 : 839-846
- Eraud, C. & A. Jacquet (2004) – Succès reproducteur, survie et dispersion chez la Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*). Rapport interne ONCFS, 17 p.
- González-Barranco, J. & J. M. Ríos-Torres (2004) – Early malnutrition and metabolic abnormalities later in life. *Nutrition Reviews Supplement* 1 : 134-139
- Hörak, P. (1995) – Brood reduction facilitates female but not offspring survival in the great tit. *Oecologia* 102 : 514-519
- Leger, J., C. Levy-Marchal, J. Bloch, A. Pinet, D. Chevenne, D. Porquet, D. Colin & P. Czernichow (1997) – Reduced final height and indications for insulin resistance in 20 year olds born small for gestational age : regional cohort study. *British Medical Journal* 315 : 341-347
- Lipar, J. L. & E. D. Ketterson (2000) – Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Aegialius phoeniceus*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267 : 2005-2010
- Martínez-Padilla, J., J. Martínez, J. A. Dávila, S. Merino, J. Moreno & J. Millán (2004) – Within-brood size differences, sex and parasites determine blood stress protein levels in Eurasian Kestrel nestlings. *Functional Ecology* 18 : 426-434
- Morgan, I. J. & N. B. Metcalfe (2001) – Deferred costs of catch-up growth after autumnal food shortage in juvenile salmon. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268 : 295-301
- Naguib, M., K. Riebel, A. Marzal & D. Gil (2004) – Nestling immunocompetence and testosterone covary with brood size in a song bird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271 : 833-838
- Petek, M., H. Başpınar, M. Oğan & F. Balci (2005) – Effects of egg weight and length of storage period on hatchability and subsequent laying performance of quail. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 29 : 537-542
- Ricklefs, R. E. (1965) – Brood reduction in the curve-billed thrasher. *Condor* 67 : 505-510
- Ricklefs, R. E. (1982) – Some considerations on sibling competition and avian growth rates. *The Auk* 99 : 141-147
- Robertson, H.A. (1990) – Breeding of Collared Doves *Streptopelia decaocto* in rural Oxfordshire, England. *Bird Study*, 37 : 73-83
- Royle, N. J., P. F. Surai & I. R. Hartley (2001) – Maternally derived androgens and antioxidants in bird eggs : complementary but opposing effects ? *Behavioral Ecology* 12 : 381-385
- Ruiz, J. & C. A. Lunam (2002) – Effect of pre-incubation storage conditions on hatchability, chick weight at hatch and hatching time in broiler breeders. *British Poultry Science* 43 : 374-383
- Rutkowska, J. & M. Cichoń (2005) – Egg size, offspring sex and hatching asynchrony in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology* 36 : 12-17
- Sachdev, A. K., S. D. Ahuja, P. C. Thomas & S. K. Agrawal (1988) – Effect of egg weight and storage periods of hatching eggs on growth of chicks in Japanese quail. *Indian Journal of Poultry Science* 23: 14-17
- Slagsvold, T., J. Sandvik, G. Rofstad, Ö. Lorentsen & M. Husby (1984) – On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *The Auk* 101 : 685-697
- Smith, H. G., T. Ohlsson & K.-J. Wettermark (1995) – Adaptive significance of egg size in the european starling : experimental tests. *Ecology* 76 : 1-7
- Stenning, M. J. (1996) – Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 11 : 243-246

## ABSTRACT

### Hatching asynchrony : the role of maternal investment

Cyril Eraud, Anne Jacquet, Jean-Marie Boutin & Bruno Faivre

■ Maternal investment into eggs conditioned by the laying order is suggested as an evolutionary response produced to resolve the detrimental consequences of hatching asynchrony such as the establishment of a hierarchy of phenotypic value among chicks. However, experimental evaluations of this hypothesis are missing. We investigated this question in the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*). In this species, the two eggs hatch asynchronously and as a proxy relating gradual maternal investment, egg size increases with the laying order. Consequently, last hatchlings benefit from higher maternal investment than first ones. Our experimental treatment consisted in reversing this natural pattern. Therefore, in reversed nests, the second laid egg hatched first whereas the first laid egg hatched last. Our results showed that hatching asynchrony leads to the establishment of a within-brood size hierarchy, with first-hatchlings being in better body condition than late-ones. However, as predicted, our results showed further evidence that by differentially allocating resources into eggs within the laying sequence, females reduce this within-brood size hierarchy and enhance the phenotypic value of late-hatchlings. Indeed, we found that size differences between siblings were reinforced by the experimental manipulation and that late hatchlings raised in experimental nests were in lower body condition than those raised in unmanipulated nests. As poor growing conditions may have important life-history consequences, this study clearly supports the view that gradual investment into eggs may act as a compensation mechanism against hatching asynchrony.



Photo © L. Barbier/ONCFS