

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'**Université de Montpellier**

Préparée au sein de l'école doctorale GAÏA
Et de l'unité de recherche CEFE

Spécialité : **Ecologie, Evolution, Ressources,
Génétiques, Paléontologie**

Présentée par **Simon Potier**

Ecologie sensorielle des rapaces : Vision et Olfaction

Soutenue le 18/10/2016 devant le jury composé de

Dr. Francesco BONADONNA, DR CNRS, CEFE
Dr. Olivier DURIEZ, MC UM, CEFE
Dr. Alexandre ROULIN, Prof, Université de Lausanne
Dr. Benoist SCHAAL, DR CNRS, CSGA
Dr. Matthieu GUILLEMAIN, IR, ONCFS Tour du Valat
Dr. Aline BERTIN, CR, INRA Val de Loire
Mr. Jean-Louis LIEGEOIS, Puy du Fou

Directeur de thèse
Co-encadrant de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examinateur
Examinateur
Membre invité



« L'exception confirme l'aigle, alors j'ai pris mon envol »

Oxmo Puccino

Préface

Comme tout doctorant, avant d'attaquer mon projet de thèse, j'ai dû expliquer à mes amis, ma famille, mes collègues et autres personnes quel était l'objet et l'intérêt de ce sujet. Il est toujours difficile de répondre à cette question, mais généralement, il est possible de le faire relativement rapidement. Arrivant au terme de ce projet, je me suis posé la question de savoir, si je devais résumer ma thèse à d'autres personnes, que dirais-je en premier ? Je me suis rendu compte qu'il était bien plus dur de répondre à celle-ci. Mais il me semble avoir trouvé.

Si je ne devais utiliser qu'un mot pour résumer mes 3 années passées à travailler sur ce projet, ce serait « RENCONTRE ». Ce mot peut paraître étonnant, mais il résume parfaitement tout ce que ces 3 dernières années m'ont apporté, avec 3 types de rencontres majeures :

Ma première rencontre a été une discipline scientifique : l'écologie sensorielle. J'ai toujours été émerveillé par les capacités sensorielles des animaux et leur adaptation parfaite à un mode de vie précis et je ne pensais pas l'être à nouveau. Ces trois années ont complètement bouleversé mes croyances et j'ai découvert à quel point cette discipline m'a faite retourner en enfance, étant ébloui quotidiennement par les nouvelles découvertes témoignant des incroyables capacités sensorielles présentes dans le monde du vivant. A ce titre, je tiens à saluer toutes les personnes dont j'ai eu les paroles m'expliquant leurs découvertes étonnantes.

Ma deuxième rencontre (devrais-je dire mes rencontres) a été la qualité humaine des personnes que j'ai côtoyées tout au long de ce projet. Que ce soit les collègues et amis du labo, les collaborateurs des plus disponibles et mes désormais amis des différentes voleries, c'est grâce à vous que j'ai pu mener ce projet à bien. Ce sont des rencontres qui permettent de se dire que ce que vous faites a un sens, et vous ne voulez en conséquence ne pas les décevoir.

Enfin, ma troisième rencontre est en fait une deuxième rencontre : cette rencontre avec moi-même. Je me rends compte maintenant que mes 3 années de thèse m'ont totalement transformé. Il serait trop long de tout détailler, mais je me permets de citer un exemple. Outre la maturité gagnée (je l'espère), j'ai eu une vraie seconde rencontre avec la fauconnerie et mes mentors, à savoir Jean-Louis Liegeois et mon père. Cette thèse m'a permis de me rendre compte à quel point cet art coule dans mes veines.

Remerciements

Je tiens tout particulièrement à remercier mes deux directeurs de thèse, **Francesco** et **Olivier**, qui ont tout de suite cru en moi et m'ont laissé une liberté déconcertante pour mener à bien ce projet.

Francesco, que dire ?... Je dois te l'avouer, j'ai eu un peu peur au début car j'entendais souvent dire que tu étais quelqu'un de strict et franc. Pour le deuxième point, c'est bien vrai, mais ça fait du bien de travailler dans ces conditions. Je te remercie vraiment du fond du cœur de ta disponibilité et de ton encadrement exemplaire. Tu as toujours été là quand j'en avais besoin, et outre notre relation professionnelle, j'ai apprécié partager des moments en dehors de ce cadre avec toi. J'ai fait une très belle rencontre humaine et scientifique, tu as changé ma personnalité et surtout ma naïveté (bon je reste quand même un bon pigeon). Vraiment je te remercie pour tout, j'envie déjà le prochain étudiant qui va travailler avec toi, il ne le sait pas pour l'instant, mais il est chanceux.

Olivier, je te remercie vraiment d'avoir pensé à moi pour ce projet. J'ai été très touché de savoir que tu me faisais entièrement confiance, et j'espère t'avoir satisfait quant à l'aboutissement. J'ai passé plus de temps au sein de l'équipe Ecologie Comportementale que la tienne, mais j'adorais les moments de pause que je venais passer en ta compagnie et celles des autres membres de l'équipe. Je te remercie aussi de m'avoir emmené dans tes divers projets, notamment au Rocher des Aigles où j'ai pu rencontrer des personnes superbes grâce à toi, mais aussi partager nos connaissances tant opposées mais finalement extrêmement complémentaires. Merci pour ta joie de vivre, tu as toujours été souriant et ça fait du bien parfois. Enfin, pas seulement en mon nom, mais en celui de tous les fauconniers et scientifiques que je connais, merci d'avoir créé ce pont entre les sciences écologiques et la fauconnerie en France. Tu peux en être fier.

Le projet n'aurait pu se réaliser sans l'aide financière de Labex Cemeb et de l'Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ, et en particulier **Cécile Erny**), mais aussi de toutes les institutions qui ont cru en ce projet. Je remercie donc particulièrement : Le Grand Parc du Puy du Fou (**Jean-Louis Liégeois**), le Rocher des Aigles de Rocamadour (**Raphaël Arnaud**), les Ailes de l'Urga (**Patrice Potier et Martial Vernier**), le Zoo d'Amnéville (**Michel Louis**), la Volerie des Aigles (**Eric Renaud**), le Donjon des Aigles (**Henri Venant**), le Bois des Aigles (et plus particulièrement Mr. **Roland Leroux**), les Géants du Ciel (**Simon Thuriot**), le Zoo de la Bourbansais (**Olivier de l'Orgeril**), le Zoo de la Boissière du Doré (**Sébastien Laurent**), le Zoo de la Barben (**Charlotte Pons**), le Zoo du Pal (**Arnaud Bennet**) et le Parc des Oiseaux (**Emmanuel Visentin**).

Je remercie les membres du jury (**Benoist Schaal, Alexandre Roulin, Aline Bertin et Matthieu Guillemain**) d'avoir répondu favorablement à ma demande, et en particulier Mr. **Benoist Schaal** et Mr. **Alexandre Roulin** d'avoir accepté de lire attentivement ce manuscrit de thèse. Je remercie aussi les membres du comité de thèse, **Almut Kelber, Ana Rivero, Gérard Coureaud, Doris Gomez et Frédéric Simard** sans qui le sujet n'aurait certainement pas été aussi approfondi.

Tout au long de ce projet, j'ai pu faire des rencontres scientifiques extraordinaires et je voudrais tout particulièrement remercier :

Almut. I sincerely thank you for everything you have done during this project. I was surprised how much you enjoyed science, and how you were always heartwarming... You were always

available and even when I was doubtfully about my project, you found the right words to give me the strength to continue. I am very proud to know you and I hope our scientific story just began.

Mindaugas. I never thought that one day I would know a Lithuanian guy. But today, I can say that I have a Lithuanian friend. Thank you also for everything you have done during this project, and it was awesome to work with you. I will always remember the number of beers we drank together, but always for the sake of science, of course. I hope that we will continue to work together (we have some stuff to finish ;-)).

Graham. Thank you so much Graham for being present since the beginning of this project. Thank you also for all your science, it was incredible to spend 4 days in your house to discuss about how birds are awesome. Man, many thanks for trusting me by giving me your visual field apparatus during almost two years. I am honored to work with you and honored to have met such an incredible scientist.

J'ai passé la plupart de mon temps en compagnie des personnes dans les diverses voleries. En effet, en passant plus d'un an et demi au sein de ces voleries afin de mener à bien les expériences, vous créez forcément des liens et vous rencontrez des personnes humainement extraordinaires que je tenais aussi à remercier.

Tout d'abord, j'ai passé de nombreux mois au Puy du Fou où j'ai fait des rencontres inoubliables qui j'en suis sûr perdureront dans le temps.

Riboui. Je sais pertinemment que tu n'étais pas le plus convaincu quant à l'intérêt de mon projet. Néanmoins, tu m'as fait confiance, tu m'as laissé travailler dans des conditions extraordinaires et au final, ce fut un plaisir immense de travailler avec toi... J'espère que c'est réciproque. Je te remercie d'avoir autant prêté attention à mon sujet, de ton immense disponibilité, mais aussi pour l'authenticité de notre relation, tu m'as toujours considéré et je suis très touché de la relation amicale que j'ai pu développer avec toi. J'ai rencontré (même si on se connaissait un peu avant) une très grande personne avec un cœur immense.

Marco. Je me souviens le premier jour de terrain au Puy du Fou... J'étais comme un enfant à l'idée de te revoir et de pouvoir boire tes paroles sur l'autourserie. Je n'ai pas été déçu, bien au contraire, j'ai appris bien plus que je ne le pensais. J'ai aussi découvert un ami, qui a su à l'instar de Riboui me questionner sur mon projet qui, cela s'est vu, a pris de l'intérêt à tes yeux. Je te remercie des moments partagés, des rires, des leçons de fauconnerie. Je le savais, tu es une personne qui gagne à être connue. Je suis heureux d'avoir créé une relation personnelle avec toi, j'espère qu'elle perdurera. Enfin, merci aussi de m'avoir hébergé quand j'ai succombé au charme de la menthe pastille.

Totof. La fauconnerie n'est pas une science, et il faut donc un petit quelque chose en plus qu'on appelle le « pif ». Totof est un maître dans l'art. Merci pour tout ce que tu m'as appris, de ton ouverture d'esprit et de m'avoir tant ému lorsque que tu parlais de ton Ayni... Tu peux être fier de ce que tu fais, et ne t'inquiète pas, je suis sûr que lorsque tu retourneras en Argentine, même de là-haut, Ayni te fera sentir son souffle d'air en guise de reconnaissance lorsqu'il te survolera.

Alexis. Tu étais à peu près le seul que je connaissais vraiment lors de mon arrivée. Merci d'avoir fait en sorte que je m'intègre aussi rapidement au sein de votre équipe. Merci aussi pour tous les supers moments passés ensemble à se marrer, à chasser, à jouer à FIFA et AOE, à faire les c... et tant d'autres... Je sais qu'une grande histoire d'amitié est née entre nous et

j'en suis fier... Au passage, tu me diras si les accipiters sont en augmentation cette année ???

Elie. Le Padre. Je ne sais pas comment tu as fait pour me supporter au début... Je t'ai tellement saoulé avec ton épervier que tu ne lâchais jamais, il faut quand même le dire. Mais merci de m'avoir toujours accepté, c'était vraiment des supers moments à se marrer et à observer au combien l'esparverie est minutieuse. T'es un mec en or Elie et je suis heureux de te compter parmi mes amis. On se revoit lors de nos prochains vols.

Pierre. Qu'est ce qu'on s'est marré ensemble en Espagne ! Cela a été dur parfois en termes de densité de gibier, mais l'histoire humaine restera toujours inoubliable... Merci aussi pour tous les supers moments passés ensemble à la Fauconnerie... Je sais maintenant que tu ne me considèreras jamais comme un grand bricoleur. Une très très belle rencontre avec un Homme honnête. L'histoire de notre amitié ne fait que commencer.

Gwen. Ou maman pour les intimes. Merci d'avoir été présente la première année. J'ai été tellement triste que tu partes, mais nous avons su rester en contact et j'en suis plus qu'heureux. Tu es une fille en or, pleine d'humour et de joie de vivre, et c'est tellement plaisant de passer des moments avec toi. Profite bien de ta nouvelle voie, de toute façon tu es tellement bien entourée avec un Homme en or et une petite fille magnifique (d'ailleurs, je ne comprends toujours pas ;-)).

Julien. Une personne tellement discrète au début, mais tellement étonnante. Julien, j'ai passé des heures à regarder tes gestes tant tu m'impressionnais (et m'impressionnes toujours) en terme de fauconnerie. Tu as un réel don pour ce métier, tu es déjà un grand. J'ai fait une réelle rencontre humaine avec toi, tu me surprendras toujours par ta froideur en apparence qui cache un très grand cœur et je suis vraiment très heureux de te connaître et de partager des moments avec toi. Et enfin, merci, parce que je t'ai vraiment gonflé avec les oiseaux pendant ces 3 années, à toujours te demander ceci ou cela... Je sais que tu t'occuperas bien de Trail.

Je remercie aussi tous les autres membres du Puy du Fou avec qui j'ai passé moins de temps, mais toujours de bons moments. Je remercie donc **Aurélien** pour toutes nos sorties nocturnes avec titi et tous les moments de rigolade le soir (je ne dirais rien pour le lapin aux grandes oreilles... Ah, merde !). **Steph** et **Jo**, vous êtes partis trop tôt les gars, j'en ai même chialé (bon je suis sensible). Je me suis tellement marré avec vous, j'en voulais vraiment plus. **Clem** pour toutes les soirées ensemble, et surtout notre première que je n'oublierai jamais, je suis devenu un Homme ce soir-là chez **Anne**. **Fanny** de m'avoir toujours aidé à tout moment, pour les 10000 appels suite à mes expériences parce que je n'avais pas pris toutes les informations. **Hélène M** pour toutes les discussions que nous avons eues et de m'avoir laissé entrer dans ton univers avec les oies. **Hélène C** pour les rigolades en soirée et pour ta féminité inégalable. **Charly** pour ta gentillesse. Tu peux être très fier de ce que tu as réalisé avec ta buse. **Johannes**, **Elodie**, **Gamin** pour les parties d'AOE et les supers moments au Parc. **Elodie**, en particulier, je m'excuse tout comme pour **Julien** de ma « chiantise » lors de mes expériences. **Adriane** pour ton humour et ta joie de vivre. On s'est rencontré un peu tard, mais le courant est passé tout de suite et je suis sûr que cela restera comme ça pour les années à venir. **Gino** pour ta volonté, ton expérience et tes bains de sang. **Lulu** pour ton rire si communicatif. **Yannis** pour ton humour inégalable. Bon vous êtes trop cools dans cette équipe et cela va me prendre trop de place... Je remercie donc **Laura**, **Clément**, **Florian**, **Romain**, **Ludo**, **Emilien**, **Jérémy** et **Adélaïde** pour votre joie de vivre et votre passion.

Je tiens aussi à remercier tous les membres du Rocher des Aigles de Rocamadour pour leur accueil chaleureux et tout particulièrement monsieur **Raphaël Arnaud** et madame **Dominique Maylin** de m'avoir fait confiance et de m'avoir permis d'effectuer des expériences chez vous.

Eric. Une rencontre géniale ! Je suis heureux de te connaître et j'ai été ravi d'en apprendre à tes côtés. Merci de m'avoir montré des oiseaux voler de la sorte. Tu es un grand fauconnier, j'espère vivement te revoir prochainement. Bisous sur le tr...

Florian. C'était génial de passer des moments avec toi. On n'est pas allé à la pêche assez souvent ensemble, mais je vois au vu de ta dernière photo qu'on peut rivaliser sur les blacks bass. On se revoit bientôt et on ira boire un coup ensemble.

Matthieu... Mec, c'était vraiment cool de passer quelques temps avec toi. Merci de m'avoir fait goûter du bon whisky (en fait, je ne suis pas sûr que c'était un si bon que ça, mais depuis j'aime le whisky). Profite bien de ta nouvelle (enfin pas si nouvelle que ça) aventure à Valmy... On se voit cet été.

Enfin, merci à vous tous **Jean-mi, Véro, Jean-Louis, Basile, Dim, Marika** et tous les autres de m'avoir accueilli à bras ouverts au sein de votre volerie.

Merci aussi à **Bernard** de m'avoir accueilli à la volerie du Zoo d'Amnéville. Je remercie toute ton équipe, en particulier **David, Simon, Johan** et **Roxane** pour leur disponibilité et leur gentillesse. Je remercie aussi sincèrement **Antho** pour son professionnalisme et son amitié.

Bien qu'ayant passé énormément de temps hors du CEFÉ, j'ai aussi fait des rencontres inoubliables au sein de cette grande famille.

Merci à toi **Flavio** d'avoir été présent au début. Merci pour ton côté italien marqué et tellement marrant. Je n'oublierai jamais les soirées que nous avons passées ensemble. Enfin, merci de m'avoir hébergé durant tout un mois où je n'avais pas de logement.

Charlotte... Quelle rencontre ! En écrivant ce texte, je me souviens encore qu'on se disait : 3ans, on est large. Et puis petit à petit, on s'est rendu compte que finalement, ce n'est peut-être pas assez 3 ans. En tout cas, ce qui est sûr, c'est que 3 ans, ce n'est pas assez de temps passé avec toi. Merci pour tout ce que tu m'as apporté pendant ma thèse, pour les confidences, pour les promenades aux TE après quelques soirées trop arrosées. Tu vas me manquer... énormément.

Ah **Julie...** La blonde à l'accent vosgien. Une très belle rencontre. Merci d'avoir été toujours souriante lors des diverses pauses prises dans ton bureau. Merci d'être aussi bon public même lorsque mes blagues ne sont pas drôles (et c'est assez souvent). Je suis sûr que nous allons rester en contact et tu verras, tu feras une superbe thèse. Profite bien de ta dernière année, la thèse, c'est un moment inoubliable dans une vie.

Aurélié. Merci vraiment pour tous les moments passés ensemble, pour ton aide sur le terrain, pour ta joie de vivre, pour tes petits sursauts lorsque j'entrais délicatement dans ton bureau. Merci aussi de m'avoir hébergé à l'occasion. J'ai rencontré une très belle personne, avec une très belle famille et je suis persuadé qu'on restera en contact.

Bertrand. Merci mon champion. On a fait que se croiser pendant ces deux années de thèse, mais les moments passés ensemble étaient vraiment cools. Je suis heureux aussi d'avoir pu être présent et contribué un tout petit peu à ton si beau et original mariage.

Sylvia. Merci pour ces moments de rire et pour ta joie de vivre. Vous faites un super binôme avec Aurélie. Merci aussi pour ton aide sur le terrain qui aurait largement valu ta présence sur notre article. Merci aussi d'avoir supporté les histoires pas toujours catholiques de mes amis fauconniers. Et qui sait, peut-être que nos chemins se croiseront à nouveau.

Sam. Quelle rencontre aussi ! J'ai été impressionné par tes qualités humaines, ton humour et ta qualité scientifique. Je suis persuadé que nous resterons aussi en contact, au moins pour les blagues belges. Et j'attends le moment où tu seras chef, je sais que je serai ton premier choix pour intégrer l'équipe ;-).

Malicia. Ah, la stagiaire ...On a passé vraiment de bons moments ensemble, et pas seulement dans le travail, mais aussi en soirée (un peu trop arrosées), devant les matchs de foot, au Puy du Fou et... à l'hôpital... C'était vraiment cool, je suis fier d'avoir eu une stagiaire comme toi.

Sarah. Merci vraiment pour ta gentillesse et ta disponibilité impressionnante. C'est toujours agréable de passer des moments avec toi et je suis impressionné aussi par ta qualité scientifique. A très bientôt (de toute façon, on a un article à finir).

Simon. Merci pour ton aide énorme tout au long de cette thèse. Tu es une personne vraiment accessible et franche, ce qui est très plaisant. Par contre, je suis désolé, mais je travaille vraiment sur les « rapaces » ;-).

Louise. Parce que nous sommes trop intelligents pour faire nos soutenances à des jours différents. Merci pour toute ton aide à la fin, ton stress que tu m'as transmis quelques fois. On s'est connu trop tard je trouve, on aurait pu passer plus de bons moments ensemble.

Je tiens aussi à remercier les personnes avec qui j'ai passé moins de temps mais qui comptent pour moi tout autant. Alors merci **Gaïa** de m'avoir supporté pendant ces trois années dans le bureau, merci à **Vincent** pour les parties de squash et les bières, merci à **Marco** d'avoir toujours été émerveillé lors de mes tours de magie, merci **Lorelei** pour les rires partagés, merci à **Roosbeh** pour les soirées (surtout notre première), merci à **Tom** pour son humour anglais typique et son aide dans la rédaction, merci à **William**, que j'ai connu beaucoup trop tard (je me marre tellement avec toi) et je te souhaite 3 années de bonheur, merci à **Tyf** pour les soirées et sa joie de vivre, merci à **la vieille (Gaëlle)** pour son humour et son sourire, merci à **Jean-Yves** pour ton aide en statistique, merci à **Xav'** que j'ai connu beaucoup trop tard aussi pour les soirées exceptionnelles, les chants de supporter dans les bars, les parties de foot et de tennis déglingue... J'en oublie certainement, mais je remercie tous les membres de l'équipe EC et BEV pour leur soutien tout au long de mon projet.

Pendant toutes ces années, j'ai été sans domicile fixe. En effet, étant tout le temps sur le terrain, il m'a fallu trouver des logements un peu partout en France. J'ai donc été logé chez de superbes personnes que je connaissais plus ou moins, et je tiens sincèrement à les remercier.

Anne (Tata). Merci beaucoup ma tata pour tous ces bons moments. Merci de m'avoir supporté pendant tout le temps de mes expériences au Puy du Fou. Merci d'être ce que tu es, une personne en or si rare. Je n'ai pas de mots pour dire combien je suis si heureux que l'on se côtoie à nouveau. Merci vraiment pour tout et je vais terminer en m'excusant sincèrement pour tes rosiers ;-).

Philippe et Juliette. Philippe merci pour tout, pour ton hospitalité et pour ton amitié. Je suis heureux d'avoir passé tout ce temps avec toi, et toujours fier d'avoir rencontré quelqu'un à qui l'expression « avoir le cœur sur la main » correspond parfaitement. Merci à vous deux de m'avoir supporté aussi longtemps, et désolé si ces derniers mois je n'ai pas été aussi présent. Juliette, tu es une personne très attachante et extrêmement gentille. Vous formez un beau couple, et je suis heureux de vous laisser avoir un peu de temps pour vous. Vraiment un grand merci (et ces mots ne sont pas suffisants). Sachez que je vous suis hautement redevable. Enfin, je remercie Maïd pour les bains de pieds journaliers.

David et Vicky. Je vous remercie de m'avoir hébergé durant ces deux semaines à Amnéville. J'ai été surpris de savoir que vous acceptiez d'accueillir une personne que vous ne connaissiez absolument pas auparavant. Je suis heureux de vous avoir rencontré, et d'avoir passé de longs moments à discuter ensemble. Je vous souhaite bon vols (c'est comme ça que l'on dit chez nous) dans votre nouvelle vie avec vos enfants.

Ce projet n'aurait pu aboutir sans l'aide de collaborateurs impliqués. Je tiens donc à remercier tous les collaborateurs, notamment ceux que je n'ai pas cités précédemment. Merci à **Vincent, Greg, Pierre-François, Thomas, Esteban et Colleen.**

Il n'aurait pu aboutir non plus sans l'aide de **David** pour ses compétences en bricolage qui ont permis la construction des dispositifs expérimentaux et **Carine** pour la relecture intense du français.

Je tiens aussi à remercier toutes les personnes qui ont supporté les contraintes administratives de mon contrat si compliqué. Merci vraiment à vous les filles, **Marjorie, Margueritte, Pauline et Natacha** pour votre patience.

Une thèse ne se vit pas simplement avec les personnes rattachées au projet. Les personnes que nous côtoyons au jour le jour doivent aussi supporter cette vie. Je tiens à les remercier très chaleureusement pour m'avoir aidé de près ou de loin. Je remercie toute **ma famille** pour les questions naïves essentielles dans la compréhension et l'aboutissement d'un projet. Merci aussi pour tous les moments partagés et extérieurs au projet qui sont essentiels.

Merci aussi à tous **mes amis** qui ont toujours su être là et s'intéresser à ce que je faisais, bien que cela n'ait pas vraiment de sens pour eux.

Je n'ai pas de mots pour remercier les deux personnes qui m'ont offert le plus beau cadeau au cours de ce projet. Je remercie sincèrement **Guillaume et Tiphanie** de m'avoir choisi en tant que parrain de votre dernier petit bout de chou, **Mahé**. Je suis fier d'endosser ce rôle et j'espère en être à la hauteur. Vous avez vraiment une petite famille en Or.

Je dois dire que j'ai une famille en Or moi aussi. Je remercie plus particulièrement **ma mère** d'être ce qu'elle est, d'avoir toujours été présente pour moi, de m'avoir toujours soutenue et de n'être toujours pas capable d'expliquer ce que je fais. Je t'aime.

Merci à **mon Père** d'avoir soutenu le projet depuis le début et d'en être fier. Merci aussi de montrer aux autres que tu es fier de moi et je suis heureux de partager à nouveau l'art de la fauconnerie avec toi, mon mentor. Merci aussi de m'avoir transmis cette façon de penser et des valeurs qui se témoignent par ces deux idées : cette pensée « La terre n'est pas un don de nos parents, ce sont nos enfants qui nous la prêtent » et cette chanson « Toulouse » du grand Nougaro.

Merci **Nathalie** pour toute ton aide sur le terrain et pour ta gentillesse débordante. Merci aussi pour avoir toujours su trouver ta place au sein de la famille.

Merci à mon **frère**, mon exemple. Merci de notre complicité, merci de m'avoir toujours soutenu, merci de ton amour... Je suis plus que fier d'avoir un frère comme toi et de partager tant de passions avec toi. Bien que tu sois mon petit frère, je t'admire comme un petit frère admire son grand frère. Merci aussi pour ton aide lorsque j'en avais besoin. Je sais au fond de moi que rien ne nous séparera jamais. Je t'aime frerot.

Enfin, il y a deux personnes que je souhaitais remercier d'une façon particulière tant elles ont été présentes lors de ces trois années (et même avant) et pour lesquelles je n'aurais jamais de mots assez forts pour les remercier. C'est en écrivant avec beaucoup d'émotion que je souhaite vous dire combien je vous suis reconnaissant.

Merci à toi **Jean-Louis Liegeois**, ou devrais-je dire Monsieur **Jean-Louis Liegeois**. Je dois te dire merci pour tellement de choses que j'en oublierai certainement quelques-unes. Tout d'abord, merci d'être ce que tu es, une très grande personne comme je n'en ai jamais rencontré au cours de ma vie. Tu es une légende vivante en terme de fauconnerie, mais tu es bien plus en qualité humaine. Merci d'avoir cru en ce projet et de t'être autant démené pour que celui-ci soit finalement financé. Merci de m'avoir toujours considéré en tant qu'égal, alors que je ne suis qu'un grain de sable à côté de toi. Pour revenir à la fauconnerie, je pourrais dire que j'ai connu LE plus grand fauconnier. Et oui, il est dur de classer les gens, mais tu as tout, la technique, la connaissance, mais surtout, tu vas beaucoup plus loin que les autres, tu innoves, tu as un cœur immense qui aime plus que tout cet art et les rapaces. Qu'est-ce que j'ai pu être ému en voyant ta passion au travers des différents reportages ! Je peux te dire, Jean-Louis, que tu as accompli des choses extraordinaires, impensables, Ayni en est le plus beau des témoins, et comme pour Totof, tu peux être sûr que de là-haut il se souviendra à vie, comme la communauté locale, de ce que tu as accompli. Et en même temps, à côté de ça, tu restes toi-même. Alors, je tenais à te dire à quel point je te suis reconnaissant et à quel point je suis fier de te connaître. MERCI

Enfin, MERCI **Margaux**. Tu n'as certainement pas choisi le meilleur, je ne suis jamais présent, toujours loin de toi, et même au bout de 9 ans et demi, tu es toujours à mes côtés. Vraiment, merci ma chérie pour ton amour, ton soutien, ton admiration. J'ai à mes côtés une personne exceptionnelle, pleine de qualités et toujours à l'écoute. Une personne au cœur immense, une personne aimante. Je dois dire, que jamais je n'aurais espéré rencontrer une fille comme toi. Je suis plus que chanceux de t'avoir, j'ai bien fait d'attendre ;-). Je te promets, qu'à l'avenir, nous serons ensemble, rattrapant tout le temps perdu lors de ces dernières années. Je t'aime plus que tout, et je sais que notre histoire ne fait que commencer.

Table des matières

<i>Préface</i>	4
Remerciements	5
Liste des co-auteurs.....	15
Table des manuscrits.....	16
Table des présentations et communications	17
Communication orale.....	17
Posters.....	17
Conférences publiques.....	18
Publications et intervention grand public	18
INTRODUCTION	19
I. L'écologie sensorielle : de sa compréhension à l'importance de son étude.....	19
a. Contexte et définition de l'écologie sensorielle.....	19
b. Interagir avec l'environnement : L'utilisation des capacités sensorielles.....	21
II. La perception des signaux et indices environnementaux via les capacités visuelles et olfactives chez les oiseaux.....	23
a. La recherche de ressources alimentaires chez les oiseaux	23
b. La communication chez les oiseaux	25
c. Choix du groupe d'étude.....	27
III. Le cas des rapaces	28
a. Définition.....	28
b. Les capacités sensorielles des rapaces.....	30
IV. Explorer les capacités visuelles et olfactives des rapaces : « Vox populi ».....	36
STRUCTURE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT.....	37
SITES D'ETUDES	39
CHAPITRE 1 ACUIE VISUELLE CHEZ LES RAPACES.....	41
SECTION 1.1 : L'ACUIE VISUELLE DE CARACARA CHIMANGO.....	42
Résumé français de l'étude	42
Présentation de l'article (en anglais).....	43
SECTION 1.2 : LES CAPACITES VISUELLES DES BUSES DE HARRIS ET DES MILANS NOIRS	48
Résumé français de l'étude	48
Présentation de l'article (en anglais).....	49
CHAPITRE 2 L'ŒIL ET LES FOVEAS CHEZ LES RAPACES <i>Le cas des Accipitriformes</i>	61

SECTION 2.1 : LA TOMOGRAPHIE EN COHERENCE OPTIQUE	62
Principes physiques et techniques de l'OCT.....	62
SECTION 2.2 : COMPARAISON DE L'ŒIL ET DE LA FOVEA CHEZ LES ACCIPITRIFORMES.....	64
Résumé français de l'étude	64
Présentation de l'article (en anglais).....	65
CHAPITRE 3 CHAMPS VISUELS CHEZ LES RAPACES	100
SECTION 3.1 : LES CHAMPS VISUELS CHEZ LES ACCIPITRIFORMES	101
Résumé français de l'étude	101
Présentation de l'article (en anglais).....	103
SECTION 3.2 : CHAMPS VISUELS ET FOVEA(S) CHEZ LES FALCONIFORMES	128
Résumé français de l'étude	128
Présentation de l'article (en anglais).....	129
CHAPITRE 4 L'UTILISATION DE L'OLFACTION POUR TROUVER SA NOURRITURE	145
Résumé français de l'étude	146
Présentation de l'article (en anglais).....	147
CHAPITRE 5 QUE REFLETE L'ODEUR EMISE PAR LES SECRETIONS UROPYGIENNES DES MILANS NOIRS ?	171
Résumé français de l'étude	172
Présentation de l'article (en anglais).....	173
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	198
Interagir avec son environnement : détecter le nécessaire.....	198
La détection de la nourriture : influence de la hauteur de vol ?.....	198
Les capacités sensorielles dépendent de la nourriture recherchée : impact de la mobilité ?....	201
Interagir avec l'environnement biotique	203
Appréhender les limites de l'écologie comportementale et sensorielle dans le cas précis de l'étude	205
Une perception anthropomorphique.....	205
La fauconnerie au cœur du nerf de la guerre : les répliques.....	207
L'Écologie sensorielle pour améliorer la conservation des rapaces.....	207
Perspectives de recherches futures	209
L'acuité visuelle en couleur	210
Comment stabiliser sa vision.....	210
Des espèces dites prédatrices strictes peuvent-elles utiliser l'olfaction pour trouver leur nourriture ?	212
La communication chimique est-elle fonctionnelle ?	213

RESUME TOUS PUBLICS : AMELIORER NOS CONNAISSANCES ET TRANSMETTRE L'INFORMATION...	214
Contexte et Objectif	214
Principaux résultats à retenir	215
Conclusion et passation des connaissances au public	216
Annexe 1 : Photos de fovéas obtenues chez les rapaces étudiés..	219
Annexes 2 : Expériences ayant non abouties.....	227
Acuité visuelle	227
Etudes des capacités olfactive pour trouver la nourriture chez les vautours fauves et faucons sacres	228
Conditionner les rapaces à une odeur sans intérêt biologique	229
Références.....	232

Liste des co-auteurs

Malicia Besnard - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS UMR5175)

Francesco Bonadonna – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS UMR5175)

Vincent Bonhomme - Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie (UMR 5059 CBAE)

Bruno Buatois – Plateforme d'Analyses Chimiques en Ecologie, LabEx CeMEB

Aurélie Célerier - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS UMR5175)

Gregory Cunningham - Department of Biology, St. John Fisher College

Thomas Dulaurent - Centre Hospitalier Vétérinaire Saint Martin de Bellevue

Olivier Duriez - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS UMR5175)

Esteban Fernández-Juricic - Department of Biological Sciences, Purdue University. West Lafayette, IN, USA

Pierre-Francois Isard – Centre Hospitalier Vétérinaire Saint Martin de Bellevue

Almut Kelber - Department of Biology, Lund University

Sarah Leclaire - Laboratoire Evolution & Diversité Biologique (CNRS UMR5174)

Jean-Louis Liegeois – Académie de Fauconnerie du Grand Parc du Puy du Fou

Graham Martin – School of Bioscience, University of Birmingham

Mindaugas Mitkus - Department of Biology, Lund University

Colleen O'Rourke - Department of Biological Sciences, California State University Long Beach

David Schikorski - Laboratoire Genindexe - Equipe Labofarm

Table des manuscrits

Manuscrit 1.

Potier S., Bonadonna F., Kelber A. & Duriez O. (2016). Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (*Milvago chimango*). *Physiology & Behavior* **157**, 125-128

Manuscrit 2.

Potier S., Bonadonna F., Kelber A., Martin G. R., Isard P-F., Dulaurent T & Duriez O. (2016). Visual abilities in two raptors with different ecology. *Journal of Experimental Biology*. Online August 31.

Manuscrit 3.

Potier S.#, Miktus M.#, Bonadonna F., Duriez O., Isard P-F., Dulaurent T & Kelber A. Eye size, fovea and foraging ecology in accipitriforms. En préparation

Manuscrit 4.

Potier S., Duriez O., Martin G.R., Cunningham G. B., Bonhomme V., O'Rourke C., Fernández-Juricic E. & Bonadonna F. How are raptors visual fields shaped according to their foraging ecology? En préparation

Manuscrit 5.

Potier S., Bonadonna F., Martin G.R., Isard P-F., Dulaurent T., & Duriez O. Visual field and foveal characteristics of two species of Falconiformes with different ecology. En préparation

Manuscrit 6.

Potier S., Duriez O., Célérier A., Liegeois J-L. C & Bonadonna F. Sight or smell: which sense do raptors use to find food? Soumis à *Animal Behaviour*

Manuscrit 7.

Besnard M.M.#, **Potier S.#**, Schikorski D., Buatois B., Duriez O., Leclaire S. & Bonadonna F. Preen oil chemical composition encode individuality, seasonal variation and kinship in Black kites *Milvus migrans*. En préparation

Contribution égale des auteurs

Table des présentations et communications

Communication orale

2015 - Vision in two raptors: Visual acuity, visual field and foveal depth - European Ornithologists' Union (EOU2015) – Badajoz

Simon Potier, Francesco Bonadonna, Almut Kelber, Graham R. Martin, Pierre-François Isard, Thomas Dulaurent, Olivier Duriez

Posters

2015 – Vision in two raptors: visual acuity, foveal depth and visual field - European Ornithologists' Union (EOU2015) – Badajoz

Simon Potier, Francesco Bonadonna, Almut Kelber, Graham R. Martin, Pierre-François Isard, Gregory B. Cunningham and Olivier Duriez

2015 – Testing olfactory ability to search food in raptors: First experimental evidence - European Ornithologists' Union (EOU2015) – Badajoz

Simon Potier, Olivier Duriez, Aurélie Célerier, Jean-louis Liegeois and Francesco Bonadonna

2014 - The visual acuity of Harris's Hawk *Parabuteo unicinctus*: Individual differences – Sensory Ecology Courses – Lund

Simon Potier, Francesco Bonadonna, Almut Kelber and Olivier Duriez

Conférences publiques

2016 - Ecologie Sensorielle des Rapaces : Vision et Olfaction – Groupe Vautours France – Jaugac

Simon Potier, Olivier Duriez, Francesco Bonadonna

2015 - Ecologie Sensorielle des Rapaces : Vision et Olfaction (Partie III) - Réunion Annuelle des Voleriers - Le Grand Parc du Puy du Fou

Simon Potier, Olivier Duriez, Francesco Bonadonna

2014 - Ecologie Sensorielle des Rapaces : Vision et Olfaction (Partie II) - Réunion Annuelle des Voleriers - Le Zoo d'Amnéville

Simon Potier, Olivier Duriez, Francesco Bonadonna

2014 - Ecologie Sensorielle des Rapaces : Vision et Olfaction – Assemblée Générale Extraordinaire 2014 de l'AFdPZ – Parc Animalier de Sainte Croix

Simon Potier, Olivier Duriez, Francesco Bonadonna

2013 - Ecologie Sensorielle des Rapaces : Vision et Olfaction (Partie I) - Réunion Annuelle des Voleriers - Le Parc des Oiseaux

Simon Potier, Olivier Duriez, Francesco Bonadonna

Publications et intervention grand public

Potier S. Les piafs ont-ils du pif? Le cas des rapaces. ShakePeers.

<http://shakepeers.org?curid=835>

Bertin A., **Potier S.** & Bonadonna F. L'olfaction chez les oiseaux. *La lettre des neurosciences* (A paraître)

Emission « on n'est pas que des cobayes ». Voir comme un hibou ! *Diffusée le 5 mars 2016*

INTRODUCTION

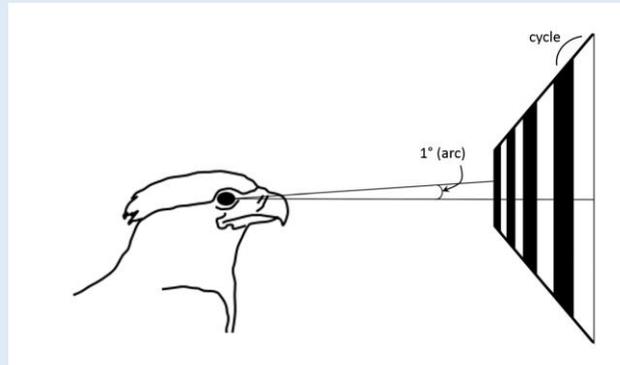
I. L'écologie sensorielle : de sa compréhension à l'importance de son étude

a. Contexte et définition de l'écologie sensorielle

Au cours de leur vie, les organismes doivent remplir des tâches essentielles pour permettre leur survie et leur reproduction incluant : la recherche de nourriture, la détection de prédateurs, la recherche d'un partenaire sexuel ou bien encore le déplacement dans un environnement complexe et dynamique (Stevens, 2013). Pour faire face à ces tâches, chaque organisme doit appréhender l'environnement qui l'entoure et possède donc des capacités sensorielles qui lui sont propres et qui façonnent ses réponses comportementales. En effet, même s'ils vivent au même endroit au même moment, chaque organisme perçoit par le biais de ses divers canaux sensoriels un environnement qui lui est propre. Cette « singularité » a été proposée pour la première fois en 1909 par Jakob Von Uexküll et Thomas A. Sebeok qui proposèrent le concept « d'Umwelt », *i.e.* l'environnement sensoriel ou l'environnement propre à l'organisme (Van Dyck, 2012). Cette singularité permet donc aux organismes de coexister dans l'espace et dans le temps (Safi and Siemers, 2010). Ainsi, chaque animal possède des capacités sensorielles adaptées permettant de traiter les indices et signaux (définitions boîte 1) essentiels dans sa vie journalière.

Boite 1 : Définition des termes essentiels utilisés au cours du manuscrit

Acuité visuelle : L'acuité visuelle est la capacité à discriminer deux points dans un espace visuel (Jones et al., 2007). L'acuité visuelle se mesure en nombre de cycles (barre noire + barre blanche) pouvant être résolus dans 1° d'angle (arc). La détermination de l'acuité visuelle est effectuée notamment par des tests à choix double. Dans l'exemple, l'acuité visuelle est de 4 cycles par degré (figure adaptée de Jones et al. (2007)).



Champ visuel : Le champ visuel décrit l'espace tridimensionnel (en degrés) autour de la tête où l'organisme peut recevoir de l'information à tout moment (Martin, 2007)

Communication : Transfert d'information, transportée par un signal, d'un organisme *émetteur* à un organisme *récepteur* qui répond de manière comportementale ou physiologique (Bradbury and Vehrencamp, 2011)

Composé sémiochimique : Sémio (du grecque *semeion*) signifie marque ou signal. Un composé sémiochimique est donc un composé impliqué dans la communication chimique entre organismes (Nordlund and Lewis, 1976)

Fovéa : En latin, *fovea* signifie « petit trou ». La fovéa est donc une dépression au niveau de la rétine présentant la densité en photorécepteurs la plus importante permettant ainsi ponctuellement une forte acuité visuelle (Jones et al., 2007)

Indice : Tout élément, animé ou inanimé, qui peut être utilisé par un animal comme guide pour une action future, mais qui n'a pas évolué dans ce but (Smith and Harper, 2003)

Photorécepteur : Cellule activée par la lumière. Chez la plupart des organismes, on trouve deux types de photorécepteurs, les cônes (activés lorsque la luminosité est importante et permettant la détection des couleurs) et les bâtonnets (activés à faible intensité lumineuse) (Jones et al., 2007)

Ressource : Toute entité requise par un organisme dont les quantités peuvent être réduites par son activité (Begon et al., 2006)

Signal : Un signal a pour but de modifier le comportement d'un autre organisme et peut fonctionner si la réponse de l'organisme ciblé a aussi évolué dans ce but (Smith and Harper, 2003)

L'écologie sensorielle s'intéresse à la manière dont les animaux acquièrent, traitent et utilisent les informations disponibles au cours de leur vie (Stevens, 2013). Elle traite à la fois de questions mécanistiques (*e.g.* comment les récepteurs sensoriels capturent l'information) et de questions fonctionnelles (*e.g.* la signification adaptative de l'information utilisée par l'animal pour prendre une décision comportementale). Ainsi, cette science regroupe une large gamme de disciplines allant de la neuro-anatomie à l'écologie comportementale et évolutive. D'après Stevens (2013), trois questions fondamentales découlent de l'écologie sensorielle :

- i) **Comment** les animaux acquièrent et utilisent l'information provenant de l'environnement biotique et abiotique ?
- ii) **Quel** rôle joue l'écologie des espèces dans l'établissement des formes et fonctions des systèmes sensoriels afin de répondre au mieux aux informations disponibles ?
- iii) **Pourquoi et comment** cela influence-t-il le comportement et l'évolution des espèces ?

b. Interagir avec l'environnement : L'utilisation des capacités sensorielles

La capacité des organismes à interagir avec leur environnement est donc largement dépendante de leurs capacités sensorielles. Les espèces et individus diffèrent significativement dans les moyens de détection d'indices et de signaux provenant de celui-ci. Ainsi, « *vox populi* » généralise souvent sur les capacités sensorielles des animaux en annonçant que les aigles ont une vision extraordinaire, les chiens un odorat surdéveloppé et les passereaux un système auditif des plus variés. De ce fait, au regard de ces généralités, il s'avère aussi que les animaux disposent de capacités surprenantes que l'Homme ne possède pas. En effet, certains poissons de la famille des Mormyridés et Gymnotiformes peuvent utiliser l'électrolocation afin de trouver leur nourriture (Von der Emde, 1999; Von der Emde and Bleckmann, 1998), ou encore certains crotales qui utilisent des radiations infrarouges pour détecter et attraper leurs proies (Goris, 2011; Newman and Hartline, 1982; Safer and Grace, 2004). De plus, un grand nombre d'organismes, tels que les chauves-souris, les

mammifères marins, certains rongeurs et insectes entre autres peuvent utiliser les ultrasons pour communiquer (Sales, 2012). Ainsi, bien qu'en tant qu' «humain» nous nous concentrons souvent sur ce que nous voyons/savons (« *Nous ne voyons que ce que nous savons* » Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832)), certains comportements ont permis à la communauté scientifique d'explorer des capacités sensorielles insoupçonnées.

La grande diversité anatomique et comportementale au sein du taxon des oiseaux en fait un modèle unique pour l'étude des capacités sensorielles (Birkhead, 2012). Au regard de l'importante partie du crâne dédiée aux yeux chez les oiseaux, la vision a toujours été considérée comme une modalité sensorielle importante, si ce n'est dominante (Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1942). En effet, chez les oiseaux, environ 50% ou plus du volume crânien est occupé par les yeux alors qu'ils en occupent seulement 5% chez l'Homme (Waldvogel, 1990). A l'inverse, les capacités olfactives des oiseaux n'ont que trop souvent été négligées (Roper, 1999) car les observations des ornithologistes ont depuis des décennies suggéré l'absence de comportements témoignant d'un sens olfactif fonctionnel. En effet, contrairement aux mammifères, les oiseaux ne présentent pas de comportement de reniflement (excepté le Starique cristatelle *Aethia cristatella* appartenant à la famille des Alcidés, qui renifle les individus pour les identifier (Hagelin, 2007b)). Ils ont par ailleurs une position de narines reculée sur la surface dorsale du bec (excepté les kiwis) qui ne semblerait pas appropriée pour explorer une source olfactive. Enfin, ils ne présentent pas de comportement de marquage olfactif. Paradoxalement, les évidences anatomiques appuient l'hypothèse d'un sens olfactif fonctionnel (Bang, 1960; Bang and Cobb, 1968; Steiger et al., 2008). Ainsi, bien que d'autres sens soient essentiels pour certaines espèces (*e.g.* le sens auditif chez les passériformes ou strigiformes), je traiterai au cours de ce manuscrit de l'importance des capacités visuelles et olfactives chez les oiseaux, avec un accent particulier sur la recherche de ressources alimentaires et la communication intra et interspécifiques.

II. La perception des signaux et indices environnementaux via les capacités visuelles et olfactives chez les oiseaux

a. La recherche de ressources alimentaires chez les oiseaux

La vision

Les capacités visuelles des oiseaux sont hautement liées à la vitesse de vol, nécessitant de traiter les informations rapidement (Walls, 1942) et aux techniques de recherche alimentaire. Particulièrement, l'acuité visuelle et les champs visuels semblent être des paramètres essentiels dans l'acquisition d'informations liées à la recherche de nourriture (Jones et al., 2007). En effet, la détection de celles-ci passe par la capacité à discriminer un objet dans un espace. Chez les oiseaux, on observe une variété importante en termes d'acuité visuelle, allant d'une acuité relativement faible chez les passériformes (Donner, 1951; Moore et al., 2015) à la plus haute acuité observée dans le règne animal chez l'aigle audacieux *Aquila audax* (Reymond, 1985). Ainsi, il semblerait que l'acuité visuelle soit dépendante du type de nourriture recherchée, à l'instar des mammifères (Veilleux and Kirk, 2014), mais aussi de la taille de l'œil étroitement liée au poids de l'organisme (Kiltie, 2000). Suivant leur technique de recherche de nourriture, les oiseaux diffèrent aussi dans leurs champs visuels. En effet, l'ibis chauve *Geronticus eremita* possède une vision binoculaire plus large que l'ibis de Ridgway *Plegadis ridgwayi* (Martin and Portugal, 2011). Cette différence s'explique principalement par une utilisation plus importante du sens visuel chez l'ibis chauve (d'où la nécessité de posséder une vision binoculaire importante pour le contrôle de la position du bec), alors que l'ibis de Ridgway semblerait utiliser préférentiellement son sens tactile. On retrouve aussi cette différence chez des espèces d'anatidés proches phylogénétiquement. Le canard souchet *Anas clypeata*, se nourrissant de zooplancton aquatique par filtration, présente une vision binoculaire importante au-dessus de sa tête pour détecter les prédateurs éventuels, mais faible en dessous de son bec, qui ne lui est pas nécessaire car il utilise son sens tactile lors de la recherche de nourriture (Guillemain et al., 2002). A l'inverse, le canard siffleur *Anas penelope*, herbivore terrestre, présente une vision binoculaire relativement centrée sur la position de son bec, témoignant de l'importance de

la vision lors de la recherche de nourriture. Il semblerait qu'il existe un compromis entre acuité et champ visuel. En effet, Hughes (1977) suggère que les espèces avec un champ visuel important devraient avoir une acuité visuelle plus faible. Néanmoins, les passériformes ayant un champ visuel plus large possèdent une acuité visuelle plus importante que ceux ayant un champ visuel restreint (Moore et al., 2015).

L'olfaction

La vision est donc essentielle pour la recherche de nourriture chez les oiseaux. Toutefois, la recherche alimentaire fait appel à une utilisation multimodale des sens. Ainsi, les oiseaux peuvent utiliser d'autres sens lorsque cela est nécessaire et avantageux (Heppner, 1965). Par exemple, en l'absence d'indices visuels, olfactifs ou vibrotactiles, le Merle d'Amérique *Turdus migratorius* est capable d'utiliser l'audition pour repérer les vers de terre dans le sol (Montgomerie and Weatherhead, 1997). Le Kiwi de Mantell *Apteryx mantelli* peut, lui, décider d'utiliser son sens tactile pour repérer ses proies quand les autres sens ne sont pas disponibles (Cunningham et al., 2009). L'olfaction peut aussi être utilisée par les oiseaux si nécessaire. En effet, lorsque l'utilisation de la vision n'est pas optimale, l'olfaction semble jouer un rôle important dans la recherche de nourriture chez certaines espèces. Par exemple, dans le milieu marin, où aucun repère visuel n'est disponible, il semblerait essentiel que les oiseaux utilisent l'olfaction pour trouver leur nourriture. Ainsi, les pétrels sont capables d'utiliser leur sens olfactif pour détecter les patches de nourriture, notamment par la détection du diméthylsulfure (DMS) ou l'odeur du krill (Bonadonna et al., 2006; Grubb, 1972; Hutchinson et al., 1984; Hutchison and Wenzel, 1980; Mardon et al., 2010a; Nevitt, 1999a; Nevitt, 1999b; Nevitt and Haberman, 2003; Nevitt et al., 1995) tout comme les manchots (Amo et al., 2013b; Cunningham et al., 2008). Il semblerait aussi que la technique de recherche alimentaire de ces oiseaux marins soit dépendante du sens qu'ils utilisent. En effet, l'albatros hurleur *Diomedea exulans* utilise une trajectoire de vol différente en fonction de l'utilisation de son sens olfactif (trajectoire sinueuse) ou visuel (trajectoire rectiligne) (Nevitt et al., 2008). Tout comme le milieu marin ouvert, un milieu extrêmement dense empêche l'utilisation du sens visuel dans certaines conditions. C'est le cas par exemple du vautour urubu à tête rouge *Cathartes aura* et du grand urubu *Cathartes*

melambrotus, vivant notamment dans la forêt amazonienne et recherchant leur nourriture au-dessus de la canopée. Ces deux espèces utiliseraient leur sens olfactif pour trouver leur nourriture (Gomez et al., 1994; Houston, 1986; Houston, 1988; Smith and Paselk, 1986). Néanmoins, les récentes découvertes montrent que la plupart des oiseaux peuvent utiliser leur sens olfactif lors de la recherche de nourriture sans pour autant vivre dans un milieu contraignant pour la vision. Les mésanges charbonnières *Parus major* peuvent discriminer un arbre infecté par les chenilles d'un papillon d'un arbre sain par la seule émission de composés olfactifs émis suite à la consommation de feuilles par ces lépidoptères (Amo et al. 2013). Le lori noir *Lorius garrulus flavopalliatu*s est quant à lui un perroquet capable d'utiliser son seul sens olfactif pour détecter le nectar des plantes (Roper, 2003).

b. La communication chez les oiseaux

L'étude de la communication chez les oiseaux s'est principalement cantonnée à la communication acoustique au travers des chants, qui constituent un élément sonore incontournable de tous les écosystèmes terrestres (Kroodsma and Miller, 1996; Kroodsma et al., 1982; Thorpe, 1961; Todt and Naguib, 2000; Wiley and Richards, 1982). En effet, un répertoire de chants complexe permet la défense d'un territoire, comme chez la mésange charbonnière (Krebs et al., 1978). Le chant des mâles permet aussi d'attirer les femelles sur leur territoire et d'éventuellement s'apparier avec, à l'instar du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* et du Gobemouche à collier *Ficedula albicollis* (Eriksson and Wallin, 1986). D'autre part, les oiseaux peuvent par exemple utiliser la communication acoustique pour le renforcement local (*i.e.* l'utilisation de l'information provenant de congénères ayant trouvé ou exploitant déjà un patch de nourriture), comme chez les guillemots (Benoit-Bird et al., 2011) ou encore dans la détection de prédateurs via les vocalises intra et interspécifiques (Fallow et al., 2013).

La vision

De nombreuses études se sont aussi concentrées sur la communication visuelle chez les oiseaux, notamment sur la perception des couleurs (Osorio and Vorobyev, 2008). A l'inverse des humains, certains oiseaux sont capables de percevoir les ultraviolets qu'ils peuvent utiliser comme signaux (Cuthill et al., 2000), notamment lors du choix de partenaire chez la perruche ondulée *Melopsittacus undulatus* (Pearn et al., 2001). D'autres ont développé des patterns et couleurs extraordinaires afin d'attirer la femelle. C'est le cas notamment du paon bleu *Pavo cristatus* qui a développé des plumes extravagantes témoignant avec « honnêteté » de sa qualité individuelle (Gadagkar, 2003).

L'olfaction

Contrairement à la communication visuelle et acoustique, la communication olfactive, à l'instar de l'utilisation de l'olfaction lors de la recherche alimentaire, n'a que trop longtemps été oubliée chez les oiseaux (Caro et al., 2015; Hagelin, 2007a; Hagelin and Jones, 2007). Il apparaît maintenant clairement que les oiseaux peuvent utiliser leurs capacités olfactives à des buts communicatifs. Les signaux olfactifs émis par les oiseaux peuvent être vecteurs d'informations diverses. Par exemple, il a été démontré que la signature olfactive peut témoigner du sexe de l'individu chez les passériformes, procellariiformes, ansériformes et charadriiformes (Amo et al., 2012; Bonadonna et al., 2007; Jacob et al., 1979; Leclaire et al., 2011; Mardon et al., 2010b; Zhang et al., 2010). Cette information peut être utilisée de manière fonctionnelle (Amo et al., 2012; Hirao et al., 2009; Zhang et al., 2010), mais ce n'est parfois pas le cas (Bonadonna et al., 2009). La signature olfactive témoigne de l'individualité chez les oiseaux (Bonadonna and Nevitt, 2004; Leclaire et al., 2011; Mardon et al., 2010b) et ceux-ci peuvent utiliser cette information pour se discriminer entre individus, et notamment reconnaître leur partenaire sexuel (Bonadonna et al., 2006; Bonadonna and Nevitt, 2004). Au-delà de la reconnaissance individuelle, la signature olfactive chez les oiseaux témoigne aussi de la proximité génétique des individus (Célérier et al., 2011; Leclaire et al., 2012; Leclaire et al., 2014) permettant ainsi d'optimiser un choix de partenaire pour une descendance viable en évitant la consanguinité (Bonadonna and Sanz-Aguilar, 2012; Coffin et

al., 2011; Krause et al., 2012). Il apparaît donc que la signature olfactive individuelle est importante dans un contexte reproductif permettant ainsi de choisir un partenaire adapté mais aussi une éventuelle synchronisation des partenaires. En effet, les composés sémiologiques des femelles diffèrent lors de la période de reproduction (Amo et al., 2012; Jacob et al., 1979) témoignant ainsi potentiellement de leur disposition à se reproduire.

c. Choix du groupe d'étude

Ainsi, bien que les oiseaux aient été toujours considérés comme hautement dépendants de leur vision, leurs capacités olfactives ne sont pas en reste. Néanmoins, chez les oiseaux, les rapaces (Accipitriformes et Falconiformes) souffrent encore de la généralisation de leurs capacités sensorielles (une vision extraordinaire et l'absence d'odorat). Pourtant, ce taxon est largement diversifié, notamment en termes de recherche alimentaire et de degré de socialité. En effet, bien qu'ils soient principalement tous carnivores, deux grands groupes écologiques se distinguent parmi les rapaces : les prédateurs et les charognards. Les prédateurs sont majoritairement solitaires alors que les charognards privilégient généralement un mode de vie grégaire. Ces différences majeures impliquent potentiellement des capacités sensorielles différentes. Parmi ces deux groupes, il existe aussi une importante variabilité comportementale avec des espèces cherchant leur nourriture en vol à haute altitude dans des lieux relativement ouverts tandis que d'autres prospectent à faible altitude ou perchés dans des milieux forestiers. Enfin, le type de proie varie aussi pour les espèces prédatrices, avec des espèces cherchant des proies terrestres tandis que d'autres se concentrent sur des proies se déplaçant en 3 dimensions (dans le milieu aérien ou le milieu aquatique). Au vu de la généralisation de leurs capacités et de l'importante diversité comportementale, tant en terme de recherche de nourriture que de communication, il y a une réelle nécessité de définir clairement leurs capacités visuelles et olfactives et d'en explorer les limites.

III. Le cas des rapaces

a. Définition

La catégorisation de groupe d'espèces est particulièrement difficile dans un monde en mouvement, où rien n'est figé et au contraire en perpétuelle évolution. A ce titre, définir ce qu'est un « rapace » apparaît particulièrement ardu. A la lecture du Larousse (2015), un rapace serait « *un oiseau se nourrissant principalement de vertébrés, capturés vivants et saisis par ses griffes recourbées ou serres...* ». On constate bien ici que cette définition n'intègre pas toutes les espèces (les vautours n'entrent pas dans cette catégorie par exemple). D'un point de vue scientifique, il apparaît aussi difficile de catégoriser des oiseaux sous le groupe « rapace ». En effet, toutes les études phylogénétiques récentes, s'appuyant sur des analyses moléculaires, montrent que les familles et ordres présents sous cet ancien taxon « rapace » sont largement distants (cf Figure A). A ce jour, les ornithologues s'accordent sur le fait que les rapaces regroupent 3 taxons distants, *i.e.* Accipitriformes (regroupant la plupart des rapaces diurnes : aigles, buses, vautours, milans...), Falconiformes (faucons et caracaras) et Strigiformes (chouettes et hiboux). Ainsi, même si « rapace » n'est pas un groupe scientifiquement reconnu en soi (monophylétique, donc descendants d'un ancêtre commun), celui-ci permet une compréhension au sens large par la communauté ornithologique, les scientifiques, les fauconniers et le grand public. En ayant conscience de la faible valeur scientifique de celui-ci, j'ai décidé d'utiliser « rapace » afin d'alléger la lecture tout au long du manuscrit, mais aussi de permettre aux personnes étrangères à ce domaine de comprendre l'intérêt de ce modèle d'étude. Dans mon travail de thèse, je n'étudierai que les rapaces diurnes appartenant aux ordres des Accipitriformes et Falconiformes.

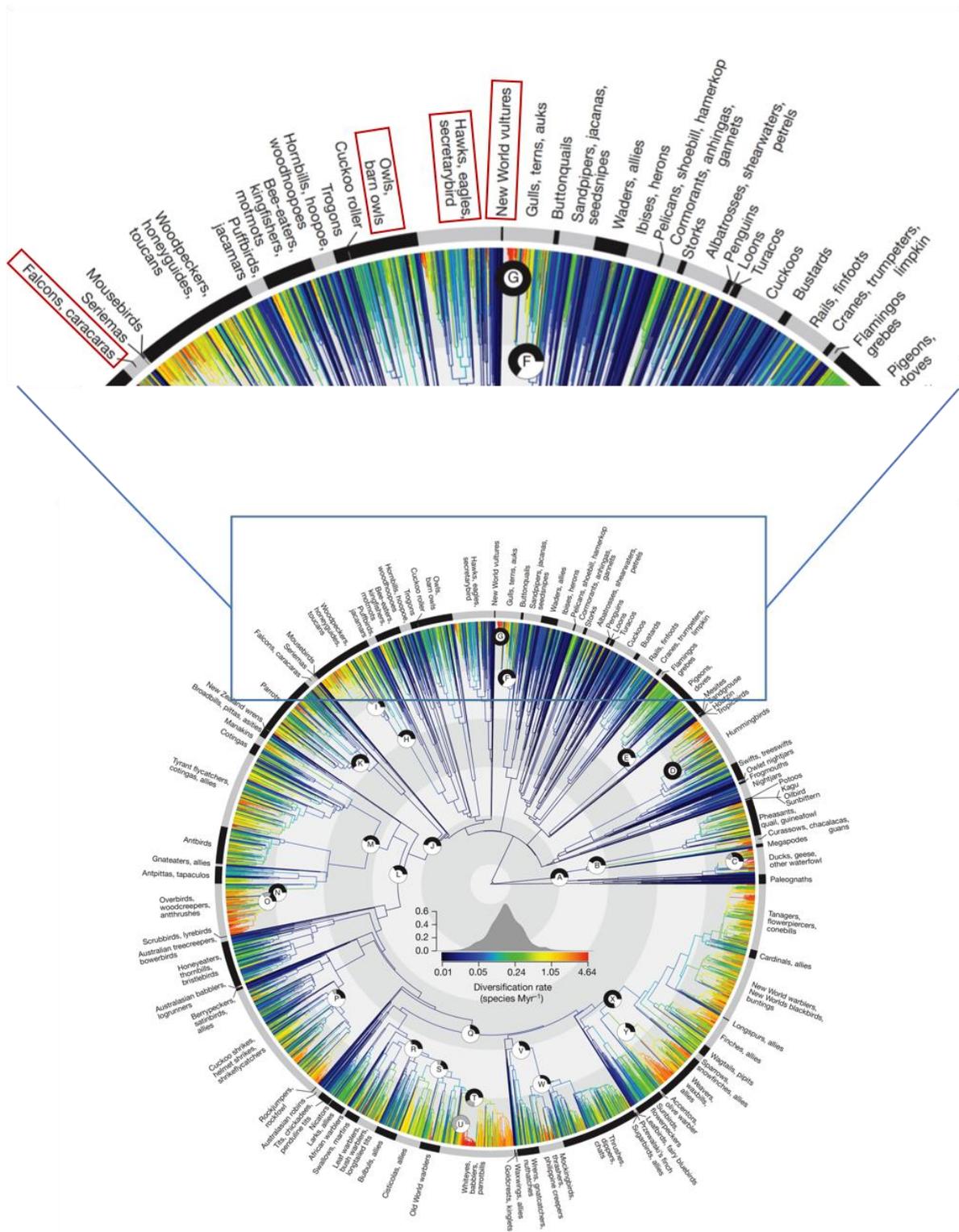


Figure A : Diversification de l'arbre phylogénétique des oiseaux. Les groupes phylogénétiques des « rapaces » sont identifiés en rouge. Adapté de (Jetz et al., 2012)

b. Les capacités sensorielles des rapaces

A l'instar des autres oiseaux, il est communément admis que les rapaces sont principalement dépendants de leur vision (Jones et al., 2007). Ainsi, l'étude des capacités visuelles des rapaces a largement dominé celle des autres sens. Néanmoins, au regard de la littérature scientifique, les capacités visuelles des rapaces restent relativement peu étudiées.

La vision

On peut souvent lire l'expression « une vue d'aigle » dans divers ouvrages, témoignant du fait que les rapaces ont une vision (acuité visuelle) extraordinaire. Chez les rapaces, la présence d'un œil de grande taille, d'une densité en photorécepteur importante et d'une fovéa profonde (cf boîte 2) auraient été les principales raisons de cette croyance (Reymond, 1985; Reymond, 1987).

Boîte 2 : Principes et discussions autour de la fovéa

La fovéa est une dépression au niveau de la rétine où les couches supérieures (*e.g.* vaisseaux sanguins qui empêchent la lumière de passer) sont absentes et où la densité en photorécepteurs est la plus importante (Birkhead, 2012; Jones et al., 2007; Tucker, 2000; Walls, 1937; Walls, 1942). Ainsi, c'est au niveau de la fovéa que les détails les plus fins seront perçus. Les formes des fovéas diffèrent suivant les espèces, avec une fovéa « concaviclivate » chez l'Homme, contrairement à une fovéa « convexiclivate » chez les rapaces (cf. Figure B).

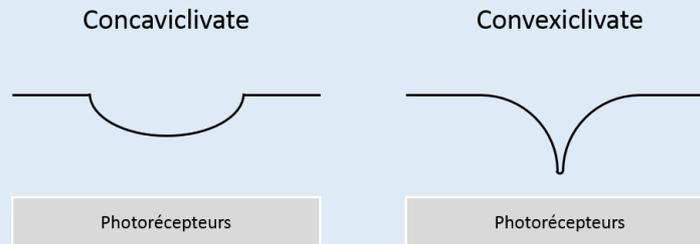


Figure B : Diagramme des fovéas dites « concaviclivate » (courbures concaves) et « convexiclivate » (courbures convexes). Adaptée de (Ross, 2004)

De plus, par effet de réfraction de l'image sur la paroi de la rétine, la structure physique de la fovéa pourrait permettre une excitation d'un nombre de photorécepteurs plus importante et ainsi accroître l'acuité visuelle (cf figure C(A)) (Walls, 1937). Cependant, la courbure de la fovéa étant différente suivant la distance à la partie centrale de la fovéa, la réfraction de l'image sera différente en tout point et causera donc une distorsion de celle-ci (cf. figure C(B)) (Pumphrey, 1948).

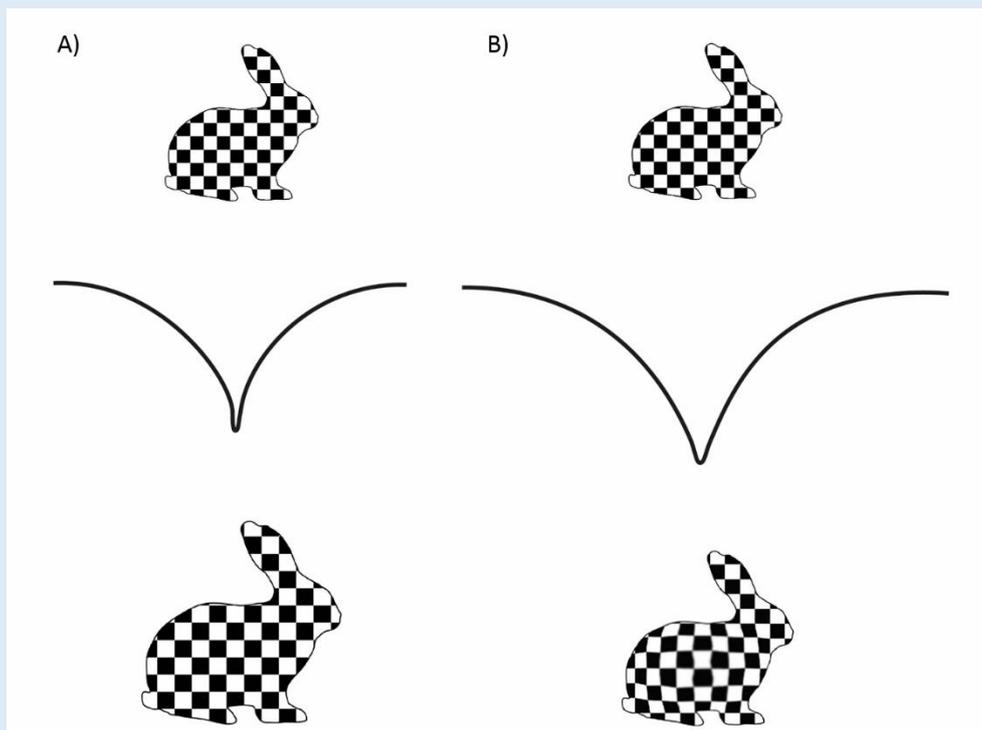


Figure C : Représentation schématique simplifiée de l'éventuel effet de magnification de la fovéa centrale des oiseaux. A – Idée proposée par (Walls, 1937; Walls, 1940) : les pentes de la fovéa de la buse variable *Buteo buteo* magnifient symétriquement par un facteur de 1,3, la partie centrale de la fovéa étant ignorée. B – Idée proposée par Pumphrey (1948) : les pentes et la partie centrale de la fovéa de l'aigle royal *Aquila chrysaetos* magnifient asymétriquement l'image par un facteur maximal de 1,2 sur les côtés de la partie centrale et une magnification plus faible au centre et sur les côtés de la fovéa. Les profils des fovéas ont été tracés et mis à l'échelle par Mindaugas Mitkus d'après Walls (1937) et Pumphrey (1948).

En résumé, la fonction de la structure physique de la fovéa (s'il y en a une) est encore méconnue. Cependant, certains auteurs suggèrent que la partie profonde de la fovéa « convexiclivate » des rapaces pourrait en effet magnifier l'image sans pour autant causer de distorsion (Snyder and Miller, 1978).

La découverte d'une deuxième fovéa chez les rapaces a aussi contribué à supposer une importance capitale de la vision. En effet, il est communément admis que tous les rapaces possèdent une fovéa centrale et profonde permettant probablement la détection et la fixation d'objets distants et une fovéa temporale permettant vraisemblablement la fixation de la proie au moment de la capture (Tucker, 2000). S'il est vrai que certains possèdent l'acuité visuelle la plus importante jamais estimée dans le règne animal (Fischer, 1968; Reymond, 1985; Reymond, 1987) avec une valeur de 142 cycles par degré pour l'aigle audacieux *Aquila audax* (Reymond, 1985), d'autres sembleraient avoir une acuité visuelle inférieure à l'Homme (60-70 cycles par degré), ce qui est notamment le cas du faucon crécerelle d'Amérique *Falco sparverius* (environ 40 cycles par degré) ou de la Buse à queue rousse *Buteo jamaïcensis* (16 cycles par degré) (Gaffney and Hodos, 2003; Hirsch, 1982; Mclsaac, 2001). De plus, certains rapaces (pour la plupart des charognards) ne possèdent pas de fovéa temporale (Inzunza et al., 1991; Ruggeri et al., 2010). Les rapaces diffèrent donc en termes d'acuité visuelle mais aussi de structure anatomique de la fovéa. Cependant, il existe relativement peu d'études dédiées à la mesure de l'acuité visuelle chez les rapaces, qui plus est de manière comportementale (cf Table 1). On observe par ailleurs que l'acuité visuelle estimée varie nettement en fonction des études pour une même espèce (cas du crécerelle d'Amérique). Alors qu'« *on ne voit pas avec notre œil, mais avec notre cerveau* » (Birkhead, 2012), il est nécessaire d'augmenter les études comportementales afin d'estimer rigoureusement l'acuité visuelle utilisée des rapaces. Enfin, seulement deux études se sont intéressées aux variations des fovéas chez plusieurs espèces de rapaces (Fite and Rosenfield-Wessels, 1975; Inzunza et al., 1991) sans conclusions évidentes sur la relation entre la structure de celles-ci et l'écologie des espèces.

Table 1: Résumé des connaissances sur l'acuité visuelle des accipitriformes et falconiformes.

Ordre	Famille	Espèce	Nom latin	Nombre d'individus testés	Acuité (c/deg)	Références
Accipitriformes	Cathartidae	Urubu à tête rouge	<i>Cathartes aura</i>	3	15.4 ^b	(Lisney et al., 2013)
		Urubu noir	<i>Coragyps atratus</i>	3	15.8 ^b	(Lisney et al., 2013)
	Accipitridae	Buse à queue rousse	<i>Buteo jamaicensis</i>	1	16.8 ^a	(Mclsaac, 2001)
		Vautour africain	<i>Gyps africanus</i>	10	57.5 ^c	(Spiegel et al., 2013)
		Vautour oricou	<i>Torgos tracheliotus</i>	6	88.9 ^c	(Spiegel et al., 2013)
		Vautour fauve	<i>Gyps fulvus</i>	1	104 ^a	(Fischer, 1968)
		Percnoptère d'Egypte	<i>Neophron percnopterus</i>	2	108 - 135 ^a	(Fischer, 1968)
		Serpentaire du Congo	<i>Dryotriorchis spectabilis</i>	1	120 ^c	(Shlaer, 1972)
		Vautour indien	<i>Gyps indicus</i>	1	135 ^a	(Fischer, 1968)
		Aigle audacieux	<i>Aquila audax</i>	1	132 - 142 ^a	(Reymond, 1985)
Falconiformes	Falconidae	Crécerelle Américain	<i>Falco sparverius</i>	3	15.9 - 40.5 ^a	(Mclsaac, 2001)
		Crécerelle Américain	<i>Falco sparverius</i>	1	40 ^a	(Hirsch, 1982)
		Crécerelle Américain	<i>Falco sparverius</i>	1	160 ^a	(Fox et al., 1976)
		Crécerelle Américain	<i>Falco sparverius</i>	9	39.7 - 71.4 ^d	(Gaffney and Hodos, 2003)
		Faucon bérigora	<i>Falco berigora</i>	1	73 ^a	(Reymond, 1987)

^a Estimé par expérience comportementale à choix double

^b Estimé par densité de cellules rétinienne

^c Estimé par mesures optiques

^d Estimé par électrorétinogramme

Outre l'acuité visuelle, le champ visuel des oiseaux est unique en son genre, avec une couverture globale importante (Martin, 2007). Trois types de champs visuels ont été identifiés chez les oiseaux (Figure D) :

- 1) Type 1 : La projection du bec est placée centralement (ou quasiment) au sein de la région binoculaire qui a un recouvrement de 20-30°.
- 2) Type 2 : Recouvrement binoculaire inférieur à 10° et dont la projection du bec se trouve à la limite ou en dehors de la région binoculaire.
- 3) Type 3 : Recouvrement binoculaire supérieur à 50°. On le retrouve principalement chez les chouettes et hiboux.

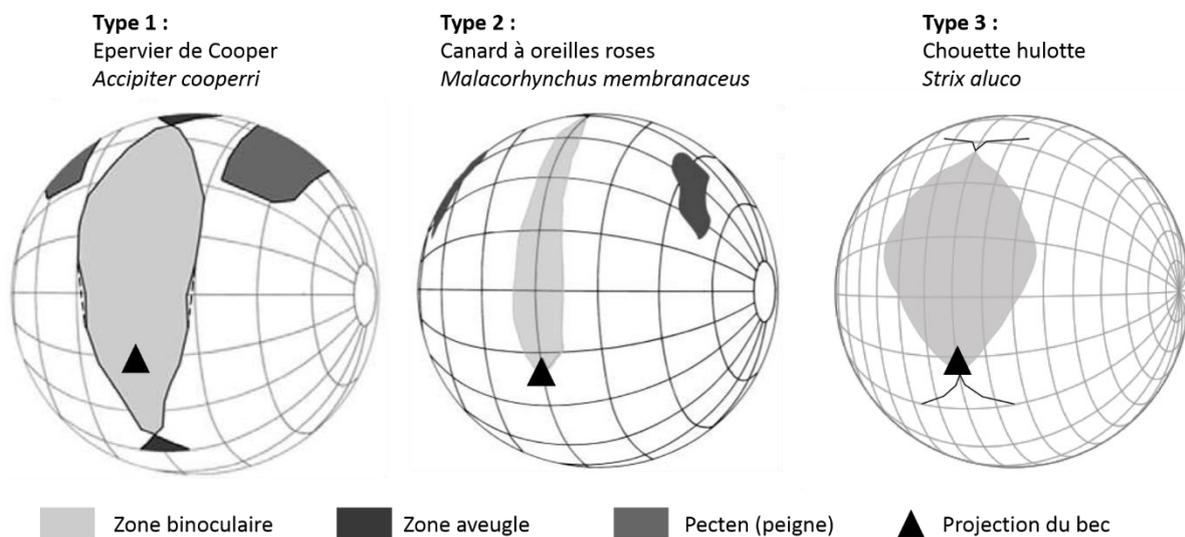


Figure D : Représentation schématique d'exemples de champs visuels correspondant aux trois types décrits par Martin (2007). Figure adaptée de O'Rourke et al. (2010), Martin et al. (2007) et Martin (1984). L'estimation de la zone aveugle n'a pas été faite chez la chouette hulotte et ne peut donc pas être représentée.

Il existe donc bien des champs visuels distincts chez les oiseaux avec néanmoins des exceptions. Par exemple, le corbeau calédonien *Corvus moneduloides* possède une zone de recouvrement binoculaire de 61.5° (permettant certainement l'utilisation d'objets lors de la recherche de nourriture) (Troscianko et al., 2012) et appartient pourtant au type 1.

Les Accipitriformes et Falconiformes font tous partie du type I. Cependant, seulement trois études ont estimé le champ visuel de rapaces diurnes sur 6 espèces différentes : le circaète Jean-Le-Blanc *Circaetus gallicus* (Martin and Katzir, 1999), l'épervier de Cooper *Accipiter cooperii*, la buse à queue rousse *Buteo jamaicensis*, le faucon crécerelle Américain

Falco sparverius (O'Rourke et al., 2010), le vautour fauve *Gyps fulvus* et le vautour à dos blanc *Gyps africanus* (Martin et al., 2012). Il semblerait que les limites d'un champ visuel soient hautement liées aux techniques de recherches alimentaires (Martin, 2014). Dans ce contexte, augmenter nos connaissances sur les champs visuels des rapaces paraît important tant l'écologie de ces oiseaux diffère d'une espèce à l'autre (Prédateurs vs. Charognards ; Grégaires vs. Solitaires) (Del Hoyo and Elliot, 1994).

L'olfaction

Les rapaces ont toujours été considérés comme anosmiques par les ornithologues à l'exception des deux espèces de Cathartidés du genre *Cathartes* (urubus, communément appelés les vautours du Nouveau Monde) présentées ci-dessus.

Néanmoins, de récentes études laissent à suggérer que les rapaces pourraient ne pas être dépourvus d'un sens olfactif. Tout d'abord, le ratio entre le diamètre maximum du bulbe olfactif et de l'hémisphère cérébral est relativement important (17.9 %) (Zelenitsky et al., 2011), tout du moins plus important que chez les passériformes (8.8-12.1 %) qui possèdent pour certains un sens olfactif bien fonctionnel. De plus, il resterait des gènes fonctionnels (non pseudogénéisés) chez le faucon pèlerin *Falco peregrinus*, le faucon sacre *Falco cherrug* (Zhan et al., 2013) ou la bondrée orientale *Pernis orientalis* (Yang et al., 2015). Par ailleurs, des anecdotes de terrain au Népal suggèrent que des vautours pourraient avoir détecté une carcasse avec leur sens olfactif. En effet, après avoir enterré cette carcasse à plus de 30 cm sous la surface du sol, certains vautours *Gyps sp* sont venus la déterrer (Gilbert and Chansocheat, 2006). Comment ont-ils pu savoir qu'une carcasse se trouvait là si ce n'est par l'utilisation de l'odorat ? A la suite de ces suggestions, deux récentes études ont tenté de démontrer l'existence d'un sens olfactif chez certaines espèces de rapaces, sans conclusions certaines. Tout d'abord, il a été observé qu'après l'utilisation d'un spray contenant les sécrétions artificiellement produites de juvéniles de coucou geai *Clamator glandarius* sur la nourriture habituelle de faucons captifs, ceux-ci rejetaient systématiquement cette nourriture (Röder et al., 2014). Toutefois, en pulvérisant la sécrétion directement sur la nourriture, il a été impossible pour les auteurs de conclure si le

type de répulsion était d'ordre olfactif ou gustatif. Par la suite, d'autres auteurs ont voulu savoir si la bondrée orientale *Pernis orientalis* pouvait détecter le pollen d'abeilles (sa proie principale) par son sens olfactif (Yang et al., 2015). D'après les auteurs, cette espèce serait capable d'utiliser son odorat pour identifier le pollen, cependant, leur dispositif expérimental ne permettait pas de contrôler pour un éventuel impact d'un stimulus visuel supplémentaire.

Au regard de la littérature, il est donc nécessaire d'effectuer des expériences comportementales dans des conditions contrôlées afin de confirmer ou infirmer l'existence d'un sens olfactif fonctionnel chez les rapaces.

IV. Explorer les capacités visuelles et olfactives des rapaces : « Vox populi »

Les discussions articulées autour de cette introduction mettent en exergue un manque de connaissances sur les capacités visuelles et olfactives des rapaces, nécessitant un approfondissement de celles-ci et de les redéfinir en partie. Particulièrement, les différents travaux qui seront présentés s'articuleront autour de deux questions associées aux croyances profondément ancrées, à savoir :

- 1) Les rapaces possèdent-ils tous une vision extraordinaire, et si non, quels sont les déterminants écologiques associés aux capacités visuelles ?
- 2) L'olfaction est-elle un sens oublié chez les rapaces ?

Cette thèse s'inscrit donc dans un cadre théorique permettant l'accroissement des connaissances fondamentales. « *La seule vraie science est la connaissance des faits* » Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788). Cette citation est extrême, mais montre que l'accroissement des connaissances se justifie à lui-même. Il est essentiel de continuer à accroître nos connaissances dans un monde où la prévalence pour les études appliquées règne (nécessaires en tous points et d'importance égale aux études théoriques). Néanmoins, paraphrasant Thomas Fuller (1608-1661) « *la connaissance théorique est un trésor dont la pratique est la clé* », ces deux disciplines sont intimement liées. Ainsi, suite à la présentation

de mes travaux et vu la menace qui pèse sur les rapaces (Cuthbert et al., 2014), je laisse la clé aux personnes intéressées d'utiliser ces connaissances dans un but de conservation.

STRUCTURE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT

Cette thèse explore les capacités sensorielles des Accipitriformes et Falconiformes lors de la recherche alimentaire et de la communication. J'ai travaillé sur un nombre relativement important d'espèces qui présentaient une grande variété de taille corporelle (150 g – 10 kg) et de caractéristiques écologiques (prédateurs de proies terrestres, aériennes ou aquatiques/ charognards) (cf Table 2). Le projet de recherche a été construit en deux parties majeures : l'étude de la vision et l'étude de l'olfaction chez ces rapaces. Chacune de ces parties étant elle-même divisée en sous-chapitres répondant ainsi à des questions spécifiques sur les capacités visuelles et olfactives des rapaces.

Table 2 : Liste des espèces utilisées au cours du projet de thèse

Ordre	Famille	Espèce	Nom latin
Accipitriformes	Cathartidae	Urubu à tête rouge	<i>Cathartes aura</i>
		Condor des Andes	<i>Vultur gryphus</i>
	Accipitridae	Buse de Harris	<i>Parabuteo unicinctus</i>
		Buse aguïa	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>
		Pygargue à tête blanche	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>
		Milan noir	<i>Milvus migrans</i>
		Aigle royal	<i>Aquila chrysaetos</i>
		Aigle impérial	<i>Aquila heliaca</i>
		Aigle des steppes	<i>Aquila nipalensis</i>
		Bateleur des savanes	<i>Terathopius ecaudatus</i>
		Vautour fauve	<i>Gyps fulvus</i>
		Vautour à capuchon	<i>Necrosyrtes monachus</i>
		Circaète Jean-le-Blanc	<i>Circaetus gallicus</i>
		Percnoptère d'Egypte	<i>Neophron percnopterus</i>
		Vautour palmiste	<i>Gypohierax angolensis</i>
		Falconiformes	Falconidae
Caracara chimango	<i>Phalcoboenus chimango</i>		
Faucon sacre	<i>Falco cherrug</i>		
Faucon lanier	<i>Falco biarmicus</i>		

La première partie, dédiée aux capacités visuelles des rapaces, est divisée en 3 chapitres permettant d'explorer différents aspects de la vision chez les rapaces.

Le chapitre 1 traite de l'estimation en condition expérimentale de l'acuité visuelle chez les rapaces. Les résultats seront analysés en fonction de l'écologie des espèces et de leurs autres caractéristiques visuelles (les fovéas et le champ visuel). Ces résultats poseront donc des questions sur les caractéristiques des fovéas et des champs visuels nécessitant un approfondissement de leurs études.

Le chapitre 2 traite des différences anatomiques au niveau de la fovéa et de l'œil entre espèces provenant de groupes écologiques différents. Les résultats présentés compareront des prédateurs et des charognards afin de mettre en évidence un éventuel lien entre la structure anatomique et la technique de recherche alimentaires des espèces.

Le chapitre 3 traite du champ visuel et de ses limites. Dans un contexte de recherche alimentaire et de communication intra- et interspécifiques, les résultats seront discutés en lien avec la technique de chasse des espèces (prédateurs vs. charognards) et l'utilisation de signaux et indices d'individus proches pour trouver cette nourriture.

La deuxième partie se concentrera sur les capacités olfactives des rapaces dans un contexte de recherche alimentaire (chapitre 4) et de communication (chapitre 5).

Le chapitre 4 traite des capacités olfactives de deux espèces, le vautour urubu à tête rouge *Cathartes aura* et le caracara huppé *Caracara plancus*. Ces capacités olfactives seront aussi testées en association avec un stimulus visuel, et l'importance relative de ces sens sera discutée.

Le chapitre 5 traite de la signature olfactive des individus de milan noir *Milvus migrans*. Les composés sémiochimiques seront étudiés en fonction de divers critères biologiques et seront discutés dans une éventuelle utilisation lors de la communication interindividuelle.

Enfin, un résumé des résultats obtenus suivi d'une restitution et d'une discussion des implications potentielles dans un contexte écologique général sera proposé.

SITES D'ETUDES

Les individus utilisés pour étudier les capacités visuelles et olfactives provenaient tous de captivité. Plusieurs raisons m'ont poussé à travailler avec des individus captifs :

- 1) Les individus étant utilisés quotidiennement en spectacles, ils sont donc conditionnés afin de répondre aux tâches demandées par les fauconniers. Il est donc plus facile et rapide d'effectuer des expériences comportementales soumises à un conditionnement.
- 2) Les voleries possèdent un nombre relativement important de répliques par espèce.
- 3) Il existe au sein des voleries une diversité phylogénétique et écologique importante permettant de faire des études comparatives poussées.
- 4) La connaissance de la « personnalité » de chaque individu par les fauconniers m'a permis de sélectionner des individus ayant des prédispositions adéquates pour les diverses expériences, ne m'attardant pas ainsi sur certains individus « difficiles » (*e.g.* peureux, distraits ou encore agressifs).

J'ai donc ainsi travaillé avec 4 voleries en France (cf Figure E), présentant chacune leurs caractéristiques.

L'Académie de Fauconnerie du Puy du Fou. Cette volerie est l'une des plus grandes de France et d'Europe. Avec plus de 470 oiseaux provenant de 80 espèces, j'ai pu donc sélectionner un grand nombre d'espèces en accord avec les fauconniers.

Les Ailes de l'Urga. Je suis actuellement fauconnier au sein de cette troupe itinérante depuis 2004. J'y connais donc la totalité des oiseaux et leur personnalité. Les oiseaux présents dans cette volerie présentent la qualité d'être habitués à tout nouvel objet car ils volent chaque jour dans de nouvelles conditions. A l'instar des buses de Harris en grand nombre au sein de celle-ci, les oiseaux y sont facilement utilisables.

Le Rocher des Aigles de Rocamadour. Cette volerie est l'une des plus anciennes de France, avec la présence d'un grand nombre d'individus d'espèces uniques. Les conditions de vol y sont aussi proches des conditions naturelles.

Le Zoo d'Amnéville. Relativement récente, cette volerie présente aussi un grand nombre d'espèces avec beaucoup d'individus de la même espèce. Les analyses menées en ce lieu ont été complémentaires de celles réalisées au Puy du Fou.

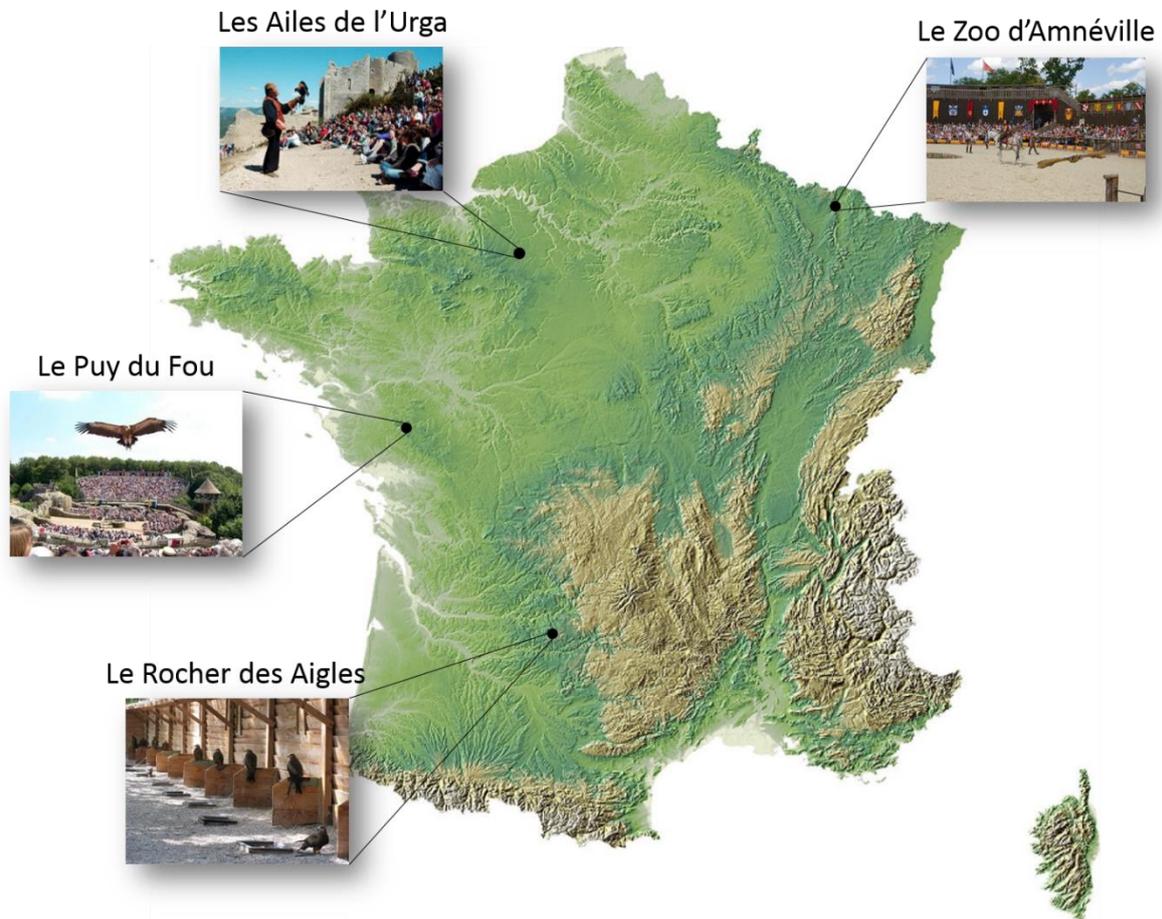
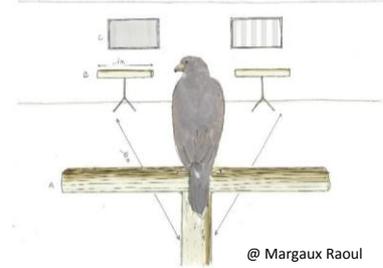


Figure E : Cartographie des voleries présentant les individus utilisés au cours du projet de thèse

CHAPITRE 1



ACUITE VISUELLE CHEZ LES RAPACES

Ce chapitre traite de deux études menant à comprendre l'acuité visuelle de 3 espèces de rapaces aux mœurs écologiques différentes. Au regard de la littérature, les espèces de rapaces étudiées présentaient une caractéristique commune : elles cherchent toutes leur nourriture en vol à une altitude relativement haute. Il y a donc une nécessité d'étudier des espèces se nourrissant à faible altitude. Enfin, très peu d'études ont comparé différents aspects de la vision sur des espèces écologiquement différentes. Ce premier chapitre est donc divisé en 2 sections contenant : (i) l'estimation de l'acuité visuelle d'une espèce de Falconiforme se nourrissant au sol, le caracara chimango *Phalco boenus chimango* (anciennement *Milvago chimango*) (Section 1.1) ; (ii) l'estimation des capacités visuelles (acuité et champ visuels) d'une espèce prédatrice, la buse de Harris *Parabuteo unicinctus* et d'une espèce aux mœurs principalement charognards, le milan noir *Milvus migrans* (Section 1.2).



Figure F : Estimation de l'acuité visuelle par conditionnement opérant, cas du caracara chimango

SECTION 1.1 : L'ACUITE VISUELLE DE CARACARA CHIMANGO

Résumé français de l'étude

Les rapaces sont toujours considérés comme ayant une acuité visuelle extraordinaire. Néanmoins, la diversité comportementale importante au sein de ce taxon nécessite que les espèces n'aient donc pas toutes les mêmes demandes visuelles. Par exemple, le caracara chimango *Phalco boenus chimango* est une espèce se nourrissant principalement au sol. Cette espèce recherche donc sa nourriture à plus faible distance qu'un aigle, e.g. l'aigle audacieux, qui lui a une demande visuelle plus importante en termes d'acuité. J'ai donc estimé par conditionnement opérant l'acuité visuelle du caracara chimango. Deux écrans ont été présentés à chaque individu (au nombre de 3) présentant simultanément pour l'un un fond gris uniforme et l'autre une alternance de barres verticales épaisses noires et blanches. Partant d'une perche de départ se trouvant à 10 mètres des écrans, si l'individu se déplaçait vers la perche située devant l'écran gris, il recevait une « récompense » (patte de poussin de poulet) grâce à une boîte ouverte à distance. S'il volait en direction de l'autre stimulus, aucune récompense n'était donnée. Les écrans présentaient de manière quasi-aléatoire les différents stimuli (au maximum 3 fois le même stimulus d'un même côté afin d'éviter une éventuelle latéralisation). Après avoir conditionné chaque individu à associer la récompense au stimulus gris (plus de 80 % de réponses correctes sur deux sessions de 30 essais chacune), j'ai présenté des barres de tailles différentes à chaque essai en observant le nombre de réponses correctes (choix du stimulus gris) pour chaque taille de barres. J'ai donc pu estimer le nombre de cycles (une barre noire et une barre blanche) que chaque individu était capable de détecter dans un degré d'angle lorsqu'il se trouvait sur la perche de départ. L'acuité visuelle des caracaras chimango estimée est de 15,07, 30,65 et 39,83 cycles par degré (c/deg). Un individu semble avoir une acuité visuelle particulièrement faible. Cet individu a été très long à conditionner (plus de 22 jours contrairement aux 10 et 12 jours pour les autres) et faisait beaucoup plus d'erreurs que les autres. Il est donc possible que l'acuité visuelle de celui-ci ait été sous-estimée. En ce qui concerne les deux autres individus, l'acuité visuelle semble réaliste puisqu'elle coïncide avec l'estimation faite par la mesure optique de la cornée (32.55 ± 0.92 cycles par degré). Le caracara présente donc une acuité visuelle plus importante que la plupart des oiseaux étudiés, mais aussi la plus faible observée

au sein du taxon des rapaces. Il semblerait donc que sa technique de recherche de nourriture soit directement liée à ses capacités visuelles nécessitant une demande inférieure par rapport à d'autres espèces recherchant leur nourriture en vol.

Présentation de l'article (en anglais)

Title	Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (<i>Milvago chimango</i>)
Authors	Potier S., Bonadonna F., Kelber A. & Duriez O.
Journal	Physiology & Behavior
Date of publication	25 th of January 2016 (online)



Brief communication

Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (*Milvago chimango*)



Simon Potier^{a,*}, Francesco Bonadonna^a, Almut Kelber^b, Olivier Duriez^a

^a CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

^b Department of Biology, Lund University, Sölvegatan 35, S-22362 Lund, Sweden

HIGHLIGHTS

- We estimated the visual acuity of the chimango caracara using operant conditioning experiments
- Chimango caracara visual acuity ranges from 15.08 to 39.83 c/deg
- Chimango caracaras have the lowest visual acuity estimated in any raptor to date
- Their relatively lower visual acuity may reflect their foraging on the ground

ARTICLE INFO

Article history:

Received 14 September 2015

Received in revised form 18 January 2016

Accepted 23 January 2016

Available online 25 January 2016

Keywords:

Chimango caracara
Opportunistic raptor
Visual acuity
Operant conditioning

ABSTRACT

Raptors are always considered to have an extraordinary resolving power of their eyes (high visual acuity). Nevertheless, raptors differ in their diet and foraging tactics, which could lead to large differences in visual acuity. The visual acuity of an opportunist bird of prey, the Chimango caracara (*Milvago chimango*) was estimated by operant conditioning. Three birds were trained to discriminate two stimuli, a positive grey uniform pattern and a negative grating pattern stimulus. The visual acuity range from 15.08 to 39.83 cycles/degrees. When compared to other birds, they have a higher visual acuity than non-raptorial birds, but they have the lowest visual acuity found in bird of prey so far. We discuss this result in the context of the ecology of the bird, with special focus on its foraging tactic.

© 2016 Elsevier Inc. All rights reserved.

1. Introduction

Among vertebrates, birds are certainly the most dependent on vision [1] although some groups, like procellariiforms and vultures may use olfaction more than previously recognized [2, 3]. Visual acuity is one of the most frequent parameters that has been studied in bird vision and many studies assessed visual acuity using operant conditioning experiments in various species ranging from passerines [4, 5] to raptors [6–8]. The eyes of diurnal raptors are often considered to afford elevated spatial resolving power, yet only few species have been extensively studied: the wedge-tailed eagle (*Aquila audax*), the brown falcon (*Falco berigora*), the American kestrel (*Falco sparverius*) and some vulture species [6, 7, 9–11]. Although visual acuity in the wedge-tailed eagle is the highest estimated in vertebrate to date, we cannot generalize these findings to all raptors. Raptors differ highly in their ecology: some are exclusive predators, others are scavengers or opportunists [12]. Because diet and foraging represent important factors that influence spatial resolving

power in a given species (e.g. active predators have higher visual acuity than herbivores among mammals) [13], raptors with different diets may thus have different resolving power.

Here, we estimated the visual acuity of an opportunistic species, the chimango caracara *Milvago chimango* (order falconiformes). In contrast to eagles, falcons and vultures that search for food in flight, chimango caracaras are opportunists in their feeding behavior and mainly forage on the ground [12]. This would suggest that they might have high visual acuity to search for small moving prey, but probably lower than predatory birds such as eagles or falcons that search for prey from a perch or in flight.

2. Methods

2.1. Animals

The three captive born chimango caracaras used in this study were living in individual aviaries (dimensions 4 × 4 × 3 m high) at the falconry park “le Rocher des Aigles”, France (44°48′4″N, 1°36′55″E). Birds were weighed every day and were maintained at approximately

* Corresponding author.

E-mail address: simon.POTIER@cefe.cnrs.fr (S. Potier).

90% of their free feeding weights during the experiment (see Table 1). Because these birds are usually used in a flight show (except during the experiment), all had previous experience of operant conditioning.

2.2. Experimental aviary and experimental device

The trial aviary (8 × 20 m in area and 6 m high) was located outdoors and covered with a net. A starting perch was placed at 10 m distance from two wooden boxes (6 m from each other), in which two monitors (Samsung S22C300H) were placed to present the visual stimuli (created on R.3.1.2 (R Development Core Team 2014) and presented on PowerPoint 2010). Monitor sizes were 510 × 398 mm that correspond to 2.92 × 2.28° of visual angle for the birds at 10 m. The two boxes were 70 cm wide, 80 cm high and 120 cm long and painted in black to create a “dark room”, in order to avoid any effect of direct sunlight on the screens. The luminance in the two boxes while screens were turned off was measured for each test phase and was not different between the two boxes (Left box: 115.63 ± 8.57 Lux; right box: 109.08 ± 10.59 Lux, *t*-test, *t* = 0.48, *df* = 44.07, *p* = 0.63). A feeding box with ten compartments and a perch was placed below each box with the screens. Each compartment contained a piece of chicken meat as a reward. To avoid any effect of possible olfactory cues, each compartment was perforated. When a bird made a correct choice, the observer (S.P.) opened a compartment from a distance using electric motor with a switch.

2.3. Assessment of visual acuity

Before each experiment, we ensured that the cage was oriented in such way that birds never had to fly against the sun. The birds were trained to fly towards one of the screens and to choose between a negative stimulus (composed of black and white stripes) and a positive stimulus (uniform grey). The grey stimulus was either slightly darker (10%) or slightly brighter (10%) than the pattern to make sure the birds could not use brightness as a cue. The birds indicated a choice by flying to one of the two perches below the monitors. The determination of visual acuity involved two phases.

Phase 1 (training): the birds had to learn to fly from the starting perch to the uniform stimulus while the other monitor presented a coarse grating (1.71 cycles per degree, abbreviated c/deg). During the first two days, the feeding boxes were presented to the birds to ensure that they could see into the compartments. This step was necessary to train the birds to fly to the perch. Later, the food was hidden. During the training phase, the monitors were switched off after 5 s if the bird made an incorrect choice, and after the bird had finished eating if the birds made a correct choice. Two sessions of 30 trials were conducted every day. For each trial, if the bird made a correct choice, one compartment was opened and the bird received a reward (3 g of chicken meat). For a session of 30 trials, gratings and uniform greys were presented 15 times, on each side, while the side of the stimulus was changed in quasi-random order. To prevent side preferences, the positive stimulus was presented on the same side for a maximum of three consecutive trials [6].

Phase 2 (Test): when the bird made more than 80% of correct choice during 3 consecutive training sessions, the test phase could begin. Two sessions were conducted per day. Before each test session, we presented 5 coarse gratings to ensure that the birds were still conditioned to the grey pattern. We conducted 5 sessions of 30 trials and 3 sessions of 28

trials, with 9 different gratings (1.71, 9.59, 17.98, 20.55, 23.97, 28.77, 41.10, 47.95 and 143.84 cycles per degree) that were presented randomly across trials and sessions. Each grating was presented 26 times. When the birds were about to leave the starting perch, the monitors were switched off to ensure that they could not alter their decision on the way. The observer (S.P.) was hiding in a cabin to avoid any bias to the choice of the bird but he was not blind of the experiment in order to open a box compartment with a reward if the birds made a correct choice.

2.4. Eye size

Corneal diameters were measured with ImageJ 1.49 from close-up photographs of the three individuals, according to [14]. The mean corneal diameter (CD, in mm) for each species was translated to axial length (AL), using the formula [15] for diurnal animals:

$$AL = CD/10^{-0.22} \quad (1)$$

We then calculated the visual acuity (VA) using the allometric function [16]

$$VA = 10^{(1.42 \times \log_{10}(AL) - 0.11)} \quad (2)$$

We compared the visual acuity obtained by the allometric function with the visual acuity obtained by operant conditioning experiment.

2.5. Data analysis

Analyses of behavioral data were performed with R.3.1.2 (R Development Core Team 2014) using psyphy [17] and ggplot2 [18] packages. To determine the threshold of visual acuity (72.5% correct choices, binomial test, *n* = 26, *p* < 0.05), we fitted a psychometric function for each individual using a generalized linear model (GLM).

3. Results

The visual acuity of three chimango caracaras assessed by operant conditioning ranged from 15.08 to 39.83 c/deg (Fig. 1, Table 1). Individuals differed in their ability to learn the task. Especially, the individual (Flow) showing the lowest value of visual acuity needed twice as much time to be conditioned to the grey pattern than as the two others birds (Table 1).

Mean corneal diameter was 8.37 ± 0.17 mm. Visual acuity obtained by the allometric function was 32.55 ± 0.92 c/deg (Table 1).

4. Discussion

Using operant conditioning tests, we estimated the visual acuity in chimango caracaras ranging from 15.08 to 39.83 c/deg. The three individuals tested differed in their visual acuity, particularly one individual showed an extremely low visual acuity compared to the two other birds. This individual took more time to be conditioned and made more errors than the others in the test phase (see Fig. 1 and Table 1). We may have underestimated the visual acuity of this individual because of motivation problems, or this bird may also have a vision defect. Nevertheless, this bird did not behave differently in other situations

Table 1
Information on birds used in the experiment.

Bird	Age (year)	Corneal diameter (mm)	Free feeding weight (g)	Weight in experiment (g)	Weight lost (%)	Number of training session before conditioned	Visual acuity operant conditioning (c/deg)	Visual acuity allometric function (c/deg)
Richard	4	8.2	320	275	14.06	10	39.83	31.62
Kougounia	2	8.2	290	280	3.45	12	30.65	31.62
Flow	2	8.7	285	270	5.26	22	15.07	34.40

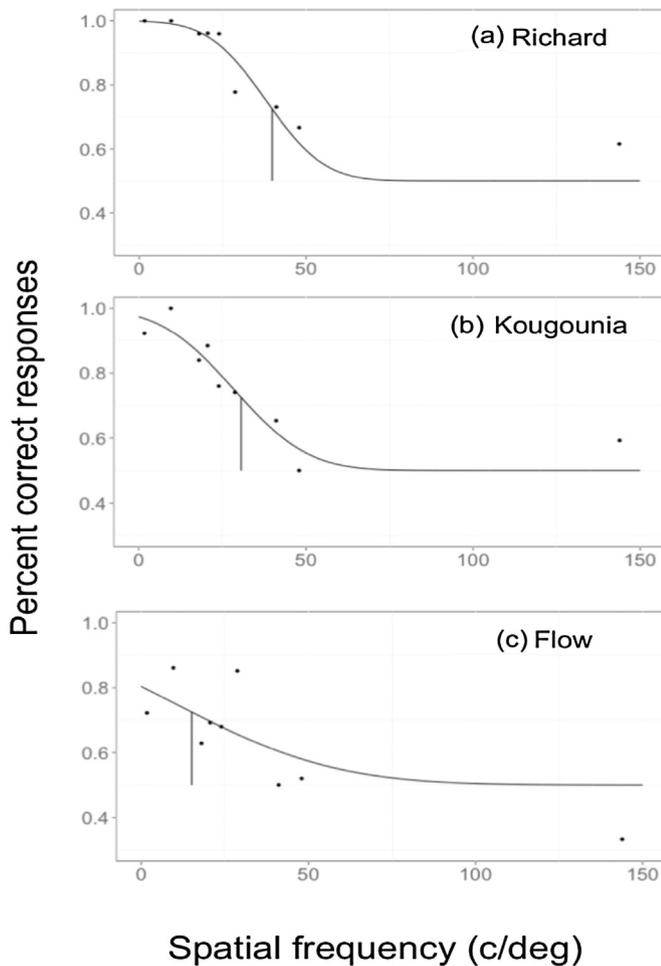


Fig. 1. Psychometric function showing the estimated visual acuity of the three birds. Vertical black bar represents the 0.725 thresholds, defining visual acuity.

such as public demonstration (falconers' observations) and did not show any visual problems. The hypothesis of motivation problem or difficulty for learning task may be the more appropriate. For the two other birds, the visual acuity obtained from operant conditioning (30.65 and 39.83 c/deg) is consistent with allometric estimates (32.55 ± 0.92 c/deg).

We used dark boxes to avoid any sun effect on the screens. We paid attention to this point, and checking the incoming light with a luxmeter inside the boxes. Nevertheless, the light level outside the boxes could change between trials with different whether. It is known that visual acuity depend on luminance [6, 7], and we may have underestimated the visual acuity of our birds. Nevertheless, because the visual acuity estimated by operant conditioning method fit (or overestimated) the visual acuity estimated by allometric function, to our opinion, we can be confident with our method.

Birds of prey are known to have higher resolving power than other birds [1, 16, 19]. Among raptors tested so far, chimango caracara has the lowest visual acuity (lower than the American kestrel *Falco sparverius*: 40 c/deg [10]; Brown falcon *Falco berigora*: 73 c/deg [7], Wedge-tailed eagle *Aquila audax*: 143 c/deg [6] or vultures [11]). This difference could be a result of a lower density of cones in the nasal fovea for the chimango caracara compared to other raptors but also certainly maybe because of a smaller eye (except the American kestrel). Indeed, it seems that the eye size, rather than cones density, could be the main driver to determine the spatial resolution, as showed in passerines [20]. The smaller eye size in the chimango caracara is likely to set the limits of resolution without ruling out the additional possibility that a lower cone density may contribute to the lower spatial acuity. Because

all raptors species where visual acuity has been tested search for preys or carrions mainly from a perch or in flight, they may need higher visual acuity to find their food than the opportunist (in term of diet and foraging) chimango caracara which mainly scans items on the ground [12].

Nevertheless, compared to other, non-raptorial, bird species that have been tested, the chimango caracara has a relatively high visual acuity: e.g. 4 time higher than the opportunist Japanese jungle crows *Corvus macrorhynchos* (8.4 c/deg) [5]. Moreover, the visual acuity of Japanese jungle crows was estimated at near field, and it is known that distance can influence the estimated visual acuity, with higher visual acuity at short distance [21]. It is possible that the relative high visual acuity of chimango caracara compared to the Japanese jungle crow may be a result of its relatedness with falcons [22], that have high visual acuity [7, 10]. Their relatively high visual acuity might also result from the large eye size, as measured by the corneal diameter, since Kiltie [16] found a relationship between eye size and visual acuity. However the chimango caracara has a similar corneal diameter as the domestic pigeon *Columba livia* (6.86 ± 0.42 mm) [23], but more than two times higher visual acuity (3.5 c/deg) [21, 24]. Thus, eye size alone cannot explain the visual acuity difference between these two species. The high visual acuity of the chimango caracara may result from a higher cones and/or ganglion cell density than in the pigeon [19, 23] and a deep fovea that could increase the resolving power [1, 19, 25]. Indeed, all birds of prey investigated so far have a deep central fovea [19]. Unfortunately, to our knowledge, no corneal diameter of Japanese jungle crows was measured or published.

It is known that the size of the visual field differs between bird species according to their different foraging ecology [26, 27], even among raptors [28]. Our study suggests that raptors from different ecology may also differ in their visual acuity: opportunist raptors that forage mainly on the ground may have lower visual acuity than raptors searching prey at long distance. Further comparative studies are needed to explore whether visual acuity differs in raptorial birds in relation to their prey, as found in mammals [13].

Conflict of interest

The authors have no competing interests.

Acknowledgment

We thank R. Arnaud and D. Maylin for allowing experiments. We also thank E. Burgeot, F. Bouyssou, V. Lebre and J-M. Soulié for their help on the fieldwork. Thank you to D. Deguedre for the construction of the experimental devices. We thank M. Miktus for improving the english and fruitful discussions on raptor vision. S.P. was supported by a PhD fellowship from the Labex Cemb and the Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ). Especially, 13 raptors parks gave funding to AFdPZ for this study: Le Grand Parc du Puy du Fou, Le Rocher des Aigles, Les Ailes de l'Urga, Le Zoo d'Amnéville, La Volerie des Aigles, Le Donjon des Aigles, Le Bois des Aigles, Les Géants du Ciel, Le Zoo de la Bourbansais, Le Zoo de la boissière du Doré, Le Zoo de la Barben, Le Zoo du Pal, Le Parc des Oiseaux.

References

- [1] M.P. Jones, K.E. Pierce, D. Ward, Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey, *Journal of Exotic Pet Medicine*. 16 (2007) 69–87.
- [2] D.C. Houston, Scavenging efficiency of Turkey vultures in tropical forest, *Condor* 318–23 (1986).
- [3] G.A. Nevitt, R.R. Veit, P. Kareiva, Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds, *Nature* 376 (1995) 680–682.
- [4] K.O. Donner, The visual acuity of some passerine birds, *Acta zoologica Fennica*. 66 (1951) 1–40.
- [5] K. Yamamoto, I. Furuya, S. Watanabe, Near-field visual acuity in Japanese jungle crows (*Corvus macrorhynchos*), *Physiol. Behav.* 72 (2001) 283–286.
- [6] L. Reymond, Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation, *Vision Res.* 25 (1985) 1477–1491.

- [7] [L. Reymond, Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation, *Vision Res.* 27 \(1987\) 1859–1874.](#)
- [8] [L. Reymond, J. Wolfe, Behavioural determination of the contrast sensitivity function of the eagle *Aquila audax*, *Vision Res.* 21 \(1981\) 263–271.](#)
- [9] [R. Fox, S.W. Lehmkuhle, D.H. Westendorf, Falcon visual acuity, *Science* 192 \(1976\) 263–265.](#)
- [10] [J. Hirsch, Falcon visual sensitivity to grating contrast, *Nature* 300 \(1982\) 57–58.](#)
- [11] [A.B. Fischer, Laboruntersuchungen und freilandbeobachtungen zum sehvermögen und verhalten von altweltgeiern, *Zool Jahrb Syst.* 96 \(1968\) 81–132.](#)
- [12] [J. Del Hoyo, A.A. Elliot, J. Sargatal \(Eds.\), Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl, Lynx Edicions, Barcelona, 1994 1994.](#)
- [13] [C.C. Veilleux, E.C. Kirk, Visual acuity in mammals: effects of eye size and ecology, *Brain Behav. Evol.* 83 \(2014\) 43–53.](#)
- [14] [O. Spiegel, W.M. Getz, R. Nathan, Factors influencing foraging search efficiency: why do scarce lappet-faced vultures outperform ubiquitous white-backed vultures? *The American Naturalist.* 181 \(2013\) E102–E115.](#)
- [15] [M. Hall, C. Ross, Eye shape and activity pattern in birds, *J. Zool.* 271 \(2007\) 437–444.](#)
- [16] [R. Kiltie, Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds, *Functional Ecology* 14 \(2000\) 226–234.](#)
- [17] [Knoblauch, K. psyphy: functions for analyzing psychophysical data in R. R package version 0.0-5, URL <http://CRAN.R-project.org/package=psyphy>. 2007.](#)
- [18] [H. Wickham, W. Chang, ggplot2: an implementation of the grammar of graphics, *comprehensive R Archive, Network* 2014 \(2014\).](#)
- [19] [O. Inzunza, H. Bravo, R.L. Smith, M. Angel, Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: a study on predatory and carrion-eating birds, *The Anatomical Record.* 229 \(1991\) 271–277.](#)
- [20] [J.P. Coimbra, S.P. Collin, N.S. Hart, Variations in retinal photoreceptor topography and the organization of the rod-free zone reflect behavioral diversity in Australian passerines, *J. Comp. Neurol.* 523 \(2015\) 1073–1094.](#)
- [21] [S. Bloch, C. Martinoya, Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. I. Tachistoscopic visual acuity as a function of distance, *Behav. Brain Res.* 5 \(1982\) 231–244.](#)
- [22] [C.S. Griffiths, G.F. Barrowclough, J.G. Groth, L. Mertz, Phylogeny of the Falconidae \(Aves\): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data, *Mol. Phylogenet. Evol.* 32 \(2004\) 101–109.](#)
- [23] [J. Marshall, J. Mellerio, D. Palmer, A schematic eye for the pigeon, *Vision Res.* 13 \(1973\) 2449–2453.](#)
- [24] [U. Hahmann, O. Güntürkün, The visual acuity for the lateral visual field of the pigeon \(*Columba livia*\), *Vision Res.* 33 \(1993\) 1659–1664.](#)
- [25] [P. Clarke, D. Whitteridge, The projection of the retina, including the 'red area', on to the optic tectum of the pigeon, *Q. J. Exp. Physiol. Cogn. Med. Sci.* 61 \(1976\) 351–358.](#)
- [26] [G.R. Martin, Visual fields and their functions in birds, *Journal of Ornithology.* 148 \(2007\) 547–562.](#)
- [27] [G.R. Martin, What is binocular vision for? A birds' eye view, *J. Vis.* 9 \(2009\) 14.](#)
- [28] [C.T. O'Rourke, M.I. Hall, T. Pitlik, E. Fernández-Juricic, Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement, *PLoS One* 5 \(2010\), e12802.](#)

SECTION 1.2 : LES CAPACITES VISUELLES DES BUSES DE HARRIS ET DES MILANS NOIRS

Résumé français de l'étude

Les capacités visuelles diffèrent largement entre les espèces et reflètent les comportements d'accès aux ressources. Au sein même des Accipitriformes, les techniques de recherche de nourriture sont hautement différentes. Alors que certains poursuivent des proies mobiles (prédateurs), d'autres cherchent principalement des carcasses (charognards). En utilisant le même dispositif expérimental que décrit précédemment (section 1.1), j'ai donc estimé l'acuité visuelle des buses de Harris et des milans noirs. En moyenne, les buses de Harris ont une acuité visuelle légèrement supérieure aux milans noirs (37.3 ± 2.9 vs. 29.3 ± 3.4 cycles par degré). Une importante variation a été trouvée chez les buses de Harris avec une acuité visuelle allant de 27.4 à 43.7 cycles par degré. Cette variation paraît être significativement liée au nombre de mouvements de tête horizontaux effectués par l'individu avant de faire un choix entre les deux stimuli. En effet, plus un individu faisait de mouvements de tête, plus son acuité visuelle estimée est importante. J'ai donc, suite à ce résultat, décidé d'explorer la structure anatomique de l'œil avec un accent fort sur la (les) fovéa(s). En utilisant une technique non invasive généralement négligée chez les oiseaux, la Tomographie en Cohérence Optique (OCT) (décrite dans le chapitre 2), j'ai pu montrer que les buses de Harris possédaient deux fovéas (une centrale et une temporale) alors que les milans noirs n'avaient qu'une fovéa centrale. Si, comme supposé, la fovéa est un point de fixation, il apparaît alors que les buses pouvaient utiliser à leur bon vouloir leur fovéa centrale ou temporale lors du choix entre les deux stimuli. La fovéa centrale est liée à la vision monoculaire latérale tandis que la fovéa temporale est liée à la vision frontale. Les individus n'effectuant pas de mouvements de tête regardaient avec leur vision de face, et donc potentiellement, utilisaient leur fovéa temporale. Au contraire, les individus effectuant des mouvements de tête augmentaient certainement l'utilisation de leur fovéa centrale. Celle-ci, étant plus profonde et possédant un nombre de photorécepteurs plus important, permet de discerner des détails plus fins, expliquant potentiellement le lien trouvé entre le nombre de mouvements de tête et l'acuité visuelle estimée.

Enfin, j'ai aussi estimé le champ visuel de ces deux espèces. L'estimation du champ visuel s'est effectuée en immobilisant chaque individu grâce à un dispositif adapté et en estimant les limites de la perception rétinienne autour de la tête immobile de l'oiseau (la méthode a été décrite en détail dans l'article ci-dessous). Les milans noirs possèdent un champ visuel plus étendu que les buses de Harris. Ce champ visuel plus important pourrait être lié à l'utilisation d'indices provenant de congénères pour trouver leur nourriture. En effet, les milans noirs utilisent le renforcement local afin d'accéder à la ressource, et nécessitent un champ visuel plus large afin de détecter les potentiels individus ayant trouvé de la nourriture. De plus, les milans noirs chassent aussi des proies en plein vol, telles que les insectes. Ces proies se déplaçant en 3 dimensions, il semble essentiel pour les milans de posséder un champ visuel important afin de détecter et suivre leurs proies. Au contraire, les buses de Harris cherchent quasiment essentiellement des proies au sol, ne nécessitant pas un champ visuel important. Au contraire, afin de détecter au mieux leurs proies, il est essentiel pour elles de ne pas avoir une intrusion de la lumière extérieure dans l'œil. Elles possèdent ainsi une arcade sourcilière plus importante, réduisant le champ visuel au-dessus de la tête.

Ainsi, j'ai montré que des espèces ayant des stratégies d'accès à la ressource distinctes possédaient des capacités visuelles différentes. Afin de confirmer cette hypothèse à une large échelle, concernant les fovéas et les champs visuels, il a donc été nécessaire de faire des études comparatives, ce qui sera l'objet des **chapitres 2 et 3**.

Présentation de l'article (en anglais)

Title	Visual abilities in two raptors with different ecology
Authors	Potier S., Bonadonna F., Kelber A., Martin G. R., Isard P-F., Dulaurent T & Duriez O.
Journal	Journal of Experimental Biology
Date of publication	Online 31 August

RESEARCH ARTICLE

Visual abilities in two raptors with different ecology

Simon Potier^{1,*}, Francesco Bonadonna¹, Almut Kelber², Graham R. Martin³, Pierre-François Isard⁴, Thomas Dulaurent⁴ and Olivier Duriez¹

ABSTRACT

Differences in visual capabilities are known to reflect differences in foraging behaviour even among closely related species. Among birds, the foraging of diurnal raptors is assumed to be guided mainly by vision but their foraging tactics include both scavenging upon immobile prey and the aerial pursuit of highly mobile prey. We studied how visual capabilities differ between two diurnal raptor species of similar size: Harris's hawks, *Parabuteo unicinctus*, which take mobile prey, and black kites, *Milvus migrans*, which are primarily carrion eaters. We measured visual acuity, foveal characteristics and visual fields in both species. Visual acuity was determined using a behavioural training technique; foveal characteristics were determined using ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography (OCT); and visual field parameters were determined using an ophthalmoscopic reflex technique. We found that these two raptors differ in their visual capacities. Harris's hawks have a visual acuity slightly higher than that of black kites. Among the five Harris's hawks tested, individuals with higher estimated visual acuity made more horizontal head movements before making a decision. This may reflect an increase in the use of monocular vision. Harris's hawks have two foveas (one central and one temporal), while black kites have only one central fovea and a temporal area. Black kites have a wider visual field than Harris's hawks. This may facilitate the detection of conspecifics when they are scavenging. These differences in the visual capabilities of these two raptors may reflect differences in the perceptual demands of their foraging behaviours.

KEY WORDS: Harris's hawk, Black kite, Raptor vision, Visual acuity, Visual field, Fovea

INTRODUCTION

The ability of animals to detect food items and predators depends upon their sensory capabilities. As bird eyes are in general relatively large with respect to body size, it is assumed that vision is an important sensory modality (Schwab et al., 2012). Birds, however, are also known to differ highly in their visual capabilities (Hart, 2001; Kiltie, 2000; Martin, 2007) and these differences must result in differences in the ability of species to retrieve information from their environments.

Among birds, a wide range of foraging behaviours have been recorded (Remsen and Robinson, 1990) and these can be correlated with the different sensory challenges posed by the exploitation of different food sources in different environments (Robinson and Holmes, 1982). Visual capabilities may reflect different behavioural tactics such as scanning (Fernández-Juricic, 2012), prey detection or capture (Martin, 2009; O'Rourke et al., 2010a).

Birds of prey (hereafter called raptors) have always been considered to be highly dependent on their vision (Jones et al., 2007). Nevertheless, raptors differ greatly in their foraging ecology and consequently may also differ in their visual abilities. While some species search for food when flying at high altitude, others search from a perch or by walking on the ground (Del Hoyo and Elliot, 1994), and we suggest that raptor species with different foraging ecology might differ in their visual fields, eye and head movements (O'Rourke et al., 2010a,b) and perhaps in their visual acuity. Significant differences in the vision of closely related birds that differ in their foraging behaviour have been described in other species (Guillemain et al., 2002; Martin and Piersma, 2009; Martin and Portugal, 2011).

Visual acuity is a measure of the maximum resolving capacity of a visual system for stimuli of high contrast, and is relatively easy to compare across species. Diurnal raptors have been shown to have the highest visual acuity among animals (Land and Nilsson, 2012). They have high photoreceptor and ganglion cell densities in the fovea and this provides high visual resolution (Jones et al., 2007; Raymond, 1985, 1987). However, acuity has been measured in only a relatively small number of raptor species and the generality of high acuity among raptors is assumed rather than established by behavioural measures (Fischer, 1968; Fox et al., 1976; Hirsch, 1982; McIsaac, 2001; Potier et al., 2016; Raymond, 1985, 1987) (see Table 1 for details). All these behavioural experiments on visual acuity have been done on only a few individuals per species (one individual for most studies, sometimes two or three), although it is known that individuals can differ in their visual acuity, as found in American kestrels (visual acuity estimated by electroretinogram; Gaffney and Hodos, 2003). Furthermore, it has been shown that raptors differ in their head movements, which could reflect different foraging tactics (O'Rourke et al., 2010b). Because inter-individual problem-solving abilities have been found in a raptorial species, the chimango caracara, *Phalcoboenus chimango* (formerly named as *Milvago chimango*; Biondi et al., 2010), it is possible that individuals may also differ in their behaviour when presented with a visually challenging task; for instance, the number of head movements may differ before making a visual discrimination or there may be differences in the time delay before showing a response towards a stimulus. These behavioural differences may also reflect inter-individual differences in visual capacity, particularly of visual acuity.

The retinas of raptors show a deep and convexiculate central fovea (looking sideways) in which there are higher densities of ganglion cells and photoreceptors compared with the peripheral retina

¹Department of Evolutionary Ecology and Department of Biodiversity and Conservation - CEFE UMR 5175, CNRS-Université de Montpellier-Université Paul-Valéry Montpellier-EPHE, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, Cedex 5, France. ²Department of Biology, Lund University, Sölvegatan 35, Lund S-22362, Sweden. ³School of Biosciences, University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B15 2TT, UK. ⁴Centre Hospitalier Vétérinaire, Unité d'Ophthalmologie, 275 route Impériale, Saint-Martin Bellevue 74370, France.

*Author for correspondence (simon.POTIER@cefe.cnrs.fr)

 S.P., 0000-0003-3156-7846

Table 1. Review of visual acuity of diurnal raptor species

Order: Family	Common name	Species	N	Corneal diameter (mm)	Visual acuity (cycles deg ⁻¹)	Method for estimating acuity	Reference
Accipitriformes: Cathartidae	Turkey vulture	<i>Cathartes aura</i>	3	9.0	15.4	Retinal cell densities	Lisney et al., 2013
	Black vulture	<i>Coragyps atratus</i>	3	9.7	15.8	Retinal cell densities	Lisney et al., 2013
Accipitriformes: Accipitridae	Red-tailed hawk	<i>Buteo jamaicensis</i>	1	14.7*	16.8	Behavioural experiment	Mclsaac, 2001
	Black kite	<i>Milvus migrans</i>	2	10.7	25.9–32.9	Behavioural experiment	Present study
	Harris's hawk	<i>Parabuteo unicinctus</i>	5	10.3	27.4–43.7	Behavioural experiment	Present study
	White-backed vulture	<i>Gyps africanus</i>	10	12.5	57.5	Corneal measurements	Spiegel et al., 2013
	Lappet-faced vulture	<i>Torgos tracheliotus</i>	6	17.0	88.9	Corneal measurements	Spiegel et al., 2013
	Griffon vulture	<i>Gyps fulvus</i>	1	11.9*	104	Behavioural experiment	Fischer, 1968
	Egyptian vulture	<i>Neophron percnopterus</i>	2	9.9*	108–135	Behavioural experiment	Fischer, 1968
	African serpent eagle	<i>Dryotriorchis spectabilis</i>	1	NA	120	Optical measurements	Shlaer, 1972
	Indian vulture	<i>Gyps indicus</i>	1	NA	135	Behavioural experiment	Fischer, 1968
	Wedge-tailed eagle	<i>Aquila audax</i>	1	15.0*	132–142	Behavioural experiment	Reymond, 1985
Falconiformes: Falconidae	Chimango caracara	<i>Phalco boenus chimango</i>	3	8.4	15.1–39.8	Behavioural experiment	Potier et al., 2016
	American kestrel	<i>Falco sparverius</i>	3	7.3*	15.9–40.5	Behavioural experiment	Mclsaac, 2001
			1	7.3*	40	Behavioural experiment	Hirsch, 1982
			1	7.3*	160	Behavioural experiment	Fox et al., 1976
			9	7.3*	39.7–71.4	Electroretinogram	Gaffney and Hodos, 2003
Brown falcon	<i>Falco berigora</i>	1	10.8*	73	Behavioural experiment	Reymond, 1987	

N refers to the number of individuals.

*Corneal diameter obtained from Ritland (1982).

(Inzunza et al., 1991; Jones et al., 2007; Reymond, 1985). However, it seems that the number of foveas differs among raptors, with only one central fovea in carrion eaters but a central and a temporal fovea (looking forward) in predators (Fite and Rosenfield-Wessels, 1975; Inzunza et al., 1991). These differences could be reflected in different behavioural visual acuity but also in different visual fields as each fovea seems to be linked to different axes in the visual field.

The visual field defines the amount of space around the head from which an individual can potentially gather visual information at any one instant (Martin and Katzir, 1999). The visual fields of diurnal raptors have received little attention (Martin and Katzir, 1999; Martin et al., 2012; O'Rourke et al., 2010a) and they can differ significantly between species (O'Rourke et al., 2010a). Binocularity, for instance, plays a key role in the foraging behaviour of raptors, especially in the control of bill position and/or the position of the feet at the moment of prey capture (Martin, 2009).

In this study, we aimed to understand whether two species of raptors (family Accipitridae), which differ in their foraging tactics,

vary in their vision. We measured visual field characteristics, visual acuity by an operant conditioning technique and the physical characteristics of the fovea(s) in two species: Harris's hawks, *Parabuteo unicinctus* (Temminck 1824), and black kites, *Milvus migrans* (Boddaert 1873). The two species are of similar size (Harris's hawk and black kite respective measurements: body mass: 550–1200 and 630–1080 g, wingspan: 92–121 and 120–153 cm, length: 45–59 and 44–66 cm; Del Hoyo and Elliot, 1994) but differ in their ecology. Harris's hawks forage exclusively using a sit-and-wait tactic, scanning their environment to detect and catch mainly ground-dwelling mammals and reptiles (Del Hoyo and Elliot, 1994). Black kites are opportunistic foragers that search mainly in flight for carrion but also catch small live prey such as rodents, reptiles or insects on the ground (Del Hoyo and Elliot, 1994). Black kites are also social birds, which commonly forage in groups in which they can acquire 'public information' on food presence (Sergio, 2003), and migrate and roost in large groups.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Dependent upon their availability, we used different numbers of Harris's hawk and black kites for each experiment. All these raptors were healthy hand-raised animals held in raptor facilities for public shows during the summer season. Six Harris's hawks and six black kites were used for the visual acuity experiment, seven Harris's hawks and three black kites for the foveal measurements and six Harris's hawks and three black kites for the visual field experiment.

All Harris's hawks were from the collection of birds held at the Falconry park Les Ailes de l'Urga (site 1) and black kites were from the collection held at Le Grand Parc du Puy du Fou (site 2), France (see Table 2 for details). The birds of each species were generally housed together in an aviary but, during the experiment, they were placed outside their aviaries and attached to a falconry perch adapted to each species.

Ethics

The study was conducted under a formal agreement between the animal rearing facilities, Le Grand Parc du Puy du Fou and Les Ailes de l'Urga, CNRS, and Centre Hospitalier Vétérinaire of Saint Martin de Bellevue. In agreement with French law, birds were handled by their usual trainer, under the permit of Le Grand Parc du Puy du Fou (national certificate to maintain birds 'Certificat de capacité' delivered to the director of the falconry, Jean-louis Liegeois, on 7 April 1994) and of Les Ailes de l'Urga (national certificate to maintain birds 'Certificat de capacité' delivered to the director of the falconry, Patrice Potier, on 20 June 2006).

Experiment 1: visual acuity

During the training and test phases, birds received their daily diet of small pieces of chicken meat as rewards only during the experiment. To control body condition and maintain a stable body mass, birds were weighed every day with a balance that had an accuracy of ± 10 g.

Experimental aviaries

Two test aviaries were used for the determination of visual acuity in Harris's hawks and black kites, depending on the site. Aviaries were 8 m wide, 5 m high and either 12.5 m (site 1: Harris's hawks) or 10 m (site 2: black kites) long. A starting perch was placed at 10 m (site 1) and 8 m (site 2) distance from two wooden boxes (6 m from each other), each of which housed a monitor screen (Samsung S22C300H) that was used to present the visual stimuli (created in R.3.1.2, R Development Core Team 2014, and presented using Microsoft Office PowerPoint 2010; see Fig. 1). Monitor screen size was 510×398 mm, which corresponded to 2.92×2.28 deg visual angle when observed by the birds at 10 m distance. The boxes housing the monitors were 700 mm wide, 800 mm high and

1200 mm long, and were painted on the inside and outside in matt black to create a 'dark room'. The boxes shielded the monitor screen from direct sunlight. The illuminance (mean±s.e.m.) of the screens in the two boxes while they were turned off was measured for each test phase and did not differ between the boxes (left box: 199.9±16.6 lx, $N=66$; right box: 200.2±13.8 lx, $N=66$; $t=-0.01$, d.f.=61.81, $P=0.99$). Before each experiment, we ensured that the cage was oriented such that the birds never faced the sun while flying. To do so, we tested the birds only when it was cloudy or when the sun was above the birds. Under each monitor box there was a perch attached to a feeding box with 10 closed compartments. Each compartment contained a piece of raw chicken meat, which could be given as a reward for correct choice behaviour by the experimenter remotely opening the compartment.

Behavioural experiment

Visual acuity of Harris's hawks and black kites was measured using an operant conditioning technique. The birds were required to choose between a positive stimulus (uniform grey) on one screen and a negative stimulus (a grating composed of black and white vertical stripes; Michelson contrast=0.97) on the other screen, which were presented simultaneously. If the bird flew to the perch located under the positive stimulus, it received a food reward (3 g piece of chicken). The reward was presented by opening a compartment of the feeding boxes associated to the positive stimulus, using an electric motor with a remote control. The grey stimulus was randomly either darker or brighter ($\pm 10\%$) than the average brightness of the grating to exclude the possibility that birds could use brightness as a cue. The determination of visual acuity involved two phases, as described below.

In phase 1 (training and conditioning), the birds learned to fly from the starting perch to the perch under the monitors and choose the monitor displaying the uniform stimulus (rewarded) instead of the monitor displaying the coarse grating (1.71 cycles deg⁻¹) corresponding to 5 cycles presented. During the first 2 days, the feeding boxes were rotated at 90 deg so that the birds could look into the opened compartments at the start of each trial. A trial began when the monitors were turned on and the compartment was opened. The birds continuously saw both stimuli during the training phase. The monitors were switched off after 5 s if the bird made an incorrect choice, or after the bird had finished eating if the bird made a correct choice. The observer (S.P.) then attracted the birds to return to the starting perch with a piece of food in his hand, but without giving it to them. Later, the food reward was hidden and the bird returned to the starting perch voluntarily. Two sessions of 30 trials were conducted every day until the birds were conditioned; conditioning was assumed when the bird made more than 80% of correct choices during three consecutive training sessions. For a session of 30 trials, positive and negative stimuli were presented 15 times on each side. The side was changed in a quasi-random order,

Table 2. Experimental subjects and visual acuity

Species	Individual	Sex	Age (years)	Visual acuity (cycles deg ⁻¹)	Time to decision (s)	No. head movements before decision
Harris's hawks	A	Female	5	42.8	4.2±0.1	3.1±0.2
	B	Female	4	35.3	2.2±0.1	1.6±0.1
	C	Male	4	37.2	3.7±0.3	3.2±0.2
	D	Female	4	27.4	2.3±0.1	1.1±0.1
	E	Male	5	43.7	3.1±0.1	2.3±0.1
Black kites	A	Male	1	32.7	27.1±1.8	17.0±0.9
	B	Male	1	25.9	15.4±0.7	17.6±0.8

Visual acuity was estimated using the operant conditioning method. Data for time to decision and number of head movements are means±s.e.m.

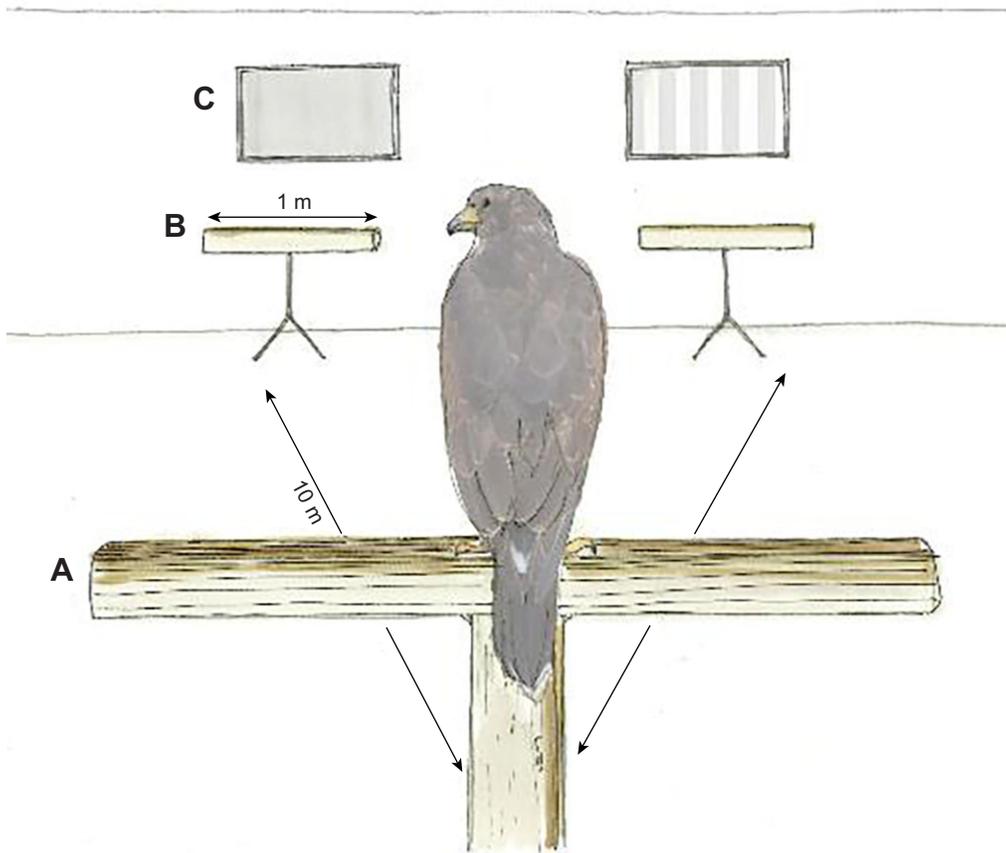


Fig. 1. Schematic drawing of the experimental setup used to estimate the visual acuity of raptors. (A) Starting perch, (B) arrival perches with food reward box compartment and (C) screens.

i.e. to prevent side preferences, the positive stimulus was presented on the same side for a maximum of three consecutive trials (Reymond, 1985).

In phase 2 (test), two sessions were conducted per day for 3 days and one session was conducted on the fourth day. Before each test session, we presented five coarse gratings ($1.71 \text{ cycles deg}^{-1}$) to ensure that the birds were still conditioned to the grey pattern. We considered that the birds were still conditioned if they made five correct choices. Otherwise, we continued training with coarse gratings until performance returned to 80% (this was not necessary for any of the black kites and was only required for two of the Harris's hawks, individuals C and D). We conducted five sessions of 30 trials and two sessions of 29 trials, with eight different gratings that were presented randomly across trials and sessions. Each grating was presented 26 times. When the bird was about to leave the starting perch (opening the wings before flying), the monitors were switched off (by the observer) to ensure that the bird could not change the decision on the way. The observer (S.P.) was hidden in a cabin to avoid any influence on the bird's choice but he was not blind to the experiment as he needed to command the opening of the food reward compartment. A video camera (GoPro Hero 3+) fixed on the roof of the aviary filmed the bird on the start perch and for each trial the sequence was analysed to determine the number of horizontal head movements (when the bird rotated its head from one side to the other in a horizontal plane) and the time that the bird took before making a decision when monitors were turned on.

Physiological measurement

Eye size and assessment of visual acuity

Corneal diameter was measured with ImageJ v.1.49 from close-up photographs of three individuals of each species, as proposed by

Spiegel et al. (2013). The mean corneal diameter (CD) values for each species were translated to axial length (AL) using the Hall and Ross (2007) formula for diurnal vertebrate eyes:

$$AL = CD / 10^{-0.22}. \quad (1)$$

For black kites, the corneal diameter obtained by close-up photographs ($10.7 \pm 0.6 \text{ mm}$) was similar to that reported by Ritland (1982) (10.9 mm). No measurement of corneal diameter was found for Harris's hawks in the literature.

We then calculated the visual acuity (VA) using the allometric function determined by Kiltie (2000):

$$VA = 10^{(1.42 \times \log_{10}(AL) - 0.11)}. \quad (2)$$

We compared the visual acuity obtained by this allometric function with the visual acuity determined experimentally.

Foveal and retinal size

We measured retinal thickness at the foveal rim and foveal depth (difference between retinal thickness at the rim and retinal thickness at the foveal pit) using ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography (OCT; Ruggeri et al., 2010). OCT is a low-coherence interferometric technique based on non-invasive microscopic imaging and provides non-contact, high-resolution, cross-sectional images of biological tissues. The equipment used for this study consisted of a spectral OCT system (OCT/SLO, Group OTI/USA; EDC Vet, Carvin, France) with a specific corneal module. The cornea was not pressed against the device and the observer (S.P.) needed to find a suitable distance between the module and the eye to obtain an image. For each individual, a video sequence was recorded from which the

best image was selected to accurately show the retina and the fovea (s). Birds were awake and alert during the entire imaging process, which took less than 10 min. They were held gently by the experienced bird handler (S.P.), and no mechanical device was used to fix the head. For animal welfare, only the right eye was examined in each individual.

Experiment 2: visual field

We used a non-invasive procedure to measure visual field characteristics in alert birds that has been detailed extensively in publications in >40 species (see Martin, 2007, and Martin and Shaw, 2010, for a list). The procedure was reviewed in 2007 by the UK Home Office.

Each bird was held firmly in a plastic holding tube of the appropriate size to avoid any movement for between 20 and 30 min. The bird's legs were taped lightly together, cushioned by a piece of foam rubber held between them. The head was held in position at the centre of a visual perimeter (a device that allows the eyes to be examined from known positions around the head) by specially manufactured steel and aluminium bill holders. Different bill holders were used for each species to take account of differences in the size and shape of the bills. The surfaces of the holders were coated in cured silicone sealant to provide a non-slip cushioned surface. The bill was held in place by Micropore tape.

Calibrated photographs of the head of each bird when held in the apparatus were taken. These were used to determine eye positions within the skull, the horizontal separation between the nodal points of the two eyes, the distance between eye and bill tip and bill length.

Visual field parameters were determined using an ophthalmoscopic reflex technique. The perimeter's coordinate system followed conventional latitude and longitude with the equator aligned vertically in the median sagittal plane of the head (a vertical plane that divided the head symmetrically into its left and right halves) and this coordinate system is used for the presentation of visual field data. The eyes were examined using an ophthalmoscope mounted against the perimeter arm and its position was read to ± 0.5 deg. Maximum visual field was measured and the limits were defined by the positions that the eyes spontaneously adopted when they were fully rotated 'forwards' (converged for the front field) and 'backwards' (diverged for the back field). We did not measure eye movements and the projection of the pecten to reduce holding time for the birds.

From these combined data (corrected for viewing from a hypothetical viewing point placed at infinity; this correction is based upon the distance used in the perimeter apparatus and the horizontal separation of the eyes), a topographical map of the visual field and its principal features was constructed. These features were: monocular fields, binocular field, cyclopean field (combination of both monocular fields) and blind area. It was possible to measure the limits of the visual field at 10 deg intervals of elevation in an arc from directly behind the head, to above the head and then down to 60 deg below the horizontal in front of the head. However, depending of the bill shape, the bill holder intruded into the view of the eyes at a specific elevation for each species. Therefore, it was not possible to record visual field data at these elevations and the binocular field width was estimated as the mean value of the binocular field widths above and below these elevations.

Statistical analysis

All analyses were performed with R.3.1.2 (R Development Core Team 2014) using {lmer} (<http://lme4.r-forge.r-project.org/>),

{psyphy} (<http://CRAN.R-project.org/package=psyphy>) and {ggplot2} (<https://cran.r-project.org/web/packages/ggplot2/index.html>) packages. Throughout the paper, means are represented \pm s.e.m. and statistical significance was assumed for $P < 0.05$.

To determine the threshold of visual acuity (72.5% correct choices, binomial test, $N=26$, $P < 0.05$), we fitted a psychometric function to the data of each individual using generalized linear models (GLMs). We used a mixed model with Gaussian error distribution to test for an effect of the time spent by the bird attending to the stimulus panels before making a choice in the visual acuity tests. To test the relationship between the number of horizontal head movements and visual acuity, we used a mixed model with Poisson error distribution, which is most appropriate for count data (Zuur et al., 2009). We used GLMs to test for a difference between individuals in the number of horizontal head movements (Poisson error distribution) and the delay (Gaussian error distribution) before taking a decision.

We used Mann–Whitney to test for differences in retinal thickness and depth of fovea(s) and the ratio of these between species. We also used Mann–Whitney to test for a difference in the size of the two foveas for the Harris's hawks and difference in eye size between the two species.

We used Mann–Whitney to test for a difference in binocular area (maximum binocular field width and binocular overlap at rest) and blind area (at rest behind and above the head) between species.

RESULTS

Experiment 1: visual acuity

Behavioural experiment

For experiment 1, we used six Harris's hawks and six black kites. Only two black kites were ultimately conditioned to the pattern. All Harris's hawks were conditioned, but after veterinary examination (chromatic pupillometry, PupilScan SiemBiomédicale, Nîmes, France), one Harris's hawk was found to be insensitive to red light (S.P. and P.-F.I., personal observation). Because the monitor pixels are made of 3 subpixels (red, blue and green), and we do not really know how this bird perceived the stimuli (Weisman and Spetch, 2010), we decided to stop the experiment with this individual.

The visual acuity determined in the behavioural test ranged from 27.4 to 43.7 cycles deg^{-1} ($N=5$, mean 37.3 ± 2.9 cycles deg^{-1}) for the Harris's hawks and from 25.9 to 32.9 cycles deg^{-1} ($N=2$, mean 29.3 ± 3.4 cycles deg^{-1}) for the black kites (Fig. 2, Table 2).

Black kites spent more time (21.3 ± 1.3 versus 3.1 ± 0.1 s) attending to the stimuli and made more horizontal head movements (17.3 ± 0.9 versus 2.3 ± 0.1) before making a decision than Harris's hawks (Table 2). We found differences between individual Harris's hawks in the time they spent attending to the stimuli (d.f.=4, residual deviance=501.11, $P < 0.001$) and the number of horizontal head movements (d.f.=4, residual deviance=269.66, $P < 0.001$) before making a decision (Table 2). We found that visual acuity was higher in individuals displaying more numerous horizontal head movements ($t=2.76$, $P=0.006$), while there was no link between visual acuity and the time spent attending to the stimuli ($t=2.02$, $P=0.084$).

Eye size and assessment of visual acuity

The corneal diameter was 10.3 ± 0.5 mm for Harris's hawks ($N=6$) and 10.7 ± 0.6 mm for black kites ($N=3$). The visual acuity estimated by the allometric function from the corneal diameter measurement was 43.8 and 46.2 cycles deg^{-1} for the Harris's hawks and black kites, respectively.

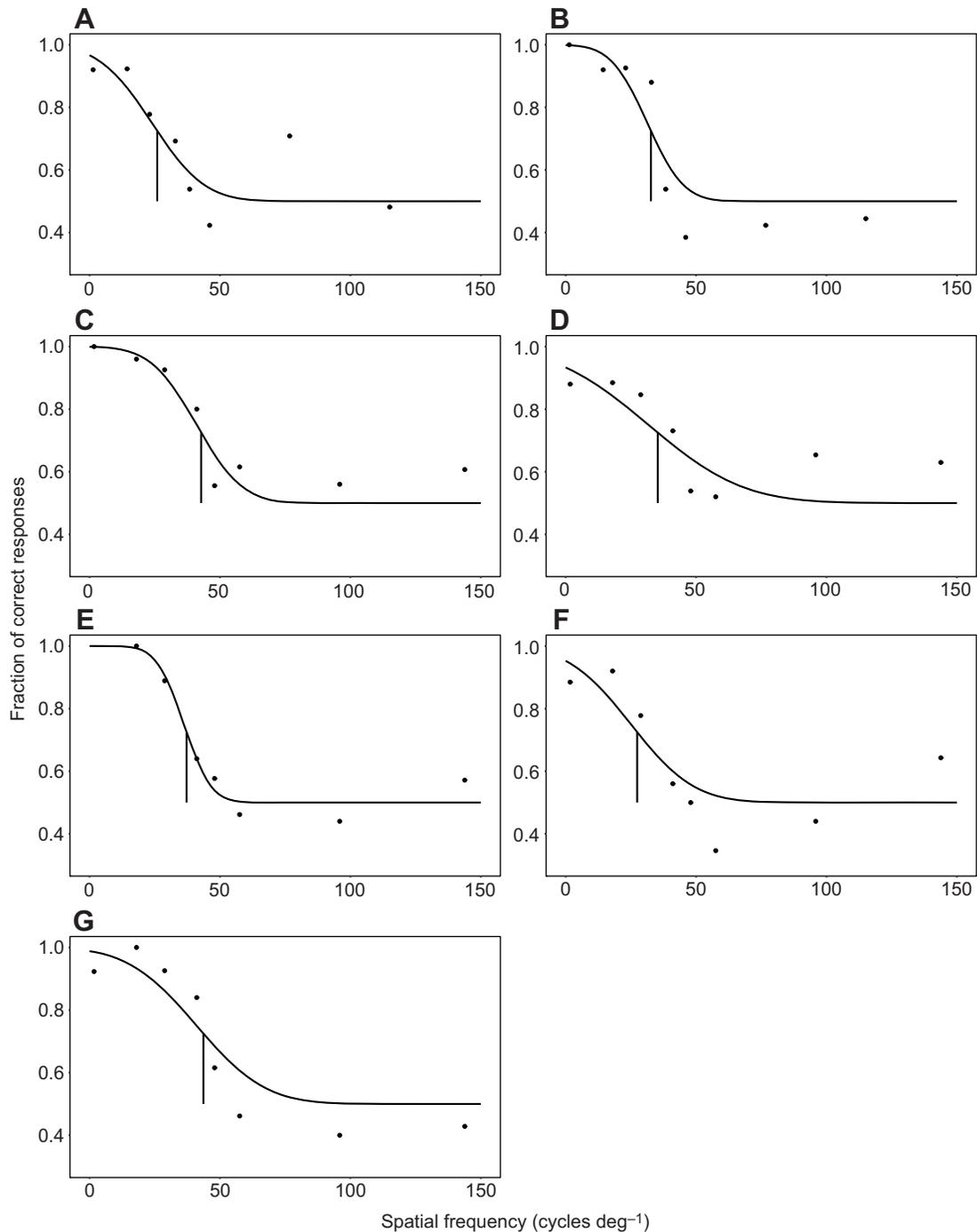


Fig. 2. Psychometric functions for black kites and Harris's hawks used to determine visual acuity. Data were obtained from two black kites (A,B; kites A and B, respectively) and five Harris's hawks (C–G; hawks A–E, respectively). Vertical lines represent the estimated visual acuity at the threshold of 72.5% correct choices.

Foveal and retinal size

We found two foveas in Harris's hawk retinas (one positioned in a central location and one positioned in the temporal portion of the retina) but only one, centrally positioned fovea in black kite retinas (Fig. 3). Black kites have only a thickened temporal area but no 'true' fovea in this region. Harris's hawks have a deeper central fovea than black kites (177.8 ± 15.0 versus 115.7 ± 22.0 μm , respectively, $W=21$, $P=0.017$; Fig. 4A). The retina was thicker in Harris's hawks than in black kites (respectively, 268.1 ± 2.3 versus 229.0 ± 14.4 μm , $V=28$, $P=0.016$; Fig. 4B). Moreover, the ratio of

fovea depth to retina thickness was higher in Harris's hawks than in black kites (0.7 ± 0.1 versus 0.5 ± 0.1 , respectively, $W=20$, $P=0.033$; Fig. 4C). The central fovea was significantly deeper than the temporal fovea in Harris's hawks (177.8 ± 15.0 versus 19.9 ± 9.8 μm , $W=49$, $P<0.001$).

Experiment 2: visual field

The maximum width of the binocular field occurred at a mean elevation of 26 and 7 deg above the eye bill-tip direction in Harris's hawks and black kites, respectively (Fig. 5). The maximum width of

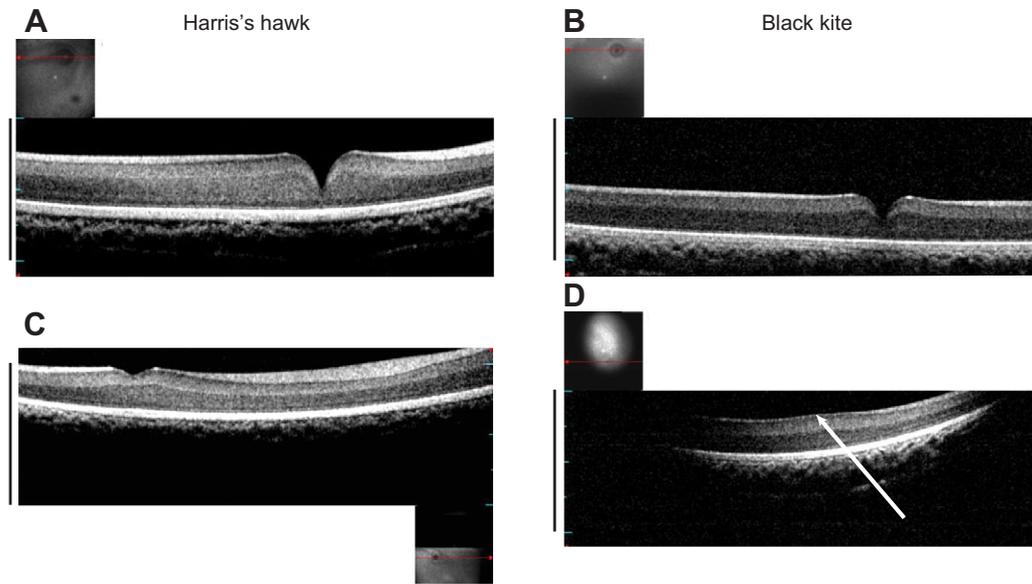


Fig. 3. Sectional and plan view (small image) of the fovea in Harris's hawks and black kites. (A,B) Central fovea and (C,D) temporal fovea/area for Harris's hawks (A,C) and black kites (B,D) obtained by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography (OCT). For black kites, the temporal area was thickened but there was no true fovea (indicated by the white arrow). Scale bars: 1000 μm .

the binocular field was 45 ± 2 and 39 ± 2 deg ($W=15$, $P=0.15$) for Harris's hawks and black kites, respectively (Fig. 5). The blind area was larger for Harris's hawks than for black kites above (75 ± 5 versus 36 ± 1 deg, $W=18$, $P=0.024$) and behind (83 ± 3 versus 73 ± 2 deg, $W=17$, $P=0.048$) the head (Figs 5 and 6).

DISCUSSION

In this study, we combined, for the first time, three complementary methods to investigate visual capabilities in two species of raptor that are morphologically similar but differ in their ecology. We estimated the visual acuity, the foveal shape and the visual fields of Harris's hawks and black kites. We found that Harris's hawks have a

slightly higher visual acuity than black kites. The species differ in their retinal morphology, with two foveas (central and temporal) in Harris's hawks but only one central fovea in black kites. Finally, the species differ in their visual fields, with a wider visual field in black kites than in Harris's hawks. These differences in visual capabilities may reflect different perceptual demands of the foraging behaviours of the two species.

Visual acuity

In birds in general, visual acuity is correlated with eye size (Kiltie, 2000; but see Boire et al., 2001). As we did not find any difference in corneal diameter between the two species, the theoretically estimated

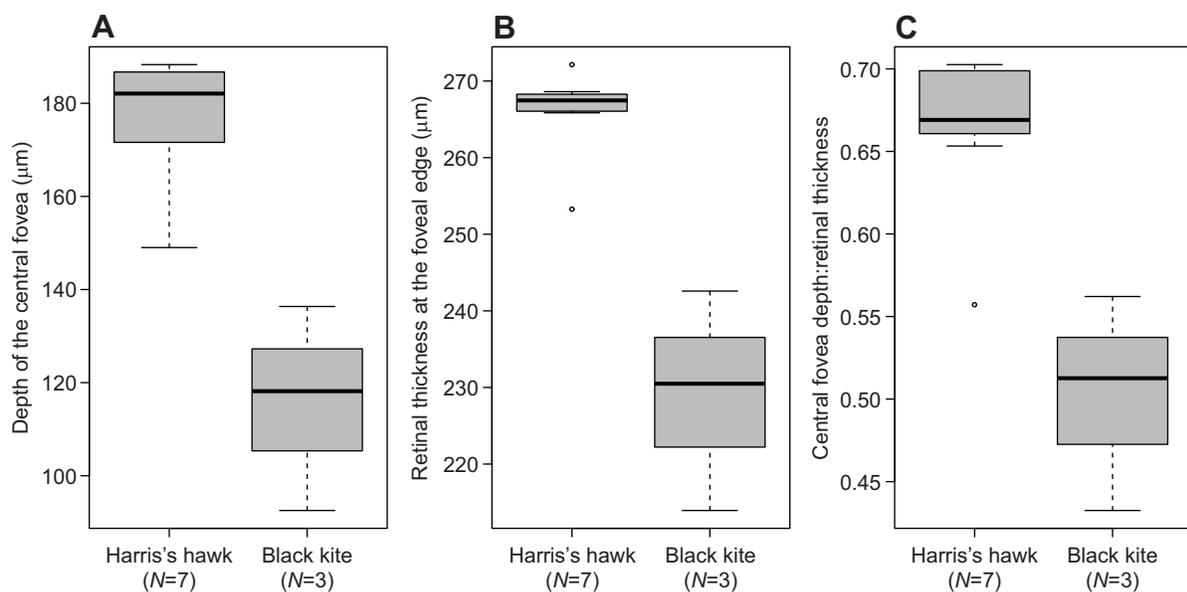


Fig. 4. Foveal and retinal characteristics of Harris's hawks and black kites. (A) Depth of the central fovea (Wilcoxon test, $W=21$, $P=0.017$). (B) Retinal thickness at the foveal edge (Wilcoxon test, $V=28$, $P=0.016$). (C) Ratio of the depth of the central fovea and retinal thickness (Wilcoxon test, $W=20$, $P=0.033$).

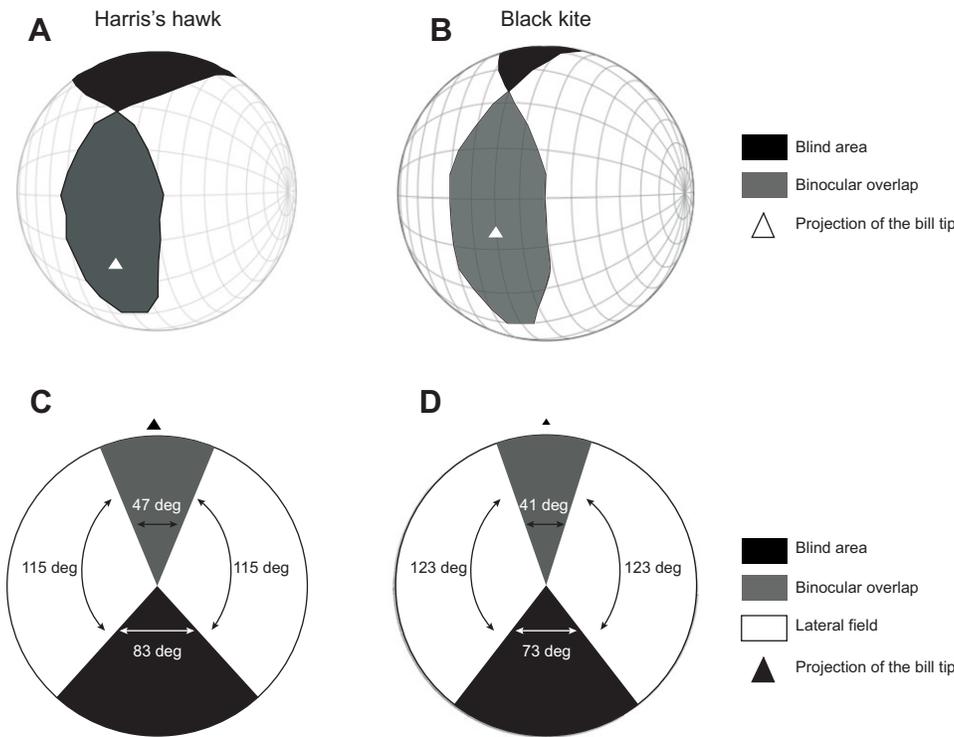


Fig. 5. Visual field of Harris's hawks and black kites with the eye at rest. Two views of the visual field of Harris's hawks ($N=6$; A,C) and black kites ($N=3$; B,D). (A,B) Orthographic projection of the boundaries of the retinal fields of the two eyes. A latitude and longitude coordinate system was used with the equator aligned vertically in the median sagittal plane. The bird's head is imagined to be at the centre of the globe (grid is at 20 deg intervals in latitude and 10 deg in longitude). (C,D) Horizontal sections through the horizontal plane (90–270 deg) showing the visual field configuration of each species. Each chart represents the average retinal visual field when the eyes were at rest.

visual acuity according to the axial length did not differ between the two species (43.8 and 46.2 cycles deg^{-1} for the Harris's hawks and black kites, respectively, although the sample size was too small to use appropriate statistical tests). Our behavioural experiments showed an overlap between the two species, but with a slight tendency for Harris's hawks to have a higher visual acuity than black kites [if we refer to the best bird (43.7 versus 32.7 cycles deg^{-1}) and the mean (37.3 versus 29.3 cycles deg^{-1}) in both species]. The visual acuity estimated from the corneal diameter was higher than the visual acuity estimated by behavioural measurements for both species, with a greater difference for black kites (about 85% of the theoretical estimate for Harris's hawks and 63% for black kites). This slightly higher acuity may be due to differences in the ecology of the two species. From an anatomical point of view, differences in visual acuity could be due to a higher retinal ganglion cell density in the central fovea of predatory birds compared with carrion-eating

birds (Inzunza et al., 1991). For example, predatory birds (red-tailed hawk, *Buteo jamaicensis*; goshawk, *Accipiter gentilis*; sparrow hawk, *Accipiter nisus*; and black-chested buzzard-eagle, *Geranoetues melanoleucus*) are known to have a higher ganglion cell density than carrion eaters (chimango caracara; Andean condor, *Vultur gryphus*; black vulture, *Coragyps atratus*; and turkey vulture, *Cathartes aura*) (Fite and Rosenfield-Wessels, 1975; Inzunza et al., 1991; Lisney et al., 2013). Cone photoreceptor density limits spatial resolution more than ganglion cell density in birds with a fovea (Coimbra et al., 2015); unfortunately, to our knowledge, no data on this are available for our two species.

Raptors are usually considered to have a high resolving power, based on extrapolations from data collected on one specimen of wedge-tailed eagle, *Aquila audax*, that had a visual acuity of 142 cycles deg^{-1} (i.e. 2.5 times higher than that of humans; Reymond, 1985). Nevertheless, some other raptor species have been

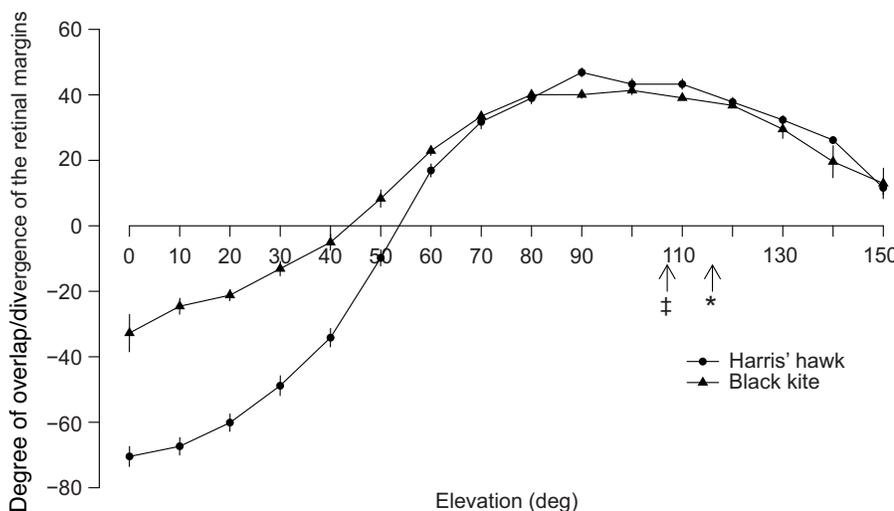


Fig. 6. Binocular overlap and blind area across elevations around the head of Harris's hawks ($N=6$) and black kites ($N=3$). Mean (\pm s.e.m.) angular separation of the retinal field margins as a function of elevation in the median sagittal plane. Binocular fields are indicated by positive values of overlap of the visual field margins, whereas blind areas are indicated by negative values. The coordinate system is such that the horizontal plane is defined by an elevation of 90 deg (in front of the head) and 0 deg lies directly above the head. Arrows indicate projection of the bill tip (*Harris's hawks; †black kites).

shown not to have a higher acuity than humans (Table 1). It is likely that the distance from which raptors search for food and the type of prey are linked to their visual acuity. Indeed, species that search for prey on the ground or at low/medium altitude, such as chimney swifts (visual acuity of 37–39 cycles deg⁻¹; Potier et al., 2016), red-tailed hawks (visual acuity of 16.8 cycles deg⁻¹; McIsaac, 2001), Harris's hawks (visual acuity of 27.4–43.7 cycles deg⁻¹, present data), black kites (visual acuity of 25.9–32.9 cycles deg⁻¹, present data) and American kestrels (visual acuity of 42 cycles deg⁻¹; Hirsch, 1982), have a much lower visual acuity than eagles and Old World vultures (visual acuity of 108–135 cycles deg⁻¹; Fischer, 1968) that search for prey when flying at high altitude. The visual acuity may also differ because of diet, and it has been suggested that, among mammals, active predators have a higher visual acuity than herbivores (Veilleux and Kirk, 2014). Results on visual acuity in birds in general seem to emphasise this finding, with raptors having a higher visual acuity than non-raptorial birds (Kiltie, 2000). In our study, while no statistics can be used because of the small number of black kites tested, we observed a slightly higher visual acuity in Harris's hawk. Nevertheless, in general, there is no behavioural evidence of any differences in terms of spatial resolution between raptors that chase living prey and carrion eaters (Fischer, 1968; Hirsch, 1982; McIsaac, 2001; Reymond, 1985, 1987) although differences in retinal cell density have been found (Inzunza et al., 1991).

In Harris's hawk, we found inter-individual differences in the estimates of visual acuity. Individual differences have previously been found in American kestrels, independent of sex (Gaffney and Hodos, 2003). In our operant conditioning experiments, we noticed that some birds made a number of horizontal head movements before making a decision. We found a significant relationship between the number of horizontal head movements and visual acuity in Harris's hawks; individuals that made more horizontal head movements (sometimes 3 times more) had a higher visual acuity than those making fewer movements. It is known that head movements rather than eye movements are associated with gaze changes in birds (Land, 2015), and this has been found in Indian peafowls, *Pavo cristatus*, where most head turns were horizontal (Yorzinski et al., 2015). In our experiment, when individuals did not make any horizontal head movements, video analysis suggested that they held the stimulus in the frontal visual field (binocular field: S.P., personal observation), which may be correlated with the use of the temporal area in black kites or the temporal fovea in Harris's hawks (as the temporal fovea is assumed to project into the frontal view). Increasing the number of horizontal head movements may mean increased use of the central fovea associated with monocular field vision (Jones et al., 2007; Tucker, 2000). Because the central fovea is generally associated with the highest visual acuity (Jones et al., 2007), mainly because of higher cone density (Reymond, 1985), increasing the number of horizontal head movements could allow for better discrimination of the two stimuli and thus a different estimation of visual acuity in our operant conditioning experiment.

All earlier studies that estimated visual acuity by operant conditioning in raptors have tested fewer than three individuals (Fischer, 1968; Fox et al., 1976; Hirsch, 1982; McIsaac, 2001; Potier et al., 2016; Reymond, 1985, 1987). We showed here that the operant conditioning method might give different results that could be linked to behavioural (as suggested here) or anatomical differences between individuals, suggesting the necessity to test as many individuals as possible to correctly estimate the mean visual acuity of a given species.

Foveal characteristics

We found that Harris's hawks have two foveas (one central and one temporal), as commonly assumed for raptors, while black kites had only one central fovea and one temporal thickened area. A previous study also showed that carrion-eating and opportunist raptors have only one central fovea, while predators have two (Inzunza et al., 1991). Nevertheless, black kites had a thickened area located in the temporal retina, which could suggest an area of high retinal ganglion cell density, as found in Leach's storm petrel *Oceanodroma leucorhoa* (M. Mitkus, Spatial vision in birds: anatomical investigation of spatial resolving power, PhD thesis, Lund University, 2015; M. Mitkus, G. A. Nevitt, J. Danielsen and A.K., submitted). This could be an area of higher resolution, similar in function but not associated with a fovea. These differences in foveal development probably relate to different styles of living and hunting. Indeed, falcons and hawks that look for and chase moving prey may use their central fovea for long-distance vision (monocular side vision) and their temporal fovea for short-distance vision (binocular front vision) to catch their prey with their claws (Jones et al., 2007; Tucker, 2000). The lack of a temporal fovea in kites is also reflected by their behaviour in our experiments. In general, black kites showed more horizontal head movements than Harris's hawks when performing the discrimination task; this may be because they could use only monocular side vision (central fovea) to choose between the two screens. Because Harris's hawks have two foveas, individuals can use different strategies to choose between the two monitors; they can look using their temporal or central fovea to discriminate the stripes. Moreover, because Harris's hawks eat mainly mobile prey, they may need to be quick in their decision, resulting in fewer horizontal head movements. In Harris's hawks, we found a relationship between horizontal head movements and visual acuity. This suggests that individuals that choose the 'temporal fovea strategy' use an area with lower cell density compared with individuals that choose the 'central fovea strategy', resulting in different estimates of visual acuity. Note that we used captive raptors that are fed daily by falconers. Thus, it seems that making errors in discriminating between visual stimuli does not have fitness costs for these individual birds. This may influence the different strategies used by these birds, because they know that they will receive their daily food rations afterwards, regardless of whether they make an incorrect choice during the experiments. Harris's hawks had a deeper central fovea than black kites, and it has been suggested that the shape of the fovea could also enhance spatial resolution by magnifying the image (Snyder and Miller, 1978; but see Sillman, 1973). Indeed, in the bottom-most region of the pit, the fovea may serve as a convex lens that could magnify the image without distortion (Snyder and Miller, 1978). In addition, we found that the ratio between foveal depth and retinal thickness was higher in Harris's hawks than in black kites. As the scattering of light making up the retinal image by the neuronal layers of the inner retina may reduce the contrast of the image, a relatively deep fovea in which superficial neuronal layers are displaced could increase spatial resolution (Weale, 1966). A detailed understanding of the link between visual acuity and foveal characteristics has not been developed to date, as very few studies have explored foveal shape and visual acuity in raptors (but see Sillman, 1973). It is possible that interspecific differences in the foveal and retinal characteristics may also be important in accounting for interspecific differences in visual acuity.

Visual field

We found a difference between the visual fields of the two species that may suggest a difference in sensory specializations for gathering

information from their environment. While the two species do not differ in the width of their maximum binocular field, they do differ in the width of the blind area (above and behind the head).

The maximum binocular field of black kites and Harris's hawks (39 ± 2 versus 45 ± 2 deg, respectively) is wider than the narrow range typically found in birds (15–30 deg; Martin, 2007, 2009). The binocular field is proposed to be involved in the capture of prey at close distances by controlling the position of the feet and the timing of claw opening while approaching a target (Martin, 2009). Harris's hawks are pursuit predators that may need to maintain prey at a certain visual angle, like other raptors, and use their binocular field when approaching their prey (Kane et al., 2015; Kane and Zamani, 2014; Tucker, 2000). In this case, binocular vision, i.e. vision that achieves simultaneous views of the same object from slightly different positions, is important when the bird is near to catching its prey (Martin, 2009). While black kites are mainly carrion eaters on the ground, they also forage on the wing, such as scavenging for food remains (e.g. kleptoparasitism on vultures) and catching flying insects or fishes near the surface (Del Hoyo and Elliot, 1994). Thus, as for Harris's hawks, binocular overlap is certainly important for them to catch prey.

The two species also differ in the elevation of the maximum width of the binocular field, which could be linked to their feeding behaviour, as suggested by O'Rourke et al. (2010a). The maximum width of the binocular field is much greater above the eye bill-tip direction in Harris's hawks (26 deg) than in black kites (7 deg). The maximum width of the binocular field is, in both species, in the direction of their feet when they grab the prey (see Fig. S1 for Harris's hawk example).

Black kites have a narrower blind area than Harris' hawks, leading to a wider lateral field. This suggests that the lateral field may be essential in this species for gathering information about prey or social information about predators or conspecifics (Martin, 2009). Indeed, this raptor uses public information to estimate food availability (Sergio, 2003) and to travel in large groups on migration. The larger blind area above and behind the head in Harris's hawks results from a larger supraorbital ridge (see Fig. S2), which may act as a sun-shade, blocking the dazzling sun (Martin and Katzir, 2000). Because black kites also catch small prey, such as insects, when flying, while Harris's hawks search mainly for mammals, they probably need to scan all directions to search for insects and, thus, having a smaller eyebrow may aid in finding insects above their head.

Conclusions

Raptor vision has always interested scientists (Jones et al., 2007), with the conclusion that raptors have extraordinary eyes (relatively large size, high acuity and the presence of two foveas and large binocular fields compared with other birds). Here, we have shown that two similarly sized species of raptor differ in their visual field, as found by O'Rourke et al. (2010a) in other raptor species (red-tailed hawk; Cooper's hawk, *Accipiter cooperi*; and American kestrel), and slightly in their visual acuity. These differences may be biologically significant and reflect adaptations to the differences in the perceptual challenges faced by these birds in their foraging behaviour.

In conclusion, we found that: (1) the two tested species differ in their visual traits, which may reflect different demands of gathering information about prey and conspecifics; (2) visual acuity differs slightly between the species (if we refer to maximum and mean visual acuity estimated), which may be linked to their ecology; (3) the two species differ in the number of foveas (one central and one temporal in Harris's hawk but only one central fovea in black

kites and a temporal area) and in the physical characteristics of their fovea(s); (4) the two species differ in their number of head movements they make before taking a decision, with more horizontal head movements for the uni-foveate species (black kites); and (5) the two species differ in their visual field, which also may be linked to their ecology. Improving our knowledge on visual traits in raptors will improve insight into the evolution of anti-predator tactics and will also increase the efficiency of conservation programmes for raptors through a better understanding of their collisions with human-made devices (Martin, 2011; Martin et al., 2012; McIsaac, 2001).

Acknowledgements

We thank N. De Villiers, L. Albert, J.-L. Liegeois and T. Bouchet of Le Grand Parc du Puy du Fou, and P. Potier and N. Descarsin of Les Ailes de l'Urga for allowing us to perform the experiments. We also thank H. Billaud, S. Campagna, A. Celerier, G. B. Cunningham, J. Barrier, A. Sahnoune and M. Mentek, for their help with the fieldwork. Thank you to M. Mitkus for fruitful discussions on raptor vision. Finally, thank you to D. Deguedre for the construction of experimental devices for the behavioural acuity test.

Competing interests

The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions

S.P., F.B., A.K., G.R.M., P.-F.I., T.D. and O.D. designed the study. S.P. and P.-F.I. performed the experiments. S.P. analysed the data. S.P. wrote the manuscript, with contributions from all authors.

Funding

S.P. was supported by a PhD fellowship from the Labex Cemb and the Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ). In particular, 13 raptor parks gave funding to AFdPZ for this study: Le Grand Parc du Puy du Fou, Le Rocher des Aigles, Les Ailes de l'Urga, Le Zoo d'Amnéville, La Volerie des Aigles, Le Donjon des Aigles, Le Bois des Aigles, Les Géants du Ciel, Le Zoo de la Bourbonsais, Le Zoo de la boissière du Doré, Le Zoo de la Barben, Le Zoo du Pal and Le Parc des Oiseaux.

Supplementary information

Supplementary information available online at <http://jeb.biologists.org/lookup/doi/10.1242/jeb.142083.supplemental>

References

- Biondi, L. M., Bó, M. S. and Vassallo, A. I. (2010). Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Anim. Cogn.* **13**, 701-710.
- Boire, D., Dufour, J.-S., Theoret, H. and Pito, M. (2001). Quantitative analysis of the retinal ganglion cell layer in the ostrich, *Struthio camelus*. *Brain Behav. Evol.* **58**, 343-355.
- Coimbra, J. P., Collin, S. P. and Hart, N. S. (2015). Variations in retinal photoreceptor topography and the organization of the rod-free zone reflect behavioral diversity in Australian passerines. *J. Comp. Neurol.* **523**, 1073-1094.
- Del Hoyo, J. and Elliot, A. (1994). *Handbook of the Birds of the World. New World Vultures to Guinea-fowl*, Vol. 2 (ed. A. and J. Sargatal). Barcelona: Lynx Edicions.
- Fernández-Juricic, E. (2012). Sensory basis of vigilance behavior in birds: synthesis and future prospects. *Behav. Processes* **89**, 143-152.
- Fischer, A. B. (1968). Laboruntersuchungen und Freilandbeobachtungen zum Sehvermögen und Verhalten von Altweltgeiern. *Zool. Jb. Syst.* **96**, 81-132.
- Fite, K. V. and Rosenfield-Wessels, S. (1975). A comparative study of deep avian foveas. *Brain Behav. Evol.* **12**, 97-115.
- Fox, R., Lehmkuhle, S. W. and Westendorf, D. H. (1976). Falcon visual acuity. *Science* **192**, 263-265.
- Gaffney, M. F. and Hodos, W. (2003). The visual acuity and refractive state of the American kestrel (*Falco sparverius*). *Vision Res.* **43**, 2053-2059.
- Guillemain, M., Martin, G. R. and Fritz, H. (2002). Feeding methods, visual fields and vigilance in dabbling ducks (Anatidae). *Funct. Ecol.* **16**, 522-529.
- Hall, M. I. and Ross, C. F. (2007). Eye shape and activity pattern in birds. *J. Zool.* **271**, 437-444.
- Hart, N. S. (2001). Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol.* **187**, 685-697.
- Hirsch, J. (1982). Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature* **300**, 57-58.
- Inzunza, O., Bravo, H., Smith, R. L. and Angel, M. (1991). Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: a study on predatory and carrion-eating birds. *Anat. Rec.* **229**, 271-277.

- Jones, M. P., Pierce, K. E. and Ward, D. (2007). Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *J. Exot. Pet Med.* **16**, 69-87.
- Kane, S. A. and Zamani, M. (2014). Falcons pursue prey using visual motion cues: new perspectives from animal-borne cameras. *J. Exp. Biol.* **217**, 225-234.
- Kane, S. A., Fulton, A. H. and Rosenthal, L. J. (2015). When hawks attack: animal-borne video studies of goshawk pursuit and prey-evasion strategies. *J. Exp. Biol.* **218**, 212-222.
- Kiltie, R. (2000). Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds. *Funct. Ecol.* **14**, 226-234.
- Land, M. F. (2015). Eye movements of vertebrates and their relation to eye form and function. *J. Comp. Physiol. A* **201**, 195-214.
- Land, M. F. and Nilsson, D.-E. (2012). *Animal Eyes*. Oxford: Oxford University Press.
- Lisney, T. J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Graves, G. R., Wylie, D. R. and Iwaniuk, A. N. (2013). Comparison of eye morphology and retinal topography in two species of new world vultures (Aves: Cathartidae). *Anat. Rec.* **296**, 1954-1970.
- Martin, G. R. (2007). Visual fields and their functions in birds. *J. Ornithol.* **148**, 547-562.
- Martin, G. R. (2009). What is binocular vision for? A birds' eye view. *J. Vis.* **9**, 14.
- Martin, G. R. (2011). Understanding bird collisions with man-made objects: a sensory ecology approach. *Ibis* **153**, 239-254.
- Martin, G. R. and Katzir, G. (1999). Visual fields in short-toed eagles, *Circus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds. *Brain Behav. Evol.* **53**, 55-66.
- Martin, G. R. and Katzir, G. (2000). Sun shades and eye size in birds. *Brain Behav. Evol.* **56**, 340-344.
- Martin, G. R. and Piersma, T. (2009). Vision and touch in relation to foraging and predator detection: insightful contrasts between a plover and a sandpiper. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **276**, 437-445.
- Martin, G. R. and Shaw, J. (2010). Bird collisions with power lines: failing to see the way ahead? *Biol. Conserv.* **143**, 2695-2702.
- Martin, G. R. and Portugal, S. J. (2011). Differences in foraging ecology determine variation in visual fields in ibises and spoonbills (Threskiornithidae). *Ibis* **153**, 662-671.
- Martin, G. R., Portugal, S. J. and Murn, C. P. (2012). Visual fields, foraging and collision vulnerability in Gyps vultures. *Ibis* **154**, 626-631.
- McIsaac, H. P. (2001). Raptor acuity and wind turbine blade conspicuity. In Avian-Wind Power Planning Meeting IV, Proceedings. Prepared by Resolve, Inc., Washington, DC, pp. 59-87.
- O'Rourke, C. T., Hall, M. I., Pitlik, T. and Fernández-Juricic, E. (2010a). Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement. *PLoS ONE* **5**, e12802.
- O'Rourke, C. T., Pitlik, T., Hoover, M. and Fernández-Juricic, E. (2010b). Hawk eyes II: diurnal raptors differ in head movement strategies when scanning from perches. *PLoS ONE* **5**, e12169.
- Potier, S., Bonadonna, F., Kelber, A. and Duriez, O. (2016). Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (*Milvago chimango*). *Physiol. Behav.* **157**, 125-128.
- Remsen, J. and Robinson, S. K. (1990). A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Stud. Avian Biol.* **13**, 144-160.
- Reymond, L. (1985). Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vis. Res.* **25**, 1477-1491.
- Reymond, L. (1987). Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vis. Res.* **27**, 1859-1874.
- Ritland, S. M. (1982). *The Allometry of the Vertebrate Eye*. Chicago: University of Chicago, Department of Biology.
- Robinson, S. K. and Holmes, R. T. (1982). Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* **63**, 1918-1931.
- Ruggeri, M., Major, J. C., Jr, McKeown, C., Knighton, R. W., Puliafito, C. A. and Jiao, S. (2010). Retinal structure of birds of prey revealed by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* **51**, 5789-5795.
- Schwab, I. R., Dubielzig, R. R. and Schobert, C. (2012). *Evolution's Witness: How Eyes Evolved*. Oxford: Oxford University Press.
- Sergio, F. (2003). From individual behaviour to population pattern: weather-dependent foraging and breeding performance in black kites. *Anim. Behav.* **66**, 1109-1117.
- Shlaer, R. (1972). An eagle's eye: quality of the retinal image. *Science* **176**, 920-922.
- Sillman, A. J. (1973). Avian vision. *Avian Biol.* **3**, 349-387.
- Snyder, A. W. and Miller, W. H. (1978). Telephoto lens system of falconiform eyes. *Nature* **275**, 127-129.
- Spiegel, O., Getz, W. M. and Nathan, R. (2013). Factors influencing foraging search efficiency: why do scarce lappet-faced vultures outperform ubiquitous white-backed vultures? *Am. Nat.* **181**, E102-E115.
- Tucker, V. A. (2000). The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors. *J. Exp. Biol.* **203**, 3745-3754.
- Veilleux, C. C. and Kirk, E. C. (2014). Visual acuity in mammals: effects of eye size and ecology. *Brain Behav. Evol.* **83**, 43-53.
- Weale, R. (1966). Why does the human retina possess a fovea? *Nature* **212**, 255-256.
- Weisman, R. G. and Spetch, M. L. (2010). Determining when birds perceive correspondence between pictures and objects: a critique. *Comp. Cogn. Behav. Rev.* **5**, 117-131.
- Yorzinski, J. L., Patricelli, G. L., Platt, M. L. and Land, M. F. (2015). Eye and head movements shape gaze shifts in Indian peafowl. *J. Exp. Biol.* **218**, 3771-3776.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A. and Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer Science and Business Media.

Summary: Differences in visual acuity, foveal specialization and visual field between Harris's hawks, *Parabuteo unicinctus*, and black kites, *Milvus migrans*, may reflect differences in the perceptual demands of their foraging behaviours.

Funding details

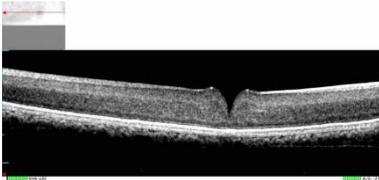
S.No.	Funder name	Funder ID	Grant ID
1	Labex Cemeb		
2	Association Française des Parcs Zoologiques		
3	Le Grand Parc du Puy du Fou		
4	Le Rocher des Aigles		
5	Les Ailes de l'Urga		
6	Le Zoo d'Amnéville		
7	La Volerie des Aigles		
8	Le Donjon des Aigles		
9	Le Bois des Aigles		
10	Les Géants du Ciel		
11	Le Zoo de la Bourbansais		
12	Le Zoo de la boissière du Doré		
13	Le Zoo de la Barben		
14	Le Zoo du Pal		
15	Le Parc des Oiseaux		

CHAPITRE 2



L'ŒIL ET LES FOVEAS CHEZ LES RAPACES

Le cas des Accipitriformes



Ce chapitre vise à comprendre le lien entre la taille de l'œil et la structure de la fovéa, ainsi que les différences structurelles possibles entre les prédateurs et les charognards. En effet, la fonction de la structure physique de la fovéa est encore méconnue, et l'apport d'études comparatives permet l'accroissement des connaissances. Ce chapitre compare 15 espèces aux mœurs écologiques différentes en utilisant la Tomographie en Cohérence Optique. Ce chapitre est divisé en 2 sections : (i) Description de la Tomographie en Cohérence Optique (section 2.1), (ii) Comparaison de l'œil et de la fovéa chez les Accipitriformes (section 2.2).



Figure G : Dispositif expérimental de l'étude des fovéas par Tomographie en Cohérence Optique

SECTION 2.1 : LA TOMOGRAPHIE EN COHERENCE OPTIQUE

La tomographie en cohérence optique (OCT) est une technique d'imagerie médicale qui utilise une onde lumineuse pour capturer des images tridimensionnelles d'un matériau qui diffuse la lumière (par exemple l'œil). Cette technique d'imagerie médicale utilisant l'infrarouge proche est non invasive et permet l'analyse en coupe transversale des tissus biologiques sans contact et à haute résolution (de l'ordre du micron). Elle a été utilisée pour la première fois par Huang et al., (1991) sur l'Homme et a depuis été proposée pour l'analyse des structures rétiniennes des oiseaux, à l'instar des rapaces (Ruggeri et al., 2010; Velasco Gallego, 2015).

Principes physiques et techniques de l'OCT

L'OCT est une technique optique analogue à l'imagerie par ultrasons (van Velthoven et al., 2007), mais permet une meilleure résolution car les longueurs d'ondes sont plus faibles que celles du son. Cependant, la vitesse de la lumière est 150.000 fois plus rapide que le son, ce qui rend impossible la mesure directe car aucun capteur de lumière n'est assez rapide pour mesurer à cette vitesse, c'est-à-dire en femtosecondes (10^{-15} secondes). Ainsi, il est nécessaire de passer par des interférences mesurant les temps de propagation de la lumière sur des distances micrométriques. En effet, en faisant interférer la lumière provenant de l'objet (*e.g.* l'œil) avec celle d'un autre faisceau ayant parcouru un chemin optique de référence, il est possible de mesurer le temps d'aller-retour et l'intensité des ondes réfléchies par les structures de l'objet. La procédure est donc permise grâce à l'interféromètre de Michelson (cf Figure H) qui fait interférer deux faisceaux lumineux provenant de la même source mais ayant suivi des chemins différents. Le signal d'interférence consiste en une série de « franges » dont les intensités dépendent des microstructures rencontrées par le faisceau. Pour chaque type de microstructure, on obtient un pic d'intensité à l'intérieur duquel on retrouve les franges. Enfin, par démodulation (permettant d'envelopper les franges de chaque microstructure) il est possible d'obtenir les positions des pics et donc des microstructures (*e.g.* les couches rétiniennes).

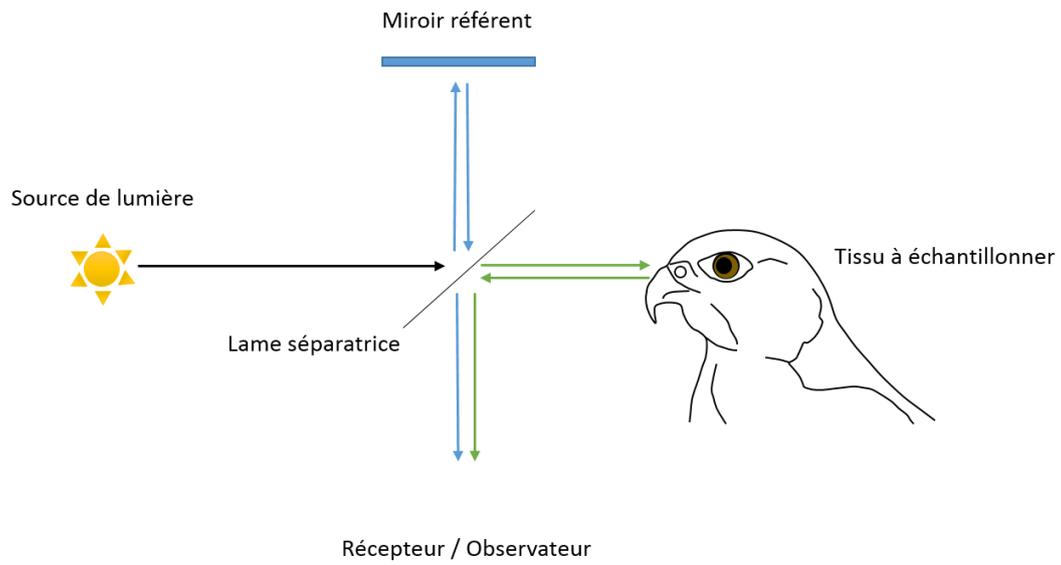


Figure H : Schéma adapté de l'interféromètre de Michelson.

SECTION 2.2 : COMPARAISON DE L'ŒIL ET DE LA FOVEA CHEZ LES ACCIPITRIFORMES

Résumé français de l'étude

Il est accepté que les organismes, et notamment les oiseaux ayant un œil plus gros, possèdent une acuité visuelle plus importante que ceux avec un œil de petite taille. Chez les oiseaux, la taille de l'œil est intimement liée à la masse de l'oiseau. Néanmoins, cette relation n'a jamais été vérifiée au sein d'un taxon précis. Les rapaces, et plus particulièrement les Accipitriformes, constituent un modèle unique car ils apparaissent comme étant hautement dépendant de leur système visuel. De plus, ils possèdent tous au moins une fovéa centrale et pour certains une fovéa temporale, structure qui est hautement liée à l'acuité visuelle. Cependant, les caractéristiques structurelles de celles-ci restent méconnues. Au vu des différences structurelles obtenues en comparant la buse de Harris et le milan noir dans le chapitre précédent, j'ai donc décidé de faire une analyse comparative de cette structure entre espèces prédatrices et charognards.

La taille de l'œil est significativement corrélée à la masse de l'oiseau chez les Accipitriformes. Ainsi, les espèces de taille importante peuvent détecter un objet (*e.g.* proie, congénère...) à une distance plus lointaine que les espèces de petite taille. Les espèces de taille importante recherchant principalement leur nourriture à haute altitude nécessiteraient une acuité visuelle supérieure. Il n'existe pas de différence de taille d'œil entre les prédateurs et les charognards en terme absolu. Néanmoins, en pondérant par le poids, les prédateurs ont un œil plus gros que les charognards. Ce résultat pourrait témoigner d'une demande visuelle suffisante pour les charognards, n'ayant pas besoin d'augmenter la taille de l'œil car ils cherchent quasiment tous de larges carcasses. En revanche, les prédateurs ont besoin d'une acuité visuelle croissante en fonction de leur taille car la nourriture recherchée est hautement variable, même pour des prédateurs se déplaçant à haute altitude telle que les aigles royaux qui peuvent se nourrir de petits mammifères tels que les lapins.

Les espèces prédatrices présentent aussi des structures anatomiques différentes des charognards. Dans un premier temps, l'épaisseur de la rétine est significativement plus importante chez les prédateurs en périphérie de la fovéa, ce qui témoigne certainement de

la présence d'un plus grand nombre de cellules ganglionnaires. Or, plus le nombre de ces cellules est important, plus l'acuité visuelle l'est également. Cependant, cette supposition n'est pas vérifiée par les analyses comportementales (les prédateurs et les charognards ont des acuités visuelles relativement similaires). Enfin, mis à part la petite buse *Buteo platypterus*, toutes les espèces prédatrices possèdent deux fovéas (une centrale et une temporale) alors que les charognards possèdent seulement une fovéa centrale. La fovéa temporale étant liée à la vision frontale, si la théorie d'augmentation de la fixation d'un objet grâce à la fovéa est vraie, alors les prédateurs présentent un avantage à posséder une fovéa temporale afin d'augmenter la précision du placement des serres au moment de la capture.

Notre étude témoigne donc de différences oculaires anatomiques significatives chez les rapaces qui sembleraient être intimement liées à l'écologie, et plus particulièrement le type de nourriture recherché.

Présentation de l'article (en anglais)

Title	Eye size, fovea and foraging ecology in accipitriforms
Authors	Potier S.#, Mitkus M.#, Bonadonna F., Duriez O., Isard P-F., Dulaurent T & Kelber A. # These authors contributed equally to the work
Journal	NA
Date of publication	In preparation

Eye size, fovea and foraging ecology in accipitriforms

Simon Potier^{a##*}, Mindaugas Mitkus^{b#}, Francesco Bonadonna^a, Olivier Duriez^a, Pierre-François Isard^c, Thomas Dulaurent^c and Almut Kelber^b

^a CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE –
1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

^b Department of Biology, Lund University, Sölvegatan 35, S-22362 Lund, Sweden

^c Centre Hospitalier Vétérinaire, Unité d'Ophthalmologie, 275 route Impériale, 74370 Saint-Martin Bellevue, France

* Corresponding author: simon.POTIER@cefe.cnrs.fr

These authors contributed equally to the work

Abstract

1. Birds with large eyes are predicted to have higher spatial resolution because of the greater focal length. Raptors are well known for their acute vision and deep central fovea. Because foraging strategies may reflect visual demands, eye size and fovea may differ between species with different foraging strategies.
2. We tested whether predators (actively hunting mobile prey) and carrion eaters (eating dead prey) from the order Accipitriformes (diurnal raptors) differ in their eye size, foveal depth and retinal thickness using optical coherence tomography and phylogenetic comparative methods.
3. Most studied predators had central and temporal fovea, but all carrion eaters had only one central fovea. We found that eye size scaled with body mass in predators but not in carrion eaters. We found that predators have larger eyes relative to their body mass than carrion eaters and a thicker retina at the edge of the fovea, but there was no difference in the central fovea depth between the groups. Finally, we found that larger eyes have deeper central fovea in general.
4. These results suggest that the visual system (except the foveal depth which seems mostly dependent upon eye size) in Accipitriformes may be highly related to the foraging strategy.

Introduction

Vision is often considered to be an important sensory modality in birds as their relative eye size is large compared to other vertebrates (Walls 1942; Rochon-Duvigneaud 1943; Brooke, Hanley & Laughlin 1999). The larger the eye the longer the focal length, potentially leading to a more acute vision (Kiltie 2000). High visual acuity (or spatial resolution) allows resolving fine detail in a visual scene. Consequently, it is commonly assumed that within a taxonomical group highly visual species should have larger eyes than species that rely more on other sensory cues to locate their prey. However, despite the generally positive scaling between the eye size and visual acuity in birds (Kiltie, 2000), eye size is only one of the factors determining spatial resolution and other parameters should be taken into account.

When light passes through the eye and reaches the retina, it is sampled by an array of photoreceptors. The fineness of photoreceptor mosaic determines the detail, which is resolved from the retinal image (Land & Nilsson 2012). From the photoreceptors the image is passed to the retinal interneurons and finally to the retinal ganglion cells. Thus not only the eye size, which sets the focal length and image magnification factor, but also photoreceptor and retinal ganglion cell density determines visual acuity. Even if photoreceptor or retinal ganglion cell density counts are not available, relative cell density can be evaluated by the thickness of the retinal tissue – regions with highest cell density are also the thickest regions in the retina (Walls 1937; Jeffery & Williams 1994; Querubin *et al.* 2009; Mitkus *et al.* 2014). Although this is not true where a foveal pit is present.

The fovea is a region in the retina where photoreceptor density is highest; therefore it is the place of the highest spatial resolution in the eye (Reymond 1985; Reymond 1987; Tucker 2000; Land & Nilsson 2012; Coimbra, Collin & Hart 2015). In the center of the fovea, retinal ganglion cells and sometimes other inner retinal layers are partially or fully displaced, thus creating a depression – a foveal pit. The possible optical function of the anatomical structure of the deep avian fovea has been debated since decades (Walls 1937; Pumphrey 1948).

Walls (1937) suggested that steep slopes of the deep foveal depression may magnify the image. Pumphrey (1948) considered both the steep walls and the concave bottom of the foveal pit, and concluded that magnification is uneven and thus should distort the image of an object locally or make it appear “jumpy” if it is small and passing through the fovea.

Finally, Snyder and Miller (1978) ignored foveal slopes and considered only the concave bottom of the foveal pit to find an explanation for the speculatively high visual acuity of a hypothetical raptor with an eye size equal to that of human. In addition, Pumphrey (1948) proposed that optical effects of the fovea might also enhance an animal's ability to detect

subtle movements and fixate on a distant object of interest (Pumphrey 1948). If that is the case, then birds with different foraging ecology may be expected to have different foveal characteristics.

Raptors from the orders Accipitriformes and Falconiformes have relatively larger eyes than other birds, with eye mass 1.4 times greater than an average bird of the same body mass (Brooke et al. 1999), and the most acute vision of all birds known to date (Fischer 1968; Hirsch 1982; Reymond 1985; Reymond 1987; Mclsaac 2001; Potier *et al.* 2016a; Potier *et al.* 2016b). However, the need for acute vision might differ among raptors depending on their foraging ecology; some of them are predators hunting moving prey of various sizes on the ground or in the air, while others are mainly or exclusively carrion eaters, usually searching for large carcasses or aggregations of other scavenging species (Del Hoyo & Elliot 1994). These differences in the foraging ecology may impose different demands on their sensory systems.

As carrion eaters search for dead smelly food, olfaction may be an important sensory modality in their foraging behaviour (Houston 1986; Smith & Paselk 1986; Gilbert & Chansocheat 2006). Indeed, in some behavioural context, for example in a closed environment, it could be even more important than vision (Potier et al. unpublished data). Predators and carrion eaters thus may also differ in the relative investment in their visual systems. For example, predatory species have a higher retinal ganglion cell density in the central fovea than carrion eaters, which also lack a temporal fovea (Inzunza *et al.* 1991). Some authors assessed the fovea of raptors using retinal cross-sections (Rochon-Duvigneaud 1943; Oehme 1964; Snyder & Miller 1978; Reymond 1985; Reymond 1987), however, to our

knowledge, no studies attempted to compare different anatomical foveal characteristics between predatory and carrion eating raptors.

In this study we used optical coherence tomography measurements to non-invasively investigate the foveas of predatory and carrion eating raptors from the order Accipitriformes, in relation to published and unpublished data about eye size and body mass. Particularly, we hypothesized that (1) the eye size of raptors should scale with their body mass, (2) predators should have larger eyes than carrion eaters relatively to their body mass because they differ in their foraging strategies, (3) predators should have thicker retina than carrion eaters that may reflect a larger number of retinal neurons and (4) if, as suggested by some authors, the fovea could serve to detect any subtle movements, predators may have a deeper central fovea than carrion eaters helping them to detect moving prey.

Methods

Subject and study site

We used birds from 14 raptor species from two falconry parks: Le Grand Parc du Puy du Fou and Les Ailes de l'Urga, France (see Table 1). All birds were healthy individuals of various sexes. The birds were housed in their aviaries before the experiment.

Table 1: Species and number of individuals used for the Optical Coherence Tomography

Common name	Scientific name	Ecology	Number of individuals (sex*)	Reference	Study site [#]
Palm-nut vulture	<i>Gypohierax angolensis</i>	Carrion eater	2 (1M & 1F)	present report	A
Egyptian vulture	<i>Neophron percnopterus</i>	Carrion eater	3 (1M & 2F)	present report	A
Short-toed snake eagle	<i>Circaetus gallicus</i>	Predator	1 (F)	present report	A
Griffon vulture	<i>Gyps fulvus</i>	Carrion eater	3 (2M & 1F)	present report	A
Golden eagle	<i>Aquila chrysaetos</i>	Predator	1 (M)	present report	A
Eastern imperial eagle	<i>Aquila heliaca</i>	Predator	1 (F)	present report	A
Steppe eagle	<i>Aquila nipalensis</i>	Predator	1 (M)	present report	A
Bald eagle	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	Predator	3 (3M)	present report	A
Black kite	<i>Milvus migrans</i>	Carrion eater	3 (2M & 1F)	Potier et al. In press	A
Black-chested buzzard-eagle	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	Predator	1 (M)	present report	A
Harris's hawk	<i>Parabuteo unicinctus</i>	Predator	6 (3M & 3F)	Potier et al. In press	B
Hooded vulture	<i>Necrosyrtes monachus</i>	Carrion eater	3 (3M)	present report	B
Short-tailed hawk	<i>Buteo brachyurus</i>	Predator	1 (Unknown)	Ruggeri et al. 2010	C
Broad-winged hawk	<i>Buteo platypterus</i>	Predator	1 (Unknown)	Ruggeri et al. 2010	C
Andean Condor	<i>Vultur gryphus</i>	Carrion eater	1 (F)	present report	A
Turkey vulture	<i>Cathartes aura</i>	Carrion eater	3 (Unknown)	present report	A

* Sex : M = male and F = female

[#] A: Puy du Fou, B: Les Ailes de l'Urga, C: Falcon Batchelor Bird of Prey Center

Corneal diameter, eye size, body mass and ecology

We estimated corneal diameter by close-up photography. While a falconer handled the bird, a ruler was placed below the right eye and a close-up picture was taken from 10 cm distance with a digital camera at wide angle (equivalent focal) with 8 MegaPixels (Figure 1). The pictures were imported into ImageJ software (Rasband 1997-2012) and corneal diameters were measured as the distance between the corneo-scleral junctions on the two opposing sides of the pupil. To verify the accuracy of this method, we obtained corneal diameter measurements for 13 of our 15 species from Ritland (1982) (Supplementary Table S1), where corneal diameters were measured in excised eyes. We found a significant correlation between the corneal diameters reported by Ritland (1982) and corneal diameters estimated by our close-up photography method (Spearman correlation, $N = 13$, $t = 5.83$, $df = 11$, $\rho = 0.87$, $p < 0.001$).

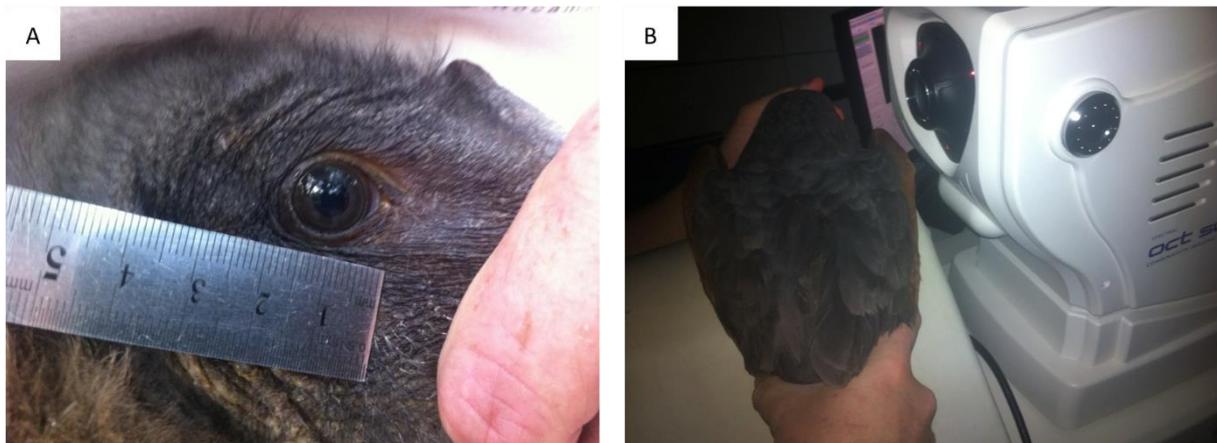


Figure 1: Methods used to (A) measure the corneal diameter (an Andean condor *Vultur gryphus* in this case) and (B) held the birds for OCT measurements (a Harris's hawk *Parabuteo unicinctus* in this case).

Furthermore, in order to use corneal diameter as a proxy for eye size in this group of birds, we used corneal diameter and axial length data for 90 species of accipitriforms from Ritland (1982).

Bird body mass values (when available) were taken from Dunning (2013) as the mean between body mass of males and females for each species. Birds were grouped into predators and carrion eaters according to their main ecological characteristic described in Del Hoyo and Elliot (1994).

Foveal and retinal measurements

We obtained foveal measurements by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography with a specific corneal module (OPKO/OTI Spectral OCT SLO Tomography; EDC Vet, Carvin, France). The OCT is a low-coherence interferometry based on non-invasive microscopic imaging and provides non-contact, high-resolution, cross-sectional images of biological tissues (Ruggeri *et al.* 2010). During the measurements the birds were awake and alert during the entire imaging process that took less than 10 minutes for one individual. To minimise the bird handling time, only the right eye was examined in each subject. The birds were held gently by the experienced bird handler (S.P.) and no mechanical device was used to fix the head (Figure 1). The cornea was not pressed against the device and the bird handler (S.P.) needed to find the suitable distance between the module and the eye to obtain an image. For each individual a video sequence was recorded, from which we selected the image that fell directly on the foveal pit and accurately showed the retina and the fovea(s). The images were analysed with software ImageJ (Rasband, 1997-2012) to measure foveal depth and retinal thickness, as a reference using a scale automatically provided by the OCT and included in the image. As the OCT device has an axial resolution of 10 μm , we rounded every measurement to the nearest 10 μm .

The foveal pit is formed by a full or partial radial displacement of the retinal nerve fibre, retinal ganglion cell, inner plexiform and inner nuclear layers. In some species even the outer plexiform layer and outer nuclear layer (photoreceptor nuclei) are partially displaced (Mitkus 2015). Depending on how far and how much of the retinal tissue is displaced from the centre of the foveal pit, a ring of thickened retina might appear around the fovea. We call that part of the thicker retina the “foveal rim”. The presence or absence of the foveal rim depends on the species. Thus for birds without a foveal rim, we defined the edge of the fovea at the place, where the slope of the foveal pit ends and where retinal thickness becomes similar to the adjacent retinal regions. Accordingly, for birds with a foveal rim, we define the edge of the fovea as the outer edge of the rim, where retinal thickness becomes similar to the adjacent retinal regions.

We measured retinal thickness at the edge of the fovea (RetThiEdg), retinal thickness at the foveal rim (RetThiRim) and retinal thickness at the centre of the foveal pit (RetThiPit) from the corresponding inner (vitreal) surface of the retina (internal limiting membrane) to the outer edge of the retinal pigment epithelium (Figure 2). We calculated foveal depth (FovDep) in two different ways: 1. when the rim was present, foveal depth as compared to the retinal thickness at the foveal rim was calculated as $FovDepRim = RetThiRim - RetThiPit$ and 2. when the rim was absent foveal depth as compared to the retinal thickness at the edge of the fovea was calculated as $FovDepEdg = RetThiEdg - RetThiPit$ (Figure 2). We did not measure the foveal width because the horizontal dimension of the OCT images is dependent upon the axial length of the investigated eye, and we could not measure this in our alive birds. Retinal layers in the OCT images were identified according to Ruggeri *et al.* (2010).

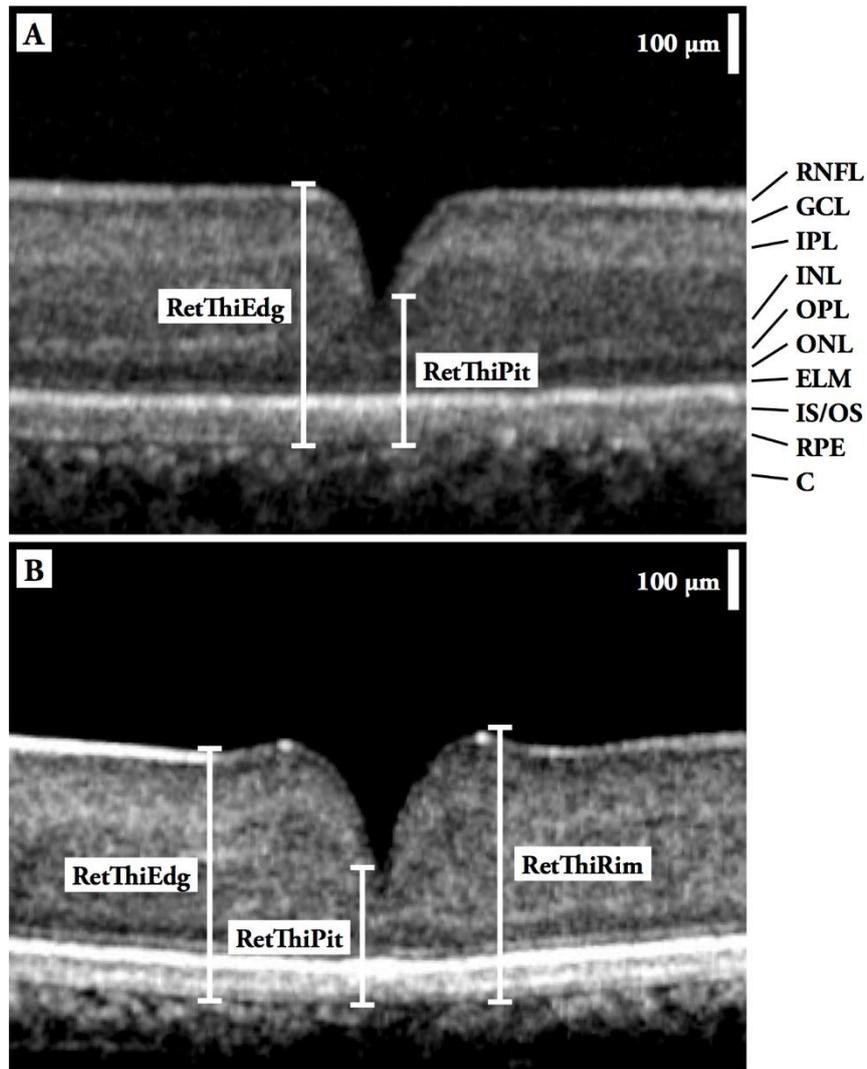


Figure 2: OCT images of the central fovea of the Griffon vulture (*Gyps fulvus*) (A) and Andean condor (*Vultur gryphus*) (B) showing the foveal parameters used in analysis (edge of the fovea (RetThiEdg), retinal thickness at the foveal rim (RetThiRim) and retinal thickness at the centre of the foveal pit (RetThiPit); see text for explanation). RNFL – retinal nerve fiber layer; GCL – ganglion cell layer; IPL – inner plexiform layer; INL – inner nuclear layer; OPL – outer plexiform layer; ONL – outer nuclear layer; ELM – external limiting membrane; IS/OS – photoreceptor inner and outer segments; RPE – retinal pigment epithelium; C – choroid.

Statistical analyses

All analyses were performed with R.3.1.2 (R Development Core Team 2015) using packages {ape} (Paradis *et al.* 2008), {caper} (Orme 2013) and {nlme} (Pinheiro *et al.* 2014).

Throughout the paper, we present means \pm S.E. and assume statistical significance for $p < 0.05$.

We used Pearson correlation to estimate the relation between corneal diameter and axial length. We used PGLS (phylogenetic generalised least square models) with OCT data to estimate any relation between corneal diameter and retinal or foveal characteristics, and foveal and retinal differences between predators and carrion eaters. Phylogeny was derived from (Jiang *et al.* 2015) with *Cathartidae* (Turkey vulture *Cathartes aura* and Andean condor *Vultur gryphus*) as an outgroup (Figure S1).

Because a phylogeny comprising all 97 species used from (Ritland 1982; Dunning 2013) was not available, we used linear models to test any relationship between body mass (log transformed) and corneal diameter (cubed and log transformed). Linear models were also used to compare the slope of the predatory and carrion eating species body mass – corneal diameter regression.

Finally, after checking for normality and homoscedasticity, Student's t-test was used to compare the corneal diameter and residual corneal diameter (from the linear model of corneal diameter and body mass) between predators and carrion eaters. The residual corneal diameter was used to test for any differences between predators and carrion eaters after controlling for body mass. Wilcoxon paired test was used to compare various parameters of the central and temporal foveas of bi-foveate species.

Results

For all accipitriforms species, we found that corneal diameter and axial length were highly correlated ($t = 24.77$, $df = 88$, $\rho = 0.93$, $p < 0.001$; Supplementary Table S1).

Corneal diameter, body mass and ecology

Overall corneal diameter did not differ between the 80 predatory and the 17 carrion eating species ($t = -0.47$, $df = 23.04$, $p = 0.64$; Figure 3a). However, when controlling for body mass,

predators (n = 71) had larger corneal diameters than carrion eaters (n = 16) ($t = 7.24$, $df = 73.71$, $p < 0.001$; Figure 3b). Corneal diameter was more variable in predators than in carrion eaters.

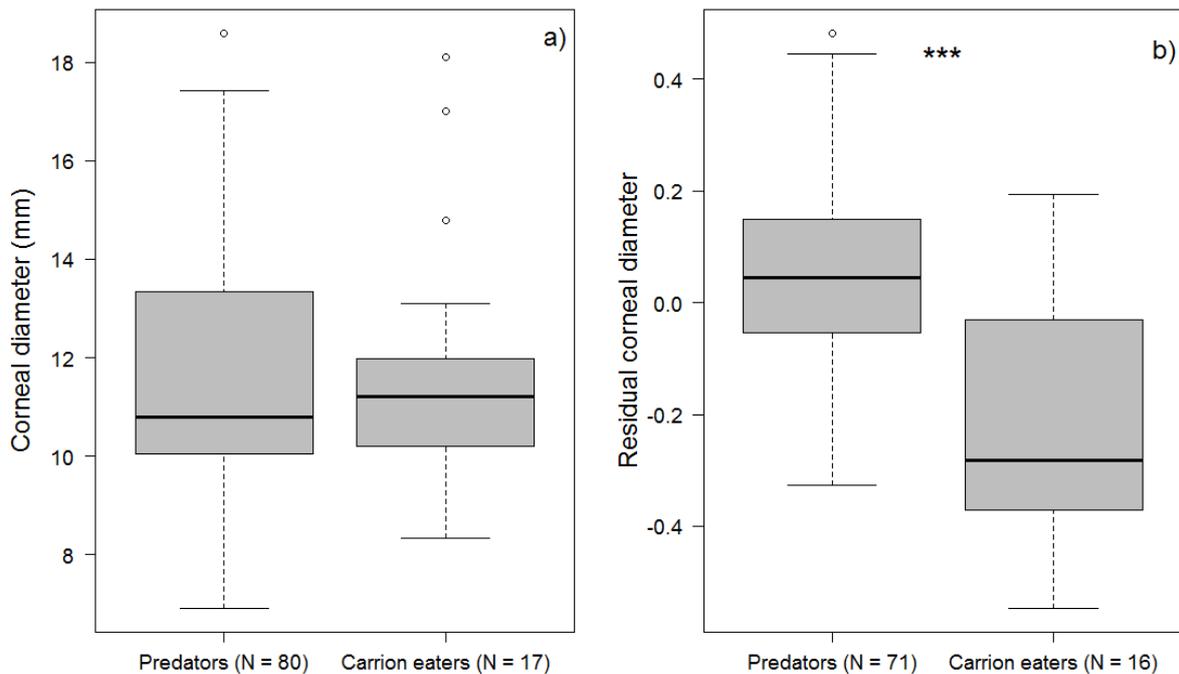


Figure 3: Eye size difference between predators and carrion eaters. (a) Corneal diameter difference and (b) residual corneal diameter calculated from linear regression of corneal diameter and body mass.

On average, carrion eaters were heavier than predators (body mass carrion eaters: 4540.3 ± 830.8 g (range: 529.0 – 10,800.0 g), body mass predators: 1111.7 ± 143.9 g (range: 88.3 – 5232.0 g), $t = -4.07$, $df = 15.91$, $p < 0.001$).

For the 85 species of accipitriforms, the scaling exponent of corneal diameter on body mass was 0.40 ± 0.04 (Figure 4) ($t = 8.95$, $r^2 = 0.48$, $p < 0.001$). When grouping the raptors into predators and carrion eaters, the relation was significant for both predators ($t = 13.42$, $r^2 =$

0.72, $p < 0.001$; Figure 4) and carrion eaters ($t = 2.70$, $r^2 = 0.30$, $p = 0.017$; Figure 4); the slope of the two linear regressions did not differ significantly ($t = -1.49$, $p = 0.140$).

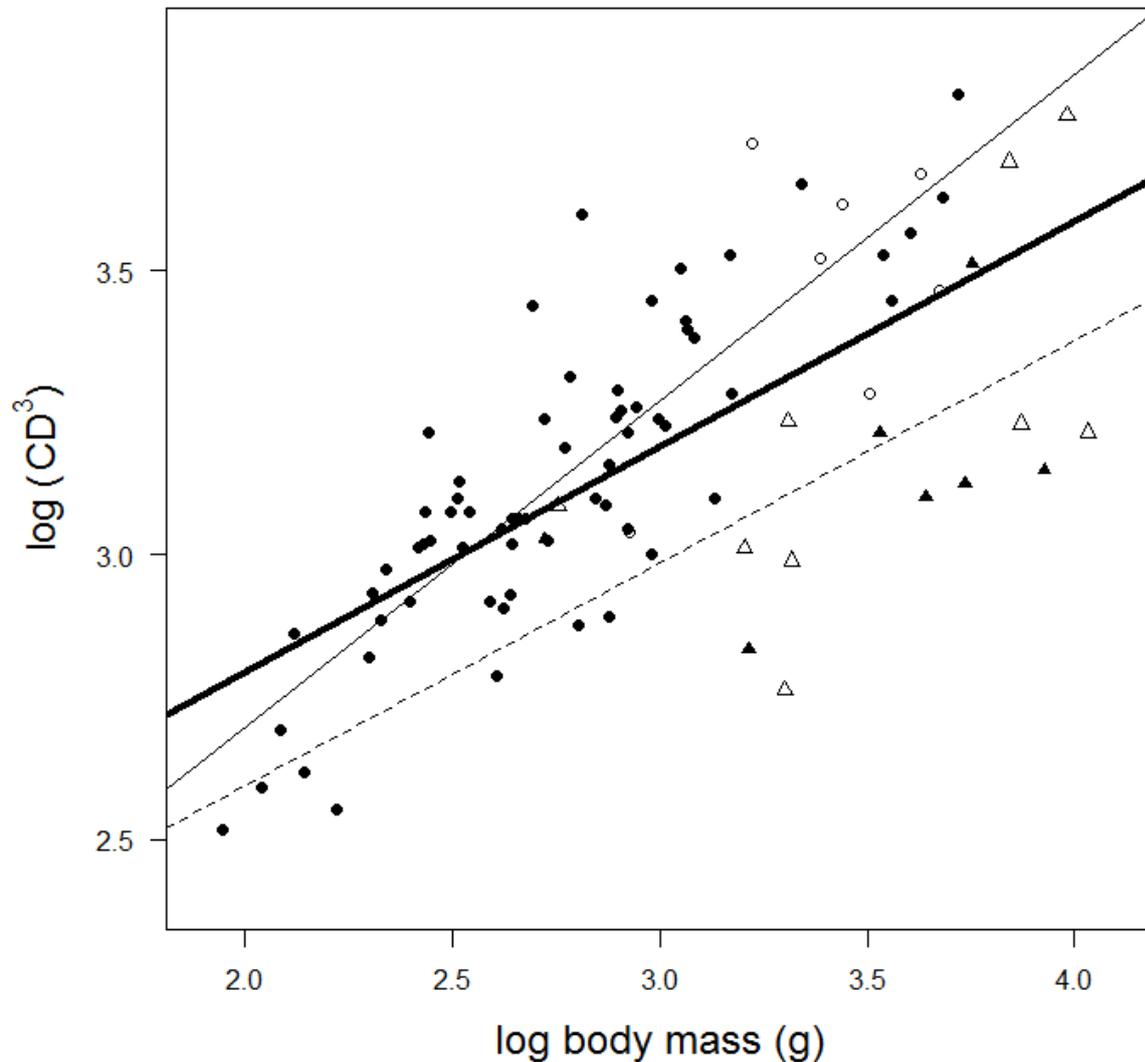


Figure 4: The regression of corneal diameter (CD) on body mass for 87 species from order Accipitriformes (bold solid line, $y = 0.38x + 2.05$, $r^2 = 0.44$, $p < 0.001$), which were also grouped as predators (71 species; solid line, $y = 0.57x + 1.55$, $r^2 = 0.72$, $p < 0.001$) and carrion eaters (16 species; dash line, $y = 0.39x + 1.81$, $r^2 = 0.30$, $p = 0.017$). Filled symbols represent data from Ritland (1982), open symbols represent data from close-up photography of this study (when no data were available from Ritland). Circles represent predators and triangles carrion eaters.

General foveal observation

We found only one central fovea in all carrion eaters, but two foveas (central and temporal) in all predators (except the Broad-winged hawk; data from Ruggeri et al. (2010)). In one predatory species, the Bald eagle, only a very shallow temporal fovea was present (see supplementary materials). In addition, marked intra-species variation in the shape of the central fovea was found in Black kites (Figure 5).

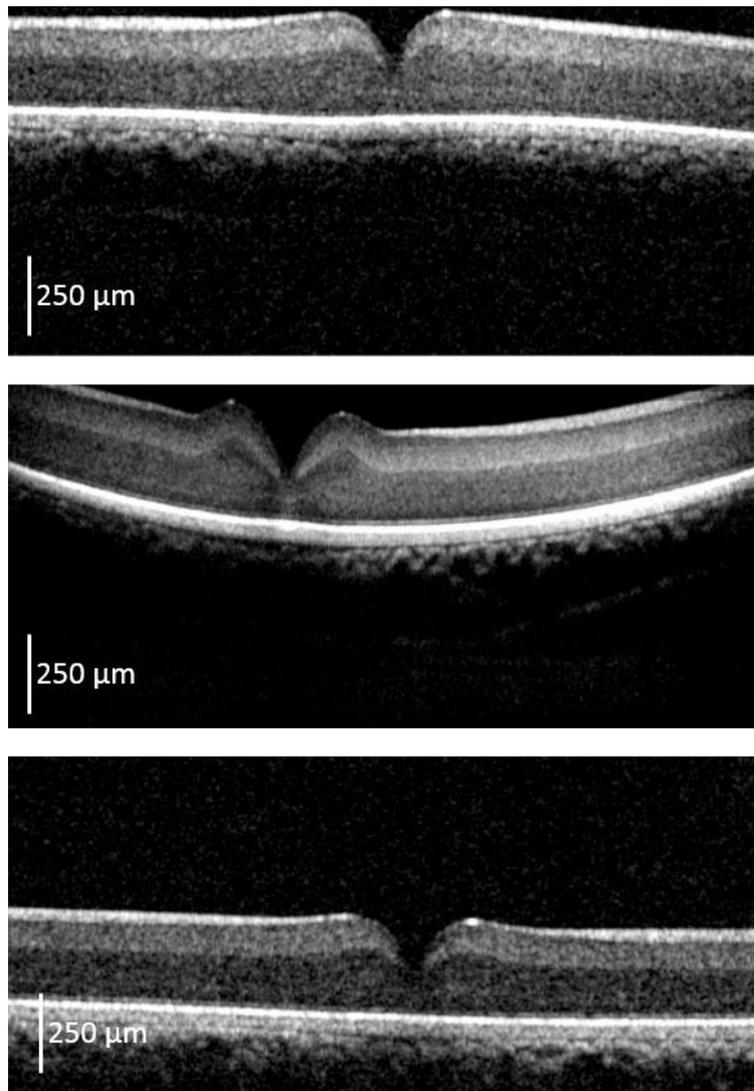


Figure 5: OCT images of the central fovea from the right eye of three different Black kite (*Milvus migrans*) individuals.

Fovea, retinal thickness and corneal diameter

Central fovea

There were no significant differences between carrion eaters and predators in foveal depth (FovDep: $t = -1.65$, $df = 13$, $p = 0.123$). The central fovea of accipitriforms with a larger corneal diameter was significantly deeper ($t = 2.51$, $df = 12$, $p = 0.027$) than that of species with a smaller corneal diameter (Figure 6a).

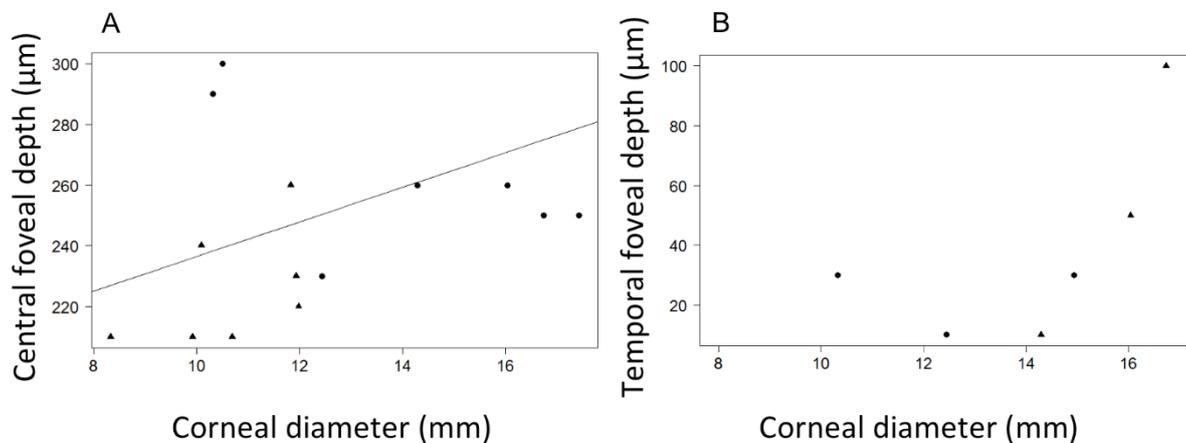


Figure 6: Relation between corneal diameter and a) maximal foveal depth of the central fovea ($n=14$) and b) maximal foveal depth of the temporal fovea ($n=6$). Circles represent predators and triangles carrion eaters.

The retina was significantly thicker at the foveal edge (RetThiEdg) of predators than carrion eaters (predators: $453.3 \pm 7.5 \mu\text{m}$; carrion eaters: $411.4 \pm 9.1 \mu\text{m}$; $t = -2.44$, $df = 14$, $p = 0.029$), and tended to be also thicker at the foveal rim (RetThiRim; predators: $471.7 \pm 8.3 \mu\text{m}$; carrion eaters: $420.0 \pm 9.1 \mu\text{m}$; $t = -2.12$, $df = 8$, $p = 0.067$). We did not find any differences in the retinal thickness at the foveal pit between these two groups (RetThiPit; predators: $222.5 \pm 10.5 \mu\text{m}$; carrion eaters: $202.9 \pm 8.4 \mu\text{m}$; $t = -0.63$, $df = 13$, $p = 0.537$).

When analyzing all accipitriforms together, we did not find a significant relation between corneal diameter and retinal thickness at the foveal edge (RetThiEdg: $t = -0.23$, $df = 13$, $p =$

0.819), retinal thickness at the foveal rim (RetThiRim: $t = 1.71$, $df = 7$, $p = 0.129$) or retinal thickness at the foveal pit (RetThiRim: $t = -1.26$, $df = 12$, $p = 0.233$). We found no relationship between foveal depth and retinal thickness at the foveal edge (RetThiEdg: $t = 0.27$, $df = 13$, $p = 0.791$).

Temporal fovea

We found no significant relation between corneal diameter and temporal fovea depth (FovDep: $t = 2.18$, $df = 5$, $p = 0.081$, Figure 6b), or retinal thickness at the edge of the fovea (RetThiEdg: $t = -1.38$, $df = 5$, $p = 0.226$). Nevertheless, we found a tendency for species with a large corneal diameter to have a thinner retina at the pit of the temporal fovea (RetThiPit: $t = -2.52$, $df = 5$, $p = 0.053$).

Comparison between central and temporal fovea

For predatory species, the central fovea was deeper than the temporal fovea (central: $220.7 \pm 6.7 \mu\text{m}$; temporal: $35.7 \pm 11.4 \mu\text{m}$, $V = 21$, $p = 0.035$). The retina was thicker at the edge of the central fovea than at the edge of the temporal fovea (central: $433.3 \pm 8.1 \mu\text{m}$; temporal: $360.0 \pm 3.8 \mu\text{m}$, $V = 28$, $p = 0.021$). Finally, the retina was thinner at the pit of the central fovea than at the pit of the temporal fovea (central: $242.1 \pm 8.7 \mu\text{m}$; temporal: $325.7 \pm 9.0 \mu\text{m}$, $V = 0$, $p = 0.031$).

Discussion

We found that corneal diameter, thus axial length, and body mass were highly correlated in order Accipitriformes (Figure 4). Relative to their body mass, predators had larger corneal diameters – and thus larger eyes – than carrion eaters. We found two foveas (one central and one temporal) in all but one predatory species, but only one central fovea in all carrion eaters. Focusing on the central fovea, predators had thicker retina than carrion eaters at the edge of the fovea, but not at the rim or the pit of the fovea. Nevertheless, no differences in

foveal depth were found between the two groups. Considering all species together, a larger corneal diameter was linked to a deeper fovea. Finally, for predatory species, the central fovea was deeper than the temporal fovea and the retina was thicker at the edge and at the pit of the central fovea.

Corneal diameter, body mass and ecology

As found for various birds species (Brooke, Hanley & Laughlin 1999), the scaling of the eye size and body mass in the order Accipitriformes is uniform over a wide range, confirming our first hypothesis. This uniformity may reflect similarities between the pattern of costs and benefits that determine the important investment in vision for all accipitriforms, independently of body size, as has also been proposed for bird in general (Brooke, Hanley & Laughlin 1999).

In diurnal animals, one of the most important benefits of having large eyes is their potential implication for higher spatial resolution (Kiltie 2000). However, there are costs associated with increased eye size. First, because an eye is a fluid-filled chamber, it is very heavy.

Indeed, in some birds, one eye weighs as much, or more, than the whole brain (Burton 2008) such as for the Kori bustard, *Ardeotis kori* (Brain weight: 14.3g; Eye weight: 23.2g).

Physiological, mechanical and aerodynamic constraints, and associated energetic costs of carrying a larger weight (Brooke, Hanley & Laughlin 1999), suggest that small birds cannot withstand to carry eyes as large as big birds in absolute terms.

Moreover, large raptors like eagles and vultures, when they forage, mostly use soaring and gliding flight, while small raptors like harriers or hawks can use more flapping and gliding flight (Del Hoyo & Elliot 1994). Thus, soaring and gliding mean that larger raptors may fly at higher altitude than smaller ones. As a result, assuming similarly sized prey, larger raptors

would need larger eyes with higher visual acuity than smaller raptors. Nevertheless, the demand for a large eye size may be as high for the carrion eaters as for the predatory species. The relation between eye size (corneal diameter) and body weight has more variance for carrion eater ($\rho = 0.30$) than for predators ($\rho = 0.72$). This result suggests that the eye size of carrion eaters may depend less on body size than the eye size of predators.

When comparing the eye sizes between predators and carrion eaters, we found no difference in absolute terms. However, as suggested in our second hypothesis, for similar body mass, predators have larger eyes than carrion eaters. This suggests that carrion eaters do not need the same level of spatial resolution as predatory species, maybe again, because carrion eaters (*e.g.* vultures) mainly search for larger prey than predators. Increased eye size may also result in additional cost such as a reduction of the visual field by an increased size of the suborbital ridge to avoid being blinded by the dazzling sun (Martin & Katzir 2000; Potier *et al.* 2016b). Indeed, a larger eye size may result in higher rate of image of the sun that can produce “disability glare”, *i.e.* a reduction of visual acuity or contrast sensitivity caused by scattered light (Koch 1989; Aslam, Haider & Murray 2007). This disability glare may reduce target detection especially for objects (*e.g.* prey) of low contrast (LeClaire *et al.* 1982). Nevertheless, reducing visual field size may be costly for carrion eaters as they need to scan everywhere for conspecific information while foraging (Houston 1974). Thus, there might be a trade-off between the eye size and extent of the visual field. However, more studies are needed to investigate this idea further.

Reducing the energy expended for vision may allow carrion eaters to invest more and shift to other sensory modalities to find their food. Indeed, it has been found that species of the

family Cathartidae (Houston 1986; Gomez *et al.* 1994) (Potier *et al.* unpublished data), the Southern caracara *Caracara plancus* (Potier *et al.* unpublished data) and possibly also old world vultures (Gilbert & Chansocheat 2006) can use olfaction to find their food.

General foveal observations

All our study species classified as predators had two foveas (one central and one temporal; except the Broad-winged hawk, data for which was taken from Ruggeri *et al.* (2010)), while all carrion eaters had only one central fovea. This characteristic has been found in two other studies (Inzunza *et al.* 1991; Potier *et al.* 2016b), but this is the first time that many species of two ecological groups have been compared. The fovea is a retinal area with a highest photoreceptor density and therefore it is the place in the eye with a highest acuity (Fite & Rosenfield-Wessels 1975; Meyer 1977; Inzunza *et al.* 1991; Jones, Pierce & Ward 2007). In predators, it is supposed, that sideways vision serves to detect and focus on the prey at long distances while frontal vision is essential at the moment of attack (Tucker 2000). Sideways vision in birds with lateral eyes is linked to the deep central fovea while frontal vision is linked to the shallow temporal fovea (Tucker 2000; Jones, Pierce & Ward 2007).

It has been suggested that fovea may serve as a tool helping to stabilize fixation (Walls 1937; Pumphrey 1948; Jones, Pierce & Ward 2007), and it is essential for a predator to keep the prey in the highest acuity region while chasing it from a far distance. In that circumstance, having a temporal fovea may be needed to fixate the prey into the frontal field and control the position of feet. Contrary to predators, carrion eaters eating dead animals may not need a temporal fovea to fixate a moving target (Inzunza *et al.* 1991). Predators and scavengers both need acute vision to find their food, using lateral field of view, justifying the presence of a deep central fovea. However, because scavengers eat dead immobile animals, there might be no need to have a temporal fovea.

We also found that foveal shape may differ between different individuals of the same species, as has been found in the Black kites (Fig. 4). Such intra-specific differences have also been observed in Common buzzards (Oehme 1964) or Northern fulmars (Mitkus *et al.* submitted). Moreover, in addition to the foveal shape variation, we also found that individuals may differ in the presence or absence of a rim around the foveal pit. It is known that in humans the foveal shape can change with age, particularly from the birth up to age of four (Hendrickson & Yuodelis 1984). In our case, all black kite individuals were at least one year old, and there might be no age related association with the presence of the foveal rim as the only individual with a rim had the same age as the other one without a rim (both born in 2014). No differences were found in human foveal shape between sexes, which could be the case for our Black kites too (Wagner-Schuman *et al.* 2011). Further studies are needed to understand what environmental or genetic factors influence the foveal shape.

Central fovea, retinal thickness and corneal diameter

The fovea is the region in the retina with the highest photoreceptor density ((Meyer 1977) and other references therein) and thus of the highest visual acuity. In the regions of high visual acuity the receptor to ganglion cell (and other retinal interneuron) ratio is low (Fite & Rosenfield-Wessels 1975), thus the total number of cells is the highest in the retina.

Therefore, those regions not only have the highest photoreceptor density, but also are the thickest in the retina (Walls 1937; Jeffery & Williams 1994; Querubin *et al.* 2009; Mitkus *et al.* 2014). Apart from the foveal pit, where retinal ganglion cell and other retinal layers are centrifugally displaced, retinal thickness can be a good indicator of relative photoreceptor density.

We found no significant relationship between the eye size and retinal thickness at the foveal edge or at the foveal rim, which suggests that larger eyes do not have substantially higher

photoreceptor densities in the foveal region. However, predators had significantly thicker retina at the foveal edge than the carrion eaters (confirming our third hypothesis), which supports the findings by previous studies that predatory raptors have higher peak retinal ganglion cell density than carrion eaters (Fite & Rosenfield-Wessels 1975; Inzunza *et al.* 1991; Lisney *et al.* 2013).

However, there was no difference between these two groups in the retinal thickness at the foveal pit, which indicates that whether the photoreceptors are of similar length or that similar amount of retinal material is retained in the pit in both predators and carrion eaters. No relationship between retinal thickness at the foveal pit and eye size in accipitriforms in general might suggest, that there is a physical (mechanical) limitation for the thinness of the retina in the foveal pit, independently of the eye size. It would be very interesting to investigate this question further in other bird groups.

Because the fovea has been suggested to magnify the image and to possibly increase the detection of subtle movements of an object (*e.g.* a prey) (Walls 1937; Pumphrey 1948; Jones, Pierce & Ward 2007), one would think that foveal shape might differ between predators and carrion eaters (hypothesis 4). In our study, we only estimated the foveal depth, as the width cannot be surely access by OCT. We did not find any differences in foveal depth between predators and carrion eaters. Same as predators, carrion eaters also search for subtle movements of others flying carrion eaters that may lead to similar demands on anatomical structure of the fovea, but this statement need to be proven by studied the all shape of the fovea. While carrion eaters search for their food by direct (personal) information, they may also use information given by conspecifics, which increases foraging efficiency (Houston 1974; Buckley 1996; Jackson, Ruxton & Houston 2008; Deygout *et al.* 2010). Moreover, vision in accipitriforms serves for foraging but also for predator detection

as intra-guild predation exists in raptor assemblages (Sergio & Hiraldo 2008). Thereby, if the fovea could increase the detection of subtle movement for foraging and for predators' avoidance, both ecological groups may need the same shape or depth.

We found a significant relationship between the foveal depth and eye size. The larger the eye, the deeper the fovea. Increasing foveal depth (for a similar width) may lead to a smaller radius in the bottommost portion of the pit. This could improve the foveal magnification (Snyder & Miller 1978). If this is true, an accipitriforme bird with a large eye might have a better spatial resolution not only because of a larger focal length (Kiltie 2000), but also because of the possible higher foveal magnification effect. Kiltie (2000) found a significant positive regression between the eye size and visual acuity, with a slope of 1.42 for diurnal mammals and birds. While her allometry did contain only one Accipitriformes, visual acuity increased more rapidly than eye size. Our finding may suggest that a higher magnification effect or stronger increase of visual acuity as eye size increases may be due to the deeper central fovea in large eye birds. Nevertheless, Reymond (1985, 1987) found that visual acuity of two raptors species determined in behavioral experiments matches to the anatomical spatial resolution calculated based on the photoreceptor density, which suggests that no optical function of the fovea is needed to explain behavioral results.

Temporal fovea, retinal thickness and corneal diameter

As found in other studies, the central fovea of predators is deeper than the temporal fovea (Fite & Rosenfield-Wessels 1975; Reymond 1985; Reymond 1987; Potier *et al.* 2016b), which may result in a better magnification effect in the central fovea because of a smaller radius of the bottommost part of the foveal pit (Snyder & Miller 1978). In addition to a lower photoreceptor density (Reymond 1985; Reymond 1987; Inzunza *et al.* 1991), the temporal fovea may have a lower magnification effect (compared to the central fovea) that could

explain the fact that raptors always use their central fovea to view distant objects (Tucker 2000; Jones, Pierce & Ward 2007).

In contrast to the central fovea, we did not find any link between the temporal foveal depth and the eye size. Because temporal fovea serves the frontal visual field and it is thought that it is essential for raptors to catch and handle their prey at short distances (Tucker 2000), there might be no need to have different foveal depth depending on eye size, because all species with different eye size and body mass are at approximately the same distance from their prey when catching it. Indeed, the visual demands may be similar for those predatory species leading to a convergence in the temporal foveal depth regardless of the eye size.

Conclusion

Our study suggest that raptors from different ecology may have different demand in the visual system. We first showed that eye size and body mass scaled in both ecological groups. Predators have larger eye relatively to their body mass and a thicker retina at the edge of the central fovea than carrion eaters, which could reflect the importance of vision when they forage. No difference in foveal depth was found between these two ecological groups. It seems that the fovea is more dependent upon the eye size, with a deeper fovea in large eye. Overall, our study suggest that the foraging ecology of raptors is highly related to the visual system and open the door for further studies to understand whether the eye size and foveal structure is correlated with bird ecology in other phylogenetic groups.

Acknowledgements

We thank N. De Villiers, L. Albert, J-L. Liegeois and T. Bouchet of Le Grand Parc du Puy du Fou, and P. Potier and N. Descarsin of Les Ailes de l'Urga for allowing us to conduct

experiments with their birds. We also thank H. Billaud, F. Blais, E.Challet, P. Bouffandeau, J. Barrier, A. Sahnoune and M. Mentek for their help with the fieldwork.

Funding

S.P was supported by a PhD fellowship from the Labex Cemeb and the Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ). Especially, 13 raptors parks gave funding to AFdPZ for this study: Le Grand Parc du Puy du Fou, Le Rocher des Aigles, Les Ailes de l'Urga, Le Zoo d'Amnéville, La Volerie des Aigles, Le Donjon des Aigles, Le Bois des Aigles, Les Géants du Ciel, Le Zoo de la Bourbansais, Le Zoo de la boissière du Doré, Le Zoo de la Barben, Le Zoo du Pal, Le Parc des Oiseaux.

Author contributions

S.P., F.B., M.M, A.K., P-F.I, T.D. and O.D. designed the study. S.P. and P.-F.I. performed the measurements. S.P., M.M and A.K. analysed the data. S.P. and M.M wrote the manuscript, with contributions from all authors.

Author competing interests

The authors have no competing interests.

Ethics

The study was conducted under a formal agreement between the animal rearing facility (Le Grand Parc du Puy du Fou), CNRS and Centre Hospitalier Vétérinaire of Saint Martin de Bellevue. In agreement to the French law, birds were handled by their usual trainer, under the permit of the Grand Parc du Puy du Fou (national certificate to maintain birds "Certificat de capacite" delivered to the director of the falconry, Jean-louis Liegeois on 7 April 1994)

and of Les Ailes de l'Urga (national certificate to maintain birds "Certificat de capacité" delivered to the director of the falconry, Patrice Potier on 20 June 2006).

References

- Aslam, T.M., Haider, D. & Murray, I.J. (2007) Principles of disability glare measurement: an ophthalmological perspective. *Acta Ophthalmologica Scandinavica*, **85**, 354-360.
- Brooke, M.d.L., Hanley, S. & Laughlin, S. (1999) The scaling of eye size with body mass in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **266**, 405-412.
- Buckley, N.J. (1996) Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *The auk*, 473-488.
- Burton, R.F. (2008) The scaling of eye size in adult birds: relationship to brain, head and body sizes. *Vision research*, **48**, 2345-2351.
- Coimbra, J.P., Collin, S.P. & Hart, N.S. (2015) Variations in retinal photoreceptor topography and the organization of the rod-free zone reflect behavioral diversity in Australian passerines. *Journal of Comparative Neurology*, **523**, 1073-1094.
- Del Hoyo, J. & Elliot, A. (1994) A. & Sargatal, J.(eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. *New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Deygout, C., Gault, A., Duriez, O., Sarrazin, F. & Bessa-Gomes, C. (2010) Impact of food predictability on social facilitation by foraging scavengers. *Behavioral Ecology*, **21**, 1131-1139.
- Dunning, J.B. (2013) Updates to the second edition of the CRC handbook of avian body masses: <https://ag.purdue.edu/fnr/Documents.BodyMassesBirds.pdf>.
- Fischer, A.B. (1968) Laboruntersuchungen und freilandbeobachtungen zum sehvermögen und verhalten von altweltgeiern. *Zool Jahrb Syst*, **96**, 81-132.
- Fite, K.V. & Rosenfield-Wessels, S. (1975) A comparative study of deep avian foveas. *Brain, Behavior and Evolution*, **12**, 97-115.
- Gilbert, M. & Chansocheat, S. (2006) Olfaction in Accipitrid vultures. *Vulture News*, **55**, 6-7.
- Gomez, L.G., Houston, D.C., Cotton, P. & Tye, A. (1994) The role of Greater Yellow-headed Vultures *Cathartes melambrotus* as scavengers in neotropical forest. *Ibis*, **136**, 193-196.
- Hendrickson, A.E. & Yuodelis, C. (1984) The morphological development of the human fovea. *Ophthalmology*, **91**, 603-612.
- Hirsch, J. (1982) Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature*, **300**, 57-58.
- Houston, D. (1974) Food searching in griffon vultures. *African Journal of Ecology*, **12**, 63-77.
- Houston, D.C. (1986) Scavenging efficiency of turkey vultures in tropical forest. *Condor*, 318-323.
- Inzunza, O., Bravo, H., Smith, R.L. & Angel, M. (1991) Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: A study on predatory and carrion-eating birds. *The Anatomical Record*, **229**, 271-277.
- Jackson, A.L., Ruxton, G.D. & Houston, D.C. (2008) The effect of social facilitation on foraging success in vultures: a modelling study. *Biology Letters*, **4**, 311-313.
- Jeffery, G. & Williams, A. (1994) Is abnormal retinal development in albinism only a mammalian problem? Normality of a hypopigmented avian retina. *Experimental brain research*, **100**, 47-57.
- Jiang, L., Chen, J., Wang, P., Ren, Q., Yuan, J., Qian, C., Hua, X., Guo, Z., Zhang, L. & Yang, J. (2015) The Mitochondrial Genomes of *Aquila fasciata* and *Buteo lagopus* (Aves, Accipitriformes): Sequence, Structure and Phylogenetic Analyses. *PloS one*, **10**, e0136297.
- Jones, M.P., Pierce, K.E. & Ward, D. (2007) Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine*, **16**, 69-87.

- Kiltie, R. (2000) Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds. *Functional Ecology*, **14**, 226-234.
- Koch, D.D. (1989) Glare and contrast sensitivity testing in cataract patients. *Journal of Cataract & Refractive Surgery*, **15**, 158-164.
- Land, M.F. & Nilsson, D.-E. (2012) *Animal eyes*. Oxford University Press.
- LeClaire, J., Nadler, M., Weiss, S. & Miller, D. (1982) A new glare tester for clinical testing: results comparing normal subjects and variously corrected aphakic patients. *Archives of Ophthalmology*, **100**, 153.
- Lisney, T.J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Graves, G.R., Wylie, D.R. & Iwaniuk, A.N. (2013) Comparison of eye morphology and retinal topography in two species of new world vultures (Aves: Cathartidae). *The Anatomical Record*, **296**, 1954-1970.
- Martin, G.R. & Katzir, G. (2000) Sun shades and eye size in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, **56**, 340-344.
- Mclsaac, H.P. (2001) Raptor acuity and wind turbine blade conspicuity. *National Avian-Wind Power Planning Meeting IV, Proceedings. Prepared by Resolve, Inc., Washington DC*, pp. 59-87.
- Meyer, D.B. (1977) The avian eye and its adaptations. *The visual system in vertebrates*, pp. 549-611. Springer.
- Mitkus, M. (2015) Spatial Vision in Birds: Anatomical investigation of spatial resolving power.
- Mitkus, M., Chaib, S., Lind, O. & Kelber, A. (2014) Retinal ganglion cell topography and spatial resolution of two parrot species: budgerigar (*Melopsittacus undulatus*) and Bourke's parrot (*Neopsephotus bourkii*). *Journal of Comparative Physiology A*, **200**, 371-384.
- Mitkus, M., Nevitt, G.A., Danielsen, J. & Kelber, A. (submitted) Vision on the high seas: spatial resolution and optical sensitivity in two procellariiform seabirds with different foraging strategies. *The Journal of experimental biology*.
- Oehme, H. (1964) Vergleichende untersuchungen an greifvogelaugen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **53**, 618-635.
- Orme, D. (2013) The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, **5**.
- Paradis, E., Strimmer, K., Claude, J., Jobb, G., Opgen-Rhein, R., Dutheil, J., Noel, Y., Bolker, B. & Lemon, J. (2008) The ape package. *Analyses of Phylogenetics and Evolution*.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. & Sarkar, D. (2014) R Core Team (2014) nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Potier, S., Bonadonna, F., Kelber, A. & Duriez, O. (2016a) Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (*Milvago chimango*). *Physiology & behavior*, **157**, 125-128.
- Potier, S., Bonadonna, F., Kelber, A., Martin, G.R., Isard, P.-F., Dulaurent, T. & Duriez, O. (2016b) Visual abilities in two raptors with different ecology. *Journal of Experimental Biology*, **In press**.
- Pumphrey, R. (1948) The theory of the fovea. *Journal of Experimental Biology*, **25**, 299-312.
- Querubin, A., Lee, H.R., Provis, J.M. & O'Brien, K.M.B. (2009) Photoreceptor and ganglion cell topographies correlate with information convergence and high acuity regions in the adult pigeon (*Columba livia*) retina. *Journal of Comparative Neurology*, **517**, 711-722.
- Reymond, L. (1985) Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research*, **25**, 1477-1491.
- Reymond, L. (1987) Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research*, **27**, 1859-1874.
- Ritland, S.M. (1982) The allometry of the vertebrate eye. University of Chicago, Department of Biology.
- Rochon-Duvigneaud, A. (1943) *Les yeux et la vision des vertébrés*. Masson Paris.
- Ruggeri, M., Major Jr, J.C., McKeown, C., Knighton, R.W., Puliafito, C.A. & Jiao, S. (2010) Retinal structure of birds of prey revealed by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography. *Investigative ophthalmology & visual science*, **51**, 5789-5795.

- Sergio, F. & Hiraldo, F. (2008) Intraguild predation in raptor assemblages: a review. *Ibis*, **150**, 132-145.
- Smith, S.A. & Paselk, R.A. (1986) Olfactory sensitivity of the Turkey Vulture (*Cathartes aura*) to three carrion-associated odorants. *The auk*, 586-592.
- Snyder, A.W. & Miller, W.H. (1978) Telephoto lens system of falconiform eyes. *Nature*, **275**, 127-129.
- Tucker, V.A. (2000) The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors. *Journal of Experimental Biology*, **203**, 3745-3754.
- Wagner-Schuman, M., Dubis, A.M., Nordgren, R.N., Lei, Y., Odell, D., Chiao, H., Weh, E., Fischer, W., Sulai, Y. & Dubra, A. (2011) Race-and sex-related differences in retinal thickness and foveal pit morphology. *Investigative ophthalmology & visual science*, **52**, 625-634.
- Walls, G.L. (1937) Significance of the foveal depression. *Archives of Ophthalmology*, **18**, 912.
- Walls, G.L. (1942) The vertebrate eye and its adaptive radiation. *New York: Hafner Publishing Co (Fascimile of 1942 Edition)*.

Supplementary materials

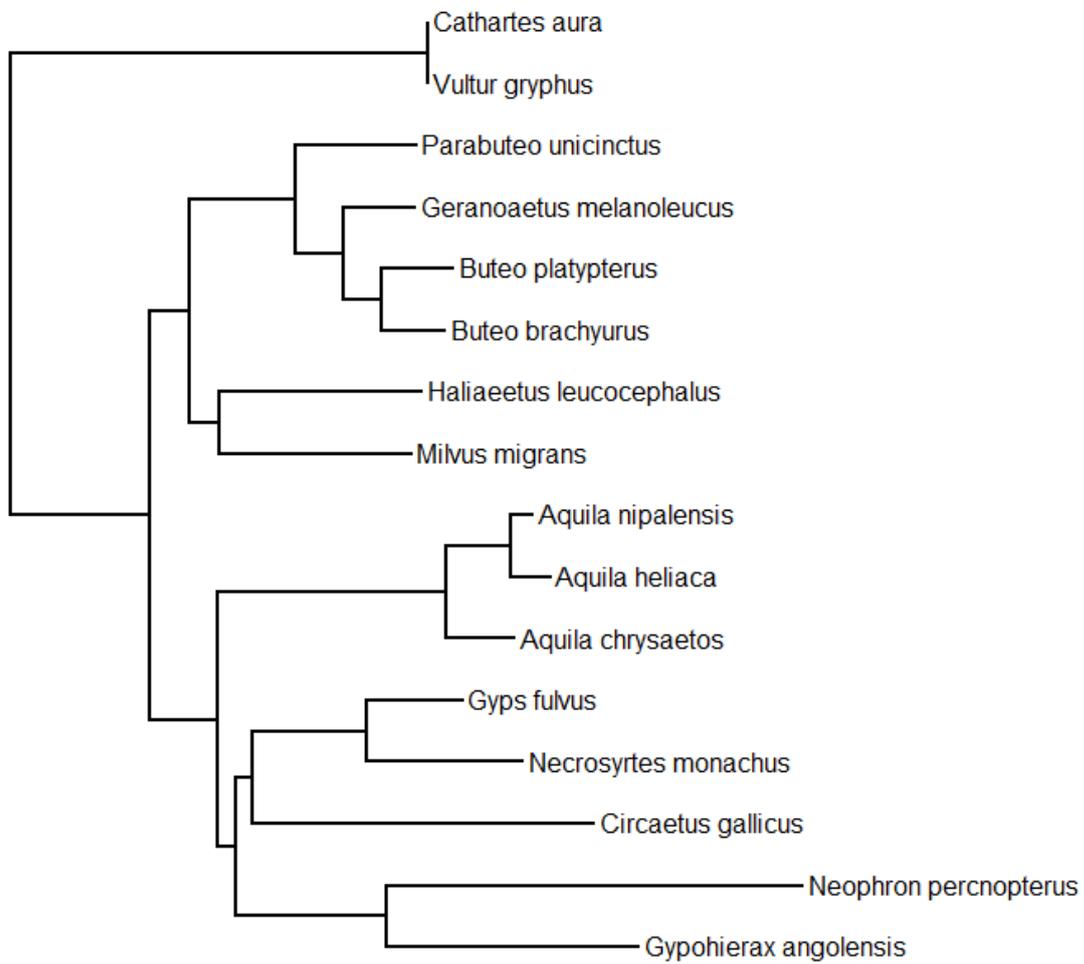


Figure S1: Phylogenetical tree used in the study, derived from (Jiang et al. 2015).

Table S1: Corneal diameter, axial length and weight of raptors

Family	Species scientific name	Corneal diameter (mm)	Number of individuals for corneal diameter	Corneal diameter reference	Axial length* (mm)	Body mass# (g)	Number of individuals for Body mass	Ecology
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	8.8	1	Ritland (1982)	16.8	1640.0	50	Carrion eater
	<i>Sarcoramphus papa</i>	11.8	4	Ritland (1982)	26.2	3400.0	28	Carrion eater
	<i>Gymnogyps californianus</i>	11.2	1	Ritland (1982)	25.5	8450.0	?	Carrion eater
	<i>Cathartes aura</i>	8.3	3	present report	18.6	2006.0	130	Carrion eater
	<i>Vultur gryphus</i>	11.8	1	present report	23.7	10800.0	?	Carrion eater
Pandionidae	<i>Pandion haliaetus</i>	12.4	4	Ritland (1982)	21.4	1485.5	24	Predator
Accipitridae	<i>Aviceda subcristata</i>	11.1	1	Ritland (1982)	22.8	327.0	19	Predator
	<i>Aviceda leuphotes</i>	10.2	1	Ritland (1982)	20.8	NA	NA	Predator
	<i>Chondrohierax uncinatus</i>	10.8	1	Ritland (1982)	17.4	NA	NA	Predator
	<i>Henicopernis longicauda</i>	11.6	1	Ritland (1982)	24.3	588.5	2	Predator
	<i>Pernis apivorus</i>	11.3	1	Ritland (1982)	21.5	758.0	18	Predator
	<i>Elanoides forficatus</i>	10.2	1	Ritland (1982)	20.3	442.0	14	Predator
	<i>Macheiramphus alcinus</i>	15.8	3	Ritland (1982)	24.4	650.0	1	Predator
	<i>Elanus leucurus</i>	10.6	2	Ritland (1982)	21.1	346.0	33	Predator
	<i>Elanus caeruleus</i>	10.1	1	Ritland (1982)	18.1	260.5	?	Predator
	<i>Elanus axillaris</i>	10.6	1	Ritland (1982)	19.8	271.0	16	Predator
	<i>Chelictinia riocourii</i>	7.3	1	Ritland (1982)	13.8	110.0	1	Predator
	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	9.3	1	Ritland (1982)	17.4	420.0	13	Predator
	<i>Harpagus bidentatus</i>	9.8	2	Ritland (1982)	18.1	218.5	8	Predator
	<i>Ictinia plumbea</i>	9.4	1	Ritland (1982)	17.4	248.5	23	Predator
	<i>Milvus milvus</i>	10.4	2	Ritland (1982)	20.3	836.0	14	Predator

<i>Haliastur sphenurus</i>	9.2	1	Ritland (1982)	18.5	753.0	452	Predator
<i>Haliastur indus</i>	10.2	1	Ritland (1982)	20.6	529.0	17	Carrion eater
<i>Haliaeetus vocifer</i>	NA	NA	Ritland (1982)	21.6	3400.0	5	Predator
<i>Gypaetus barbatus</i>	14.8	2	Ritland (1982)	31.0	5680.0	15	Carrion eater
<i>Gyps bengalensis</i>	10.8	1	Ritland (1982)	20.4	4385.0	29	Carrion eater
<i>Gyps africanus</i>	11.0	1	Ritland (1982)	20.1	5433.0	44	Carrion eater
<i>Sarcogyps calvus</i>	13.1	1	Ritland (1982)	27.3	NA	NA	Carrion eater
<i>Terathopius ecaudatus</i>	16.5	2	Ritland (1982)	32.8	2200.0	10	Predator
<i>Spilornis rufipectus</i>	13.3	1	Ritland (1982)	24.6	NA	NA	Predator
<i>Spilornis cheela</i>	14.0	2	Ritland (1982)	25.8	492.5	2	Predator
<i>Polyboroides typus</i>	9.1	1	Ritland (1982)	16.4	637.5	?	Predator
<i>Circus cyaneus</i>	9.5	2	Ritland (1982)	18.5	437.0	4	Predator
<i>Circus cinereus</i>	8.5	1	Ritland (1982)	17.6	405.5	8	Predator
<i>Circus macrourus</i>	9.4	1	Ritland (1982)	17.3	388.5	21	Predator
<i>Circus approximans</i>	10.7	1	Ritland (1982)	19.8	740.0	120	Predator
<i>Melierax metabates</i>	11.7	1	Ritland (1982)	21.0	NA	NA	Predator
<i>Micronisus gabar</i>	7.8	1	Ritland (1982)	13.1	NA	NA	Predator
<i>Accipiter gentilis</i>	11.9	1	Ritland (1982)	22.3	1027.5	180	Predator
<i>Accipiter melanoleucus</i>	10.8	1	Ritland (1982)	18.8	699.0	19	Predator
<i>Accipiter madagascariensis</i>	9.2	1	Ritland (1982)	16.0	212.0	10	Predator
<i>Accipiter gularis</i>	7.9	1	Ritland (1982)	13.1	121.5	22	Predator
<i>Accipiter virgatus</i>	11.1	1	Ritland (1982)	16.6	NA	NA	Predator
<i>Accipiter nisus</i>	NA	NA	Ritland (1982)	13.6	237.5	316	Predator
<i>Accipiter striatus</i>	7.5	4	Ritland (1982)	13.5	138.5	922	Predator
<i>Accipiter minullus</i>	6.9	1	Ritland (1982)	11.1	88.3	3	Predator
<i>Accipiter tachiro</i>	9.5	2	Ritland (1982)	16.8	202.0	4	Predator
<i>Accipiter trivirgatus</i>	11.8	1	Ritland (1982)	21.8	276.0	?	Predator
<i>Accipiter fasciatus</i>	10.5	1	Ritland (1982)	18.1	475.5	45	Predator

<i>Accipiter novaehollandiae</i>	10.2	1	Ritland (1982)	17.8	538.0	16	Predator
<i>Accipiter soloensis</i>	7.1	1	Ritland (1982)	13.3	165.5	4	Predator
<i>Accipiter badius</i>	9.0	1	Ritland (1982)	15.4	131.5	?	Predator
<i>Accipiter butleri</i>	7.3	1	Ritland (1982)	13.1	NA	NA	Predator
<i>Accipiter francesiae</i>	8.7	1	Ritland (1982)	14.2	198.5	17	Predator
<i>Accipiter cooperii</i>	10.5	1	Ritland (1982)	18.0	439.0	108	Predator
<i>Butastur rufipennis</i>	10.1	1	Ritland (1982)	19.4	335.0	?	Predator
<i>Butastur teesa</i>	10.8	1	Ritland (1982)	18.9	325.0	1	Predator
<i>Butastur indicus</i>	10.4	2	Ritland (1982)	19.4	415.0	?	Predator
<i>Kaupifalco monogrammicus</i>	10.2	1	Ritland (1982)	19.3	280.5	?	Predator
<i>Leucopternis melanops</i>	10.6	1	Ritland (1982)	20.3	312.0	9	Predator
<i>Buteogallus anthracinus</i>	12.0	1	Ritland (1982)	21.0	996.0	10	Predator
<i>Buteogallus urubitinga</i>	13.7	1	Ritland (1982)	23.5	1156.5	14	Predator
<i>Buteogallus meridionalis</i>	12.2	1	Ritland (1982)	23.0	808.0	8	Predator
<i>Busarellus nigricollis</i>	12.1	1	Ritland (1982)	20.8	785.0	8	Predator
<i>Buteo nitidus</i>	12.0	1	Ritland (1982)	21.0	528.5	30	Predator
<i>Rupornis magnirostris</i>	10.2	3	Ritland (1982)	19.0	269.0	16	Predator
<i>Buteo ridgwayi</i>	10.8	1	Ritland (1982)	19.6	NA	NA	Predator
<i>Buteo lineatus</i>	12.7	2	Ritland (1982)	23.1	607.0	46	Predator
<i>Buteo platypterus</i>	10.5	2	Ritland (1982)	20.3	455.0	27	Predator
<i>Buteo swainsoni</i>	10.0	1	Ritland (1982)	19.6	958.5	119	Predator
<i>Buteo galapagoensis</i>	10.8	1	Ritland (1982)	23.6	1357.5	137	Predator
<i>Buteo jamaicensis</i>	14.7	4	Ritland (1982)	27.8	1126.0	208	Predator
<i>Buteo buteo</i>	12.2	1	Ritland (1982)	20.8	875.0	480	Predator
<i>Buteo lagopus</i>	14.1	1	Ritland (1982)	27.1	956.0	271	Predator
<i>Buteo rufofuscus</i>	NA	NA	Ritland (1982)	20.1	1530.0	1	Predator
<i>Harpia harpyja</i>	16.2	1	Ritland (1982)	32.3	4800.0	?	Predator
<i>Pithecophaga jefferyi</i>	18.6	2	Ritland (1982)	33.8	5232.0	?	Predator

<i>Clanga pomarina</i>	NA	NA	Ritland (1982)	26.8	1370.0	37	Predator
<i>Aquila rapax</i>	13.9	1	Ritland (1982)	27.8	NA	NA	Predator
<i>Aquila audax</i>	15.0	1	Ritland (1982)	27.3	3466.0	46	Predator
<i>Hieraaetus pennatus</i>	11.8	1	Ritland (1982)	22.6	834.5	23	Predator
<i>Hieraaetus morphnoides</i>	12.5	1	Ritland (1982)	23.4	791.0	33	Predator
<i>Nisaetus cirrhatus</i>	15.0	1	Ritland (1982)	25.7	1480.0	?	Predator
<i>Nisaetus philippensis</i>	13.6	1	Ritland (1982)	26.2	1168.0	1	Predator
<i>Spizaetus ornatus</i>	13.4	1	Ritland (1982)	24.1	1215.0	9	Predator
<i>Stephanoaetus coronatus</i>	14.1	1	Ritland (1982)	28.7	3640.0	4	Predator
<i>Torgos tracheliotos</i>	17.0	6	Speigel et al. 2013	NA	6969.0	21	Carrion eater
<i>Aegyptius monachus</i>	18.1	1	present report	NA	9625.0	41	Carrion eater
<i>Milvus migrans</i>	10.7	3	present report	20.0	567.0	96	Carrion eater
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	14.3	3	present report	28.2	4740.0	72	Predator
<i>Gypohierax angolensis</i>	10.1	2	present report	21.7	1600.0	6	Carrion eater
<i>Neophron percnopterus</i>	9.9	3	present report	22.1	2082.0	7	Carrion eater
<i>Necrosyrtes monachus</i>	12.0	3	present report	21.0	2043.0	7	Carrion eater
<i>Gyps fulvus</i>	11.9	3	present report	NA	7436.0	15	Carrion eater
<i>Circaetus gallicus</i>	17.4	2	present report	32.5	1669.5	22	Predator
<i>Parabuteo unicinctus</i>	10.3	6	present report	NA	844.0	397	Predator
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	14.9	2	present report	NA	2445.0	6	Predator
<i>Aquila nipalensis</i>	16.0	3	present report	NA	2745.5	9	Predator
<i>Aquila chrysaetos</i>	16.7	3	present report	29.3	4263.5	48	Predator
<i>Aquila heliaca</i>	12.4	1	present report	NA	3215.0	10	Predator
Sagittariidae <i>Sagittarius serpentarius</i>	15.4	4	Ritland (1982)	30.5	4017.0	20	Predator

* From Ritland (1982)

From Dunning (2013)

Table S2: Foveal and retinal measurements from OCT photographs

Species scientific name	Number of individuals	Nasal fovea			
		RetThiEdg (μm)	RetThiRim (μm)	RetThiPit (μm)	FovDep (μm)
<i>Gypohierax angolensis</i>	2	430	No rim	190	240
<i>Neophron percnopterus</i>	3	410	440	230	210
<i>Circaetus gallicus</i>	1	500	No rim	250	250
<i>Gyps fulvus</i>	3	420	No rim	200	230
<i>Necrosyrtes monachus</i>	3	450	No rim	230	220
<i>Aquila chrysaetos</i>	1	450	480	230	250
<i>Aquila heliaca</i>	1	460	No rim	230	230
<i>Aquila nipalensis</i>	1	430	440	180	260
<i>Milvus migrans</i>	3	390	410	210	210
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	3	430	460	210	260
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	1	440	480	-	-
<i>Parabuteo unicinctus</i>	6	440	470	180	290
<i>Buteo brachyurus</i>	1	470	500	250	250
<i>Buteo platypterus</i>	1	460	No rim	250	300
<i>Vultur gryphus</i>	1	400	430	170	260
<i>Cathartes aura</i>	3	380	400	190	210

Species scientific name	Number of individuals	Temporal fovea			
		RetThiEdg (μm)	RetThiRim (μm)	RetThiPit (μm)	FovDep (μm)
<i>Gypohierax angolensis</i>	2	-	-	-	-
<i>Neophron percnopterus</i>	3	-	-	-	-
<i>Circaetus gallicus</i>	1	350	360	350	10
<i>Gyps fulvus</i>	3	-	-	-	-
<i>Necrosyrtes monachus</i>	3	-	-	-	-
<i>Aquila chrysaetos</i>	1	370	400	300	100
<i>Aquila heliaca</i>	1	380	No rim	370	10
<i>Aquila nipalensis</i>	1	370	No rim	320	50
<i>Milvus migrans</i>	3	-	-	-	-
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	3	350	No rim	340	10
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	1	360	380	350	30
<i>Parabuteo unicinctus</i>	6	350	No rim	330	30
<i>Buteo brachyurus</i>	1	370	410	290	120
<i>Buteo platypterus</i>	1	-	-	-	-
<i>Vultur gryphus</i>	1	-	-	-	-
<i>Cathartes aura</i>	3	-	-	-	-

CHAPITRE 3



CHAMPS VISUELS CHEZ LES RAPACES

Ce chapitre vise à comprendre la variation des champs visuels en fonction de l'écologie des espèces. En effet, très peu d'études se sont intéressées à l'étude des champs visuels chez les rapaces, et au regard de la diversité écologique, il est important de comprendre le lien entre les stratégies de recherche alimentaire et la configuration du champ visuel. Par ailleurs, les études sur le champ visuel ne s'intéressaient jusqu'alors qu'à la comparaison de leur largeur sur un plan, omettant ainsi la forme globale. Par l'utilisation d'une méthode statistique récente d'analyse des formes, j'ai proposé de prendre en compte la forme totale du champ visuel afin d'en comprendre la fonction de manière fine. Ce troisième chapitre est donc divisé en 2 sections contenant : (i) l'analyse des formes et des limites des champs visuels chez les accipitriformes en fonction de leur écologie (Section 3.1) ; (ii) l'estimation des limites des champs visuels de deux espèces de falconiformes, le faucon sacre *Falco cherrug* et le caracara huppé *Caracara plancus* et d'en comprendre un éventuel lien avec la structure des fovéas (Section 3.2).



Figure I : Dispositif expérimental pour l'étude du champ visuel chez les rapaces, exemple de l'aigle royal

SECTION 3.1 : LES CHAMPS VISUELS CHEZ LES ACCIPITRIFORMES

Résumé français de l'étude

La capacité d'un organisme à exploiter son environnement est largement dépendante de la perception de celui-ci. Ainsi, afin de comprendre la diversité importante des comportements présents chez les oiseaux, et en particulier chez les rapaces, il est nécessaire de comprendre leur perception. Alors que les rapaces sembleraient hautement dépendants de leur système visuel, la perception du monde qui les entoure est dépendante de la configuration de leur champ visuel. Celle-ci est variable en fonction de l'écologie des espèces, cependant, les rapaces n'ont été que peu étudiés. L'analyse des champs visuels passe habituellement par la comparaison de la largeur de la zone binoculaire sur un plan donné, généralement sur le plan horizontal et vertical. Certaines études se sont intéressées à la largeur de cette zone à différents plans. Cependant, le champ visuel n'est pas une association de plans, mais une forme globale. Afin de comprendre la fonction du champ visuel, il apparaît donc plus approprié de comparer les formes dans leur ensemble. Il apparaît aussi essentiel de comparer les deux techniques statistiques afin de comprendre l'apport de l'approche morphométrique (analyse des formes). J'ai donc proposé d'étudier les champs visuels et leur lien avec l'écologie des rapaces suivant ces deux méthodes statistiques. Deux catégories écologiques ont été créées : Type de nourriture (prédateurs vs. charognards) et stratégie de recherche (proie au sol, proie en l'air ou dans l'eau et charognards stricts). Dans un premier temps, j'ai comparé la largeur maximale sur le plan horizontal de la zone binoculaire, ainsi que la largeur de la zone aveugle au-dessus et derrière la tête. Aucune différence n'a été trouvée au niveau de l'extension de la zone binoculaire suivant les 2 catégories écologiques étudiées. La zone aveugle derrière la tête ne diffère pas non plus en fonction du type de nourriture et du type de chasse. En revanche, la zone aveugle au-dessus de la tête est plus large chez les espèces chassant des proies au sol que chez les espèces chassant des proies se déplaçant en 3 dimensions (air et eau) et les charognards stricts. Il apparaît donc que les espèces chassant au sol ont un champ visuel plus restreint. Les espèces chassant des proies se déplaçant en 3 dimensions ont besoin d'un champ visuel plus large afin de détecter et fixer leur proie qui peut se trouver tout autour d'elles. Les charognards ont besoin d'un champ visuel large afin de détecter les congénères

dans le but d'optimiser le renforcement local. A l'inverse, les espèces chassant au sol ont simplement besoin d'optimiser la vision pour la poursuite d'une proie se déplaçant sur un plan. A ce titre, afin d'augmenter la probabilité de détection de leur proie, ces rapaces présentent une arcade sourcilière plus importante réduisant leur champ visuel mais aussi l'impact de la lumière extérieure dans l'œil, connue pour réduire les capacités visuelles.

Grâce à l'analyse morphométrique, je montre qu'il existe bel et bien une différence significative de la vision binoculaire entre espèces écologiquement différentes. En effet, les espèces chassant au sol présentent un champ binoculaire convexe aux extrémités alors que les charognards stricts et les espèces chassant en l'air ou dans l'eau possèdent généralement des extrémités plus ou moins concaves. Je propose ici trois raisons principales pour cette différence : (i) la vision binoculaire permettant le contrôle de la position des pattes au moment de la capture, les rapaces chassant au sol ont besoin d'une zone binoculaire large seulement au centre du champ car ils chassent des proies se déplaçant sur un plan. Au contraire, les espèces chassant en l'air doivent avoir un champ binoculaire large relativement étendu verticalement permettant d'anticiper le mouvement d'une proie se déplaçant en 3 dimensions. (ii) La présence d'une arcade sourcilière plus importante chez les espèces chassant des proies au sol impacte la vision binoculaire à l'extrémité supérieure réduisant ainsi son recouvrement. (iii) Les charognards stricts et espèces se nourrissant d'oiseaux et de poissons ont besoin d'un bec fin et élancé permettant de déchirer, déplumer ou écailler leur nourriture. A l'inverse, les espèces se nourrissant de mammifères ont un bec large et court permettant une ingestion plus rapide de la nourriture, mais réduisant le recouvrement binoculaire à l'extrémité inférieure.

En résumé, cette approche morphométrique m'a permis d'identifier des différences imperceptibles par les analyses habituelles. Ces différences ont un réel impact sur les stratégies de recherche de nourriture des espèces et apparaissent être un compromis avec d'autres fonctions telles que la capacité de détection d'une proie ou la forme du bec répondant à une fonction précise.

Présentation de l'article (en anglais)

Title	How are raptors visual fields shaped according to their foraging ecology?
Authors	Potier S., Duriez O., Martin G.R., Cunningham G. B., Bonhomme V., O'Rourke C., Fernández-Juricic E. & Bonadonna F.
Journal	NA
Date of publication	In preparation

How are raptors visual fields shaped according to their foraging ecology?

Simon Potier^{a*}, Olivier Duriez^a, Graham R. Martin^b, Gregory B. Cunningham^c, Vincent Bonhomme^{d,e}, Colleen O'Rourke^f, Esteban Fernández-Juricic^g and Francesco Bonadonna^a

^a CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE – 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

^b School of Biosciences, University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B15 2TT, UK

^c Department of Biology, St. John Fisher College, 3690 East Avenue, Rochester NY, 14618 USA

^d School of Mathematics and Statistics, The University of Sheffield, Western Bank Sheffield S10 2TN, UK

^e Institut des Sciences de l'Évolution-Montpellier (ISEM-UMR 5554), Equipe Dynamique de la Biodiversité, Anthro-écologie. Université de Montpellier, CC65. Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 2, France.

^f Department of Biological Sciences, California State University Long Beach, Long Beach, California, USA

^g Department of Biological Sciences, Purdue University. West Lafayette, IN, USA.

* Corresponding author: simon.POTIER@cefe.cnrs.fr or sim.potier@gmail.com

Abstract

Different foraging strategies may lead to specific demands on sensory modalities. Birds, in particular raptors, are believed to forage using mainly their visual abilities. There is a large degree of variability in raptor foraging tactics: some chase highly mobile prey (either terrestrial, aerial or aquatic), while others are scavengers. We studied the visual field configuration of diurnal Accipitriformes that differ in such tactics. Using an ophthalmoscopic reflex technique, we measured the blind sector, the binocular overlap, the visual coverage and the shape of the binocular field. Shape data was compared across species using a morphometric approach. While species of different ecologies did not differ in their maximum binocular overlap, they did in the shape of their binocular field. In particular, predators chasing terrestrial prey (ground predators) have a more convex binocular field than predators chasing aerial or aquatic prey (air and water predators) and obligate scavengers. The blind sector above the head of ground predators was also significantly larger than air and water predators and obligate scavengers. We explain this in two ways. Ground predators search mainly for mammals and need a wide, but short, beak to increase their ingestion rate. As a consequence this may reduce the binocular overlap at the bottommost of the binocular field. To increase the detection rate, they need a large suborbital ridge to avoid sun dazzling, reducing the binocular overlap at the top of the binocular field. In contrast, air predators need narrow and long beaks to pluck their prey and a lower suborbital ridge to detect prey moving in three-dimensional space. Consequently they have a straighter binocular field and a higher visual coverage. Finally, obligate scavengers may need a large visual coverage to detect conspecifics and a long but narrow beak to tear food. This results in a straighter binocular field and higher visual coverage than ground predators. We propose that binocular field shape and the blind sector are highly dependent on the foraging strategy of raptors and highly correlated with the beak shape.

Keywords

Accipitriformes, Foraging, visual field, binocular shape

Introduction

Each species' environment is bounded by how its sensory organs filter information to provide environmental features that are important for individuals (Stevens, 2013). Because each species lives in a "different sensory world" at the same place and time, species with different sensory systems coexist (Safi and Siemers, 2010).

Visual systems differ greatly in birds (Jones et al., 2007; Martin, 2014; Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1942), and allow them to respond behaviorally to their daily perceptual challenges (*i.e.* flying, foraging, detecting predators, interacting with conspecifics, reproducing, etc. (Birkhead, 2012; Martin, 2014)). One of the visual traits that defines the avian perceptual worlds is the shape of the visual field (*i.e.*, the volume of space around the bird's head from which visual information can be gathered; (Martin, 2007; Martin, 2014).

Visual field varies extensively among species (Martin, 2007). This variation can be attributed to different needs for predator detection, gathering information from conspecific and foraging demands (Martin, 2014). Even species that are closely related phylogenetically seem to vary in their visual field characteristics. For example, the visual field of different species of ibises, the Northern Bald Ibis *Geronticus eremita* and the Puna Ibis *Plegadis ridgwayi*, differs highly relative to their different foraging strategies, with a wider binocular field in the visual guided Northern bald Ibis compared the tactilely guided Puna Ibis (Martin and Portugal, 2011). In ducks, Guillemain et al. (2002) found that wigeons *Anas penelope* have a lower visual coverage than shovelers *Anas clypeata*, which may be related to different foraging (visual vs. tactile respectively) and vigilance strategies.

The estimation and quantitative comparison of visual field among species mainly depend on three parameters: the angular width of the binocular field in the plane of the bill or the

horizontal (width) and vertical (height) plane, the angular width of the blind area above and behind the head, and the total angular width of the cyclopean field on the horizontal plane (Martin, 2007). Among these different aspects of the visual field, the lateral field may serve for detecting predators or conspecifics while the binocular overlap seems to be useful for controlling beak and feet positions when foraging (Martin, 2007; Martin, 2009; Martin, 2014). Apparently, species that use vision to guide the position of their bill or feet when foraging may have relatively similar binocular overlap (20-30° of overlap) (Martin, 2014).

Nevertheless, all studies that estimated the visual field in birds only measure the binocular overlap at the horizontal plane (see (Martin, 2007; Martin, 2009) for reviews) or the average width across all elevations around the head and the binocular width at each elevation (Fernandez-Juricic et al., 2008; Moore et al., 2015; O'Rourke et al., 2010), and may not have detected shape differences. The binocular field cannot be reduced to an association of horizontal overlap at different elevations, but it results in a shape. Indeed, the overall shape is never used in the analysis, although it is more powerful to consider geometrical relationships among measurements (pairs of measurements were made from a common landmark) (Rohlf and Marcus, 1993). Thus, understanding how shape of the binocular field varies may be more appropriate to understand the function of this configuration and how this may be link to specific behaviours. Indeed, differences in shape may signal differences in functional roles that may not be detectable with summarized estimation of a given form (*e.g.* binocular overlap on a plane) than can be “vague”, inaccurate or misleading, mostly when the shape is complex (*e.g.* binocular vision) (Zelditch et al., 2012). From a visual field perspective, it is still unclear what the binocular vision is for in birds (Martin, 2009) and analyzing the all shape of the binocular field may improve our understanding its function. The morphometric approach aims to turn shapes into quantitative variables and analyze (co)

variation of these variables (Bonhomme et al., 2014). The morphometric approach allows to describe and compare shapes of organisms or of particular structures (Rohlf and Marcus, 1993).

In this study, we aimed to identify whether closely related species differ in their “common” visual field parameters (binocular overlap, blind area) and in the shape of their binocular field (morphometric approach) regarding their ecology. Raptors are an ideal model because there are considered to mainly forage upon their visual system (Jones et al., 2007) and they highly differ in their ecology. Particularly, Accipitriformes (*e.g.* eagles, vultures, hawks...) which represent a monophyletic order differ largely in their diets (with predators that search for prey and carrion eaters that search for prey remains) and foraging tactics (ground predators, *i.e.* predators that chase for prey moving on the ground, air and water predators and obligate scavengers). There have been some studies on raptors visual fields, but they included a very limited number of species (Martin and Katzir, 1999; Martin et al., 2012; O'Rourke et al., 2010; Potier et al., 2016). Ours is the first study to include 15 number of species and controlling for the effects of phylogenetic relatedness.

The study was divided in two main parts. First, it compared the “common” visual field parameters among species with different diets and foraging tactics. More specifically, we compared the binocular overlap on the horizontal plane, the maximum binocular overlap and its position and the blind area above and behind the head that may be essential for prey or conspecific detection. Secondly, we described the all shape of the binocular field among the previous groups using a morphometric approach. We hypothesize a larger overall binocular overlap on the horizontal plane in predators compared to carrion eaters that could serve to enhance optimal feet position when catching prey. We also hypothesize a narrower

blind area above and behind the head for carrion eaters species may help individuals to detect conspecific public information and increase local enhancement (Houston, 1974). Finally, we expected that the shape of the binocular field may be more powerful than the “common” approach to show differences among species from different diet and foraging tactics that may improve food detection (birds from different ecology should not need similar binocular field) and/or that may be correlated with bill morphology (Slagsvold et al., 2010).

Material and Methods

Subject

We compared the visual fields of 15 raptor species, using published data from 7 species (Martin and Katzir, 1999; Martin et al., 2012; O'Rourke et al., 2010; Potier et al., 2016) and new data from 8 species (cf. Table 1). For the latter, birds were under the care of handler from two falconry parks: “Le Grand Parc du Puy du Fou” and “Les Ailes de l’Urga” (see Table 1 for details). Birds were in good health and could fly regularly. Birds were studied close to their holding aviaries and were returned to their aviaries soon after measurements.

Species were classified following their diet into predators and carrions eaters and their foraging tactics (ground predators: predators that chase for prey moving on the ground, air and water predators: predators that chase for prey moving in 3 dimensions, and obligate scavengers: species that only scavenge) based on De Graaf et al. (1985) (Table 1).

Table 1: Species used and ecological affiliation.

Species						
Family	English name	Latin name	Number of individuals	Diet	Foraging tactics	Reference
Accipitridae	Palm-nut vulture	<i>Gypohierax angolensis</i>	2	Carrion eater	Obligate scavenger	present study
	Egyptian vulture	<i>Neophron percnopterus</i>	3	Carrion eater	Obligate scavenger	present study
	Short-toed snake eagle	<i>Circaetus galliacus</i>	1	Predator	Ground predator	Martin & Katzir, 1999
	Hooded vulture	<i>Necrosyrtes monachus</i>	1	Carrion eater	Obligate scavenger	present study
	Griffon vulture	<i>Gyps fulvus</i>	1	Carrion eater	Obligate scavenger	Martin et al. 2012
	White backed vulture	<i>Gyps africanus</i>	2	Carrion eater	Obligate scavenger	Martin et al. 2012
	Golden eagle	<i>Aquila chrysaetos</i>	3	Predator	Ground predator	present study
	Steppe eagle	<i>Aquila nipalensis</i>	1	Predator	Ground predator	present study
	Black kite	<i>Milvus migrans</i>	3	Carrion eater	Air/water predator	Potier et al. 2016
	Bald eagle	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	2	Predator	Air/water predator	present study
	Red-tailed hawk	<i>Buteo jamaicensis</i>	3	Predator	Ground predator	O'Rourke et al. 2010
	Black-Chested Buzzard Eagle	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	1	Predator	Ground predator	present study
	Harris's hawk	<i>Parabuteo unicinctus</i>	6	Predator	Ground predator	Potier et al. 2016
	Cooper's hawk	<i>Accipiter cooperii</i>	3	Predator	Air/water predator	O'Rourke et al. 2010
Cathartidae	Turkey vulture	<i>Cathartes aura</i>	3	Carrion eater	Obligate scavenger	present study

Determination of visual fields

The non-invasive procedure used to measure visual field characteristics in alert birds has been described extensively in numerous publications in more than 50 different species (see (Martin, 2007; Martin, 2014; Martin and Shaw, 2010) for a list). The procedure was reviewed in 2007 by a UK Home Office Inspector.

Each bird was held firmly in a plastic restraining tube of the appropriate size to avoid any movement for 20-30 min. The bird's legs were taped lightly together, cushioned by foam rubber held between them. The head was held at the centre of a visual field apparatus (a device that permits the eyes to be examined from known positions around the head) by specially manufactured steel and aluminium bill holders. Different bill holders were used for each species account for differences in bill size and shape. The surfaces of the holders were coated in cured silicone sealant to provide a non-slip cushioned surface. The bill was held in place with Micropore tape. We took calibrated photographs of the head of each bird when held in the apparatus to determine eye positions within the skull, the horizontal separation between the nodal points of the two eyes, the distance between eye and bill tip and bill length.

Visual field parameters were determined using an ophthalmoscopic reflex technique. The perimeter's coordinate system followed conventional latitude and longitude with the equator aligned vertically in the median sagittal plane of the head (a vertical plane that divided the head symmetrically into its left and right halves). We used this coordinate system in the presentation of the results. The eyes were examined using an ophthalmoscope mounted against the perimeter arm and its position read to $\pm 0.5^\circ$. Visual field was measured and the boundaries were defined by the positions that the eyes spontaneously adopted when they were fully rotated 'forwards' (converged for the front field) for the

binocular overlap and 'backwards' (diverged for the back field) for the blind area. We did not measure eye movements and the projection of the pecten to reduce the time the animals had to be restraint.

These combined data were corrected for viewing from a hypothetical viewing point placed at infinity (this correction is based upon the distance used in the perimeter apparatus). From these data, a topographical map of the visual field and its principal features was constructed. These features included: lateral fields, binocular field, cyclopean field (combination of both monocular fields) and blind area. It was possible to measure limits of the visual field at 10° intervals of elevation in an arc from directly behind the head, to above the head and then down to 60° below the horizontal in front of the head. However, depending of the bill shape among species, the bill holder intruded into the view of the eyes at a specific elevation. Therefore, it was not possible to record visual field data at elevations where the bill holder intruded and binocular field width was estimated as the mean value of the binocular field widths immediately above and below these elevations (Martin and Portugal, 2011).

Determination of visual field parameters and statistical analyses

The visual field was determined in at least 3 individuals per species (when possible) and we averaged the value of the visual fields boundaries' for each species.

Analyses were carried out using R 3.1.4 (R Development Core Team 2015) using {Momocs} (Bonhomme et al., 2012), {ape} (Paradis et al., 2008), phytools (Revell, 2012) and {geiger} (Harmon et al., 2015) packages. We compared two important modalities of the visual field among species: the binocular overlap (on the horizontal plane and maximum binocular overlap) and its position in perimeter's coordinate system and, the blind area (on the horizontal plane, i.e. at the 270° elevation and above the head, i.e. at the 0° elevation).

In addition, we compared the shape of the binocular field of each species with a morphometric approach to understand the link between the shape of the visual field parameter and the ecological groups (Bonhomme et al., 2014). The shape was defined as “the total of all information invariant under translations, rotations and isotropic rescaling” (Small, 2012). From a visual field perspective, the morphometric analysis allowed to identify shape variation of binocular field independently of size while isotropic rescaling.

Elliptic Fourier transforms (EFT) was calculated on the (x; y) coordinates of the binocular field outlines. EFT turns (x; y) outline coordinates in two (one for x-, one for y- coordinates) harmonic sums of (co)sine functions. Each harmonic is described by two harmonic coefficient (amplitude and phase). The EFT principle has been summarized elsewhere (Bonhomme et al., 2014) and has been found to be the best possible approximation of an outline in a least square sense (Crampton, 1995). For Fourier-based approaches in morphometry, some rules are commonly used for the choice of the number of harmonics. Here, we retained: (1) the cumulated sum of squared harmonic coefficient as the harmonic power, (2) the Euclidean distance between every two points of the reconstructed shape to the best possible reconstructed shape and (3) visual inspection. Some minor editing (estimation of the lower bounds) were done to reconstruct the bottommost of some species' visual field when the apparatus did not allow to see the eye of the birds.

Phylogenetic analyses of variance (ANOVA, nsim=100000) were used to compare the “common” visual fields parameters (average per species) and the shape variation between species from different diets and foraging tactics. Phylogenetic analyses of variance gave the significance without considering the phylogeny (*p value*) and corrected for phylogenetical signal (*p(phy)*). For the shape analysis, we first performed a PCA on the matrix of Fourier

coefficient. Two axis were selected. The first axis of PCA represented the width of the binocular field compared to the vertical extent and the second represented the curvature of the visual fields boundaries on the vertical plane.

Then, phylogenetic ANOVA were calculated on the PC1-PC2 scores. Tree topology follow (Jiang et al., 2015) with Turkey vulture *Cathartes aura* as outgroup (Figure S1, supplementary materials).

Results

“Common” visual field parameters

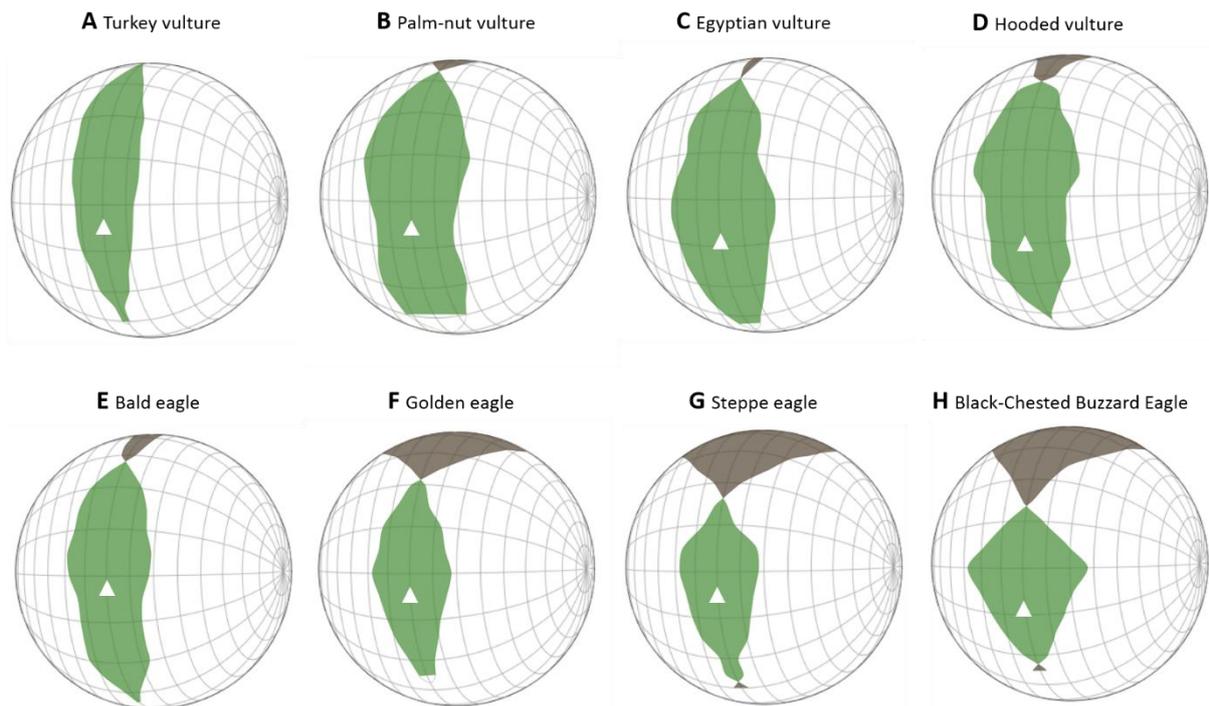


Figure 1: Orthographic projection of the boundaries of the retinal fields of the two eyes. A latitude and longitude coordinate system was used with the equator aligned vertically in the median sagittal plane. The bird's head is imagined to be at the centre of the globe (grid is at 20° intervals in latitude and 10° in longitude). Green areas, binocular sector; white areas, monocular sectors; brown areas, blind sectors. Triangle indicate the direction of the bill projection.

The new data on the visual fields of 8 species of Accipitriformes (Listed in Table 1) are presented in Figure 1.

Visual field and diet

We found no differences between predators and carrion eaters in the binocular field on the horizontal plane (carrion eaters: $33.3 \pm 4.2^\circ$; predators: $37.0 \pm 3.5^\circ$; $F = 0.45$, $p = 0.51$, $p(\text{phy}) = 0.60$) and in the maximum (eye converged) binocular field (carrion eaters: $35.4 \pm 4.2^\circ$; predators: $38.4 \pm 3.2^\circ$; $F = 0.33$, $p = 0.58$, $p(\text{phy}) = 0.65$). The position of the maximum binocular field did not differ between these two groups (carrion eaters: $87.1 \pm 4.7^\circ$; predators: $87.5 \pm 3.1^\circ$; $F = 4.15e^{-3}$, $p = 0.95$, $p(\text{phy}) = 0.96$).

The blind area above the head tended to be narrower in carrion eaters ($25.8 \pm 7.5^\circ$) than in predators: ($52.5 \pm 8.3^\circ$) ($F = 5.50$, $p = 0.04$, $p(\text{phy}) = 0.08$) but the difference was not significant behind (eye diverged) the head (carrion eaters: $59.6 \pm 5.1^\circ$; predators: $74.2 \pm 6.8^\circ$; $F = 2.77$, $p = 0.12$, $p(\text{phy}) = 0.20$).

Visual field and foraging tactic

We found no significant differences between species with different foraging tactics in the binocular field on the horizontal plane (obligate scavengers: $32.8 \pm 4.9^\circ$; ground predators: $37.1 \pm 4.8^\circ$; air and water predators: $36.6 \pm 0.0^\circ$, $F = 0.26$, $p = 0.78$, $p(\text{phy}) = 0.85$) and in the maximum (eye converged) binocular field (obligate scavengers: $34.0 \pm 5.0^\circ$; ground predators: $37.8 \pm 4.4^\circ$; air and water predators: $39.4 \pm 1.3^\circ$, $F = 0.21$, $p = 0.81$, $p(\text{phy}) = 0.88$). Moreover, the position of the maximum binocular field did not differ significantly between these groups (obligate scavengers: $85.0 \pm 5.0^\circ$; ground predators: $91.7 \pm 1.7^\circ$; air and water predators: $83.3 \pm 8.8^\circ$, $F = 0.89$, $p = 0.43$, $p(\text{phy}) = 0.59$).

We found a significant difference in the blind area above the head between species from different foraging tactics ($F = 11.70$, $p = 0.001$, $p(\text{phy}) = 0.01$, Figure 2) with ground predators having a larger blind area above the head ($64.3 \pm 4.1^\circ$) than air and water predators ($23.4 \pm 6.7^\circ$, $F = 17.64$, $p < 0.001$, $p(\text{phy}) = 0.004$) and obligate scavengers ($24.1 \pm 8.7^\circ$, $F = 17.64$, $p = 0.002$, $p(\text{phy}) = 0.02$) while the two last one did not differ significantly ($F = 3.1e^{-3}$, $p = 0.96$, $p(\text{phy}) = 0.96$). The blind area behind (eye diverged) the head did not differ significantly among species with different foraging tactics (obligate scavengers: $57.4 \pm 5.4^\circ$; ground predators: $81.9 \pm 6.1^\circ$; air and water predators: $58.4 \pm 7.6^\circ$, $F = 5.35$, $p = 0.02$, $p(\text{phy}) = 0.08$).

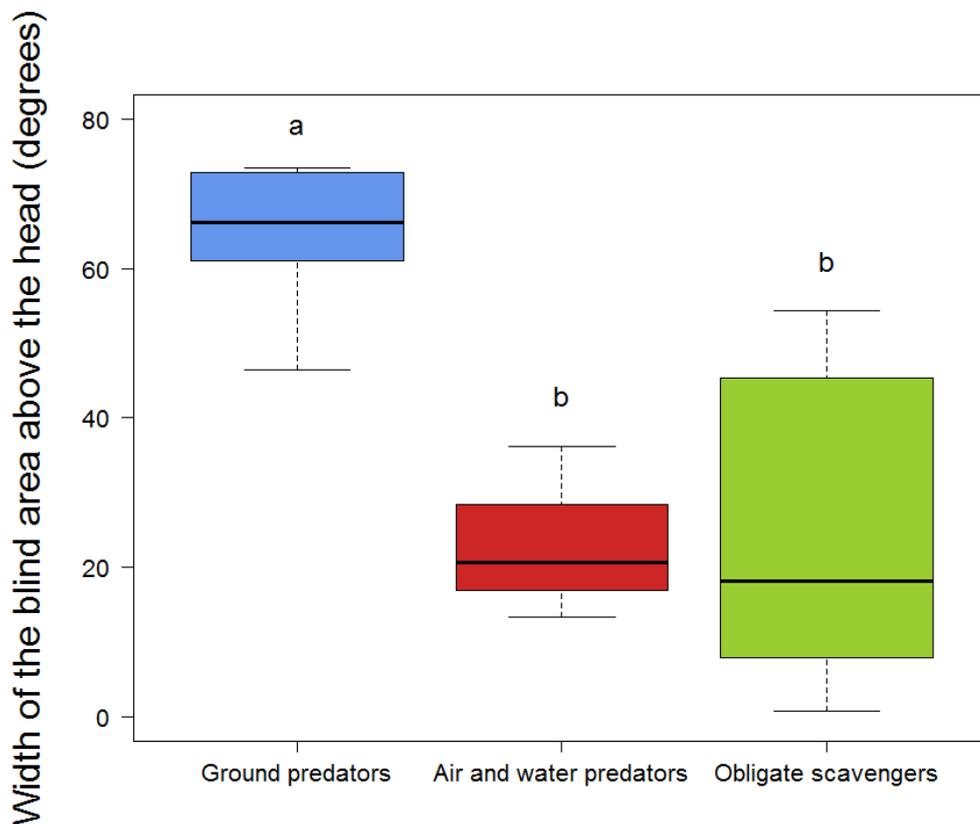


Figure 2: Width of the blind area above the head regarding the foraging tactic. Different successive letters indicate significant differences.

Shape of the binocular field

The first axis of PCA explained 77.4 % of the variation and represented the width of the binocular field compared to the vertical extent (Figure 3a). The second PCA axis described 15.7 % of the variation and represented the curvature of the visual fields boundaries on the vertical plane (Figure 3a).

For PCA1, we did not find any difference between species with different diets ($F = 2.03$, $p = 0.18$, $p(\text{phy}) = 0.27$; Figure 3b) and foraging tactics ($F = 1.31$, $p = 0.31$, $p(\text{phy}) = 0.46$; Figure 3c).

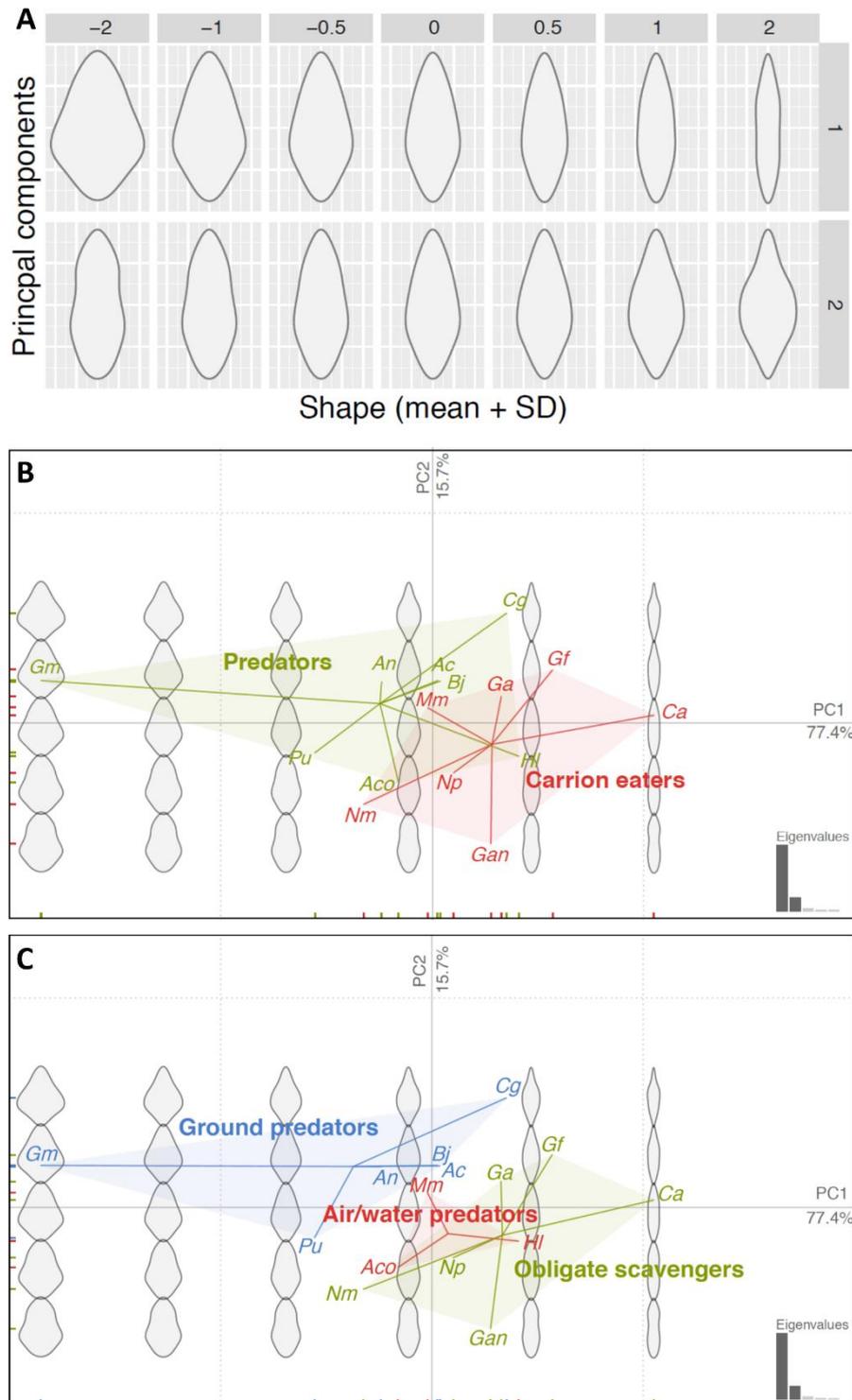


Figure 3: Results of a Principal Component Analysis showing A) the axes significance and the binocular field's shape regarding B) diet and C) the foraging tactics. Species: *Accipiter cooperii* (Aco), *Aquila chrysaetos* (Ac), *Aquila nipalensis* (An), *Buteo jamaicensis* (Bj), *Cathartes aura* (Ca), *Circus galliacus* (Cg), *Geranoaetus melanoleucus* (Gm), *Gypohierax angolensis* (Gan), *Gyps africanus* (Ga), *Gyps fulvus* (Gf), *Haliaeetus leucocephalus* (Hl), *Milvus migrans* (Mm), *Necrosyrtes monachus* (Nm), *Neophron percnopterus* (Np), *Parabuteo unicinctus* (Pu).

Species with different diet did not differ regarding the second axis ($F = 4.68$, $p = 0.05$, $p(\text{phy}) = 0.11$; Figure 3b). However, species with different foraging tactics did vary in PCA2 ($F = 7.60$, $p = 0.007$, $p(\text{phy}) = 0.04$; Figure 3c), where ground predators had a more “convex” shape of binocular field than obligate scavengers ($F = 14.24$, $p = 0.003$, $p(\text{phy}) = 0.03$) and air and water predators ($F = 11.08$, $p = 0.01$, $p(\text{phy}) = 0.03$). Obligate scavengers and air and water predators did not differ significantly ($F = 0.48$, $p = 0.64$, $p(\text{phy}) = 0.73$).

Discussion

This study is to our knowledge the first study that integrates a morphometric analysis to compare the visual field of species with different ecology. This method allowed identifying differences in visual field that are lost with “common” comparison on a horizontal plane. We showed that different species of Accipitriformes with different foraging tactics did not differ in their maximum or at rest binocular overlap, but the shape of the binocular field was significantly different. The blind sector above (but not behind) the head is significantly different among species with different foraging tactics. Ground predators have a larger blind area than air and water predators and obligate scavengers.

Binocular field

For all species considered (except for the Turkey vulture *Cathartes aura*) we found a larger binocular overlap than commonly found in birds (usually between 20 and 30°) (Martin, 2009). In the past, Martin (2009) failed to find any evidence of correlation between predator habit and binocular vision in birds due to scarce estimate of visual field in predator species.

The results of our comparative analysis suggest that species with carnivorous diet may be correlated with an increased binocularity, as already shown in mammals (Heesy, 2008).

There are at least three advantages that benefit to animals with large binocular fields: enhanced light sensitivity, contrast discrimination and expanded stereoscopic depth perception (Heesy, 2009). For example, the large binocular overlap in birds may facilitate tool use because of depth perception, as shown in the New Caledonian crow *Corvus moneduloides* (Troschianko et al., 2012). For Accipitriformes species, contrast discrimination and expanded stereoscopic depth perception may be more appropriate because all these birds forage during daylight. Particularly, binocular field may be essential to “correct” positioning of the bill or feet with respect to the target and the correct prediction of time to contact with the target (Martin, 2009).

Visual field and foraging tactics

Using the common approach, we did not find any differences among species from different ecological groups in binocular vision. As proposed by Martin (2009, 2014), this similarity may reflect a degree of ecological convergence upon an optimal binocular field. Nevertheless, by comparing the shape of the binocular field, we found that ground predators were different than air and water predators and obligate scavengers. Indeed, the shape of the binocular field is much more convex in ground hunters than in air and water predators and obligate scavengers (cf. axis 2 PCA). Thus, foraging strategies might shape the binocular fields of the birds. We propose three non-exclusive hypotheses to explain the shape difference of the binocular vision:

i) Hunting a moving prey

The main difference between air/water predators and ground predators is in how many dimensions their preys move. Ground predators search preys that move in a two

dimensional plane when flying or perching while air/water predators catch preys that move in 3 dimensions. It is important to note that this assumption may be minor for the Bald eagle *Haliaeetus leucocephalus* that fish fishes at the surface. Because binocular vision is important to control feet position (Martin, 2009; Martin, 2014), air/water predators need to keep a more similar width of binocular field on the vertical axis in front of the head in response to 3D movements of their prey. By contrast, ground predators only need a large binocular overlap in the middle of their binocular field to control feet position while catching a prey moving on a horizontal plane. A previous study showed that species that chase for moving prey in different dimension differ in the position of the maximum binocular overlap. Indeed, the Coopers' hawk *Accipiter cooperii* (that chase birds) have a maximum binocular field enlarged above the head compared to two ground predators, the Red-tailed hawk *Buteo jamaicensis* and the American kestrels *Falco sparverius* (O'Rourke et al., 2010). In this study, we propose that the main difference between foraging tactics may be due more to the shape than to the position of the binocular field.

ii) Reducing dazzling effect and optimizing target detection

Predatory species have a larger eye than carrions eaters after controlling for body mass (Potier et al. unpublished data). This finding seems to be particularly true for ground predators. Predators' species need a large eye for improving the visual acuity to detect their prey (Kiltie, 2000). Nevertheless, increasing eye size may results in higher rate of image of the sun that can act as a secondary source of light and produces "disability glare", *i.e.* reduction of visual acuity or contrast sensitivity caused by light elsewhere in the field of vision (Aslam et al., 2007; Koch, 1989). This disability glare may reduce target detection especially for object (*e.g.* prey) of low contrast (LeClaire et al., 1982). Thus, to keep a high visual acuity and contrast sensitivity (Kiltie, 2000; Reymond, 1985), ground predators may

have developed enlarged brows to avoid sun dazzling. However, enlarged brows cause a large blind area (Martin, 2007). Enlarged brows also change the shape of the binocular field with a thinner binocular overlap at the top of the binocular vision. By contrast, even air/water predators and obligate scavengers need a high acuity, they search for food all around their head. Indeed, air/water predators search for prey that move in 3 dimensions and obligate scavengers use also conspecific information to find food (Houston, 1974). Furthermore, it has been shown that a large visual coverage is essential for social foraging in birds (Fernández-Juricic et al., 2004). Both ecological groups need a large visual coverage and may have reduced their suborbital ridge that result in a “straighter” binocular vision than ground predators. For water predators such as the Bald eagle, eyebrows are not as efficient as for ground predators as they mainly search for fishes under water, where reflection effect is important (Del Hoyo and Elliot, 1994). For them, it would be more important to not enlarge eyebrows in order to increase their visual coverage as prey detection is anyway affected by sun light reflexion. We thus proposed that the top of the binocular visual field is mainly dependent upon foraging strategies that result in larger blind area for ground predators, as we found in our study.

iii) Bill shape

Since Darwin's works, it has been shown that the birds differ in their bill shape regarding their diet (Grant and Grant, 2011). In Accipitriformes, the bill morphology also vary in relation with the prey type, with a wide but short beak in species that eat mammals (Slagsvold et al., 2010), and long, narrow and also curved beak in obligate scavengers. This specialized morphology enhances tearing abilities in vultures, even if the shape of the bill may varies according to the part of the carcass that is consumed preferentially (Hertel, 1994). The necessity of having this morphology results in a larger binocular overlap in the

bottommost part of the binocular field. Bird or fish eaters have also a long and narrow beak shape, which may be an advantage to pluck (Slagsvold and A Sonerud, 2007) or flake prey for a fish eater (*e.g.* Bald eagle). The wide but short beak of ground hunter that allows a higher ingestion rate may reduce the binocular overlap in the bottommost but increases the middle part of the binocular field.

We thus suggest that the shape of the binocular field may be link to the bill morphology that could benefits or suffer for specialized foraging tactics species. Bill shape has been shown to affect the vertical extent of the binocular vision in ducks and spoonbills (Guillemain et al., 2002; Martin and Portugal, 2011), depending on their foraging tactic (birds that used tactile cues may not need a large visual coverage below the bill). In this context, we proposed the possible existence of a trade-off between the bill shape to respond to prey injection and the visual field to detect the prey.

Conclusion

The visual field of species from different ecology has been mostly studied on a horizontal or vertical plane. While the link between the shape and function of “object” has been one of the most enduring questions in natural science, it is surprising how the whole shape of visual field has been forgotten. Here, by using morphometric analyses, we clearly showed that this method might help us to understand the relation between visual fields and their function in birds’ daily life (*e.g.* foraging, inter-individual interactions...). Morphometric analyses may be essential in future research to understand the link between visual field shape and ecological niche specialization.

Acknowledgements

We thank N. De Villiers, L. Albert, J-L. Liegeois and T. Bouchet of Le Grand Parc du Puy du Fou and P. Potier and N. Descarsin of Les Ailes de l'Urga for allowing experiments. We also thank H. Billaud, F. Blais, J. Flür, J. Barrier, A. Sahnoune, E. Challet, P. Bouffandeau and L. Bouvier for their help on the fieldwork.

Competing interests

The authors have no competing interests.

Author contributions

S.P., F.B., G.R.M and O.D. designed the study. S.P., G.B.C and F.B. performed the experiments. S.P. and V.B. analysed the data. S.P. wrote the manuscript, with contributions from all authors.

Funding

S.P was supported by a PhD fellowship from the Labex Cemeb and the Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ). Especially, 13 raptors parks gave funding to AFdPZ for this study: Le Grand Parc du Puy du Fou, Le Rocher des Aigles, Les Ailes de l'Urga, Le Zoo d'Amnéville, La Volerie des Aigles, Le Donjon des Aigles, Le Bois des Aigles, Les Géants du Ciel, Le Zoo de la Bourbansais, Le Zoo de la boissière du Doré, Le Zoo de la Barben, Le Zoo du Pal, Le Parc des Oiseaux.

Ethics

The study was conducted under a formal agreement between the animal rearing facilities, Le Grand Parc du Puy du Fou and Les Ailes de l'Urga, CNRS and Centre Hospitalier Vétérinaire of Saint Martin de Bellevue. In agreement to the French law, birds were handled by their usual

trainer, under the permit of the Grand Parc du Puy du Fou (national certificate to maintain birds “Certificat de capacite” delivered to the director of the falconry, Jean-louis Liegeois on 7 April 1994) and of Les Ailes de l’Urga (national certificate to maintain birds “Certificat de capacite” delivered to the director of the falconry, Patrice Potier on 20 June 2006).

References

- Aslam, T. M., Haider, D. and Murray, I. J.** (2007). Principles of disability glare measurement: an ophthalmological perspective. *Acta Ophthalmologica Scandinavica* **85**, 354-360.
- Birkhead, T.** (2012). Bird sense: what it's like to be a bird: Bloomsbury Publishing.
- Bonhomme, V., Picq, S. and Claude, J.** (2012). Momocs package: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Contributed package. URL <http://www.R-project.org>.
- Bonhomme, V., Picq, S., Gaucherel, C. and Claude, J.** (2014). Momocs: outline analysis using R. *Journal of Statistical Software* **56**, 1-24.
- Crampton, J. S.** (1995). Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* **28**, 179-186.
- De Graaf, R. M., Tilghman, N. G. and Anderson, S. H.** (1985). Foraging guilds of North American birds. *Environmental Management* **9**, 493-536.
- Del Hoyo, J. and Elliot, A.** (1994). A. & Sargatal, J.(eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. *New World Vultures to Guineafowl*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Fernández-Juricic, E., Erichsen, J. T. and Kacelnik, A.** (2004). Visual perception and social foraging in birds. *Trends in ecology & evolution* **19**, 25-31.
- Fernandez-Juricic, E., Gall, M. D., Dolan, T., Tisdale, V. and Martin, G. R.** (2008). The visual fields of two ground-foraging birds, House Finches and House Sparrows, allow for simultaneous foraging and anti-predator vigilance. *Ibis* **150**, 779-787.
- Galili, T.** (2015). dendextend: an R package for visualizing, adjusting, and comparing trees of hierarchical clustering. *Bioinformatics*, btv428.
- Grant, P. R. and Grant, B. R.** (2011). How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches: Princeton University Press.
- Guillemain, M., Martin, G. and Fritz, H.** (2002). Feeding methods, visual fields and vigilance in dabbling ducks (Anatidae). *Functional Ecology* **16**, 522-529.
- Harmon, L., Weir, J., Brock, C., Glor, R., Challenger, W., Hunt, G., FitzJohn, R., Pennell, M., Slater, G. and Brown, J.** (2015). Package ‘geiger’. *R package version 2*.
- Heesy, C. P.** (2008). Ecomorphology of orbit orientation and the adaptive significance of binocular vision in primates and other mammals. *Brain, Behavior and Evolution* **71**, 54-67.
- Heesy, C. P.** (2009). Seeing in stereo: the ecology and evolution of primate binocular vision and stereopsis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **18**, 21-35.
- Hertel, F.** (1994). Diversity in body size and feeding morphology within past and present vulture assemblages. *Ecology*, 1074-1084.
- Houston, D.** (1974). Food searching in griffon vultures. *African Journal of Ecology* **12**, 63-77.
- Jiang, L., Chen, J., Wang, P., Ren, Q., Yuan, J., Qian, C., Hua, X., Guo, Z., Zhang, L. and Yang, J.** (2015). The Mitochondrial Genomes of *Aquila fasciata* and *Buteo lagopus* (Aves, Accipitriformes): Sequence, Structure and Phylogenetic Analyses. *PloS one* **10**, e0136297.
- Jones, M. P., Pierce, K. E. and Ward, D.** (2007). Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* **16**, 69-87.
- Kiltie, R.** (2000). Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds. *Functional Ecology* **14**, 226-234.

- Koch, D. D.** (1989). Glare and contrast sensitivity testing in cataract patients. *Journal of Cataract & Refractive Surgery* **15**, 158-164.
- LeClaire, J., Nadler, M., Weiss, S. and Miller, D.** (1982). A new glare tester for clinical testing: results comparing normal subjects and variously corrected aphakic patients. *Archives of Ophthalmology* **100**, 153.
- Martin, G. R.** (2007). Visual fields and their functions in birds. *Journal of Ornithology* **148**, 547-562.
- Martin, G. R.** (2009). What is binocular vision for? A birds' eye view. *Journal of Vision* **9(11)**, 1-19.
- Martin, G. R.** (2014). The subtlety of simple eyes: the tuning of visual fields to perceptual challenges in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **369**, 20130040.
- Martin, G. R. and Katzir, G.** (1999). Visual fields in short-toed eagles, *Circaetus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds. *Brain, Behavior and Evolution* **53**, 55-66.
- Martin, G. R. and Portugal, S. J.** (2011). Differences in foraging ecology determine variation in visual fields in ibises and spoonbills (Threskiornithidae). *Ibis* **153**, 662-671.
- Martin, G. R., Portugal, S. J. and Murn, C. P.** (2012). Visual fields, foraging and collision vulnerability in Gyps vultures. *Ibis* **154**, 626-631.
- Martin, G. R. and Shaw, J.** (2010). Bird collisions with power lines: failing to see the way ahead? *Biological Conservation* **143**, 2695-2702.
- Moore, B. A., Pita, D., Tyrrell, L. P. and Fernández-Juricic, E.** (2015). Vision in avian emberizid foragers: maximizing both binocular vision and fronto-lateral visual acuity. *Journal of Experimental Biology* **218**, 1347-1358.
- O'Rourke, C. T., Hall, M. I., Pitlik, T. and Fernández-Juricic, E.** (2010). Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement. *PLoS one* **5**, e12802.
- Paradis, E., Strimmer, K., Claude, J., Jobb, G., Opgen-Rhein, R., Dutheil, J., Noel, Y., Bolker, B. and Lemon, J.** (2008). The ape package. *Analyses of Phylogenetics and Evolution*.
- Potier, S., Bonadonna, F., Kelber, A., Martin, G. R., Isard, P.-F., Dulaurent, T. and Duriez, O.** (2016). Visual abilities in two raptors with different ecology. *Journal of Experimental Biology* **In press**.
- Revell, L. J.** (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 217-223.
- Reymond, L.** (1985). Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research* **25**, 1477-1491.
- Rochon-Duvigneaud, A.** (1943). Les yeux et la vision des vertébrés: Masson Paris.
- Rohlf, F. J. and Marcus, L. F.** (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution* **8**, 129-132.
- Safi, K. and Siemers, B. M.** (2010). Implications of sensory ecology for species coexistence: biased perception links predator diversity to prey size distribution. *Evolutionary Ecology* **24**, 703-713.
- Slagsvold, T. and A Sonerud, G.** (2007). Prey size and ingestion rate in raptors: importance for sex roles and reversed sexual size dimorphism. *Journal of Avian Biology* **38**, 650-661.
- Slagsvold, T., Sonerud, G. A., Grønlien, H. E. and Stige, L. C.** (2010). Prey handling in raptors in relation to their morphology and feeding niches. *Journal of Avian Biology* **41**, 488-497.
- Small, C. G.** (2012). The statistical theory of shape: Springer Science & Business Media.
- Stevens, M.** (2013). Sensory ecology, behaviour, and evolution: OUP Oxford.
- Troscianko, J., von Bayern, A. M., Chappell, J., Rutz, C. and Martin, G. R.** (2012). Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nature communications* **3**, 1110.
- Walls, G. L.** (1942). The vertebrate eye and its adaptive radiation. *New York: Hafner Publishing Co (Fascimile of 1942 Edition)*.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L. and Sheets, H. D.** (2012). Geometric morphometrics for biologists: a primer: Academic Press.

Supplementary materials

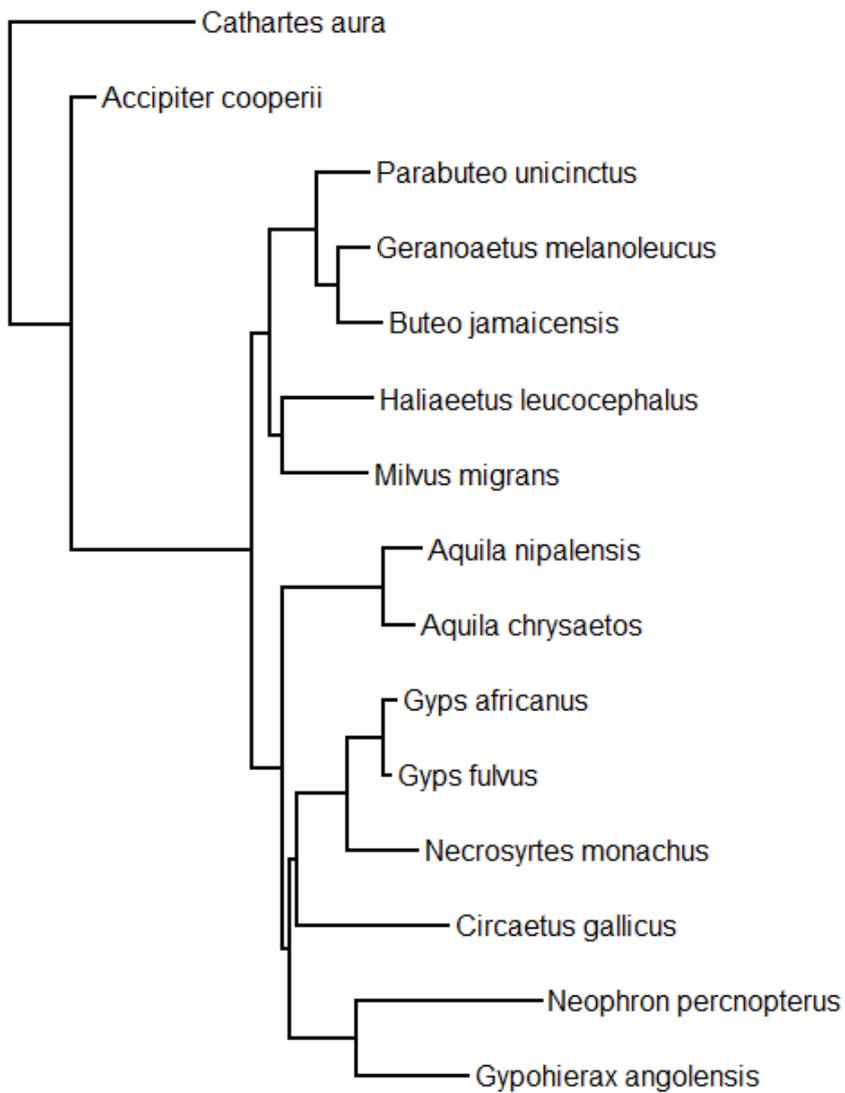


Figure S1: Phylogenetical tree used in the study, derived from (Jiang et al. 2015).

SECTION 3.2 : CHAMPS VISUELS ET FOVEA(S) CHEZ LES FALCONIFORMES

Résumé français de l'étude

Chez les Accipitriformes, les champs visuels et les caractéristiques des fovéas sont largement dépendant(e)s des stratégies de recherche alimentaire. En revanche, très peu d'études se sont intéressées à ces deux caractéristiques des capacités visuelles chez les Falconiformes. Je propose dans cette étude de comparer deux espèces aux mœurs écologiques différentes, le faucon sacré *Falco cherrug* (espèce prédatrice chassant en vol) et le caracara huppé *Caracara plancus* (espèce opportuniste se nourrissant au sol). Il n'existe pas de différences en termes de champs visuels entre les deux espèces, si ce n'est le recouvrement maximum de la zone binoculaire qui est plus important chez le caracara huppé (47° contre 37° chez le faucon sacré). Ce large champ binoculaire pourrait notamment être expliqué par la manipulation d'objets, tels que des pierres, afin de trouver sa nourriture, nécessitant une perception de la profondeur. En ce qui concerne les fovéas, deux fovéas sont présentes chez le faucon sacré (une centrale et une temporale) alors que l'absence de fovéa temporale est à noter chez le caracara huppé. Ce dernier se nourrissant principalement de restes et d'arthropodes, il n'a potentiellement pas l'utilité de posséder une structure anatomique telle que la fovéa pour sa vision frontale qui est supposée servir à la fixation d'une proie hautement mobile. A l'inverse, le faucon sacré se nourrit principalement d'oiseaux et pourrait nécessiter une fovéa temporale pouvant l'aider à fixer sa proie au moment de la capture. Il apparaît donc encore une fois que les caractéristiques du système visuel soient hautement liées aux techniques de chasse chez les falconiformes, avec néanmoins une convergence notable au niveau du champ visuel (excepté le recouvrement maximum de la zone binoculaire).

Présentation de l'article (en anglais)

Title	Visual field and foveal characteristics of two species of Falconiformes with different ecology
Authors	Potier S., Bonadonna F., Martin G.R., Isard P-F., Dulaurent T., & Duriez O.
Journal	NA
Date of publication	In preparation

Visual field and foveal characteristics of two species of Falconiformes with different ecology

Simon Potier^{a*}, Francesco Bonadonna^a, Graham R. Martin^b, Pierre-François Isard^c, Thomas
Dulaurent^c and Olivier Duriez^a

^a CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier -
EPHE – 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

^b School of Biosciences, University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B15 2TT, UK

^c Centre Hospitalier Vétérinaire, Unité d’Ophtalmologie, 275 route Impériale, 74370 Saint-
Martin Bellevue, France

* Corresponding author: simon.POTIER@cefe.cnrs.fr

Abstract

Significant differences in avian vision are found between species responding to their perceptual foraging challenge, even in closely related species. While raptors are always assumed to be mainly visual guided foraging birds, they highly differ in their foraging tactics that may reflect different visual demands. In Falconiformes, falcons mainly forage on the wings for highly mobile prey while caracaras forage on the ground for carrion and insects. We studied whether the saker falcon *Falco cherrug* and the southern caracara *Caracara plancus* differ in their visual abilities. We measured visual field and foveal configuration in both species. Using an ophthalmoscopic reflex technique, we found a higher binocular overlap in the southern caracara. The high binocular overlap (47°) of the southern caracara may facilitate object manipulation (e.g. moving rock) for finding food. We used an ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography (OCT) to access foveal characteristic. We found two foveas in the saker falcon (one central and one temporal) but only one central in the southern caracara. The presence of a second shallower temporal fovea in the saker falcon may help to fix a highly moving prey while catching. These important visual differences in visual field configuration and foveal characteristics are likely to reflect different foraging demands.

Introduction

Since Walls' and Rochon-Duvigneaud's found a large diversity in the visual system of birds (Rochon-Duvigneaud, 1943; Walls, 1942), vision has been considered as the most important sensory modality. Understanding how birds gather information from the environment may explain the extraordinary diversity of their behaviours (Birkhead, 2012). Visual abilities differ highly in birds (Jones et al., 2007) that allowed them to respond to their daily perceptual challenge (i.e. flight, foraging, predators detection and reproduction) (Martin, 2014).

The avian visual system differ highly between species in term of spatial resolution (Kiltie, 2000), foveal characteristics (Fite and Rosenfield-Wessels, 1975; Inzunza et al., 1991) (Potier et al. unpublished data) and visual fields, *i.e.* “...the space around the head of an animal from which information can be extracted” (Martin, 2014; Martin et al., 2007). Apparently, a tradeoff between these visual parameters exist, as found in foraging buntings (Emberizidae), with some species having developed large binocular overlap and lower visual acuity in contrast with some other species with high visual coverage and higher visual acuity (Moore et al., 2015).

Accipitriformes and Falconiformes diurnal raptors have the higher visual acuity found in animals (Reymond, 1985; Reymond, 1987). In addition, they have a well-developed convexiculate central fovea (Jones et al., 2007) and most predatory species possess a second temporal fovea (Inzunza et al., 1991) (Potier et al. unpublished data). Apparently, the central fovea is linked to the lateral vision and the temporal to more frontal vision (Jones et al., 2007). Thus, species with different foveal characteristics may also differ in their visual field (*e.g.* species with a temporal fovea may reflect a larger binocular overlap).

It seems that Accipitriformes which have different ecology differ highly in their foveal characteristics (Potier et al. in prep) and in their visual field (Potier et al. in prep). By contrasts, no studies attempted to compare species from the Falconidae family with different ecology. For example, visual field has been estimated in only one falconid species, the American kestrel *Falco sparverius* (O'Rourke et al., 2010).

Falconidae differ also in their ecology with among others two phylogenetically separated groups, the falcons and the caracaras (Griffiths et al., 2004). Falcons are mainly active predators that forage on the wings at high speed, while caracaras search for carrion walking

on the ground and invertebrates by looking under, and by moving, rocks and stones lying on the ground (Del Hoyo and Elliot, 1994).

In this study, we aimed to identify whether two Falconidae species, the southern caracara *Caracara plancus* and the saker falcon *Falco cherrug* differ in their visual configuration. Especially, using Optical coherence tomography (OCT), we compare the retinal thickness and the foveal depth. OCT is a method that allows to non-invasively investigate the fovea of raptors (Ruggeri et al., 2010). We also compare the visual field parameters of these two species, with paying attention to the binocular field at rest, the maximum binocular overlap and the blind area above and behind the head.

We hypothesized 1) that species differ in their fovea regarding their foraging ecology, with two foveas in the active predator Saker falcon and one fovea in the opportunist Southern caracara (Inzunza et al., 1991); 2) a thicker retina in the Saker falcon that may reflect a larger number of retinal cell density, as commonly found in predator species; and 3) different visual fields boundaries that could be linked to the foraging ecology.

Material and Methods

Subject

We used three Saker falcon individuals and three Southern caracara individuals. All were healthy hand-raised animals held in raptor facilities at the Falconry park “Le Grand Parc du Puy du Fou”. The birds of each species were housed separately in aviaries but during the experiment, they were placed outside their aviaries and attached to a falconry perch adapted to each species.

Visual field measurements

The non-invasive procedure used to measure visual field characteristics in alert birds has been detailed extensively in numerous publications in more than 50 different species (see (Martin, 2014) for a list). The procedure was reviewed in 2007 by a UK Home Office Inspector.

Each bird was held firmly in a plastic contention tube of the appropriate size to avoid any movement for between 20 and 30 min. The bird's legs were taped lightly together, cushioned by foam rubber held between them. The head was held in position at the centre of a visual perimeter (a device which permits the eyes to be examined from known positions around the head) by specially manufactured steel and aluminium bill holders. Different bill holders were used for each species to take account of differences in size and shape of the bills. The surfaces of the holders were coated in cured silicone sealant to provide a non-slip cushioned surface. The bill was held in place by Micropore tape.

Calibrated photographs of the head of each bird when held in the apparatus were taken.

These were used to determine eye positions within the skull, the horizontal separation between the nodal points of the two eyes, the distance between eye and bill tip, bill length and the eye-bill tip angle within the co-ordinates of the perimeter apparatus.

Visual field parameters were determined using an ophthalmoscopic reflex technique. The perimeter's coordinate system followed conventional latitude and longitude with the equator aligned vertically in the median sagittal plane of the head (a vertical plane which divided the head symmetrically into its left and right halves) and this coordinate system is used for the presentation of visual field data. The eyes were examined using an

ophthalmoscope mounted against the perimeter arm and its position read to $\pm 0.5^\circ$.

Maximum visual field was measured and the limits were defined by the positions that the eyes spontaneously adopted when they were fully rotated 'forwards' (converged for the front field) and 'backwards' (diverged for the back field). We did not measure eye movements and the projection of the pecten to reduce contention time for the birds.

From these combined data (corrected for viewing from a hypothetical viewing point placed at infinity; this correction is based upon the distance used in the perimeter apparatus) a topographical map of the visual field and its principal features was constructed. These features are: monocular fields, binocular field, cyclopean field (combination of both monocular fields) and blind area. It was possible to measure limits of the visual field at 10° intervals of elevation in an arc from directly behind the head, to above the head and then down to 60° below the horizontal in front of the head. However, depending of the bill shape among species, the bill holder intruded into the view of the eyes at a specific elevation. Therefore, it was not possible to record visual field data at these elevations and binocular field width was estimated as the mean value of the binocular field widths above and below these elevations.

Foveal characteristics

We measured retinal thickness at the foveal rim (or edge) and foveal depth (difference between retinal thickness at the rim and retinal thickness at the foveal pit) using ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography (OCT) (Ruggeri et al., 2010). OCT is a low-coherence interferometer based on non-invasive microscopic imaging and provides non-contact, high-resolution, cross-sectional images of biological tissues. The equipment used for this study consisted of a spectral OCT (OCT/SLO, Group OTI/USA; EDC Vet, Carvin,

France) with a specific corneal module. The cornea was not pressed against the device and the observer (S.P.) needed to find the suitable distance between the module and the eye to obtain an image. For each individual a video sequence was recorded, from which the best image was selected, to accurately show the retina and the fovea(s). Birds were awake and alert during the entire imaging process that took less than 10 minutes. They were held gently by the experienced bird handler (S.P.), and no mechanical device was used to fix the head. Only the right eye was examined in each individual to reduce the restraining time.

Results

Visual field measurements

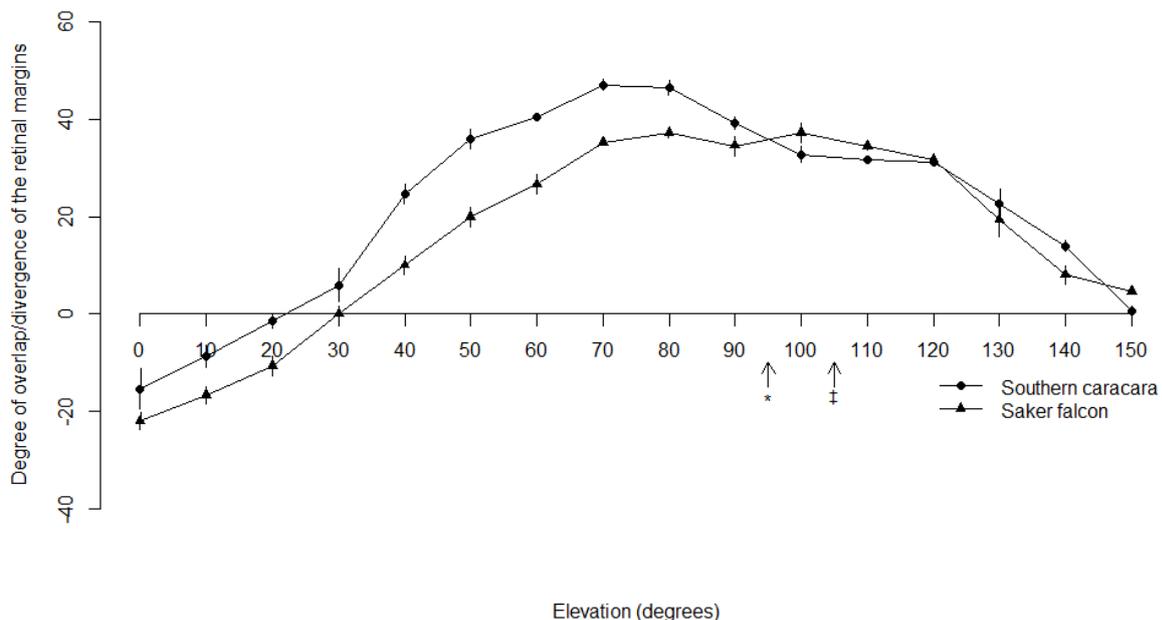


Figure 1: **Binocular overlap and blind area across elevations around the head of Southern caracara (N = 3) and Saker falcon (N = 3).** Mean (\pm SE) angular separation of the retinal field margins as a function of elevation in the median sagittal plane. Binocular fields are indicated by positive values of overlap of the visual field margins; whereas blind areas are indicated by negative value. The coordinate system is such that the horizontal plane is defined by the elevation 90° (in front of the head) and 0° lies directly above the head. Arrows indicate projection of the bill-tip (* = Southern caracara and \dagger = Saker falcon).

The mean (\pm SE) angular separation of the retinal fields margins of both species as a function of elevation in the median sagittal plane of the head are shown in Figure 1. A map of the visual field in the frontal sector, a section through the field at a horizontal plane and a vertical section through the binocular field in the median sagittal plane are shown in Figure 2. The maximum binocular overlap is higher in southern caracara (47° at height 70°) than in Saker falcon (37° at height 100°). Both species have similar blind area above (15° vs. 22°) and behind the head (64° vs. 62°) for caracara and falcon respectively. Finally, the vertical extent is identical in Southern caracara and Saker falcon (130°).

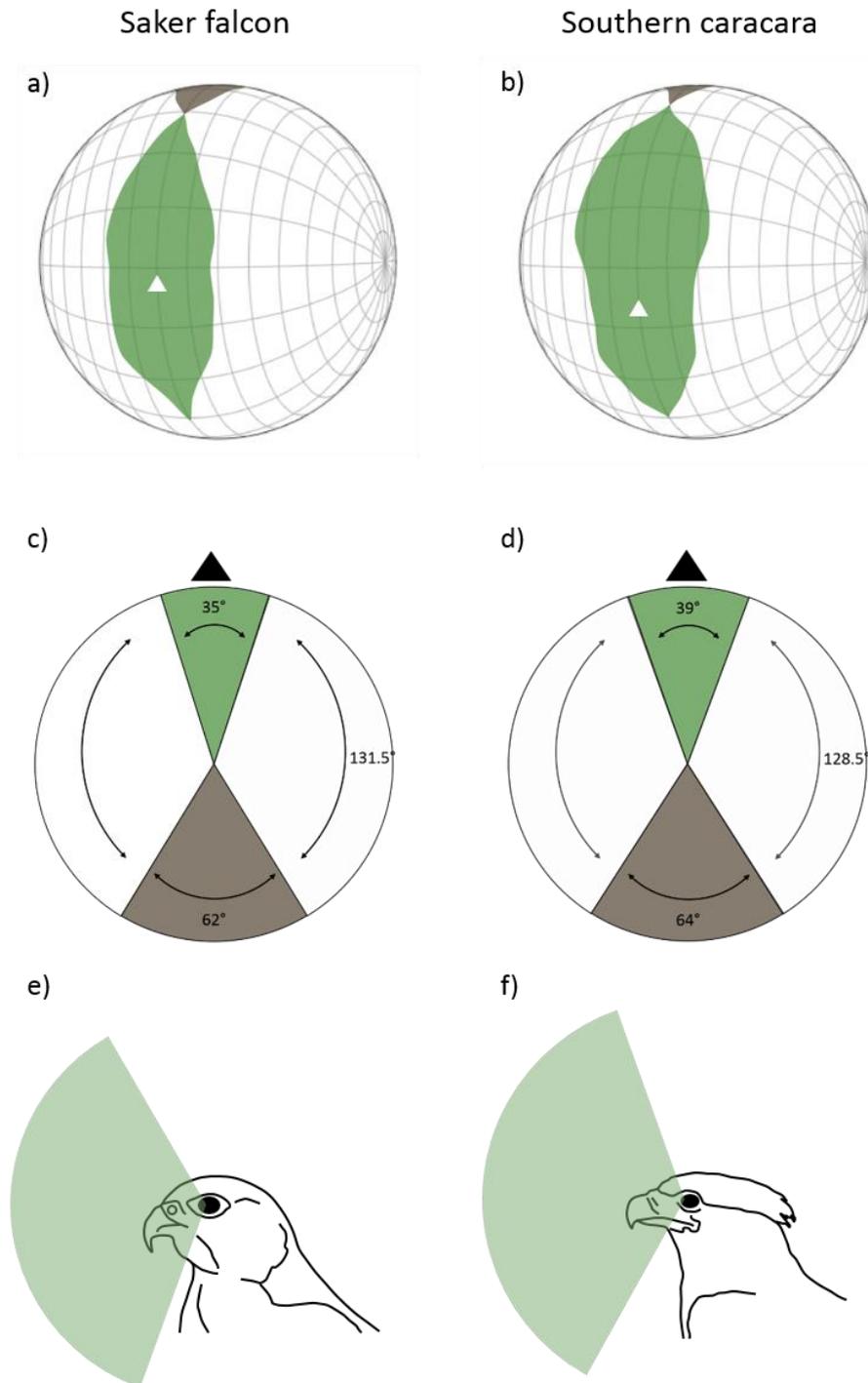


Figure 2: **Visual fields of the Saker falcon (a,c,e) and the Southern caracara (b,d,f).** a-b) Orthographic projection of the boundaries of the retinal fields of the two eyes. A latitude and longitude coordinate system was used with the equator aligned vertically in the median sagittal plane. The bird's head is imagined to be at the center of the globe (grid is at 20° intervals in latitude and 10° in longitude). c-d) Horizontal sections through the horizontal plane (90°-270°) showing the visual field configuration of each species. Each chart represents the average retinal visual field when the eyes were at rest. e-f) Vertical sections through the binocular fields in the median sagittal plane of the head. Green areas, binocular sector; white areas, monocular sectors; brown areas, blind sectors. Triangle indicate the direction of the bill projection in (a-d).

Foveal characteristic

We found two foveas (one central and one temporal) in the Saker falcon but only one central fovea for the Southern caracara (Figure 3). The superficial layers displacements created a rim for the Saker falcon but not for the Southern caracara at the edge of the central fovea (Figure 3). Both species have similar retinal thickness at the rim (or the edge for the caracara) of the fovea ($220.0 \pm 5.8 \mu\text{m}$ vs. $226.7 \pm 3.3 \mu\text{m}$ for caracara and falcon respectively). The central foveal depth was similar for both species ($96.6 \pm 5.8 \mu\text{m}$ vs. $110.0 \pm 6.7 \mu\text{m}$ for caracara and falcon respectively). For Saker falcon, the central fovea is deeper than the temporal one ($40.0 \pm 5.8 \mu\text{m}$).

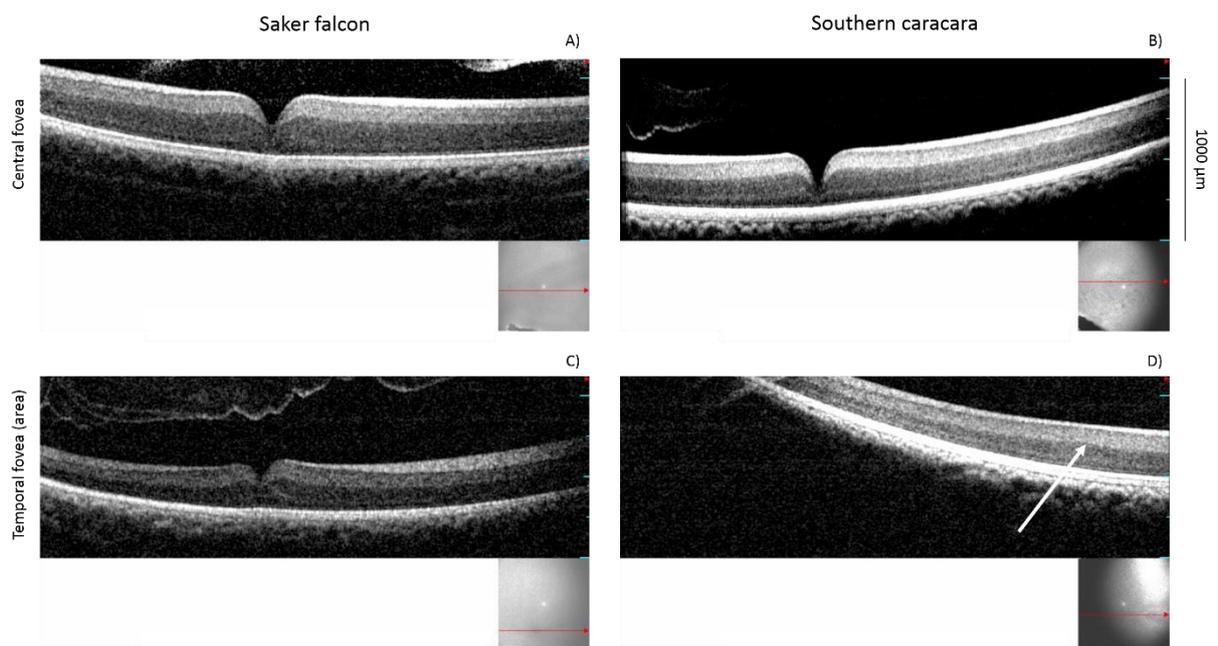


Figure 3: Sectional and plan view (small image) of the central (A,B) and temporal fovea or area (C,D) for Saker falcon (A,C) and Southern caracara (B,D) obtained by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography (OCT). For Southern caracara, no temporal fovea was found at the temporal location but a thickened area (shown with the white arrow).

Discussion

Southern caracara and saker falcon showed relatively similar visual fields, with similar blind areas above and behind the head and a similar vertical extent of the binocular field.

However they differed in their maximum binocular overlap and their position relative to the eye-bill tip angle. Furthermore, both species differ in their foveal parameters. While they have relatively similar foveal and retinal size, Saker falcons have two foveas (a central and a temporal) and Southern caracaras have only one central fovea. We discuss visual parameters difference in regards with their foraging strategies.

Visual field measurements

For both species, we found a larger binocular overlap (37-47°) than commonly found in birds (15-30°) (Martin, 2009). This suggest that binocular vision may be important for controlling feet or beak position when catching a prey (Martin, 2009; Martin, 2014). The binocular overlap is at bill-tip level in saker falcon but 30° higher over bill-tip projection in the southern caracara. Given that the highest binocular overlap found among all birds' species (61.5°), was in the New Caledonian crows *Corvus moneduloides* which is well known to use of tools for extractive foraging (Troscianko et al., 2012), we hypothesize that this larger binocular field in southern caracaras may be explained in part by the importance of manipulation objects in this species, as well as in closely related species, the chimango caracara *Phalcoboenus chimango* (Biondi et al., 2013). Manipulation seems to be important in the southern caracara as the diet may be mainly composed of arthropods catching after moving the rocks with their feet (Del Hoyo and Elliot, 1994; Morrison et al., 2008).

Both species have a relatively large blind area above and behind the head, as commonly found in raptors (Martin and Katzir, 1999; Martin et al., 2012; O'Rourke et al., 2010) (Potier et al. unpublished data). Falconidae may need a high acuity to find food (Hirsch, 1982; Potier et al., 2016; Reymond, 1987) where large eyes may be essential (Kiltie, 2000). Species that have a large eyes may need larger suborbital ridges to avoid sun-dazzling effect, which reduce the visual field above the head (Martin, 2007).

As a result, contrary to what other authors found in closely related species (Guillemain et al., 2002; Martin and Portugal, 2011; Moore et al., 2015), we found very few differences in the visual fields parameters in these two species. While foraging ecology seems to play an important role in the visual field configuration, we suggest here their phylogenetical proximity may explain the visual fields resemblance.

Foveal characteristic

The fovea is a retinal area of high acuity with high photoreceptor density, especially in raptors (Fite and Rosenfield-Wessels, 1975; Inzunza et al., 1991; Jones et al., 2007; Meyer, 1977). We found that Saker falcons have two foveas (one central and one temporal) while southern caracaras have only a central fovea. It has been shown previously that predatory species have two foveas while scavengers and opportunists raptors have only one central fovea (Inzunza et al., 1991) (Potier et al. unpublished data). For predatory species, the presence of a temporal fovea, probably related to the binocular field (at least to the frontal vision) (Jones et al., 2007), may be important to improve fixation and sensitivity to movement while catching a prey item (Pumphrey, 1948; Tucker, 2000; Walls, 1937). The Southern caracara mainly search for food remains and arthropods and may not need a temporal fovea, but a temporal area with higher ganglion cells density, as found in the chimango caracara (Inzunza et al., 1991).

We did not find any differences in the foveal depth and retinal thickness between these two species. Their foveas may have similar magnification effect of the kind suggested by Snyder and Miller (1978) that could enhance spatial resolution but see (Pumphrey, 1948; Sillman, 1973). It is still unclear what is the exact function of fovea, but a recent comparative study did not find any difference in raptorial species between predators and carrion eaters (Potier et al. in prep) suggesting that the depth of a foveal depression is not correlated with foraging ecology.

Acknowledgements

We thank N. De Villiers, L. Albert, J-L. Liegeois and T. Bouchet from Le Grand Parc du Puy du Fou for allowing experiments. We also thank H. Billaud, F. Blais, J. Barrier, A. Sahnoune, E. Challet and P. Bouffandeau for their help on the fieldwork.

Competing interests

The authors have no competing interests.

Author contributions

S.P., F.B., G.R.M and O.D. designed the study. S.P. and P-F.I performed the experiments. S.P. analysed the data. S.P. wrote the manuscript, with contributions from all authors.

Funding

S.P was supported by a PhD fellowship from the Labex Cemeb and the Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ). Especially, 13 raptors parks gave funding to AFdPZ for this study: Le Grand Parc du Puy du Fou, Le Rocher des Aigles, Les Ailes de l'Urga, Le Zoo d'Amnéville, La Volerie des Aigles, Le Donjon des Aigles, Le Bois des Aigles, Les Géants du

Ciel, Le Zoo de la Bourbansais, Le Zoo de la boissière du Doré, Le Zoo de la Barben, Le Zoo du Pal, Le Parc des Oiseaux.

Ethics

The study was conducted under a formal agreement between the animal rearing facility (Le Grand Parc du Puy du Fou), CNRS and Centre Hospitalier Vétérinaire of Saint Martin de Bellevue. In agreement to the French law, birds were handled by their usual trainer, under the permit of the Grand Parc du Puy du Fou (national certificate to maintain birds “Certificat de capacite” delivered to the director of the falconry, Jean-louis Liegeois on 7 April 1994).

References

- Biondi, L. M., Guido, J., Madrid, E., Bó, M. S. and Vassallo, A. I. (2013). The effect of age and sex on object exploration and manipulative behavior in a Neotropical raptor, the Chimango Caracara, *Milvago chimango*. *Ethology* 119, 221-232.
- Birkhead, T. (2012). Bird sense: what it's like to be a bird: Bloomsbury Publishing.
- Del Hoyo, J. and Elliot, A. (1994). A. & Sargatal, J.(eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. *New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Fite, K. V. and Rosenfield-Wessels, S. (1975). A comparative study of deep avian foveas. *Brain, Behavior and Evolution* 12, 97-115.
- Griffiths, C. S., Barrowclough, G. F., Groth, J. G. and Mertz, L. (2004). Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data. *Molecular phylogenetics and evolution* 32, 101-109.
- Guillemain, M., Martin, G. and Fritz, H. (2002). Feeding methods, visual fields and vigilance in dabbling ducks (Anatidae). *Functional Ecology* 16, 522-529.
- Hirsch, J. (1982). Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature* 300, 57-58.
- Inzunza, O., Bravo, H., Smith, R. L. and Angel, M. (1991). Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: A study on predatory and carrion-eating birds. *The Anatomical Record* 229, 271-277.
- Jones, M. P., Pierce, K. E. and Ward, D. (2007). Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* 16, 69-87.
- Kiltie, R. (2000). Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds. *Functional Ecology* 14, 226-234.
- Martin, G. R. (2007). Visual fields and their functions in birds. *Journal of Ornithology* 148, 547-562.
- Martin, G. R. (2009). What is binocular vision for? A birds' eye view. *Journal of Vision* 9(11), 1-19.

- Martin, G. R. (2014). The subtlety of simple eyes: the tuning of visual fields to perceptual challenges in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 369, 20130040.
- Martin, G. R., Jarrett, N. and Williams, M. (2007). Visual fields in Blue Ducks *Hymenolaimus malacorhynchos* and Pink-eared Ducks *Malacorhynchus membranaceus*: visual and tactile foraging. *Ibis* 149, 112-120.
- Martin, G. R. and Katzir, G. (1999). Visual fields in short-toed eagles, *Circus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds. *Brain, Behavior and Evolution* 53, 55-66.
- Martin, G. R. and Portugal, S. J. (2011). Differences in foraging ecology determine variation in visual fields in ibises and spoonbills (Threskiornithidae). *Ibis* 153, 662-671.
- Martin, G. R., Portugal, S. J. and Murn, C. P. (2012). Visual fields, foraging and collision vulnerability in Gyps vultures. *Ibis* 154, 626-631.
- Meyer, D. B. (1977). The avian eye and its adaptations. In *The visual system in vertebrates*, pp. 549-611: Springer.
- Moore, B. A., Pita, D., Tyrrell, L. P. and Fernández-Juricic, E. (2015). Vision in avian emberizid foragers: maximizing both binocular vision and fronto-lateral visual acuity. *Journal of Experimental Biology* 218, 1347-1358.
- Morrison, J. L., Pias, K. E., Abrams, J., Gottlieb, I. G., Deyrup, M. and McMillian, M. (2008). Invertebrate diet of breeding and nonbreeding Crested Caracaras (*Caracara cheriway*) in Florida. *Journal of Raptor Research* 42, 38-47.
- O'Rourke, C. T., Hall, M. I., Pitlik, T. and Fernández-Juricic, E. (2010). Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement. *PLoS one* 5, e12802.
- Potier, S., Bonadonna, F., Kelber, A. and Duriez, O. (2016). Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (*Milvago chimango*). *Physiology & behavior* 157, 125-128.
- Pumphrey, R. (1948). The theory of the fovea. *Journal of Experimental Biology* 25, 299-312.
- Reymond, L. (1985). Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research* 25, 1477-1491.
- Reymond, L. (1987). Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research* 27, 1859-1874.
- Rochon-Duvigneaud, A. (1943). *Les yeux et la vision des vertébrés*: Masson Paris.
- Ruggeri, M., Major Jr, J. C., McKeown, C., Knighton, R. W., Puliafito, C. A. and Jiao, S. (2010). Retinal structure of birds of prey revealed by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography. *Investigative ophthalmology & visual science* 51, 5789-5795.
- Sillman, A. J. (1973). Avian vision. *Avian biology* 3, 349-387.
- Troscianko, J., von Bayern, A. M., Chappell, J., Rutz, C. and Martin, G. R. (2012). Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nature communications* 3, 1110.
- Tucker, V. A. (2000). The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors. *Journal of Experimental Biology* 203, 3745-3754.
- Walls, G. L. (1937). Significance of the foveal depression. *Archives of Ophthalmology* 18, 912.
- Walls, G. L. (1942). *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. New York: Hafner Publishing Co (Fascimile of 1942 Edition).

CHAPITRE 4



L'UTILISATION DE L'OLFACTION POUR TROUVER SA NOURRITURE

Ce chapitre vise à comprendre les capacités olfactives de deux espèces de rapaces, le vautour urubu à tête rouge et le caracara huppé. Si la première semble pouvoir utiliser ses capacités olfactives afin de trouver sa nourriture, aucune étude n'a réellement montré des aptitudes fonctionnelles à sentir la nourriture. Je propose donc ici une étude permettant de tester la fonctionnalité des capacités olfactives soupçonnées chez le vautour urubu à tête rouge. Par le même dispositif expérimental, nous avons testé les capacités olfactives d'une autre espèce de rapace aux mœurs charognards, le caracara huppé. Enfin, j'ai quantifié l'importance relative de la vision et de l'olfaction afin de trouver la nourriture en condition expérimentale.



Figure J : Caracara huppé manipulant la boule odorante

Résumé français de l'étude

Dans un monde où les présuppositions sont fréquentes, comprendre les capacités sensorielles des animaux afin de trouver leur nourriture est un challenge perpétuel. En effet, alors que les rapaces sont considérés comme principalement dépendants de leur vision, les autres capacités sensorielles telles que les capacités olfactives ont trop souvent été ignorées. J'ai donc décidé d'estimer les capacités olfactives de deux espèces de rapaces charognards, le vautour urubu à tête rouge *Cathartes aura* et le caracara huppé *Caracara plancus*. Chaque individu était confronté à un choix double sans discernement possible par la vision. Deux boules égouttoirs à riz en inox ont été présentées pendant 10 minutes à chaque individu. Au sein de chaque boule se trouvait une boule à thé. L'une des boules à thé contenait 20 grammes de viande de bœuf faisandée tandis que l'autre contenait un morceau en plastique du même poids. Chaque individu a effectué 6 tests de 10 minutes durant lesquels la position de la boule odorante (avec la viande) était changée. A la fin de chaque test, le contenu de la boule olfactive a été donné aux individus. Pour les deux espèces, il a été observé un nombre de contacts et un temps de contacts plus importants avec la boule odorante, témoignant ainsi de l'utilisation de l'olfaction afin de trouver la nourriture. Dans une deuxième expérience, j'ai présenté des boules de deux couleurs différentes (une boule verte et une boule bleue). Pendant 6 jours d'apprentissage, j'ai attribué une couleur contenant la source olfactive (viande faisandée) à chaque individu. Ainsi, le stimulus visuel vert était assimilé au stimulus olfactif pour certains, tandis que le bleu l'était pour d'autres individus. Au bout de 6 jours, l'association entre le stimulus visuel et olfactif a été modifiée et le comportement des individus a été étudié de la même manière que lors de l'expérience précédente. Tandis que les vautours urubus à tête rouge continuaient de montrer une préférence envers le stimulus olfactif quel que soit le stimulus visuel, les caracaras, eux, ont effectué autant de contacts et ont passé autant de temps avec les deux boules (le stimulus visuel qu'ils avaient appris et le stimulus olfactif associé à la couleur opposée). Ainsi, il apparaît que l'olfaction serait un sens primaire à la vision chez l'urubu à tête rouge, tandis que les deux sens semblent entrer en conflit chez le caracara huppé. Le vautour urubu à tête rouge se nourrit principalement en volant au-dessus de la canopée et ne peut donc pas se fier à sa vision pour trouver sa nourriture en dessous de celle-ci. Contrairement à ce dernier, le caracara huppé se nourrit

principalement au sol en dessous de la canopée ou en zone ouverte où les deux sens peuvent être essentiels.

Présentation de l'article (en anglais)

Title Sight or smell: which sense do raptors use to find food?
Authors Potier S., Duriez O., Célérier A., Liégeois J-L. C & Bonadonna F.
Journal NA
Date of publication submitted to Animal Behaviour

Sight or smell: which sense do raptors use to find food?

Simon Potier^{a*}, Olivier Duriez^a, Aurélie Célérier^a, Jean-Louis Liegeois^b and Francesco Bonadonna^a

^a CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE –
1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

^b Académie de Fauconnerie du Grand Parc du Puy du Fou, CS 70 025, 85590 Les Epesses

* Corresponding author: simon.potier@cefe.cnrs.fr / +336 11 31 67 16

Running title: Vision and olfaction to find food in raptors?

Key words: foraging, olfaction, raptors, southern caracara, turkey vulture, vision

Abstract

Understanding which senses animals use to find food is a perceptual challenge when entrapped in popular clichés. Raptors are usually considered to be mainly visually dependant, and the use of others sensory modalities is underestimated. Under different ecological contexts, however, individuals might shift among sensory abilities. Here, we investigate experimentally which sense the turkey vulture (*Cathartes aura*) and the southern caracara (*Caracara plancus*) use to find food. We performed binary choice experiments involving one or both cues. When only olfactory cues are available both species use their sense of smell. In contrast, when olfactory and visual cues give contrasting information turkey vultures still use olfactory cues while southern caracara show a conflict between the information gathered from visual and olfactory cues. In the wild, turkey vultures search for food flying over the forest, whose canopy hides food sources to their sight. However, turkey vultures are the first raptors to find carrions in tropical forests and the use of olfaction explains this efficiency. Differently caracaras forage on the ground opportunistically where both olfaction and sight may be used. For example in urbanised areas caracaras inspect, seemingly by sight, garbage bins, and surprisingly only open those plastic bags containing food, hypothetically identifying them by smell.

Our experiments showed thus that both species are able to use olfactory cues in a foraging context. However olfaction could be the predominant sense in turkey vulture while olfaction and sight could play an equivalent role in southern caracara.

1. Introduction

Vox populi often generalizes the sensory abilities of different animals. For example, we all learn as children that eagles have amazing sight, dogs have excellent olfaction and songbirds and owls outstanding hearing capacities. This belief follows us, and as researchers we often

concentrate our efforts on what “is known” when considering the sensory abilities of different animals. Nevertheless, living in different ecological contexts may result in the use of different sensory abilities (Ruzicka & Conover, 2012; Vander Wall et al., 2003), even in those organisms that “are known” to rely predominantly on one sense. While experiments on the relative importance of different sensory modalities according to context are scarce, studies on the role of vision and olfaction in feeding behaviours in a variety of animals, including insects (Balkenius, Rosén, & Kelber, 2006; Raguso & Willis, 2002; Stöckl et al., 2016), snakes (Shivik & Clark, 1997; Teather, 1991), fishes (Batty & Hoyt, 1995; Webster, Atton, Ward, & Hart, 2007) and mammals (Langley, 1983; Raghuram, Thangadurai, Gopukumar, Nathar, & Sripathi, 2009; Wells & Lehner, 1978) have shown the dual importance of these modalities, either independently or in combination.

Historically, birds were considered to have a very poor or even non-existent sense of smell (Audubon, 1826; Parsons, 2013). As a consequence, birds are generally considered as visual foragers, even though species living in environments where visual cues are limited (*e.g.* dense vegetation) or almost absent (*e.g.* open oceans) could have evolved alternative sensory abilities such as olfaction (Nevitt, Veit, & Kareiva, 1995). While it is now accepted that most birds have a functional sense of smell (Caro, Balthazart, & Bonadonna, 2015), the relative importance of olfaction compared to other senses remains poorly studied. It has been shown that the North Island brown kiwi, *Apteryx mantelli*, relies more on olfaction than audition to find food (Cunningham, Castro, & Potter, 2009). Other examples may be found in procellariiform seabirds, which are generally considered excellent in using olfactory cues. For example, Wandering albatrosses, *Diomedea exulans* may use olfaction to detect prey at long distances and then rely on vision at short distances (Nevitt, Losekoot, & Weimerskirch, 2008), but both senses presented together elicit a higher probability of

successfully finding food than separately in an experimental setup (Mardon, Nesterova, Traugott, Saunders, & Bonadonna, 2010). Furthermore, Cory's and Scopoli's shearwaters (*Calonectris borealis* and *C. diomedea*) can orientate using olfactory cues when available, but are thought to shift to vision when deprived of their sense of smell (Dell'Arciccia & Bonadonna, 2013; Gagliardo et al., 2013; Pollonara et al., 2015).

In contrast to procellariiforms, accipitriform and falconiform diurnal birds of prey (hereafter called raptors) are considered as mostly visually dependent. Indeed, these birds have relative large eyes, well-developed foveae, high densities of cone photoreceptors and retinal ganglion cells, and the highest visual acuity found in animals (Fischer, 1968; Inzunza, Bravo, Smith, & Angel, 1991; Jones, Pierce, & Ward, 2007; Reymond, 1985, 1987). However, field observations suggest that two species of New World vultures (*Cathartes sp.*, family Cathartidae) could use also olfactory cues to find smelly food (Gomez, Houston, Cotton, & Tye, 1994; David C. Houston, 1984; David C Houston, 1986; Smith & Paselk, 1986).

Nevertheless, these studies were only empirical field observations suggested by the ecology of these raptors or physiological indication. Evidence from behavioural experiments is still needed. Moreover, a recent study suggested that the Oriental honey buzzard *Pernis orientalis* could smell the pollen (Yang, Walther, & Weng, 2015), but the experimental setup used did not allow clear conclusions about the preferential use of olfaction or vision to be made. In summary, there are no clear-cut studies reporting olfactory abilities in diurnal raptor families, even though the olfactory bulbs in some falconid species are relatively large (Zelenitsky, Therrien, Ridgely, McGee, & Witmer, 2011), and functional olfactory genes have been found in raptors (Yang et al., 2015; Zhan et al., 2013).

To test our hypothesis that birds may use different senses according to their ecology or circumstances, we performed behavioural experiments to study olfaction-based feeding in two opportunistic carrion eating raptor species that both live in the same geographical area (Central and South America): the turkey vulture, *Cathartes aura* (Cathartidae) and the southern caracara, *Caracara plancus* (Falconidae) (Del Hoyo & Elliot, 1994). These species are relatively similar in terms of their size and their diet, but we predicted that they may rely on different sensory modalities to find food. Firstly, we tested the ability of both species to detect of hidden smelly food (experiment 1). Secondly, we tested the relative importance of vision and olfaction in an experimental paradigm involving cues of the two modalities (experiment 2).

2. Methods

The study was carried out at “Le Grand Parc du Puy du Fou” (site 1; experiments 1 & 2) and “Le Zoo d’Amnéville” (site 2; experiment 2) in France. The first experiment involved five turkey vultures and five southern caracaras (see supplementary materials Table S1). The second experiment involved the same individuals from the site 1 and four others individuals of each species at site 2. During the experiments, birds were fed only after each trial with the reward of the experiment. The experiments were done at different times of the year regarding the availability of the birds in the different parks.

Birds’ captivity

Since hatching, or after two months for two turkey vultures from site 2, our experimental birds were hand-reared, and thus are familiar with humans. For site 1, each caracara was housed in independent aviary of 6x4x4 m, while the turkey vultures lived together in groups in aviary of 20x8x6 m. For site 2, the caracaras were housed together in an aviary of 5x6x5

m, and the turkey vultures in an aviary of 5x7.5x3.5 m. All of the birds are fed with dead chicks once a day. During public shows, birds are brought to “flight condition”, a falconry term that is the theoretical weight of wild birds when they search for food. Thus, when in flight condition, the birds are not starving, but they are hungry enough to seek for food. The falconers that care for the birds weigh every bird each day, to check its body condition and adjust its diet if necessary. During the experiments, birds were already used in shows and were thus in flight condition. None of the tested birds were in a reproductive state. After the experiments, birds returned to their daily training routines.

Olfactory Stimuli (experiment 1 and 2)

For the experiment 1, the olfactory stimuli were small pieces of meat (20 ± 1 g of beef), kept for four days at ambient temperature in a garbage bag, and then stored at 4°C. Mean temperatures were not statistically different between April 2014: $10.8^{\circ}\text{C} \pm 1.05$ and October 2014: $11.7^{\circ}\text{C} \pm 1.93$; Wilcoxon test, $W = 10$, $p = 0.69$. For the experiment 2, we kept the meat for four days at 15°C in a garbage bag, and then stored at 4°C.

To avoid any visual effect, the olfactory stimulus (20g piece of meat) or the control stimulus (20g piece of plastic) were inserted into steel tea strainers (brand, Birambeau) 4 cm high and 2 cm wide), which were then placed inside stainless-steel rice-cooking balls (brand, Städer). We used two identical balls for each treatment. The balls had a diameter of 10.5 cm for experiment 1 and 14 cm for the experiment 2. For seven days prior to the experiments, the birds were fed with their standard food (dead chicks) in the rice cooking balls to habituate them to the devices.

EXPERIMENTAL AVIARIES (experiments 1 and 2)

The experiments were performed in closed aviaries to avoid any dilution effect by the wind. For logistical reasons and availability of the facilities, two different closed aviaries were used, depending on the site. At both sites, aviaries had similar dimensions (6x8x4 m for site 1, and 5x7.5x3.5 m for site 2) with sand on the floor. A starting perch (1 m high) was placed 4 m from the balls, which were placed 6 m apart. Each trial was filmed with a video-camera (GoPro Hero3+, San Mateo, California, USA) placed 3 m above the starting perch, which could record bird behaviour over the entire aviary. All birds were acclimated to the aviaries for 4 hours the day before the test. After each trial, the aviaries were cleaned to avoid any biases, such as the footprints of the previous bird.

EXPERIMENT 1: OLFATORY ABILITIES

Each bird performed one 10-minute trial per day over 6 days. The side of the olfactory stimulus was randomly distributed and balanced. The order in which birds were tested was randomly chosen. The observer (S.P.), was blind to the side of the olfactory stimulus and the rank of the trial. The time (in sec) that each bird spent in contact (beak or foot) with both the control and stimulus balls, and the number of contacts with each ball, were measured from the video recordings.

EXPERIMENT 2: VISUAL OR OLFATORY CUE

One month before the experiment, four rice cooking balls were painted with a matt varnish acrylic paint spray (AMT3760080621171, AMT, Orléans, France). After two days of drying, two rice cooking balls were painted with a green "anise" acrylic paint spray (AMT3760080621225, AMT, Orléans, France) and two others with a blue "chekington"

acrylic paint spray (AMT3760080621263, AMT, Orléans, France). These two colours were chosen because birds generally have maximum spectral sensitivity in the green and blue wavelengths (Jones et al., 2007) and because we wanted to avoid using yellow (colour of the chicks fed to the birds) and red (colour of meat), as it is known that there is a cross-modal correspondence between vision and olfaction in humans (Demattè, Sanabria, & Spence, 2006; A. N. Gilbert, Martin, & Kemp, 1996).

Training

For each training session, lasting 5 days, the two rice cooking balls (one green and one blue) were presented to the birds. Each day we conducted 1 session of 1 minute for each bird. During these sessions, each bird was trained to eat in a coloured ball with an olfactory signal. Different coloured balls were attributed to different birds (Table S1, supplementary materials). The side of the olfactory/visual stimulus was randomly distributed and balanced, as well as the order in which birds were used.

Test

On the sixth day, each bird performed one 10-minute session. For this session, the olfactory piece of meat was associated with the opposite coloured ball compared to the training phase. The side of the olfactory/visually stimulus was randomly distributed and balanced, as well as the order in which birds were used. The observer (S.P.), blind to the identity of the visual and olfactory stimuli, measured the time that each bird spent in contact with both balls and the number of contacts with each ball, as described above. Adding visual information did not alter the exploration behaviour of the birds (see supplementary materials).

STATISTICAL ANALYSES

Analyses were carried out using R 3.1.2 (R Development Core Team 2015). To test any differences in behavioural parameters in experiment 1, we used a linear mixed model.

Because we had only few individuals with few replicates, GLMM (mixed models) would have consequently reduced the strength of our model, and we preferred to use GLM with individuals as a fixed effect. We selected the best effect structure by iteratively comparing the full model with a nested model where the least significant term was deleted. We inspected the residuals of each model to ensure that they fitted the assumptions of GLMs.

We compared time spent in contact with the stimulus versus control ball with GLM following a Gaussian error distribution. Differences in the number of contacts between the treatments were compared with GLM following a Poisson error distribution.

For the experiment 2, we compared time spent in contact and number of contacts with both balls with a non-parametric Wilcoxon-Mann-Whitney test as no replication was done per individual.

3. Results

EXPERIMENT 1: OLFACTORY ABILITY

Overall, caracaras spent less time in contact with both balls across trials while vultures kept a similar level (Table 1). In caracaras, the time spent in contact with the balls significantly differed among individuals (Table 1).

Table 1: Results of selected Generalized Linear Models used to evaluate the effects of treatments (ball, trials, side and individuals) on behavioural variables (time spent in contact and number of contacts) for turkey vulture and southern caracara.

Species	Variables	Effect	Deviance	Df	p value
Turkey vulture (n=5)	Time spent in contact	Ball	34202	52	<0.001
		Individual	19.89	46	<0.001
	Number of contacts	Ball	152.74	52	<0.001
		Trials	11.45	51	<0.001
		Side	5.03	50	0.025
		Individual	19.89	46	<0.001
		Ball*Trials	58.58	45	<0.001
Ball*Side	31.16	44	<0.001		
Southern caracara (n=5)	Time spent in contact	Ball	3800.7	58	0.042
		Trials	6138.0	57	0.01
		Individual	22861.0	53	<0.001
	Number of contact	Ball	89.72	58	<0.001
		Trials	171.15	57	<0.001
		Individual	517.04	53	<0.001
		Ball*Trials	39.25	52	<0.001
		Ball*Side	31.16	44	<0.001

Data on the last session of two individuals from turkey vultures were not available because of equipment error.

The time spent in contact with the stimulus ball was four times longer and two times longer than with the control ball for vultures and caracaras respectively (Table 1; Figure 1; supplementary materials). Individuals of both species performed twice as many contacts with the stimulus ball, compared with the control (Table 1; Figure 1).

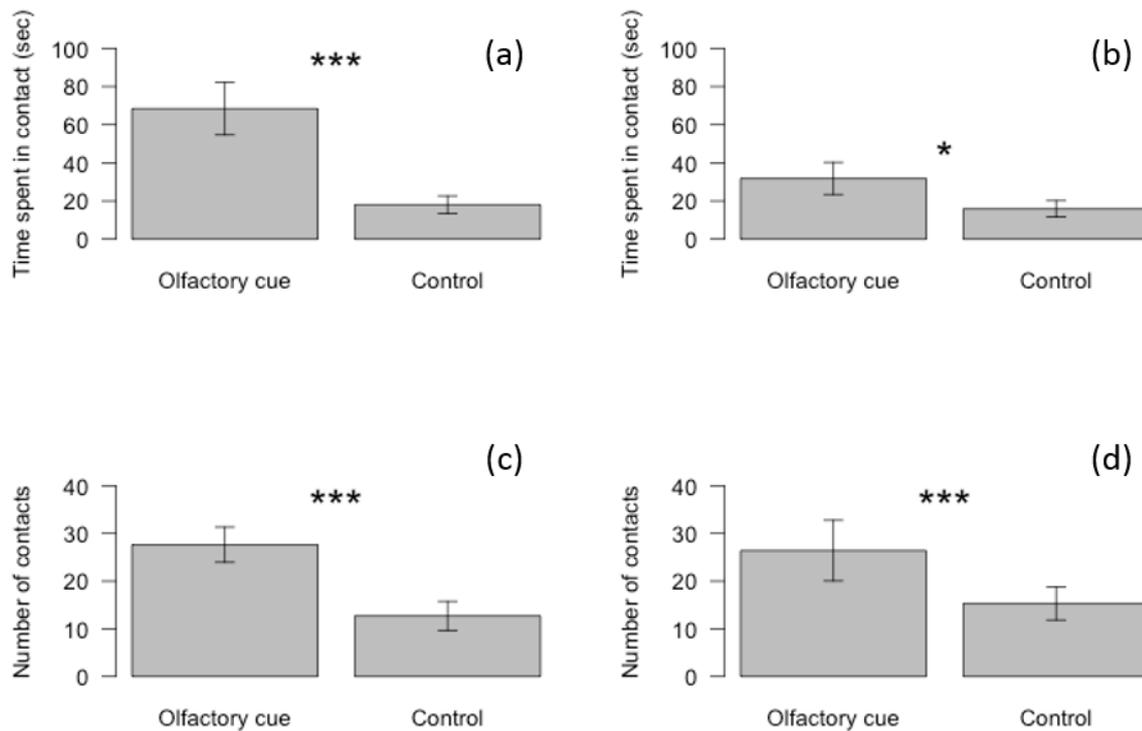


Figure 1: Time spent in contact (a, b) and number of contacts (c, d) with the olfactory and control stimuli for (a, c) turkey vulture and (b, d) southern caracara in the experiment 1. * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$ *** $P < 0.001$.

In vultures, we recorded an increase in the number of contacts with the stimulus ball over trials, and a decrease with the control ball (Table 1; Figure 2a). In caracaras, we observed a decrease in the number of contacts with the two balls over trials, but this effect was stronger with the control ball (Table 1; Figure 2b). Vultures made less contact with the control ball when this ball was placed to the left while caracara did not show any side difference (Table 1). For both species, the number of contacts was significantly different between individuals (Table 1).

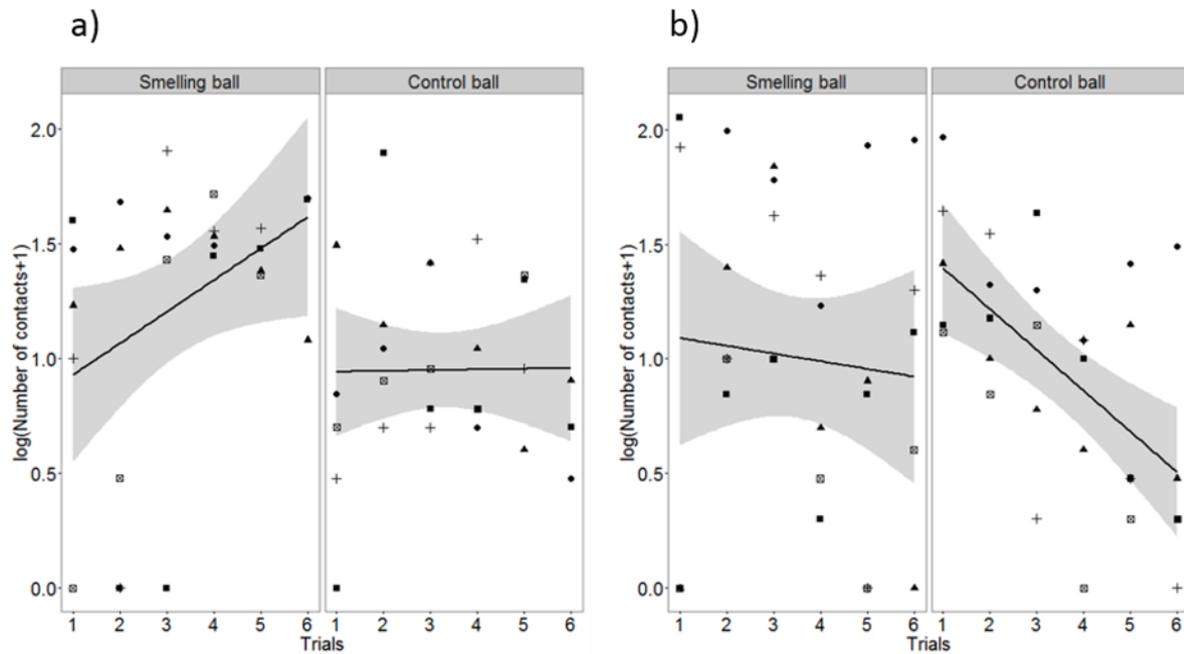


Figure 2: Number of contacts with olfactory and control stimulus balls over trials for the (a) turkey vulture and (b) southern caracara in the experiment 1. The line and shaded area represent the regression and 95% confidence interval. Each symbol represent a different individual.

EXPERIMENT 2: VISUAL OR OLFACTORY CUE

In the test phase, most individuals first went to the coloured ball that they had used during training sessions of the previous 5 days (5/8 vultures and 6/8 caracaras). The time spent in contact with the olfactory ball was six times longer than with the coloured ball previously associated with food for the turkey vulture ($W = 64$, $p < 0.001$; Figure 3), but no difference was found for the southern caracara ($W = 21$, $p = 0.27$, Figure 3).

Turkey vultures made four times more contacts with the olfactory ball compared with the coloured ball previously associated with food ($W = 63$, $p = 0.001$, Figure 3), but no differences were found for the southern caracara ($W = 20$, $p = 0.22$, Figure 3).

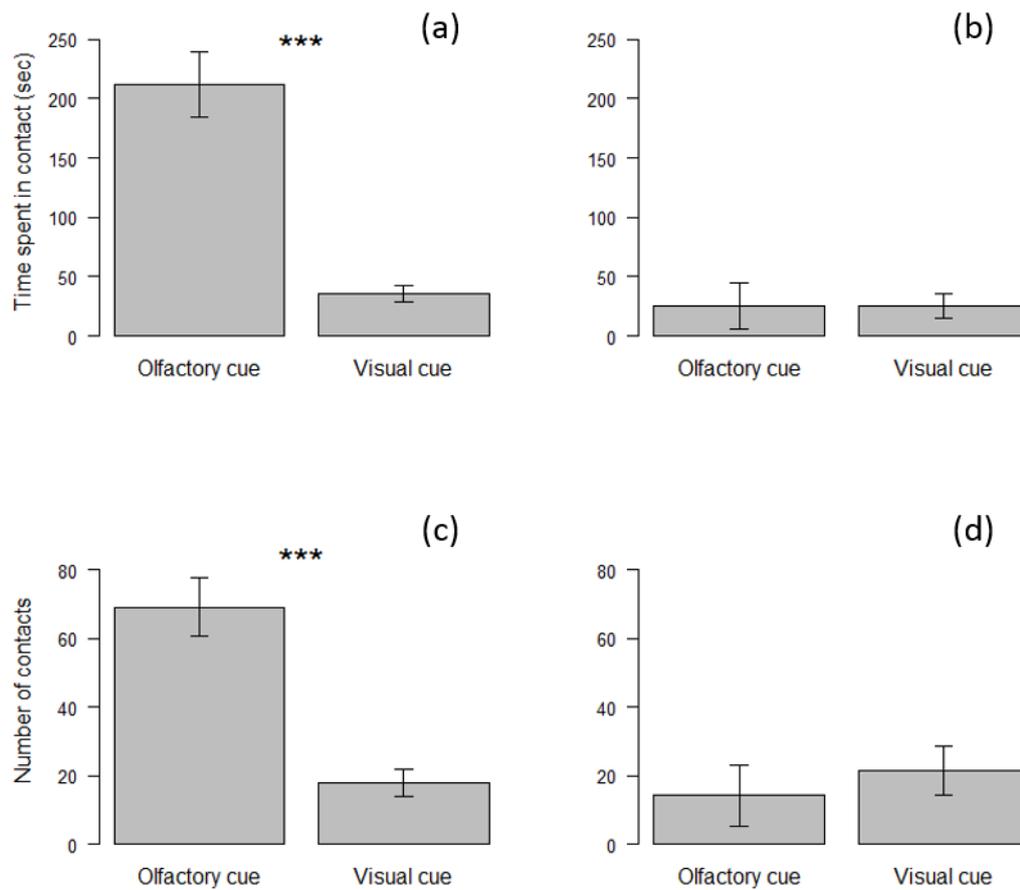


Figure 3: Time spent in contact (a, b) and number of contacts (c, d) with the olfactory and visual stimuli for (a, c) turkey vulture and (b, d) southern caracara in the experiment 2. * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$ *** $P < 0.001$.

4. Discussion

Here we show, for the first time in raptors, clear-cut evidence that turkey vultures and southern caracaras can smell hidden smelly food, suggesting that both species may use olfaction to forage. In addition, when visual and olfactory cues are available, olfaction seems to be predominant cue used by turkey vultures while southern caracaras use both olfactory and visual cues.

In the wild, turkey vultures search for food mainly flying over the forest (David C Houston, 1986). This behaviour suggests that food sources are hidden from sight by the canopy. However, field observations report that turkey vultures are the first raptors to find carrion in tropical forests (David C Houston, 1986, 1988). As proposed before, our study suggests that this could be explained by this species having strong olfactory abilities. In addition, our results show that olfaction seems to play a more significant role than vision in foraging in turkey vultures. In experiment 2, the colour of the potential food container was disregarded in our experiments and only the smelly container, independent of its colour, was inspected by our experimental birds. Our behavioural results are consistent with physiological and anatomical data showing that turkey vultures have the poorest visual acuity (Lisney et al., 2013) among other raptors such as eagles, falcons, hawks and even other vulture species (Fischer, 1968; Hirsch, 1982; Potier, Bonadonna, Kelber, & Duriez, 2016; Reymond, 1985, 1987), but they do have a relatively large olfactory bulbs (Cobb, 1968).

In comparison, southern caracaras may have stronger visual acuity. Indeed the visual acuity of a closely related species, the chimango caracara *Phalcoboenus chimango* (28.5 cycle per degree) (Potier et al., 2016), was approximately twice higher than for the turkey vulture (15.6 cycle per degree) (Lisney et al., 2013). In the wild, caracaras search for food mainly by walking around under the forest canopy (Sazima, 2007), or in open areas. Caracaras forage on the ground opportunistically, and in some cases, they feed on prey with a strong odour emissions such as carcasses or insects found in dung (Del Hoyo & Elliot, 1994). Therefore, caracaras might switch between different senses according to the ecological circumstances, or identification needs for particular food sources. For example in urbanised areas caracaras inspect, seemingly by sight, garbage bins, and surprisingly only open those plastic bags containing food, thus hypothetically identifying them by smell alone (FB personal

observation). Our study supports this hypothesis. Caracaras interacted significantly more with the smelly ball when only olfactory cues were available to them, suggesting that these opportunistic feeders may rely on smell to find hidden food. In Falconidae this is a first. While a recent study showed that three other falconids species, the peregrine falcon *Falco peregrinus* the saker falcon *Falco cherrug* and the gyrfalcon *Falco rusticolus*, avoided or rejected food when the odour of a foul-smelling secretion of the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*) was sprayed on a food reward (Röder et al., 2014), it is not clear whether the repellent effect was due to the taste or the scent, as the authors vaporized the secretion directly on the food.

In contrast to turkey vultures, olfaction did not appear to be more important than sight (or vice versa) in southern caracaras. For example, in the second experiment, where the relative importance of olfactory and visual cues was tested, southern caracaras did not show any preference, interacting similarly with the two coloured balls even though only one of them was also smelly. To explain this result, we can suggest two non-exclusive hypotheses. Firstly, southern caracaras, as hypothesised by observations in the wild, may opportunistically use both olfaction and vision to find food: in our experiment both the coloured and smelling balls bore cues indicating the presence of food, leading them to check both stimuli alternatively. This opportunistic use of different senses in different behavioural contexts has been shown in other bird species. For example, American robins (*Turdus migratorius*) search for earthworms using acoustic cues when visual cues are limited (Heppner, 1965; Montgomerie & Weatherhead, 1997). The second hypothesis may be that the experimental set up confused the birds between the training and the test phase, leading individuals to randomly explore the two balls as they were habituated to feed from a specific coloured

ball, but smelt food in the other one. This alternative explanation does not change the ecological value of our findings, however.

The overall decrease in the number of contacts with both balls (during experiment 1) only in caracaras, but not in vultures, could be explained by a decrease of interest of the experiment (during the session the balls cannot be opened by the birds) and/or the lack of direct reward and high cognitive skills. This hypothesis is supported by the behaviour observed during the last trials, as caracaras interacted rapidly with the smelly ball and then came back to the starting point waiting for their reward from the experimenter (SP personal observation).

Caracaras display significant learning abilities, as illustrated in chimango caracaras that were more efficient at opening an opaque box containing food when allowed to observe a demonstrator, compared to other naive birds (Biondi, García, Bó, & Vassallo, 2010). Finally, some individuals were more motivated than others to interact with the balls. These inter-individual differences could be explained by personality in caracaras, which again has been demonstrated in exploratory behaviour in chimango caracaras (Biondi, Bó, & Vassallo, 2010).

Our study suggests that species with different ecological niches can rely on different senses according to specific ecological contexts and/or circumstances. Similar results have been reported for other animals. For example, Wells and Lehner (1978) found that in coyotes (*Canis latrans*) foraging for rabbits under experimental conditions, although vision, audition and olfaction can each be used alone, vision seemed to be the predominant sense. Another example is that of Cory's shearwaters, which home to their nest burrow at night in all known colonies, with the exception of the colony at Selvagem Island (North Atlantic) where birds home mainly in daylight probably relying on visual cues, but they can also home at night relying on olfaction only (Dell'Araccia & Bonadonna, 2013). In birds, information on the

relative importance of olfaction and vision is scarce and has been only studied in procellariiforms (Mardon et al., 2010; Nevitt et al., 2008) and homing pigeons (Wallraff, 2005). The main explanation for this is certainly that the relative importance of olfaction in most birds has historically been vastly underestimated (Roper, 1999). Exploring these unsuspected abilities may help us solve former unanswered questions such as how old world vultures can detect buried carrion (M. Gilbert & Chansocheat, 2006). More generally, understanding how animals perceive their world using different sensory systems is essential to answer unexplained observations. For example, while behavioural experiments suggested that hummingbirds can taste sugar (del Rio, 1990), this observation was rejected because birds lack the conventional sweet taste receptors genes found in other vertebrates. However, recently Baldwin et al. (Baldwin et al., 2014) discovered that hummingbirds actually do possess a sweet taste receptor, which has remained unknown because it is transformed from the ancestral umami receptor. In conclusion, as scientists we sometimes have the tendency to focus on “what is known”, while the incredible diversity of sensory abilities of animals is not obvious from a human perspective.

Acknowledgements

We thank N. De Villiers and L. Albert from “Le Grand Parc du Puy du Fou” and M. Louis from “Le Zoo d’Amnéville” for allowing experiments. We also thank Dr. S. Campagna, E. Challet, P. Bouffandeau, A. Sahnoune, A. Deniaud, B. Bailly, D. Schwarz, R. Flachaire, J. Beauregard, S. Piccini and A. Cardineau for their help on the fieldwork. Thank you to Dr. J-Y. Barnagaud for discussion of statistics and Dr. G Cunningham and Dr. T. Lisney for comments on the manuscript.

S.P was supported by the Labex Cemeb and the Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ). Especially, 13 raptors parks gave funding for this study: Le Grand Parc du Puy du Fou, Le Rocher des Aigles, Les Ailes de l'Urga, Le Zoo d'Amnéville, La Volerie des Aigles, Le Donjon des Aigles, Le Bois des Aigles, Les Géants du Ciel, Le Zoo de la Bourbansais, Le Zoo de la boissière du Doré, Le Zoo de la Barben, Le Zoo du Pal, Le Parc des Oiseaux.

Ethics

The study was conducted under a formal agreement between the animal rearing facility « Le Grand Parc du Puy du Fou », the animal rearing facility « Le Zoo d'Amnéville » and CNRS. In agreement to the French law, birds were handled by their usual trainer, under the permit of the Grand Parc du Puy du Fou (national certificate to maintain birds “Certificat de capacité” delivered to the director of the falconry, Jean-louis Liegeois on 7 April 1994) and the Zoo d'Amnéville national certificate to maintain birds “Certificat de capacité” delivered to the director, Michel Louis on 28 March 2007 (N° 2007 - DEDD/BEN - 03)). Both permits were delivered by the environmental French ministry.

Authors' contribution

S.P., F.B., A.C. and O.D. designed the study. S.P., J.L., and A.C. performed the study. S.P. analysed data. S.P. and F.B. wrote the manuscript, which was corrected by all authors.

Competing interests

The authors have no competing interests.

References

- Audubon, J. J. (1826). Account of the habits of the turkey buzzard (*Vultur aura*) particularly with the view of exploding the opinion generally entertained of its extraordinary power of smelling. *Edinburgh New Philosophical Journal*, 2, 172-184.
- Baldwin, M. W., Toda, Y., Nakagita, T., O'Connell, M. J., Klasing, K. C., Misaka, T., . . . Liberles, S. D. (2014). Evolution of sweet taste perception in hummingbirds by transformation of the ancestral umami receptor. *Science*, 345(6199), 929-933.
- Balkenius, A., Rosén, W., & Kelber, A. (2006). The relative importance of olfaction and vision in a diurnal and a nocturnal hawkmoth. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(4), 431-437.
- Batty, R. S., & Hoyt, R. D. (1995). The role of sense organs in the feeding behaviour of juvenile sole and plaice. *Journal of Fish Biology*, 47(6), 931-939.
- Biondi, L. M., Bó, M. S., & Vassallo, A. I. (2010). Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Animal cognition*, 13(5), 701-710.
- Biondi, L. M., García, G. O., Bó, M. S., & Vassallo, A. I. (2010). Social learning in the Caracara Chimango, *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes): an age comparison. *Ethology*, 116(8), 722-735.
- Caro, S. P., Balthazart, J., & Bonadonna, F. (2015). The perfume of reproduction in birds: Chemosignaling in avian social life. *Hormones and behavior*, 68, 25-42.
- Cobb, S. (1968). The size of the olfactory bulb in 108 species of birds. *The auk*, 85(1), 55-61.
- Cunningham, S. J., Castro, I., & Potter, M. A. (2009). The relative importance of olfaction and remote touch in prey detection by North Island brown kiwis. *Animal Behaviour*, 78(4), 899-905.
- Del Hoyo, J., & Elliot, A. (1994). A. & Sargatal, J.(eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. *New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions, Barcelona.
- del Rio, C. M. (1990). Sugar preferences in hummingbirds: the influence of subtle chemical differences on food choice. *Condor*, 1022-1030.
- Dell'Arciccia, G., & Bonadonna, F. (2013). Back home at night or out until morning? Nycthemeral variations in homing of anosmic Cory's shearwaters in a diurnal colony. *The Journal of experimental biology*, 216(8), 1430-1433.
- Demattè, M. L., Sanabria, D., & Spence, C. (2006). Cross-modal associations between odors and colors. *Chemical Senses*, 31(6), 531-538.
- Fischer, A. B. (1968). Laboruntersuchungen und freilandbeobachtungen zum sehvermögen und verhalten von altweltgeiern. *Zool Jahrb Syst*, 96, 81-132.
- Gagliardo, A., Bried, J., Lambardi, P., Luschi, P., Wikelski, M., & Bonadonna, F. (2013). Oceanic navigation in Cory's shearwaters: evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement. *The Journal of experimental biology*, 216(15), 2798-2805.
- Gilbert, A. N., Martin, R., & Kemp, S. E. (1996). Cross-modal correspondence between vision and olfaction: the color of smells. *The American journal of psychology*, 335-351.
- Gilbert, M., & Chansocheat, S. (2006). Olfaction in Accipitrid vultures. *Vulture News*, 55(1), 6-7.
- Gomez, L. G., Houston, D. C., Cotton, P., & Tye, A. (1994). The role of Greater Yellow-headed Vultures *Cathartes melambrotus* as scavengers in neotropical forest. *Ibis*, 136(2), 193-196.
- Heppner, F. (1965). Sensory mechanisms and environmental clues used by the American Robin in locating earthworms. *The Condor*, 67(3), 247-256.
- Hirsch, J. (1982). Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature*, 300, 57-58.
- Houston, D. C. (1984). Does the King Vulture *Sarcorhamphus papa* use a sense of smell to locate food? *Ibis*, 126(1), 67-69.

- Houston, D. C. (1986). Scavenging efficiency of turkey vultures in tropical forest. *Condor*, 318-323.
- Houston, D. C. (1988). Competition for food between Neotropical vultures in forest. *Ibis*, 130(3), 402-417.
- Inzunza, O., Bravo, H., Smith, R. L., & Angel, M. (1991). Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: A study on predatory and carrion-eating birds. *The Anatomical Record*, 229(2), 271-277.
- Jones, M. P., Pierce, K. E., & Ward, D. (2007). Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine*, 16(2), 69-87.
- Langley, W. M. (1983). Relative importance of the distance senses in grasshopper mouse predatory behaviour. *Animal Behaviour*, 31(1), 199-205.
- Lisney, T. J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Graves, G. R., Wylie, D. R., & Iwaniuk, A. N. (2013). Comparison of eye morphology and retinal topography in two species of new world vultures (Aves: Cathartidae). *The Anatomical Record*, 296(12), 1954-1970.
- Mardon, J., Nesterova, A. P., Traugott, J., Saunders, S. M., & Bonadonna, F. (2010). Insight of scent: experimental evidence of olfactory capabilities in the wandering albatross (*Diomedea exulans*). *The Journal of experimental biology*, 213(4), 558-563.
- Montgomerie, R., & Weatherhead, P. J. (1997). How robins find worms. *Animal behaviour*, 54(1), 143-151.
- Nevitt, G. A., Losekoot, M., & Weimerskirch, H. (2008). Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(12), 4576-4581.
- Nevitt, G. A., Veit, R. R., & Kareiva, P. (1995). Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds. *Nature*, 376(6542), 680-682.
- Parsons, J. H. (2013). *An introduction to the theory of perception*: Cambridge University Press.
- Pollonara, E., Luschi, P., Guilford, T., Wikelski, M., Bonadonna, F., & Gagliardo, A. (2015). Olfaction and topography, but not magnetic cues, control navigation in a pelagic seabird: displacements with shearwaters in the Mediterranean Sea. *Scientific reports*, 5.
- Potier, S., Bonadonna, F., Kelber, A., & Duriez, O. (2016). Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (*Milvago chimango*). *Physiology & Behavior*, 157, 125-128.
- Raghuram, H., Thangadurai, C., Gopukumar, N., Nathar, K., & Sripathi, K. (2009). The role of olfaction and vision in the foraging behaviour of an echolocating megachiropteran fruit bat, *Rousettus leschenaulti* (Pteropodidae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74(1), 9-14.
- Raguso, R. A., & Willis, M. A. (2002). Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by naive hawkmoths, *Manduca sexta*. *Animal Behaviour*, 64(5), 685-695.
- Reymond, L. (1985). Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research*, 25(10), 1477-1491.
- Reymond, L. (1987). Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research*, 27(10), 1859-1874.
- Röder, G., Canestrari, D., Bolopo, D., Marcos, J. M., Villard, N., Baglione, V., & Turlings, T. C. (2014). Chicks of the Great Spotted Cuckoo May Turn Brood Parasitism into Mutualism by Producing a Foul-Smelling Secretion that Repels Predators. *Journal of chemical ecology*, 40(4), 320-324.
- Roper, T. J. (1999). Olfaction in birds. *Advances in the Study of Behavior*, 28, 247-247.
- Ruzicka, R. E., & Conover, M. R. (2012). Does Weather or Site Characteristics Influence the Ability of Scavengers to Locate Food? *Ethology*, 118(2), 187-196.
- Sazima, I. (2007). The jack-of-all-trades raptor: versatile foraging and wide trophic role of the Southern Caracara (*Caracara plancus*) in Brazil, with comments on feeding habits of the Caracarini. *Rev. Bras. Ornitol*, 15(4), 592-597.
- Shivik, J. A., & Clark, L. (1997). Carrion seeking in brown tree snakes: importance of olfactory and visual cues. *USDA National Wildlife Research Center-Staff Publications*, 649.
- Smith, S. A., & Paselk, R. A. (1986). Olfactory sensitivity of the Turkey Vulture (*Cathartes aura*) to three carrion-associated odorants. *The Auk*, 586-592.

- Stöckl, A., Heinze, S., Charalabidis, A., el Jundi, B., Warrant, E., & Kelber, A. (2016). Differential investment in visual and olfactory brain areas reflects behavioural choices in hawk moths. *Scientific Reports*, 6, 26041.
- Teather, K. L. (1991). The relative importance of visual and chemical cues for foraging in newborn blue-striped garter snakes (*Thamnophis sirtalis similis*). *Behaviour*, 117(3), 255-261.
- Vander Wall, S. B., Beck, M. J., Briggs, J. S., Roth, J. K., Thayer, T. C., Hollander, J. L., & Armstrong, J. M. (2003). Interspecific variation in the olfactory abilities of granivorous rodents. *Journal of Mammalogy*, 84(2), 487-496.
- Wallraff, H. G. (2005). *Avian navigation: pigeon homing as a paradigm*: Springer Science & Business Media.
- Webster, M. M., Atton, N., Ward, A. J. W., & Hart, P. J. B. (2007). Turbidity and foraging rate in threespine sticklebacks: the importance of visual and chemical prey cues. *Behaviour*, 144(11), 1347-1360.
- Wells, M. C., & Lehner, P. N. (1978). The relative importance of the distance senses in coyote predatory behaviour. *Animal Behaviour*, 26, 251-258.
- Yang, S.-Y., Walther, B. A., & Weng, G.-J. (2015). Stop and Smell the Pollen: The Role of Olfaction and Vision of the Oriental Honey Buzzard in Identifying Food. *PLoS one*, 10(7), e0130191.
- Zelenitsky, D. K., Therrien, F., Ridgely, R. C., McGee, A. R., & Witmer, L. M. (2011). Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 3625-3634.
- Zhan, X., Pan, S., Wang, J., Dixon, A., He, J., Muller, M. G., . . . Hou, H. (2013). Peregrine and saker falcon genome sequences provide insights into evolution of a predatory lifestyle. *Nature genetics*, 45(5), 563-566.

Supplementary materials

1. Exploration behaviour: methods and results

We measured the behavioural exploration in the aviaries during the experiments. The exploration behaviour was defined as the number of switches between interactions. For experiment 1, we compared the difference in exploration behaviour between species with GLM with a "Poisson" error distribution. We also added individuals as fixed term.

To compare difference in behavioural exploration in the experiment 2 and between the last trial of the experiment 1 and experiment 2, we used a Mann-Whitney Wilcoxon test. To compare the exploration between the two experiments, we took only the last trial of the first one in order to compare in similar conditions.

Turkey vultures explored the balls more than southern caracaras in experiment 1 (GLM, Df = 56, residual deviance = 602.79, $p < 0.001$) and in experiment 2 (Wilcoxon test, $W = 62$, $p = 0.002$). There was no significant difference in exploration behaviour between the last trial of experiment 1 and experiment 2 for turkey vultures ($W = 25$, $p = 0.509$) and for southern caracaras ($W = 27.5$, $p = 0.292$).

Table S1:
Information on birds used in the experiments

Species	ID	Birth year	Sex	Site	Month and year of experiment 1	Month and year of experiment 2	Colour of the ball associated with the smelling food in the training phase (experiment 2)	Weight in aviary (g)	Weight in experiment (g)	Weight variation (%)
Turkey vulture	TV1	2001	Unknow	1	April 2014	September 2015	Blue	1840	1450	-26.90
	TV2	2003	Unknow	1	April 2014	September 2015	Blue	1620	1350	-20.00
	TV3	2003	Unknow	1	October 2014	September 2015	Green	1680	1450	-15.86
	TV4	2010	Unknow	1	October 2014	September 2015	Green	1740	1350	-28.89
	TV5	2010	Unknow	1	April 2014	-	-	1900	1450	-31.03
	TV6	2012	Female	2	-	March 2016	Green	1490	1640	+9.15
	TV7	2012	Female	2	-	March 2016	Green	1480	1610	+8.07
	TV8	2010	Male	2	-	March 2016	Blue	1660	1760	+5.68
	TV9	2011	Male	2	-	March 2016	Blue	1490	1640	+9.15
Southern caracara	SC1	1990	Male	1	October 2014	September 2015	Green	1000	800	-25.00
	SC2	2005	Female	1	October 2014	September 2015	Blue	1240	1000	-24.00
	SC3	2011	Male	1	October 2014	September 2015	Green	940	850	-10.59
	SC4	2012	Female	1	October 2014	September 2015	Blue	1100	950	-15.79
	SC5	2012	Male	1	October 2014	-	-	940	850	-10.59
	SC6	2013	Male	2	-	March 2016	Blue	850	930	+8.60
	SC7	2009	Male	2	-	March 2016	Blue	1000	970	-3.09
	SC8	2007	Male	2	-	March 2016	Green	1090	1080	-0.93
	SC9	2007	Male	2	-	March 2016	Green	1070	1030	-3.88

CHAPITRE 5



QUE REFLETE L'ODEUR EMISE PAR LES SECRETIONS UROPYGIENNES DES MILANS NOIRS ?

Ce chapitre vise à savoir si les rapaces seraient capables d'utiliser des signaux chimiques afin de communiquer. En d'autres termes, alors que l'odorat est fonctionnel chez certaines espèces afin de trouver la nourriture, est-ce que celui-ci pourrait être utilisé dans le but de communiquer ? Cette étude a fait l'objet d'un co-encadrement (avec Francesco Bonadonna et Sarah Leclaire (Figure H)) d'une étudiante de Master 2, Malicia Besnard. Nous proposons ici donc d'étudier la signature olfactive des milans dans un premier temps afin d'en comprendre les utilisations possibles. Ainsi, par l'étude en chromatographie en phase gazeuse des composés semi-volatiles, nous avons étudié la relation entre la signature olfactive et le sexe, l'âge, la période (reproduction vs. hivernale) et l'individualité. Enfin, dans un deuxième temps et en parallèle d'analyses de microsattellites, nous avons étudié le lien entre proximité chimique et génétique afin de comprendre si les individus pouvaient potentiellement identifier les individus apparentés simplement par leur signature olfactive.



Figure H : Prélèvement de sécrétions uropygiennes chez un milan noir juvénile

Résumé français de l'étude

La communication chimique est certainement le plus ancien mode de communication au sein des organismes vivants. Alors que ce mode de communication a longtemps été sous-estimé chez les oiseaux, les études récentes nous montrent qu'une quantité d'informations non négligeables peut être transmise et perçue via les canaux sensoriels chimiques. Cependant les informations transmises par les composés chimiques volatiles ou semi-volatiles n'ont jamais été étudiées chez les rapaces. Au vu du nombre important de milans disponibles au Puy du Fou (107 milans noirs actuellement) et surtout de l'identification génétique de 47 d'entre eux, nous avons décidé d'étudier les informations pouvant être transmises par voie chimique. Ainsi, par chromatographie en phase gazeuse, nous avons pu obtenir les profils chimiques de chaque individu identifié génétiquement en explorant les composés semi-volatiles présents dans les sécrétions uropygiennes. La proportion des composés ne varie ni en fonction de l'âge ni en fonction du sexe de l'individu. En revanche, chaque individu possède une signature chimique qui lui est propre au cours de l'année et même entre deux années. Les milans noirs pourraient donc utiliser cette information afin de s'identifier, et potentiellement reconnaître leur partenaire sexuel. Dans un second temps, le profil chimique des individus diffère en fonction de la période. En effet, les femelles semblent toutes modifier la proportion de leurs composés de la même manière, pouvant ainsi témoigner de leur aptitude à se reproduire. En revanche, nous n'avons pas observé de pattern similaire chez les mâles. Il semblerait que les mâles témoignent de leur proximité génétique pendant la période de reproduction. Cette information pourrait donc être utilisée par les femelles au moment de l'appariement afin de choisir un partenaire distant génétiquement dans le but de produire une descendance viable. En résumé, tout comme chez la plupart des espèces d'oiseaux étudiées, les composés chimiques présents dans les sécrétions uropygiennes des milans noirs sont aussi vecteurs d'informations potentiellement importantes lors du choix de partenaire et de la reconnaissance individuelle.

Présentation de l'article (en anglais)

Title Preen oil chemical composition encode individuality, seasonal variation and kinship in Black kites *Milvus migrans*

Authors Besnard M.M.#, Potier S.#, Schikorski D., Buatois B., Duriez O., Leclaire S. & Bonadonna F.

These authors contributed equally to the work

Journal NA

Date of publication In preparation

L'identification nominative des composés est en cours, un tableau explicatif sera ajouté lors de la soumission de l'article.

Preen oil chemical composition encode individuality, seasonal variation and kinship in Black kites *Milvus migrans*

Malicia M Besnard^{a#}, Simon Potier^{a*#}, David Schikorski^b, Bruno Buatois^a, Olivier Duriez^a, Sarah Leclaire^{a,c°} and Francesco Bonadonna^{a°}

^a CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE – 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

^b Laboratoire Genindexe, 7 rue des Sports, 17000 La Rochelle, France

^c Laboratoire Evolution & Diversité Biologique UMR 5174, CNRS - 118 Rte de Narbonne 31062 Toulouse cedex 9, France

These authors contributed equally to the work

° Two last authors

* Corresponding author: simon.POTIER@cefe.cnrs.fr

Abstract

Evidence that bird odor can encode social information that could potentially be used in chemical communication is growing, but is restricted to a few taxonomic groups. Among birds, raptors have always been considered as mainly relying on their visual abilities. Although a growing number of studies suggest that they have a functional sense of smell, whether they can convey social information through odor cues has yet to be determined. Combining gas-chromatography-mass spectrometry (GCMS) and microsatellite data, we tested whether chemical compounds from preen gland secretions can encode sex, age, individuality, seasonal differences and genetic relatedness in the gregarious accipitriform black kite *Milvus migrans*. While no differences were found between sexes and age classes, we found an individual odor signature in both sexes and seasonal variation in females. Finally, a significant correlation between chemical proximity and genetic proximity was detected in male-male dyads but not in female-female dyads and male-female dyads. Our study provides the first evidence that preen secretion can convey chemical information that may potentially be used for individual (*e.g.* partner) recognition, reproductive synchronization and inbreeding avoidance, and suggests that raptors may rely upon their olfactory abilities more than previously thought. This study opens promising avenues for further studies in raptor chemical communication, where the functional sense of smell to communicate has to be confirmed by experimental data.

Introduction

Chemical communication is the oldest and widespread way of communication in living organisms (Bradbury and Vehrencamp, 2011). In birds, however, visual and acoustic communication have long been considered as the most prevalent ways of communication. Nevertheless, birds possess a fully functional olfactory system (Steiger et al., 2008) and recent studies have suggested that birds use odor cues in various social contexts such as mate choice, mate synchronization or parental care (Caro et al., 2015). One of the main sources of avian odor is the secretion of the preen gland (also called the uropygial gland)

(Campagna et al., 2012; Hagelin, 2007a; Mardon et al., 2011), which is spread on feathers during preening. Preen oil has been shown to aid waterproofing (Elder, 1954), feather maintenance (Jacob and Ziswiler, 1982), protection against parasites (Moyer et al., 2003; Shawkey et al., 2003), and maintaining self-health and reproductive investment (Giraudeau et al., 2010). Nevertheless, chemical compounds from preen secretions play also a major role in avian communication (Campagna et al., 2012). For instance, in domestic chicken *Gallus gallus domesticus*, while normal males prefer control females over uropygial-glandectomized females, the preference is not expressed by anosmic males (Hirao et al., 2009) suggesting a crucial role for preen oil odor in sexual interactions in this species.

In numerous avian species, chemical composition of preen oil secretions encode information on various bird characteristics, such as sex, age, individuality, seasonal variation, species affiliation or genotype (Caro et al., 2015; Hagelin, 2007a; Mardon et al., 2010; Wyatt, 2014). Although the biological meanings of these differences has rarely been investigated, a few studies have shown that most of these odor cues can be recognized by birds (Bonadonna and Nevitt, 2004; Mardon and Bonadonna, 2009) and may influence their social behavior (Balthazart and Schoffeniels, 1979; Caspers et al., 2015; Hirao et al., 2009). For instance, kinship odors can be discriminated in Humbolt penguin *Spheniscus humboldti* (Coffin et al., 2011), European storm petrels *Hydrobates pelagicus* (Bonadonna and Sanz-Aguilar, 2012) and Zebra finches *Taeniopygia guttata* (Krause et al., 2012), and influence investments in reproduction in the latest species (Caspers et al., 2015).

While the information conveyed in preen oil odors has been studied in several bird taxa, it has not yet been explored in raptors, which have always been considered to rely primarily on vision (Jones et al., 2007). Nevertheless, raptors have functional olfactory receptors (Yang et

al., 2015; Zhan et al., 2013), and scavenger raptors use smell to forage (Houston, 1986; Houston, 1988) (Potier et al. unpublished). In this study, we aimed to identify whether preen gland volatiles can convey different social information in the Black kite *Milvus migrans*, a long-lived monogamous and gregarious raptor where chemical communication may be more important than previously thought, particularly in a mating context (Hagelin, 2007a). Raptors are indeed expected to exhibit a genetically based mate-choice, because the genetic benefits of mate choice and inbreeding avoidance are crucial when choosing a single lifelong mate (Zelano and Edwards, 2002). Moreover, individuals of gregarious species interact frequently with conspecifics and individual recognition by chemical communication can promote social cohesiveness (Krebs and Dawkins, 1984), as shown in mammals (Rosell and Nolet, 1997; Whittle et al., 2000). Using gas chromatography-mass spectrometry (GCMS) data, we tested whether preen oil chemical compounds vary with sex, age classes, season and individual's identity in black kites. Then by combining, GCMS data with microsatellite data, we tested whether preen oil odor reflects kinship, which might allow birds to avoid inbreeding. This study was conducted on captive birds that all lived in a same place, hence controlling for environmental factors such as diet, which is known to influence the nonvolatile compounds in preen oil (Thomas et al., 2010).

Material and methods

Study site and species

Fieldwork was carried out at « Le Grand Parc du Puy du Fou » in France during the 2015 and 2016 non-breeding (January-February) and breeding seasons (March-April). Samples were collected on 47 captive black kites including 23 males and 24 females from two age classes (27 juveniles and 20 adults). Birds that were not in immature plumage (> 3 years old) were

considered as adults. Twenty six birds were sampled in 2015 (11 adults on February 3rd and 15 juveniles on April 29th). In 2016, 46 birds were sampled (25 already sampled in 2015, and 21 new individuals). They were all sampled twice: once on January 25th or February 17th, and once on March 2nd. All adults were born in the wild while all juveniles were born in captivity and were the offspring of these wild-caught adults.

From October until mid-April (time of the experiment), birds were all under the same food treatment (chicken chicks, fish, coypu and quail).

Odorant sample collection

Preen secretions were sampled using a protocol adapted from (Mardon et al., 2010).

Wearing clean nitrile gloves, we gently squeezed the base of the uropygial gland and collected the discharged waxy exudates using a glass capillary 75mm/75 μ L, which was then inserted into an opaque 1.5ml chromatographic vial (Macherey-Nagel GmbH & Co[®], Düren, Allemagne) sealed with a Teflon[®] PTFE faced membrane. We stored all samples in the dark at -12°C from the day of collection to their arrival in the lab and at -20°C until chemical analyses. Overall, a total of 110 secretion samples were collected from 47 different birds. Five "blank" samples without secretions were collected in the field to control for potential contaminations.

Sample preparation and compounds extraction

Chemical analyses were carried out at the chemical analysis platform (PACE, Montpellier, France) which is part of the CeMEB LabEx.

Preen secretion samples were extracted in 400 μ L dichloromethane (Sigma-Aldrich[®]). We added 5 μ L of 2mg. μ L⁻¹methyl stearate (Retention indice RI = 2126, Sigma-Aldrich[®]) to each vial to serve as an internal standard. Extracts were mixed (2200 turns/min) during 1 minute.

For automatic injection in the GCMS machine, the extraction mixture was then transferred into a microvolume insert in a second chromatographic vial, using a 250µl clean syringe (Evol®XR, SGE Analytical Science).

Five additional "blank" samples were extracted the same way to control for solvent contamination.

Sample extracts were analyzed with a Chromatograph GC-MS Shimadzu Quadrupole 2010 plus (Shimadzu®, Kyoto, Japan) coupled with a Mass Spectrometer and equipped with a Shimadzu AOC-20i+s autosampler system (Shimadzu Scientific Instruments, Columbia, MD) and a capillary column Optima-5MS-MS (L= 30.0m, Diameter = 0.25mm, Film Thickness = 0.25µm). Helium was used as the carrier gas, at a constant pressure of 6.5 psi. We injected 4µL of odorant solution with a 1 :4 split from 0 to 2 minutes and then a 1 :20 split. The injector was set at 250°C.

The oven temperature was programmed as follow: 100°C hold 3 minutes, increased to 200°C with 12°C/min and to 320°C with 6°C/min hold 4 minutes. The mass spectrometer was used in scan mode from 38 to 400 m/z, with 200°C for ion source and 280°C for the transfer line.

To overcome saturations of some peaks, some samples (n = 5) were re-injected at 2µL.

Samples that were too diluted (n = 18) (low GCMS signal), were concentrated under an azote flux before reinjection.

Chromatographic data processing

Chemical data processing was carried out with the GC-MS Solution software V4.11 (Shimadzu Corporation). The preen secretion quantity was unknown so each peak was quantified as the relative proportions of the peak area to the overall total area of the chromatogram. While the software automatically integrated big peaks, manual integration was performed for the smaller peaks. To calculate the retention index (RIs) of each

compound, we ran various unbranched alkanes (n=8) between C16 and C40 (ASTM, Sigma-Aldrich®), under identical chromatographic conditions.

Genetic analyses

We extracted *M. migrans* genomic DNA from blood, feathers or eggshells using the Generation DNA purification Capture Plate Kit (QIAGEN) and the manufacturer's standard protocol. We used diversity at microsatellite loci as a proxy of genome-wide diversity. We performed PCR amplifications of the 15 selected microsatellites distributed in 2 PCR multiplexes. We performed all PCR reactions using the QIAGEN Multiplex PCR Kit, in a 10 µL final volume containing 1 µL of genomic DNA (ranging from 25 to 60 ng), 10 µM of each primer, 5 µL of QIAGEN's multiplex master mix (containing HotStarTaq DNA polymerase, MgCl₂, dNTPs and PCR buffers), 1 µL of QIAGEN's Q-solution, and 2 µL of RNase-free water. This study only investigated primers which have good amplification for an annealing temperature of 56°C. We used the same PCR profile for all microsatellites with 35 cycles at 95°C for 40 s, an annealing temperature at 56°C for 90 s, and 90 s of extension at 72°C. Before the first cycle, we performed a prolonged denaturation step of 15 min at 95°C and the last cycle was followed by one final step of 30 min at 60°C.

We have then diluted by 20, the PCR products with a corresponding volume of ultrapure Milli-Q water. We mixed 1.2 µL of these diluted products with a solution containing 20 µL of GENESCAN 500 ROX (Applied Biosystems) and 1 mL of deionized Formamide and we analyzed these products on an ABI 3130XL Genetic Analyser (Applied Biosystem) following the manufacturer's protocols. Then, we scored alleles using the GENEMAPPER version 3.7 program from Applied Bio-systems.

Genetic analyzes were conducted by the GENINDEXE laboratory (La Rochelle, France). No microsatellite markers from black kites were available in the literature so we first tested 55 microsatellite markers from phylogenetically related species (see Table S1 in supplementary material). Over the 55 tested markers, 15 were polymorphic in the black kite and thus selected to carry out individual genotyping (Table 1). Genetic profiles were analyzed using the Genemapper software (Applied Biosystem®). Genetic relatedness between individuals was estimated using the relatedness index « identity » (R_{ID}) (Mathieu et al., 1990) calculated with the IDENTIX V1.1.5.0 software (Belkhir et al., 2002).

Table 1: List of selected markers used to calculate the genetic proximity between individuals.

Locus	Source species	Number of alleles	Alleles size (range)	Reference
Hal-01	<i>Haliaeetus albicilla</i>	6	121-163	Hailer et al. (2005)
Hal-04	<i>Haliaeetus albicilla</i>	6	138-148	Hailer et al. (2005)
Hal-09	<i>Haliaeetus albicilla</i>	4	138-158	Hailer et al. (2005)
Hal-13	<i>Haliaeetus albicilla</i>	2	142-154	Hailer et al. (2005)
Hvo-13	<i>Haliaeetus vociferoides</i>	3	226-240	Tingay et al. (2007)
Hle-03	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	2	247-263	Tingay et al. (2007)
IEAAAG04	<i>Aquila heliaca</i>	5	226-258	Busch et al. (2005)
IEAAAG05	<i>Aquila heliaca</i>	3	127-139	Busch et al. (2005)
IEAAAG13	<i>Aquila heliaca</i>	8	232-276	Busch et al. (2005)
Hf-C5D4	<i>Hieraetus fasciatus</i>	12	190-216	Mira et al. (2005)
Aa04	<i>Aquila adalberti</i>	2	122-134	Martínez-Cruz et al. (2002)
Aa11	<i>Aquila adalberti</i>	2	251-255	Martínez-Cruz et al. (2002)
Aa49	<i>Aquila adalberti</i>	3	158-162	Martínez-Cruz et al. (2002)
Tgu06	<i>Taeniopygia guttata</i>	2	143-145	Olano-marin et al. (2010)
GgaRBG18	<i>Tyto alba</i>	6	265-275	Klein et al. (2009)

Statistical analyses

All statistical analysis were performed with PRIMER V6.1.12 software (Clarke and Gorley, 2006) and the PERMANOVA+ V1.0.2 package (Anderson et al., 2008), and with R 3.2.3 software and the {vegan} (Oksanen et al., 2013) and {ggplot2} (Wickham and Chang, 2014) packages.

The quantity of secretion collected was not controlled because of interindividual differences of preen secretion production, but were standardized analytically instead. Peak areas were square-root transformed to homogenize data and reduce the influence of the most abundant compounds (Clarke and Warwick, 2001). We restricted the analyses on the compounds that represented at least 0.5% of chromatogram total area (n=40 compounds). These compounds represented on average 99.51 % of the overall chromatogram area.

To investigate the relationship between the chemical profiles and the various environmental and individual factors, we used a robust proximity-based multivariate approaches. Bray-Curtis proximity between every pairs of samples was calculated to create a resemblance matrix that formed the basis of ensuing analyses. To test for a year effect and an individual effect across years, we used the samples collected in 2015 and 2016. In contrast, to test for season, sex and age effects alone, we used samples collected in 2016 only, because more sample were collected in 2016 than in 2015. To determine if the chemical composition varied with year, season, bird's sex, and bird's age, we used PERMANOVAs with 999 permutations and Type III sums of squares (SS) (Anderson, 2001). Individual identity nested within sex and age was included as a random factor. We also tested for any interaction with biological meaning (age*sex, age*season, sex*season, sex*year). In addition to PERMANOVA, we used the function `protest` (`{vegan}` package) with 999 permutations to test the trajectories of chemical profiles from the non-reproductive to the reproductive season. A significant similarity between the distance matrix of the two seasons means that all individuals from a given sex kept a similar distance from each other (they all differ in the same way).

Constrained Analysis of Principal coordinates (CAP) was used to represent the odor profiles differences between both seasons. Principal coordinates analysis (PCO) based on the Bray-Curtis resemblance matrix (Gower, 1966) were used as an ordination method to visualize

differences in chemical structure between samples. We assessed the contributions of specific chemical compounds to the similarity within factors tested using the “similarity percentages” routine (SIMPER) (Clarke, 1993). This process decomposes all Bray–Curtis similarities within a group into percentage contributions from each compound, listing the compounds in decreasing order of importance.

A Mantel test with Spearman rank correlation and 999 permutations was used to test for an association between chemical proximity and genetic proximity in female–female (FF), male–male (MM) and male–female (MF) dyads in April 2016.

Results

On the 40 selected compounds, 11 were present in all individuals. An individual odor signature was found across years (individual identity effect in 2015 and 2016: pseudo-F = 1.70, $p = 0.003$) and across seasons (individual identity effect in February 2016 and April 2016: pseudo-F = 1.96, $p = 0.001$) also after a selection of compounds from SIMPER (pseudo-F = 1.99, $p = 0.001$, Figure 1).

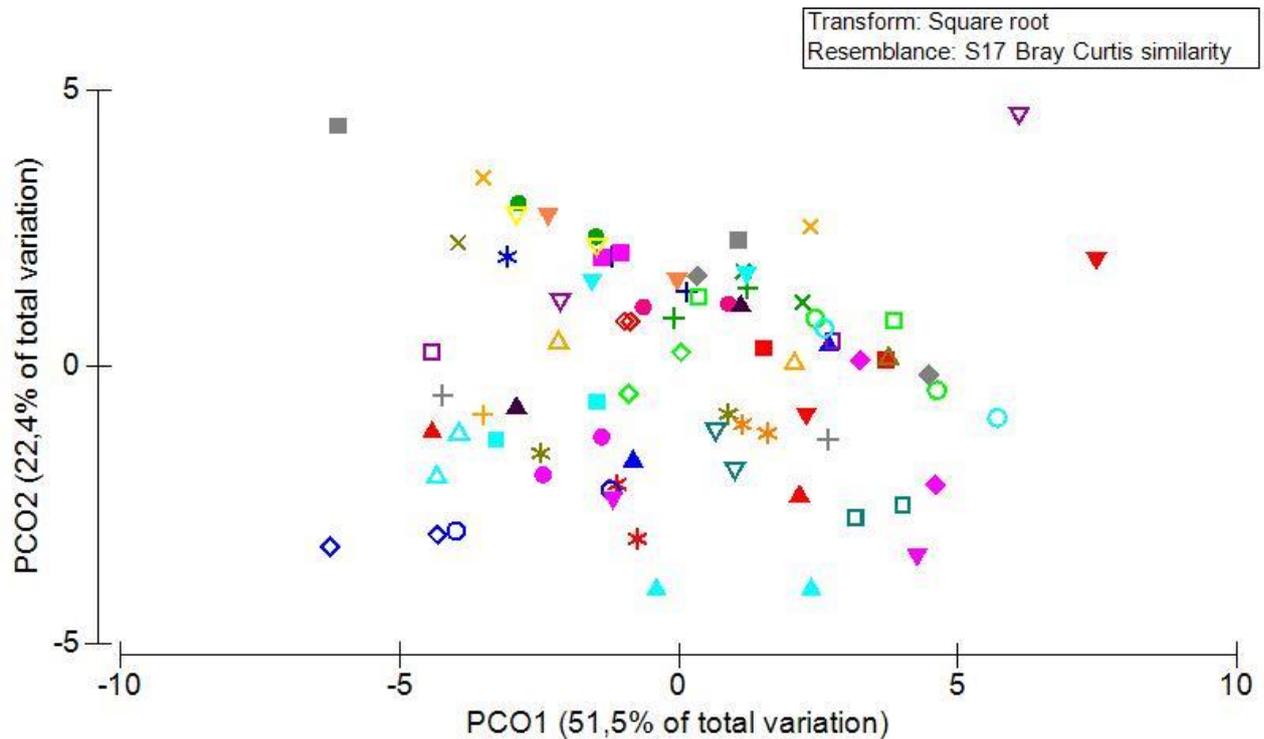


Figure 1: Bidimensional PCO ordination of the samples included in the individual identity analysis in 2016 after SIMPER. The two samples from the same individual are represented with a unique label.

The 2016 odor profiles varied with the interaction between sex and season (pseudo-F = 4.37, $p = 0.011$). While females and males did not differ neither in the non-breeding (pseudo-F = 2.07, $p = 0.068$) nor in the breeding season (pseudo-F = 1.08, $p = 0.34$), the odor profiles differed between the non-breeding and the breeding seasons in females (pseudo-F = 5.53, $p = 0.007$, Figure 2), while they did not in males (pseudo-F = 1.68, $p = 0.17$). Accordingly, while no correlation was found between odor proximity matrices from both seasons in males (protest correlation: 0.49, $p = 0.79$), female odors all moved following the same trajectory from non-reproductive to reproductive season (protest correlation: 0.60, $p = 0.037$).

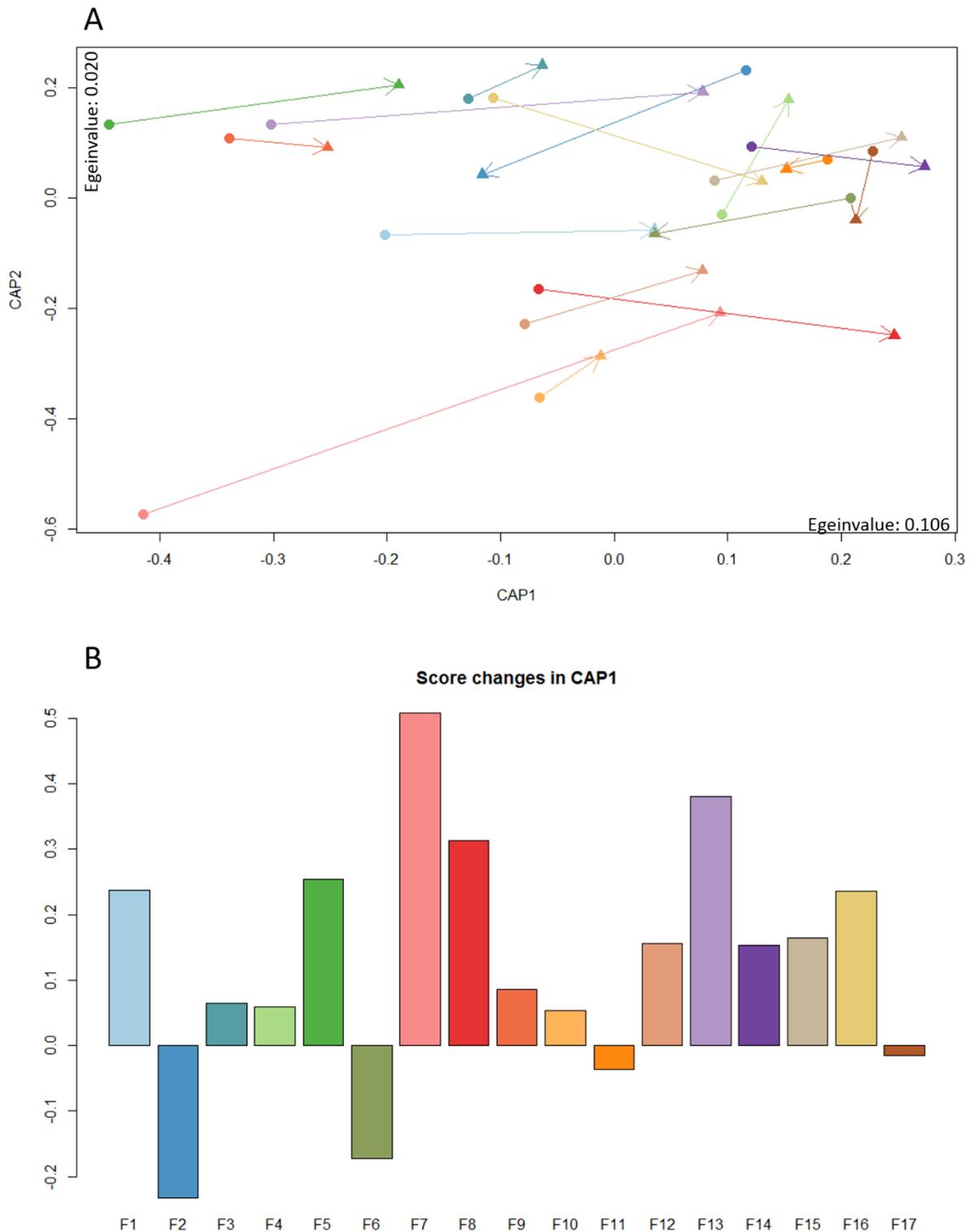


Figure 2: Season difference in the chemical profiles of females black kites showing by A) bidimensional CAP ordination with arrows showing the trajectory of the points from the non-breeding to the breeding season, and B) the score changes from the non-breeding to the breeding season on the first axis of the CAP from. Each labels represent a season and each color a given individual.

All other factors (sex, season, age and others interactions) had no significant effect on the odor profiles (all $p > 0.1$). Odor profiles showed a non-significant trend to vary between 2015 and 2016 (pseudo-F = 2.45, $p = 0.063$).

During the breeding season, odor proximity increased significantly with genetic proximity in Male-Male dyads ($p = 0.02$, Figure 3), while no correlation was found in Female-Female dyads ($p = 0.15$) and Male-Female dyads ($p = 0.088$).

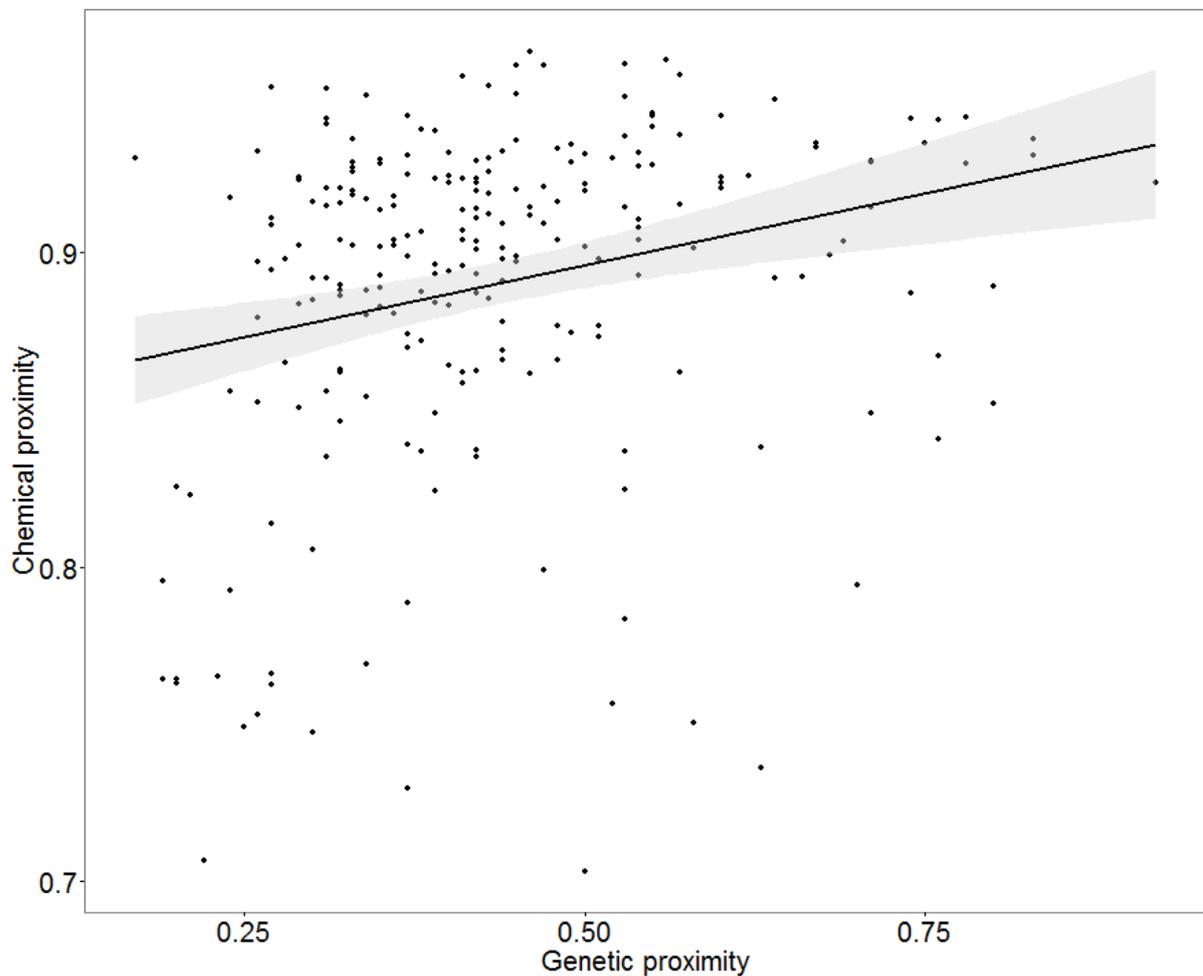


Figure 3: Relationship between genetic proximity and chemical proximity (as described by Bray-Curtis distance) in males-males dyads. Solid line is a linear model predicted values and SE.

Discussion

In this study, we provide the first evidence that preen oil compounds can encode information that may play key roles in the social ecology of raptors. Especially, we found that these compounds reflect individual's identity in both sexes across years and seasons in the black kite. We also found that they varied across seasons in females and that they reflected genetic relatedness in males during the mating period. All these differences cannot be accounted for environmental and diet differences as all black kites were housed in identical captive conditions and fed with the same food.

An individual odor signature

As in the Antarctic prion *Pachyptila desolata* (Bonadonna et al., 2007), the blue petrel *Halobaena caerulea* (Mardon et al., 2010), the dark-eyed junco *Junco hyemalis* (Whittaker et al., 2010) and the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* (Leclaire et al., 2011), we found an individual signature in the preen oil compounds of the black kite. This individual signature is stable among seasons and years.

A repeatable individual signature in uropygial secretion odors may have important implication for individual and partner recognition. In mammals, scent appears to be a primary modality for individual recognition which is fundamental in behavioral organization (e.g. signaling individual identity or territory) (Thom and Hurst, 2004).

Black kites are long-lived, gregarious, migratory, mostly monogamous and faithful bird (Del Hoyo and Elliot, 1994). More than 80% of birds return to their breeding site after migration (Forero et al., 1999). They are thus likely to encounter known individuals among years and

individual recognition may allow them to behave adaptively when they meet (Wyatt, 2014). In addition, males and females often migrate separately in raptors (Mueller et al., 2000) and an individual recognition may be essential to recognize the mate at the return to the breeding site. In birds, although Antarctic prions and blue petrels discriminate their partner from other conspecifics using odor cues (Bonadonna and Nevitt, 2004; Mardon and Bonadonna, 2009), no studies have clearly shown an individual recognition of others individuals by smell. It is, however, difficult to determine empirically whether individuals can discriminate each other by smell (Thom and Hurst, 2004). Indeed, discriminating between responses to odor change or those that are specifically related to individual recognition is particularly hard.

Preen oil compounds convey information about reproductive state?

Female black kites, while keeping their olfactory individuality label, showed a significant change in their preen oil odor between the reproductive period and the non-reproductive period. In several bird species, odor composition undergoes a seasonal shift, whose the adaptive function may include nest crypsis (Reneerkens et al., 2007; Reneerkens et al., 2002; Soini et al., 2007), protection from ectoparasites (Moyer et al., 2003; Shawkey et al., 2003; Soini et al., 2007) and use as chemical signals (Campagna et al., 2012; Hagelin, 2007a; Hagelin, 2007b; Hagelin and Jones, 2007; Whittaker et al., 2010). It has long been suggested in vertebrates and invertebrates that chemical compounds can encode females' mating status (Thomas, 2011) and that males prefer the scent of unmated females (Thomas, 2011). However, evidences in birds have yet to be provided. Seasonal changes in gland secretion composition may have other nonexclusive functions (Steiger et al., 2010), such as enhancing feather condition (Giraudeau et al., 2010) or color (López-Rull et al., 2010) during the reproductive period. Further experimental studies are needed to determine the adaptive

function of the seasonal change in preen secretion chemical composition in female black kites.

We thus suggested that the shift in the preen oil composition in females black kites may be useful for nest crypsis and protection from ectoparasit as females devote all their time in nest defense until juveniles are able to fly (Bustamante and Hiraldo, 1990) and may convey information about their ability to reproduce. In birds, many physiological changes occur during the transition from non-breeding to breeding condition and are, mainly induced by photoperiod-induced changes in steroids hormones (Farner and Wingfield, 1980). Especially, during the reproductive period, black kites (and particularly females) display a peak of testosterone (Blas et al., 2010), that is known to stimulate the production of some volatile compounds in the dark-eye juncos *Junco hyemalis* (Whittaker et al., 2011).

Encoding genetic relatedness through chemical profiles

Non-random mating is widespread in sexually-reproducing species (Partridge, 1983).

Frequently, in many species including birds, it is the females that are highly selective for a mate (Andersson, 1994; Kokko et al., 2003). Females often choose a male that provides direct benefits such as food, parental care, shelter and protection from predators.

Nevertheless, females can still express a preference for a mate bearing indirect benefits.

Indeed, females may choose males based on genetics criteria (Mays and Hill, 2004; Neff and Pitcher, 2005), particularly in species where extra-pair copulation is frequent (Akçay and Roughgarden, 2007). Indeed, a female may pair with a male that provides direct benefits, and seeks for extra pair copulation with males bearing “good genes”, as shown in the blue tits *Cyanistes caeruleus* (Kempnaers et al., 1992). In the black kite, because females commonly copulate with extra-pair males (Koga and Shiraishi, 1994), it may be

advantageous to identify the genetic characteristics of males including their genetic relatedness.

In our study, chemical proximity and genetic proximity were found to be positively correlated in male-male dyads, but not in female-female or male-female dyads. The same pattern has recently been found in the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* (Leclaire et al., 2012) and also in male-female dyads using the major histocompatibility complex (MCH) (Leclaire et al., 2014), a bird that preferentially mate with unrelated individuals (Mulard et al., 2009). Genetic relatedness may be obtained by self-referent or known-kin matching (Mateo, 2003). In birds, mate preferences are often affected by learning at a very young age, usually using parents as models (Bateson, 1966; Hauber and Sherman, 2001). It might be thus possible that female black kites use a matching mechanism with a known kin male, such as their father, to assess their relatedness to potential mates.

Lack of sex and age odor differences

We did not detect any differences in preen oil composition between sexes and ages. In the chicken *Gallus gallus domesticus*, volatile compounds from preen oil secretions vary among ages and may reflect the ability to reproduce (Kolattukudy and Sawaya, 1974; Sandilands et al., 2004). In black kites, sexual maturity is generally attained at 3 years old, but some individuals have been shown to reproduce during their first year (Del Hoyo and Elliot, 1994). The lack of differences in preen oil compounds between adults and juveniles may reflect this ability to reproduce the first year. Moreover, juveniles and adults black kites differ highly in their plumage color, which may be a sufficient signal for black kites to discriminate between age classes.

Although differences in preen oil composition between sexes seems quite unequivocal (Caro et al., 2015) but see (Gabirot et al., 2016), odor-based sex recognition seems much less widespread. In addition, while semi-volatile composition of preen oil is similar between sexes in the gray catbirds *Dumetella carolinensis* (Shaw et al., 2011), volatile composition did differ between sexes. As our study is restricted on the semi-volatile fraction of preen secretion, it is possible that, like in gray catbird, a sexual difference in preen oil composition may arise when analyzing the volatile fraction of preen secretions compounds. Moreover, we used captive birds, and it might be possible that ecological sex differences in the wild may reflect different olfactory profile.

Conclusion

Our study provides the first evidence that in raptors chemical compounds of preen secretions encode crucial information on individual traits, and suggests that olfaction may play an unsuspected role in raptor communication. Understanding whether these differences in compound compositions have a biological meaning and are discriminated by birds' requests, however, behavioral experiments.

Acknowledgements

We thank N. De Villiers, L. Albert, J-L. Liegeois and T. Bouchet from Le Grand Parc du Puy du Fou for allowing experiments. We also thank H. Billaud, F. Blais, C. Gabirot, J. Barrier, A. Sahnoune, E. Challet, P. Bouffandeau, C. Leroy, E. Antoine, A. Boyer and J. Thomas for their help on the fieldwork.

Competing interests

The authors have no competing interests.

Author contributions

M.M.B., S.P., S.L and F.B. designed the study. M.M.B., S.P. and S.L performed the experiments. M.M.B., S.P. and S.L analysed the data. M.M.B and S.P. wrote the manuscript, with contributions from all authors.

Funding

S.P was supported by a PhD fellowship from the Labex Cemeb and the Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ). Especially, 13 raptors parks gave funding to AFdPZ for this study: Le Grand Parc du Puy du Fou, Le Rocher des Aigles, Les Ailes de l'Urga, Le Zoo d'Amnéville, La Volerie des Aigles, Le Donjon des Aigles, Le Bois des Aigles, Les Géants du Ciel, Le Zoo de la Bourbansais, Le Zoo de la boissière du Doré, Le Zoo de la Barben, Le Zoo du Pal, Le Parc des Oiseaux.

Ethics

The study was conducted under a formal agreement between the animal rearing facility (Le Grand Parc du Puy du Fou) and CNRS. In agreement to the French law, birds were handled by their usual trainer, under the permit of the Grand Parc du Puy du Fou (national certificate to maintain birds "Certificat de capacite" delivered to the director of the falconry, Jean-louis Liegeois on 7 April 1994).

References

- Akçay, E. and Roughgarden, J.** (2007). Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits. *Evolutionary Ecology Research* **9**, 855.
- Anderson, M., Gorley, R. and Clarke, K. P.** (2008). for PRIMER: guide to software and statistical methods. *PRIMER-E, Plymouth, UK*.
- Anderson, M. J.** (2001). A new method for non - parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology* **26**, 32-46.
- Andersson, M. B.** (1994). Sexual selection: Princeton University Press.
- Balthazart, J. and Schoffeniels, E.** (1979). Pheromones are involved in the control of sexual behaviour in birds. *Naturwissenschaften* **66**, 55-56.
- Bateson, P. P. G.** (1966). The characteristics and context of imprinting. *Biological Reviews* **41**, 177-217.
- Belkhir, K., Castric, V. and Bonhomme, F.** (2002). IDENTIX, a software to test for relatedness in a population using permutation methods. *Molecular Ecology Notes* **2**, 611-614.
- Blas, J., López, L., Tanferna, A., Sergio, F. and Hiraldo, F.** (2010). Reproductive endocrinology of wild, long-lived raptors. *General and comparative endocrinology* **168**, 22-28.
- Bonadonna, F., Miguel, E., Grosbois, V., Jouventin, P. and Bessiere, J.-M.** (2007). Individual odor recognition in birds: an endogenous olfactory signature on petrels' feathers? *Journal of chemical ecology* **33**, 1819-1829.
- Bonadonna, F. and Nevitt, G. A.** (2004). Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science* **306**, 835-835.
- Bonadonna, F. and Sanz-Aguilar, A.** (2012). Kin recognition and inbreeding avoidance in wild birds: the first evidence for individual kin-related odour recognition. *Animal Behaviour* **84**, 509-513.
- Bradbury, J. W. and Vehrencamp, S. L.** (2011). Principles of animal communication: 2nd edn. Sunderland, MA: Sinauer.
- Busch, J. D., Katzner, T. E., Bragin, E. and Keim, P.** (2005). Tetranucleotide microsatellites for *Aquila* and *Haliaeetus* eagles. *Molecular Ecology Notes* **5**, 39-41.
- Bustamante, J. and Hiraldo, F.** (1990). Factors influencing family rupture and parent - offspring conflict in the Black Kite *Milvus migrans*. *Ibis* **132**, 58-67.
- Campagna, S., Mardon, J., Celerier, A. and Bonadonna, F.** (2012). Potential semiochemical molecules from birds: a practical and comprehensive compilation of the last 20 years studies. *Chemical Senses* **37**, 3-25.
- Caro, S. P., Balthazart, J. and Bonadonna, F.** (2015). The perfume of reproduction in birds: Chemosignaling in avian social life. *Hormones and behavior* **68**, 25-42.
- Caspers, B. A., Gagliardo, A. and Krause, E. T.** (2015). Impact of kin odour on reproduction in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **69**, 1827-1833.
- Clarke, K.** (1993). Non - parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology* **18**, 117-143.
- Clarke, K. and Gorley, R.** (2006). User manual/tutorial. *Primer-E Ltd., Plymouth* **93**.
- Clarke, K. and Warwick, R.** (2001). Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation: Plymouth: PRIMER-E Ltd.

- Coffin, H. R., Watters, J. V. and Mateo, J. M.** (2011). Odor-based recognition of familiar and related conspecifics: a first test conducted on captive Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*). *PloS one* **6**, e25002.
- Del Hoyo, J. and Elliot, A.** (1994). A. & Sargatal, J.(eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. *New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Elder, W. H.** (1954). The oil gland of birds. *The Wilson Bulletin* **66**, 6-31.
- Farner, D. S. and Wingfield, J. C.** (1980). Reproductive endocrinology of birds. *Annual review of physiology* **42**, 457-472.
- Forero, M. G., Donazar, J. A., Blas, J. and Hiraldo, F.** (1999). Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. *Ecology* **80**, 1298-1310.
- Gabirot, M., Raux, L., Dell'Arciccia, G., Bried, J., Ramos, R., González - Solís, J., Buatois, B., Crochet, P. A. and Bonadonna, F.** (2016). Chemical labels differ between two closely related shearwater taxa. *Journal of Avian Biology* **47**, 540-551.
- Giraudeau, M., Cziráj, G. Á., Duval, C., Bretagnolle, V., Eraud, C., McGraw, K. J. and Heeb, P.** (2010). Effect of restricted preen-gland access on maternal self maintenance and reproductive investment in mallards. *PloS one* **5**, e13555.
- Gower, J. C.** (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* **53**, 325-338.
- Hagelin, J.** (2007a). Odors and chemical signaling. *Reproductive Behavior and Phylogeny of Birds: Sexual Selection, Behavior, Conservation, Embryology and Genetics*, 75-119.
- Hagelin, J. C.** (2007b). The citrus-like scent of crested auklets: reviewing the evidence for an avian olfactory ornament. *Journal of Ornithology* **148**, 195-201.
- Hagelin, J. C. and Jones, I. L.** (2007). Bird odors and other chemical substances: a defense mechanism or overlooked mode of intraspecific communication? *The auk* **124**, 741-761.
- Hailer, F., Gautschi, B. and Helander, B.** (2005). Development and multiplex PCR amplification of novel microsatellite markers in the White - tailed Sea Eagle, *Haliaeetus albicilla* (Aves: Falconiformes, Accipitridae). *Molecular Ecology Notes* **5**, 938-940.
- Hauber, M. E. and Sherman, P. W.** (2001). Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends in neurosciences* **24**, 609-616.
- Hirao, A., Aoyama, M. and Sugita, S.** (2009). The role of uropygial gland on sexual behavior in domestic chicken *Gallus gallus domesticus*. *Behavioural processes* **80**, 115-120.
- Houston, D. C.** (1986). Scavenging efficiency of turkey vultures in tropical forest. *Condor*, 318-323.
- Houston, D. C.** (1988). Competition for food between Neotropical vultures in forest. *Ibis* **130**, 402-417.
- Jacob, J. and Ziswiler, V.** (1982). The uropygial gland. *Avian biology* **6**, 199-324.
- Jones, M. P., Pierce, K. E. and Ward, D.** (2007). Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* **16**, 69-87.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R., Van den Broeck, M., Burke, T., Van Broeckhoven, C. and Dhondt, A.** (1992). Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* **357**, 494-496.
- Klein, A., Horsburgh, G. J., Kuepper, C., Major, A., Lee, P. L., Hoffmann, G., Matics, R. and Dawson, D. A.** (2009). Microsatellite markers characterized in the barn owl (*Tyto alba*) and of high utility in other owls (Strigiformes: AVES). *Molecular ecology resources* **9**, 1512-1519.

- Koga, K. and Shiraishi, S.** (1994). Copulation behaviour of the black kite *Milvus migrans* in Nagasaki Peninsula. *Bird study* **41**, 29-36.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D. and Morley, J.** (2003). The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **270**, 653-664.
- Kolattukudy, P. and Sawaya, W.** (1974). Age dependent structural changes in the diol esters of uropygial glands of chicken. *Lipids* **9**, 290-292.
- Krause, E. T., Krüger, O., Kohlmeier, P. and Caspers, B. A.** (2012). Olfactory kin recognition in a songbird. *Biology Letters* **8**, 327-329.
- Krebs, J. R. and Dawkins, R.** (1984). Animal signals: mind-reading and manipulation. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach* **2**, 380-402.
- Leclaire, S., Merklings, T., Raynaud, C., Giacinti, G., Bessière, J.-M., Hatch, S. A. and Danchin, É.** (2011). An individual and a sex odor signature in kittiwakes? Study of the semiochemical composition of preen secretion and preen down feathers. *Naturwissenschaften* **98**, 615-624.
- Leclaire, S., Merklings, T., Raynaud, C., Mulard, H., Bessière, J.-M., Lhuillier, É., Hatch, S. A. and Danchin, É.** (2012). Semiochemical compounds of preen secretion reflect genetic make-up in a seabird species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **279**, 1185-1193.
- Leclaire, S., van Dongen, W. F., Voccia, S., Merklings, T., Ducamp, C., Hatch, S. A., Blanchard, P., Danchin, É. and Wagner, R. H.** (2014). Preen secretions encode information on MHC similarity in certain sex-dyads in a monogamous seabird. *Scientific reports* **4**.
- López-Rull, I., Pagán, I. and Garcia, C. M.** (2010). Cosmetic enhancement of signal coloration: experimental evidence in the house finch. *Behavioral Ecology*, arq053.
- Mardon, J. and Bonadonna, F.** (2009). Atypical homing or self-odour avoidance? Blue petrels (*Halobaena caerulea*) are attracted to their mate's odour but avoid their own. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**, 537-542.
- Mardon, J., Saunders, S. M., Anderson, M. J., Couchoux, C. and Bonadonna, F.** (2010). Species, gender, and identity: cracking petrels' sociochemical code. *Chemical Senses* **35**, 209-321.
- Mardon, J., Saunders, S. M. and Bonadonna, F.** (2011). From preen secretions to plumage: the chemical trajectory of blue petrels' *Halobaena caerulea* social scent. *Journal of Avian Biology* **42**, 29-38.
- Martínez - Cruz, B., David, V. A., Godoy, J. A., Negro, J. J., O'Brien, S. J. and Johnson, W. E.** (2002). Eighteen polymorphic microsatellite markers for the highly endangered Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*) and related species. *Molecular Ecology Notes* **2**, 323-326.
- Mateo, J. M.** (2003). Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *Journal of Mammalogy* **84**, 1163-1181.
- Mathieu, E., Autem, M., Roux, M. and Bonhomme, F.** (1990). Épreuves de validation dans l'analyse de structures génétiques multivariées: comment tester l'équilibre panmictique? *Revue de Statistique Appliquée* **38**, 47-66.
- Mays, H. L. and Hill, G. E.** (2004). Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in ecology & evolution* **19**, 554-559.
- Mira, S., Wolff, K. and Cancela, M.** (2005). Isolation and characterization of microsatellite markers in Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*). *Molecular Ecology Notes* **5**, 493-495.
- Moyer, B., Rock, A. N., Clayton, D. H. and Prum, R.** (2003). Experimental test of the importance of preen oil in rock doves (*Columba livia*). *The auk* **120**, 490-496.

Mueller, H. C., Mueller, N. S., Berger, D. D., Allez, G., Robichaud, W. and Kaspar, J. L. (2000). Age and sex differences in the timing of fall migration of hawks and falcons. *The Wilson Bulletin* **112**, 214-224.

Mulard, H., Danchin, E., Talbot, S. L., Ramey, A. M., Hatch, S. A., White, J. F., Helfenstein, F. and Wagner, R. H. (2009). Evidence that pairing with genetically similar mates is maladaptive in a monogamous bird. *BMC Evolutionary Biology* **9**, 1.

Neff, B. D. and Pitcher, T. E. (2005). Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology* **14**, 19-38.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. and Wagner, H. (2013). Package 'vegan'. *Community ecology package, version 2*.

Olano-marin, J., Dawson, D. A., Girg, A., Hansson, B., Ljungqvist, M., Kempnaers, B. and Mueller, J. C. (2010). A genome - wide set of 106 microsatellite markers for the blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Molecular ecology resources* **10**, 516-532.

Partridge, L. (1983). Non-random mating and offspring fitness. *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge, 227-255.

Reneerkens, J., Almeida, J. B., Lank, D. B., Jukema, J., Lanctot, R. B., Morrison, R. G., Rijpstra, W. I. C., Schamel, D., Schekkerman, H. and Sinninghe Damsté, J. S. (2007). Parental role division predicts avian preen wax cycles. *Ibis* **149**, 721-729.

Reneerkens, J., Piersma, T. and Damsté, J. S. S. (2002). Sandpipers (Scolopacidae) switch from monoester to diester preen waxes during courtship and incubation, but why? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **269**, 2135-2139.

Rosell, F. and Nolet, B. A. (1997). Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Journal of chemical ecology* **23**, 673-689.

Sandilands, V., Powell, K., Keeling, L. and Savory, C. (2004). Preen gland function in layer fowls: factors affecting preen oil fatty acid composition. *British poultry science* **45**, 109-115.

Shaw, C. L., Rutter, J. E., Austin, A. L., Garvin, M. C. and Whelan, R. J. (2011). Volatile and semivolatile compounds in gray catbird uropygial secretions vary with age and between breeding and wintering grounds. *Journal of chemical ecology* **37**, 329-339.

Shawkey, M. D., Pillai, S. R. and Hill, G. E. (2003). Chemical warfare? effects of uropygial oil on feather - degrading bacteria. *Journal of Avian Biology* **34**, 345-349.

Soini, H. A., Schrock, S. E., Bruce, K. E., Wiesler, D., Ketterson, E. D. and Novotny, M. V. (2007). Seasonal variation in volatile compound profiles of preen gland secretions of the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Journal of chemical ecology* **33**, 183-198.

Steiger, S., Schmitt, T. and Schaefer, H. M. (2010). The origin and dynamic evolution of chemical information transfer. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20102285.

Steiger, S. S., Fidler, A. E., Valcu, M. and Kempnaers, B. (2008). Avian olfactory receptor gene repertoires: evidence for a well-developed sense of smell in birds? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **275**, 2309-2317.

Thom, M. D. and Hurst, J. L. (2004). Individual recognition by scent. In *Annales Zoologici Fennici*, pp. 765-787: JSTOR.

Thomas, M. L. (2011). Detection of female mating status using chemical signals and cues. *Biological Reviews* **86**, 1-13.

Thomas, R. H., Price, E. R., Seewagen, C. L., Mackenzie, S. A., Bernards, M. A. and Guglielmo, C. G. (2010). Use of TLC - FID and GC - MS/FID to examine the effects of migratory state, diet and captivity on preen wax composition in White - throated Sparrows *Zonotrichia albicollis*. *Ibis* **152**, 782-792.

Tingay, R. E., Dawson, D. A., Pandhal, J., Clarke, M. L., David, V. A., Hailer, F. and Culver, M. (2007). Isolation of 22 new *Haliaeetus* microsatellite loci and their characterization in the critically endangered Madagascar fish - eagle (*Haliaeetus vociferoides*) and three other *Haliaeetus* eagle species. *Molecular Ecology Notes* **7**, 711-715.

Whittaker, D. J., Soini, H. A., Atwell, J. W., Hollars, C., Novotny, M. V. and Ketterson, E. D. (2010). Songbird chemosignals: volatile compounds in preen gland secretions vary among individuals, sexes, and populations. *Behavioral Ecology* **21**, 608-614.

Whittaker, D. J., Soini, H. A., Gerlach, N. M., Posto, A. L., Novotny, M. V. and Ketterson, E. D. (2011). Role of testosterone in stimulating seasonal changes in a potential avian chemosignal. *Journal of chemical ecology* **37**, 1349-1357.

Whittle, C. L., Bowyer, R. T., Clausen, T. P. and Duffy, L. K. (2000). Putative pheromones in urine of rutting male moose (*Alces alces*): evolution of honest advertisement? *Journal of chemical ecology* **26**, 2747-2762.

Wickham, H. and Chang, W. (2014). ggplot2: An Implementation of the Grammar of Graphics. Comprehensive R Archive Network. 2014.

Wyatt, T. D. (2014). Pheromones and animal behavior: chemical signals and signatures: Cambridge University Press.

Yang, S.-Y., Walther, B. A. and Weng, G.-J. (2015). Stop and Smell the Pollen: The Role of Olfaction and Vision of the Oriental Honey Buzzard in Identifying Food. *PloS one* **10**, e0130191.

Zelano, B. and Edwards, S. V. (2002). An MHC component to kin recognition and mate choice in birds: predictions, progress, and prospects. *The American Naturalist* **160**, S225-S237.

Zhan, X., Pan, S., Wang, J., Dixon, A., He, J., Muller, M. G., Ni, P., Hu, L., Liu, Y. and Hou, H. (2013). Peregrine and saker falcon genome sequences provide insights into evolution of a predatory lifestyle. *Nature genetics* **45**, 563-566.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Tout au long de ce projet, j'ai essayé d'approfondir nos connaissances sur les capacités sensorielles des rapaces. A l'opposé des généralisations qui ont longuement été faites sur ce modèle, mon approche s'est basée sur la mise en parallèle de la diversité comportementale et de la diversité sensorielle de ces espèces. Les travaux présentés au cours des deux parties précédentes suggèrent la redéfinition de leurs capacités sensorielles autour de deux axes principaux :

- 1) Comment les capacités visuelles sont-elles dépendantes de l'écologie des espèces ?
- 2) L'olfaction peut-elle être un sens couramment utilisé chez les rapaces ?

Au cours de cette discussion, je tenterai de restituer mes résultats dans un contexte général portant sur l'interaction d'un individu avec son environnement, d'argumenter sur l'intérêt des connaissances sur l'écologie sensorielle des rapaces à des fins de conservation, et finalement de discuter des perspectives de recherches futures autour de ces nouvelles connaissances.

Interagir avec son environnement : détecter le nécessaire

« Les animaux ne doivent prêter attention qu'aux caractéristiques de l'habitat qui sont importantes pour eux » (Stevens, 2013). Ainsi, la diversification des stratégies de recherche alimentaire doit avoir évolué de concert avec les capacités sensorielles et la disponibilité des différentes niches écologiques. Au travers des différents chapitres présentés dans ce manuscrit, il apparaît que les rapaces diffèrent significativement dans leurs capacités sensorielles.

La détection de la nourriture : influence de la hauteur de vol ?

Une des caractéristiques de certains rapaces est la hauteur à laquelle ils volent. Les faits historiques parlent d'ailleurs d'un triste record, un vautour de Rüppel *Gyps rueppelli* étant entré en collision avec un avion à 11 277m d'altitude en côte d'Ivoire (Laybourne, 1974). Ces déplacements à haute altitude, s'ils sont notamment utilisés lors de la recherche

de nourriture, nécessitent une acuité visuelle importante. Et en effet, les espèces telles que les aigles, les grands vautours et les grands faucons ont une acuité visuelle inégalée (73 c/deg pour le faucon bérigora *Falco berigora* (Reymond, 1987), 108-135 c/deg pour les vautours de l'ancien monde (Fischer, 1968) et 142 c/deg pour l'aigle audacieux *Aquila audax* (Reymond, 1985)). A ce jour, aucune espèce se déplaçant à faible altitude (<100 m) n'avait été étudiée de manière comportementale à l'exception du crécerelle Américain (40 c/deg) et de la buse à queue rousse *Buteo jamaicensis* (16,8 c/deg) (Hirsch, 1982; McIsaac, 2001). En étudiant les capacités sensorielles d'autres espèces de rapaces se déplaçant généralement à faible altitude ou directement au sol, notre étude suggère un lien direct entre la hauteur de vol lors de la recherche alimentaire et les capacités visuelles. En effet, si on considère les 3 espèces testées (*manuscrit 1 et 2*) et les deux étudiées par le passé, on remarque une acuité visuelle inférieure à celle des espèces se déplaçant à haute altitude. Cette hypothèse nécessite d'être affinée en corrélant la hauteur moyenne de vol lors des recherches alimentaires et l'acuité visuelle des espèces. Chez les oiseaux, seule la hauteur de vol lors des trajets migratoires est disponible à large échelle (Dokter et al., 2011; Klaassen and Biebach, 2000; Liechti et al., 2000), notamment chez les rapaces (Spaar, 1997). La nécessité d'étudier les comportements des espèces apparaît donc cruciale afin de comprendre le lien entre les capacités visuelles et les stratégies alimentaires. En revanche, il semblerait que les capacités sensorielles autres que la vision appuient notre hypothèse. Par exemple, la demande visuelle des urubus à tête rouge *Cathartes aura* semblerait être moins importante, en témoigne sa faible acuité visuelle (la plus faible estimée (anatomiquement) chez les rapaces diurnes à ce jour : 15,4 c/deg (Lisney et al., 2013)). Ces vautours *Cathartes sp.* volent majoritairement à faible altitude (84% des vautours volent à moins de 100m d'altitude au Mexique (Estrella, 1994) et 97% à moins de 150m en Indiana et Ohio (Arrington, 2003)) qui plus est au-dessus de la canopée dans certaines zones (Houston, 1986). Cette faible acuité visuelle, probablement suffisante à la niche alimentaire exploitée, est compensée par le développement de capacités olfactives fonctionnelles afin de trouver sa nourriture cachée à la vue par la canopée (Houston, 1986; Houston, 1988; Smith and Paselk, 1986) (*manuscrit 6*). Il semblerait en effet que les individus de cette espèce privilégient l'utilisation de l'olfaction à la vision pour trouver leur nourriture (*manuscrit 6*).

Afin de vérifier si la niche écologique ou le type de proie est potentiellement à la base d'un développement du sens olfactif, j'ai donc décidé de tester les capacités olfactives d'une espèce se nourrissant également principalement de carcasses (mais aussi d'insectes) et recherchant sa nourriture au sol et pas en vol : le caracara huppé *Caracara plancus*. Cette espèce étant proche phylogénétiquement et ayant une écologie similaire au caracara chimango (espèce étudiée au sein du premier chapitre), sa demande visuelle pourrait être relativement identique, c'est-à-dire faible comparée aux autres espèces appartenant au taxon des rapaces. Le caracara huppé posséderait donc potentiellement une acuité visuelle faible comparée aux autres espèces de rapaces. A l'image de l'urubu à tête rouge, il apparaît que ses capacités olfactives soient aussi fonctionnelles (*manuscrit 6*). De par sa stratégie de recherche de nourriture (au sol et une nourriture hautement odorante), cette espèce présente aussi un avantage à posséder un sens olfactif. Néanmoins, cette espèce semblerait utiliser de manière égale la vision et l'olfaction (*manuscrit 6*).

Ces résultats n'excluent pas la présence des capacités olfactives chez d'autres espèces. En effet, il semblerait que même des espèces cherchant leur nourriture à haute altitude pourraient posséder un sens olfactif fonctionnel. Le faucon sacre *Falco cherrug* possède encore des gènes olfactifs non pseudo-généisés (Zhan et al., 2013), tandis que les grands vautours du Népal (vautour chaugoun *Gyps bengalensis*, vautour royal *Sarcogyps calvus* et vautour à long bec *Gyps tenuirostris*) sont supposés trouver des carcasses par le seul sens olfactif dans certains cas particuliers (Gilbert and Chansocheat, 2006). J'ai donc essayé au cours de cette thèse de tester les capacités olfactives de deux espèces se déplaçant à haute altitude en adéquation avec les suppositions citées précédemment, le faucon sacre (espèce prédatrice) et le vautour fauve *Gyps fulvus* (espèce charognard) suivant le même dispositif expérimental. Celui-ci ne s'est avéré pas adapté pour ces espèces, ce qui laisse entendre que le protocole ou la question posée n'était pas adéquat(e) pour obtenir une réponse sans ambiguïté de la part de ces oiseaux (cf discussion ci-dessous « une « vision » anthropomorphique »). Ainsi, d'autres études adaptées seraient nécessaires afin d'étudier les capacités olfactives d'espèces présentant des stratégies de recherche alimentaire différentes.

Les capacités sensorielles dépendent de la nourriture recherchée : impact de la mobilité ?

Chez la plupart des organismes, les capacités sensorielles sont directement liées au type de nourriture recherché. Par exemple, chez les chauves-souris, alors que les vespertillons de Bechstein *Myotis bechsteinii* utilisent principalement le son produit par les proies pour trouver leur nourriture (sélectionnant des proies bruyantes), les vespertillons de Natterer *Myotis nattereri* utilisent principalement l'écholocation (sélectionnant des proies discrètes et cachées) (Siemers and Swift, 2006). On retrouve aussi une importante diversité de capacités sensorielles suivant les espèces en lien avec le type de ressources recherchées chez les primates (Dominy et al., 2001). En ce qui concerne les capacités visuelles, il apparaît que les mammifères prédateurs aient une acuité visuelle supérieure aux herbivores (Veilleux and Kirk, 2014).

Chez les oiseaux, il semblerait aussi que les espèces prédatrices, particulièrement les rapaces, aient une acuité visuelle plus importante que les espèces granivores (*e.g.* certains passériformes) (Kiltie, 2000). En revanche, au sein même des rapaces et au vu de la littérature, le lien n'est pas si évident, voire inexistant car aucun pattern général ne se dégage entre les prédateurs et les charognards. Cependant, je suggère ici que les capacités sensorielles, outre l'acuité visuelle, sont intimement liées aux stratégies de recherche alimentaire. En effet, alors que la taille similaire de l'œil entre les prédateurs et charognards semble appuyer l'hypothèse d'une demande visuelle identique (en termes d'acuité), l'importance de l'œil relativement au poids de l'espèce est significativement supérieure chez les prédateurs (*manuscrit 3*). Il est énergétiquement coûteux de maintenir un œil de taille importante (Brooke et al., 1999; Burton, 2008). Au vu de la demande visuelle relativement similaire chez les espèces de charognards (ils cherchent principalement tous des carcasses de taille importante, même si certaines différences interspécifiques existent), il semblerait inutile d'augmenter la taille de l'œil si celle-ci est suffisante pour accéder à leur nourriture. En contrepartie, ils peuvent posséder d'autres caractéristiques essentielles à leur mode de vie qui le différencie des prédateurs. Par exemple, j'ai montré que les charognards possèdent un champ visuel plus étendu que les prédateurs de proies au sol (*manuscrit 2 et 4*). Ce champ visuel pourrait être essentiel dans la détection de congénères signalant la

présence d'une carcasse (*i.e.* renforcement local) (Buckley, 1996; Houston, 1974; Jackson et al., 2008). A ce jour, la présence d'un sens olfactif fonctionnel n'a été proposée (ou réellement étudiée ?) que chez les charognards. Ainsi, même si la nécessité d'étudier les capacités olfactives des prédateurs reste primordiale, les charognards peuvent avoir réduit les coûts énergétiques de leur système visuel et développé/conservé des capacités olfactives importantes (*manuscrit 6*). A l'image des charognards, les prédateurs possèdent aussi des caractéristiques sensorielles qui leurs sont uniques. La première des caractéristiques notables est la présence d'une deuxième fovéa (placée temporalement) (Fite and Rosenfield-Wessels, 1975; Inzunza et al., 1991; Reymond, 1985; Reymond, 1987) (*manuscrit 2, 3 et 5*). L'hypothèse la plus parcimonieuse serait que cette fovéa soit apparue plus tardivement chez ces espèces en lien avec la prédation de proies hautement mobiles (Ross, 2004). La mobilité des proies rend leur fixation compliquée dans un environnement plus ou moins complexe. Je suggère au travers de mes travaux que la présence d'une deuxième fovéa liée à la vision frontale (une fovéa temporale) peut permettre aux prédateurs de garder un contact visuel sur leur proie, particulièrement au moment de la capture, comme proposé par les travaux de Pumphrey (1948). Par ailleurs, les prédateurs diffèrent hautement dans le type de proies recherchées. En explorant les champs visuels, je propose que les prédateurs se nourrissant de proies se mouvant au sol se caractérisent par deux spécificités : des orbites suborbitales importantes évitant l'impact du soleil et une région binoculaire de type convexe (*manuscrit 4*). En possédant une zone aveugle importante au-dessus de l'œil (conduisant à un rétrécissement de la région binoculaire à l'extrémité supérieure), les prédateurs réduisent l'impact de la lumière extérieure sur la rétine qui entrainerait une diminution drastique de l'acuité visuelle (Aslam et al., 2007; Koch, 1989) et donc de la détection et la fixation des proies au sol. Ces espèces ont par ailleurs un bec large et court afin d'optimiser l'ingestion de leurs proies (Slagsvold et al., 2010). Ce type de bec conduit inéluctablement à un rétrécissement de la région binoculaire à l'extrémité inférieure. A l'inverse, les espèces cherchant des proies se déplaçant en 3 dimensions (oiseaux, insectes et potentiellement poissons) possèdent un champ visuel étendu permettant d'améliorer la détection des proies pouvant se déplacer tout autour d'elles. Elles possèdent aussi, tout comme les charognards, un bec fin et long pouvant déchiqueter, écailler ou déplumer la proie (Hertel, 1994; Slagsvold et al., 2010). Ce type de bec conduit à une vision binoculaire plus importante à l'extrémité inférieure qu'un bec large. Néanmoins, il

est vrai que les espèces se nourrissant de poissons peuvent faire figure d'exception. En effet, bien qu'elles se nourrissent pour la plupart de poissons de surface (donc se déplaçant finalement en 2 dimensions), il n'y a pas d'intérêt à posséder une zone aveugle importante au-dessus de la tête car l'eau reflète la lumière du bas vers le haut, induisant inévitablement un impact de la lumière extérieure sur la rétine. Ainsi, dans un cadre de recherche alimentaire, il serait plus avantageux de posséder un champ visuel étendu puisque les capacités visuelles seront indubitablement impactées par la lumière parasite reflétée.

Interagir avec l'environnement biotique

Les informations obtenues par les organismes grâce à leurs aptitudes sensorielles sont essentielles dans la détection de proies, la navigation mais aussi à des fins de communication (Stevens, 2013). Ainsi, chaque organisme possède une gamme de capacités sensorielles qui va permettre la production et la détection de signaux et d'indices. La communication se base sur des signaux « honnêtes » transmis par l'émetteur influençant le comportement du receveur. Chez le macaque de Barbarie *Macaca sylvanus*, les mâles peuvent identifier le timing idéal pour se reproduire avec une femelle par les variantes acoustiques présentes dans le chant de celles-ci (Semple and McComb, 2000). Les femelles de macaques rhésus *Macaca mulatta* présentent un faciès plus sombre en période de reproduction indiquant aux mâles leur aptitude à se reproduire (Higham et al., 2010). Toujours chez les primates, les signaux colorés semblent être hautement utilisés lors du choix de partenaire (Bradley and Mundy, 2008).

Chez les oiseaux, la couleur semble également être déterminante dans le choix du partenaire, que ce soit pour le plumage (Roulin, 2004) ou plus surprenant, la couleur des bagues portées sur les tarses, à l'image du diamant mandarin *Taeniopygia guttata* (Burley et al., 1982). Cependant, les signaux visuels ne sont pas les seuls à intervenir dans le choix de partenaire chez les oiseaux. Outre l'utilisation du répertoire des vocalisations (Byers and Kroodsma, 2009), il semblerait que les oiseaux puissent utiliser leur sens olfactif (Jones et al., 2004). En effet, l'odeur corporelle, provenant principalement des sécrétions uropygiales, témoignerait du sexe, de l'âge, de l'individualité, de l'habilité à se reproduire et de la qualité du potentiel partenaire (Caro et al., 2015). Notre étude suggère que les rapaces, et en particulier les milans noirs, pourraient potentiellement utiliser cette odeur corporelle à des

fins de recherche et reconnaissance du partenaire (*manuscrit 7*). Alors que notre étude ne montre pas une éventuelle fonctionnalité de l'utilisation de l'olfaction dans ces tâches, elle témoigne de la présence de ces signaux qui peuvent être potentiellement utilisés. Le choix de partenaires à travers les divers canaux sensoriels n'a été que très peu étudié chez les rapaces diurnes. Néanmoins, il semblerait que ceux-ci, à l'image du crécerelle d'Amérique ou du busard cendré *Circus pygargus*, utilisent la coloration des serres en guise d'indice de qualité du potentiel partenaire afin d'effectuer un choix optimal (Bortolotti et al., 2003; Mougeot and Arroyo, 2006). En accord avec l'hypothèse que la sélection du partenaire n'est pas aléatoire chez les rapaces (*e.g.* le crécerelle d'Amérique (Bortolotti and Iko, 1992)), je suggère ici que celui-ci implique certainement/potentiellement l'utilisation de plusieurs canaux sensoriels, et notamment l'utilisation de l'olfaction. Dans d'autres termes, le choix et la reconnaissance du partenaire au travers de la communication serait potentiellement multimodal (Stevens, 2013).

La communication ne sert pas simplement à transmettre des informations directement liées à l'émetteur. En effet, en communiquant, les organismes peuvent transmettre aux congénères des informations sur la présence d'un prédateur ou encore la localisation de la nourriture. Quel éthologiste n'a jamais entendu parler des travaux de Karl Von Frish (1886-1982) et de la célèbre « danse des abeilles » ? Au travers de cette danse, celles-ci indiquent la distance et direction d'une source de nourriture par rapport à la ruche (Von Frish, 1953). Chez les oiseaux, il a été montré que la communication vocale pouvait transmettre des informations sur la qualité de la nourriture, à l'image de la poule domestique *Gallus gallus* (Marler et al., 1986). Chez les espèces d'oiseaux grégaires, il apparaît que les dortoirs et les zones de nidifications seraient des lieux propices pour la transmission d'informations sur la localisation et la qualité des sites de nourrissage (Ward and Zahavi, 1973). Au sein des rapaces diurnes, les charognards sont pour la plupart largement grégaires (Del Hoyo and Elliot, 1994). Les dortoirs de ceux-ci semblent être aussi une source importante d'échange d'informations chez les vautours, comme chez les urubus noirs *Coragyps atriceps* (Buckley, 1996; Rabenold, 1987). Néanmoins, la transmission d'informations sur la présence d'une nourriture peut aussi s'effectuer lors de la recherche en étudiant les trajectoires prises par les congénères (Deygout et al., 2010; Houston, 1974). Savoir si le renforcement local est de l'ordre de la communication est encore débattu. En

effet, si certains auteurs pensent que l'information utilisée est au dépend de l'individu ayant trouvé la nourriture (indices) (Mundy, 1992), d'autres pensent que les vautours adoptent un vol signalant la présence de nourriture dans le but spécifique d'attirer leurs congénères (Duriez, observations personnelles). Il apparaît que la stratégie de renforcement local serait couramment utilisée chez les vautours (Cortés-Avizanda et al., 2014). La détection des congénères nécessite donc des aptitudes (principalement visuelles) adaptées. Outre l'acuité visuelle importante des vautours de l'ancien monde (appartenant à la famille des Accipitridés) (Fischer, 1968), je suggère que les charognards possèderaient un champ visuel étendu dans le but d'améliorer la détection des congénères (*manuscrit 4*). En effet, la probabilité de détection d'un congénère est hautement plus importante lorsque le champ visuel est étendu (Fernández-Juricic et al., 2004).

En conclusion, les résultats obtenus au cours de ce projet suggèrent que la diversité importante des capacités sensorielles chez les rapaces pourrait être intimement liée avec les stratégies d'interaction avec l'environnement biotique et abiotique.

Appréhender les limites de l'écologie comportementale et sensorielle dans le cas précis de l'étude

Une perception anthropomorphique

Malgré tous les efforts consentis, l'anthropomorphisme est inévitable en écologie comportementale et en écologie sensorielle (Burghardt, 2004; Krebs and Davies, 2009). En effet, la simple utilisation des termes tels que « utilisation de la ressource (foraging) » ou « signaux honnêtes » encourage les interprétations anthropomorphiques des comportements observés (Kennedy, 1992). Par exemple, en tant qu'humains principalement dépendant des capacités visuelles, nous avons tendance à assumer que ce que nous voyons est ce que l'objet est (Espmark et al., 2000). Pourtant, il est certain que les caractéristiques visuelles des oiseaux hautement différentes des nôtres ne conduit pas à une perception identique (la perception des ultra-violets étant un exemple typique) (Bennett et al., 1994; Bennett et al., 1996). Cette perception anthropomorphique a souvent conduit à sous-évaluer des résultats probants mais ne coïncidant pas avec nos croyances. Par exemple, alors que les expériences comportementales suggéraient que les colibris pouvaient détecter le sucre

présent dans le nectar des fleurs (del Rio, 1990), cette étude ne fut pas prise au sérieux par un bon nombre de scientifiques simplement parce que les colibris ne possèdent pas les récepteurs gustatifs classiques du sucre communément trouvés chez les mammifères. Cette perception anthropomorphique a clairement omis le fait qu'il pouvait exister une autre voie, d'autres types de récepteurs. Et ce n'est que très récemment que Baldwin et al. (2014) ont montré que la perception du sucre se faisait par la transformation des récepteurs « *umami* » ancestraux (récepteurs de sapidité).

Comme expliqué en introduction en paraphrasant les propos de Roper (1999), c'est cette perception anthropomorphique qui a longtemps guidé nos croyances sur l'absence de capacités olfactives chez les oiseaux, car nos yeux (notre perception) n'en voyait pas l'intérêt. Comme le disent souvent mes collègues : « es-tu sûr d'avoir posé la bonne question à tes oiseaux? ». Il m'a fallu du temps pour comprendre le sens de cette question. En effet, « *un scientifique n'est pas une personne qui donne les bonnes réponses, mais une personne qui pose les bonnes questions* » écrivait Claude Lévi-Strauss (1908-2009). Si les capacités olfactives n'ont pu être mises avant en évidence chez les rapaces, notre perception anthropomorphique y est certainement pour beaucoup. En effet, il s'avère que parmi les études qui ont tenté à ce jour de montrer l'utilisation de l'olfaction dans la recherche de nourriture, deux ont conduit à des suppositions et non des réponses car le dispositif expérimental ne permettait pas de répondre, probablement parce que la question posée aux individus n'était pas adaptée (Röder et al., 2014; Yang et al., 2015) (cf introduction pour détails). Au cours de ce projet, je me suis efforcé de réduire au maximum ma perception humaine et de « penser » comme l'espèce ou l'individu testé penserait. Cependant, je ne pouvais y échapper et mes résultats découlent forcément d'une perception anthropomorphique (notamment par les dispositifs utilisés et l'utilisation de termes anthropomorphiques, cf. annexe 2). Ainsi, l'absence de résultats sur certaines de mes expériences est potentiellement largement dépendante de ma perception et des questions inadaptées (cf annexes). Ainsi, que nous le voulions ou non, l'écologie sensorielle est finalement l'appréhension que nous avons des capacités sensorielles des animaux (Barth, 2003).

La fauconnerie au cœur du nerf de la guerre : les répliques

A l'exception des espèces couramment utilisées en laboratoire, il est particulièrement difficile de répliquer les diverses expériences sur un nombre important/acceptable d'individus d'espèces « sauvages ». Ce constat est particulièrement vrai dans le cadre d'expériences chronophages, demandant la répétition des tests pour un même individu. L'écologie sensorielle s'inscrit dans ce cadre et les études sur les rapaces n'échappent pas à la règle. En effet, le peu de connaissances acquises sur les capacités visuelles des rapaces, en particulier l'acuité visuelle, repose principalement sur l'expérimentation d'un seul individu par espèce (Fischer, 1968; Fox et al., 1976; Hirsch, 1982; McIsaac, 2001; Reymond, 1985; Reymond, 1987). Il est donc difficile de tirer des conclusions générales sur ces capacités sans augmenter les répliques. C'est là tout l'intérêt de travailler de concert avec les différentes voleries présentes en France. L'accession à un nombre relativement important d'individus m'a permis d'estimer l'acuité visuelle d'un nombre acceptable d'individus par espèces (dans le temps imparti de la thèse), permettant notamment de mettre en exergue des différences individuelles. Par exemple, j'ai pu montrer au cours de mes études qu'un individu de buse de Harris présentait une acuité visuelle beaucoup plus faible que les autres (12 c/deg). Après l'analyse de la perception des couleurs, j'ai pu montrer que cet individu présentait un trouble oculaire et ne pouvait percevoir le rouge. Ainsi, si j'avais seulement testé cet individu, j'aurais significativement sous-estimé l'acuité visuelle de cette espèce. Il est donc essentiel de tester plusieurs individus pour avoir une estimation « réaliste » et non biaisée de l'acuité visuelle d'une espèce. Le travail avec ces voleries permet aussi l'étude d'espèces rares et difficilement accessibles, tels les condors des Andes. Il est donc de l'intérêt des scientifiques et des fauconniers de continuer à travailler ensemble afin d'améliorer les connaissances finalement faibles sur les capacités sensorielles des rapaces.

L'Écologie sensorielle pour améliorer la conservation des rapaces

Au regard des données sur les déclinés des oiseaux dans le monde, les rapaces apparaissent être tristement en tête d'affiche, particulièrement les charognards (Buechley and Şekercioğlu, 2016; Şekercioğlu et al., 2004). Entre 2000 et 2003, 95% de la population de

vautour chaugoun *Gyps bengalensis* a disparu dans certaines régions d'Asie du Sud à cause d'un seul produit vétérinaire, le diclofénac (Oaks et al., 2004). Mais les rapaces subissent aussi l'impact d'autres dispositifs anthropiques tels que les éoliennes ou les lignes électriques avec lesquels ils entrent relativement souvent en collision (Barrios and Rodriguez, 2004; Carrete et al., 2009; De Lucas et al., 2008; Madders and Whitfield, 2006). Il est donc crucial de comprendre comment les rapaces perçoivent (ou pas) les indices provenant d'activités anthropiques afin d'améliorer leur conservation.

Il a notamment été montré que le champ visuel du vautour fauve possède une zone aveugle dans la direction du vol lors de la recherche alimentaire (Martin et al., 2012). Alors qu'habituellement aucun obstacle ne se trouve sur sa trajectoire (une fois la phase de décollage passée, ils maintiennent une hauteur de vol >100m par rapport au sol), il ne semble pas nécessaire pour lui de regarder dans la direction du vol mais de se concentrer sur ce qui se trouve au sol (carcasses) ou sur les côtés (congénères). Ce comportement pourrait donc expliquer en partie le nombre important de collisions de vautours fauves avec les dispositifs anthropiques (De Lucas et al., 2008). Par ailleurs, il semblerait que l'acuité visuelle des rapaces, et plus particulièrement du crécerelle d'Amérique serait hautement diminuée en présence d'un mouvement rotatif (Mclsaac, 2001). Il serait alors possible que le taux important de collisions avec les éoliennes soit dû aussi en partie à la faible distance de détection (ou de non détection) du mouvement rotatif des pales. Les travaux portant sur la vision présentés au cours de ce manuscrit sont précurseurs dans l'application de ces connaissances à des fins de conservation. Il est désormais essentiel de prendre en compte les capacités de détection des dispositifs anthropiques lors de proposition de projets éoliens par exemple. Notamment, il pourrait être envisagé d'augmenter la probabilité de détection en proposant des dispositifs présentant un contraste plus important avec le milieu.

Outre les capacités visuelles, il s'avère que l'importance de l'olfaction n'a que trop souvent était ignorée dans les programmes de conservation et réintroduction (Campbell-Palmer and Rosell, 2011). Pourtant chez les mammifères, il apparaît désormais clair que l'intégration de ces capacités olfactives permet d'améliorer le taux de réussite de reproduction en captivité, la condition des individus captifs et d'augmenter le succès des programmes de réintroduction (Campbell-Palmer and Rosell, 2011; Fisher et al., 2003). Alors que cette étude montre que les rapaces étudiés possèdent bien des capacités olfactives

fonctionnelles, je propose donc de prendre en compte ces considérations au sein des divers centres de reproduction et parcs zoologiques. Notamment, si l'odeur émise reflète l'apparement et influence le choix de partenaire, il serait donc important de proposer un choix de partenaire aux individus afin d'augmenter le taux de reproduction des espèces menacées. De plus, proposer un environnement riche, et notamment d'un point de vue odeurs, serait potentiellement nécessaire au sein des volières afin d'améliorer la capacité des individus réintroduits à interagir avec l'environnement naturel bien plus complexe. Enfin, il apparaîtrait que la fiente de coucou geai serait répulsive (par l'odeur ou le goût ?) pour les faucons sacres et faucons pèlerins (Röder et al., 2014). Si certaines odeurs peuvent être répulsives, il serait possible d'imaginer trouver expérimentalement une odeur répulsive pour les charognards (en intégrant la variabilité interspécifique) afin de l'assimiler à des produits toxiques qui seraient naturellement évités par ces oiseaux. Il serait alors possible de réduire l'ingestion de ces toxiques, et en premier lieu les produits vétérinaires tels que le diclofénac avec lesquels sont traités le bétail dont se nourrissent les vautours. Si les capacités olfactives sont bien fonctionnelles chez les vautours de l'ancien monde, comme supposé chez les vautours du Népal (Gilbert and Chansocheat, 2006), l'intégration de ces capacités est potentiellement essentielle afin d'optimiser la conservation de ces espèces.

Le lien entre l'écologie sensorielle et la biologie de la conservation n'a que trop souvent été sous-estimé, alors que ces deux disciplines sont finalement complémentaires afin d'améliorer l'efficacité des actions et des programmes entrepris (Campbell-Palmer and Rosell, 2011; Swaisgood, 2010).

Perspectives de recherches futures

Au cours de ce travail, les diverses questions auxquelles j'ai proposé des réponses m'ont amené à me poser d'autres questions, la plupart du temps plus nombreuses que les questions de départ. Ces nombreuses questions, à mon humble avis, sont l'âme de la recherche et ont été mon leitmotiv durant ces 3 années de doctorat. J'ai choisi ici de détailler 4 perspectives découlant directement de mon projet de doctorat. Pour certaines, des projets de collaboration ont déjà été amorcés et entamés.

L'acuité visuelle en couleur

L'estimation de l'acuité visuelle est « condition-dépendante » (e.g. sans distorsion de l'air et pour un contraste maximal) et ne reflète en aucun cas les conditions naturelles. Cette estimation nous donne des indications sur la détection maximale de détails fins. Il apparaît néanmoins que la nourriture recherchée par les rapaces ne présente pas un contraste maximal avec l'environnement, notamment parce que l'habitat utilisé et la proie recherchée présentent des couleurs particulières (la proie a notamment tendance à pratiquer le mimétisme). Les rapaces ont pour la plupart une vision trichromatique et pour certains quadrichromatique (violet ou ultra-violet sensitifs) (Håstad et al., 2005; Lind et al., 2013). Il apparaît donc important d'estimer l'acuité visuelle de ces rapaces avec un pattern présentant des couleurs distinctes et relativement représentatives des conditions naturelles. A ce jour, la seule expérience à ma connaissance ayant estimé l'acuité visuelle en couleur d'une espèce d'oiseau est celle de Lind and Kelber (2011) sur les perruches ondulées *Melopsittacus undulatus*. Ces auteurs ont clairement montré que l'acuité visuelle chromatique était nettement inférieure à l'acuité visuelle achromatique (4.5 c/deg vs. 10 c/deg).

Au vu de cette absence de connaissances sur l'acuité visuelle en couleur des oiseaux, je vais travailler par la suite avec Prof. Almut Kelber (Université de Lund, Suède), dans le cadre d'un post doctorat, afin d'estimer l'acuité visuelle chromatique chez les rapaces qui possèdent tout de même pour certains l'acuité visuelle la plus importante trouvée dans le règne animal à ce jour. Pour ce faire, je souhaite utiliser la même technique que Lind and Kelber (2011) et proposer des barres non pas noires et blanches, mais des barres de deux couleurs différentes ayant un sens biologique (par exemple vert et gris pour la couleur d'un lapin sur l'herbe). Enfin, il sera intéressant de comparer le ratio entre acuité visuelle chromatique et achromatique chez plusieurs espèces en lien justement avec leur écologie alimentaire.

Comment stabiliser sa vision

« L'oiseau c'est une aile guidée par un œil, ce qui exige la précision et la vitesse des fonctions rétiniennes » (Rochon-Duvigneaud, 1943). La définition proposée correspond

parfaitement à ce qu'est un oiseau d'un point de vue de l'écologie sensorielle (Martin, 2014). En effet, elle cible l'essence de ce qu'est un oiseau et de ce qu'il fait avec l'explication de la façon dont cela est contrôlé. A travers cette définition, on peut lire que l'oiseau se déplace dans un milieu où les contraintes physiques sont importantes. Ces contraintes physiques peuvent considérablement altérer la vision et les capacités de détection de la nourriture ciblée. En d'autres termes, comment l'acuité visuelle est-elle altérée par les mouvements du corps en vol ? Pour répondre à ces contraintes physiques, les oiseaux possèderaient des réflexes vestibulo-oculaires et vestibulo-coliques afin de stabiliser la tête (et donc la vision) face à ces perturbations. En effet, les premières études datant des années 1970 ont montré que le hibou grand-duc d'Amérique *Bubo virginianus* possède des réflexes vestibulo-coliques lors de rotations du corps. Par la suite, une autre étude a pu montrer que différentes espèces de hérons présentent aussi des réflexes vestibulo-coliques face à une perturbation sinusoïdale se rapprochant de leur démarche habituelle (Katzir et al., 2001). Cependant, très peu d'études se sont intéressées à la stabilisation de la tête et de la vision au vol (Pete et al., 2015; Su et al., 2011), et aucune au moment de la capture d'une proie. Avec Franck Ruffier (CNRS en biorobotique à l'Institut des Sciences du Mouvement, Université d'Aix-Marseille), nous avons donc conduit des expériences sur la stabilisation de la tête au moment de la capture chez la buse de Harris en condition expérimentale. La nouveauté de cette étude réside aussi par la précision des mouvements que nous avons collectés. En effet, les études ont été conduites dans une arène de vol composée de 17 caméras VICON captant les marqueurs VICON disposés sur la tête, le corps et les pattes de chaque individu (Figure K). Cette arène de vol permet de mesurer à haute résolution temporelle (500Hz) et spatiale (<1mm) les mouvements de chaque partie du corps. Les expériences comportementales s'étant terminées le 23 juin 2016, les données n'ont pas pu être intégrées à la thèse mais s'avèrent prometteuses dans l'analyse fine des comportements de capture chez les rapaces.

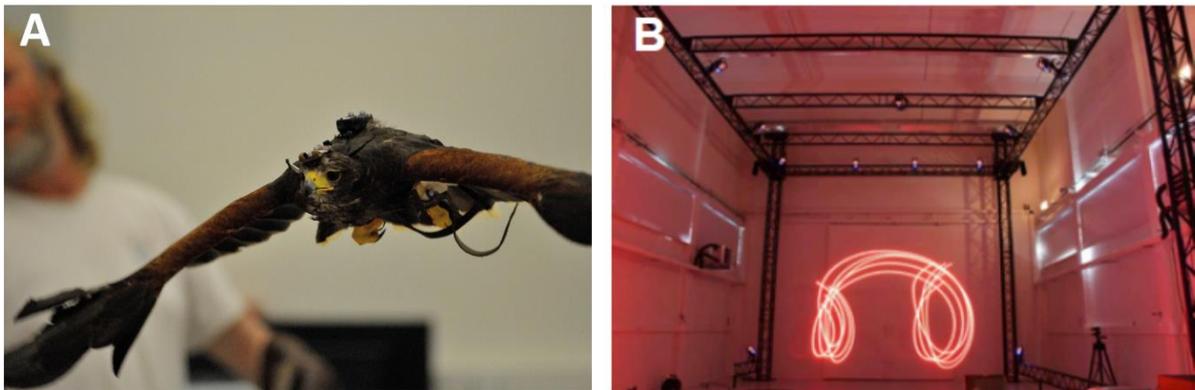


Figure K : Photos représentant : A – une buse de Harris en vol équipée des marqueurs VICON disposés sur la tête, le dos et les tarses, B – L’arène de vol avec les caméras VICON et une trajectoire simulée des capteurs VICON repérés par les caméras.

Des espèces dites prédatrices strictes peuvent-elles utiliser l’olfaction pour trouver leur nourriture ?

A mon grand regret, je n’ai pas réussi à obtenir de résultats sur les expériences de recherche alimentaire par l’odorat chez une espèce strictement prédatrice, le faucon sacré. Comme expliqué précédemment, il me semble que l’expérience proposée n’était pas adaptée à cette espèce, autrement dit, je n’ai pas su leur poser la bonne question. Pourtant, il semblerait que cette espèce possède toujours des gènes olfactifs fonctionnels (Zhan et al., 2013). Il serait possible que ces capacités olfactives ne servent qu’au cours de processus communicatifs et que les faucons sacrés ne soient pas capables de détecter leur nourriture par l’odorat. Cependant, les suppositions faites par Röder et al. (2014) laissent à penser que l’odeur (ou le goût) de la fiente de coucou geai serait répulsive. Il apparaît donc essentiel de tester à nouveau les capacités olfactives de cette espèce (comme tant d’autres aux mœurs purement prédatrices). A ce titre, je souhaiterais donc adapter l’expérience comportementale afin de respecter au maximum leur biologie. Entre autre, les faucons ne passent que très peu de temps au sol, et il m’a semblé lors des expériences que la manipulation d’objets au sol leur était inconfortable. Ainsi, il serait certainement plus judicieux de présenter le dispositif expérimental (c’est-à-dire les égouttoirs à riz en forme de boule) sur des perchoirs adaptés à l’espèce. Ces expériences vont être conduites prochainement en parallèle d’expériences visuelles.

La communication chimique est-elle fonctionnelle ?

Vaste sujet que d'essayer de montrer si les oiseaux peuvent intégrer et répondre aux signaux olfactifs accessibles délivrés par les congénères. En effet, le dernier chapitre présenté (manuscrit 7) montre que les milans noirs possèdent une signature olfactive vectrice d'informations potentiellement importantes lors de la communication. Il est connu que cette information olfactive peut être utilisée chez les oiseaux par exemple dans le but de reconnaître le sexe chez l'étourneau unicolore *Sturnus unicolor* (Amo et al., 2012), l'état reproductif de la femelle chez la poule domestique (Jacob et al., 1979), de reconnaître les individus apparentés chez l'Océanite tempête *Hydrobates pelagicus* (Bonadonna and Sanz-Aguilar, 2012), ou de reconnaître son partenaire sexuel chez le prion de la désolation *Pachyptila desolata* (Bonadonna and Nevitt, 2004). En revanche, alors qu'une signature sexuelle olfactive apparaît chez cette dernière, les individus ne semblent pas être capables de discerner les sexes par le seul biais de l'odorat (Bonadonna et al., 2009). Il apparaît alors que toutes les informations transmises par les composés volatiles et semi-volatiles contenus dans les sécrétions de la glande uropygienne n'impliquent pas une capacité des oiseaux à utiliser cette information. L'étape suivante que je souhaite donc mettre en place est une expérience de choix binaire adaptée aux milans noirs permettant d'évaluer la potentialité des individus à reconnaître notamment les individus apparentés.

RESUME TOUS PUBLICS : AMELIORER NOS CONNAISSANCES ET TRANSMETTRE L'INFORMATION

Contexte et Objectif

André Rochon-Duvigneaud fut l'un des précurseurs dans l'analyse des capacités visuelles des oiseaux, avec un accent fort sur les rapaces. Au cours de ses diverses recherches, il concluait que les buses variables devraient avoir une acuité visuelle 4 fois supérieure à l'Homme compte tenu de la structure de la fovéa, mais surtout de la densité en photorécepteurs au sein même de celle-ci (qu'il estime à 1 000 000/mm²) (Rochon-Duvigneaud, 1919). Les premières estimations comportementales n'ont été faites que 50 ans plus tard avec notamment les travaux de Fischer (1968) sur les vautours fauves, vautours percnoptères et vautours indiens. Néanmoins, les travaux étant publiés dans une revue allemande, celle-ci n'a eu que très peu de portée. Il a fallu attendre les travaux de Fox et al. (1976), pour que la communauté scientifique dispose d'une estimation comportementale de l'acuité visuelle d'un rapace, la crécerelle d'Amérique. Cette estimation allait dans le sens de l'hypothèse de Rochon-Duvigneaud : les rapaces ont une vision extraordinaire. En effet, en ayant une acuité visuelle de 160 cycles par degré, le crécerelle d'Amérique posséderait une vision quasiment 3 fois plus fine que l'Homme (environ 60-70 cycles par degré). Alors que dans des conditions optimales (sans distorsion de l'air) l'Homme pourrait voir une souris blanche sur un fond noir à environ 350m, le faucon crécerelle Américain pourrait la détecter à environ 900m. Néanmoins, certains auteurs trouvèrent ce résultat surprenant et décidèrent d'estimer à nouveau l'acuité visuelle de cette espèce. Que ce soit par tests comportementaux ou électrorétinogrammes, l'acuité visuelle maximum de ce faucon se trouverait entre 40 et 70 cycles par degré (Gaffney and Hodos, 2003; Hirsch, 1982). Autrement dit, une acuité visuelle similaire à l'Homme. Cependant, certaines espèces possèdent une acuité visuelle impressionnante, à l'instar de l'aigle audacieux (142 cycles par degré), donnée confirmée cette fois-ci par dénombrement de cellules rétinienne (Reymond, 1985).

Ainsi, il est communément admis que les rapaces possèdent une acuité visuelle inégalée. Mais les rapaces, à l'instar des oiseaux en général, diffèrent hautement en termes

comportementaux, suggérant ainsi que leurs demandes sensorielles soient adaptées. Au regard de cette diversité importante, les rapaces doivent pouvoir extraire les informations nécessaires dans leur vie de tous les jours, et ceci est possible en possédant des capacités sensorielles adaptées.

Longtemps, les rapaces ont été considérés comme anosmiques (absence de capacités olfactives) (Hagelin, 2007a; Roper, 1999). En effet, mis à part les vautours du nouveau monde, à l'image des vautours urubus à tête rouge (Houston, 1986; Houston, 1988; Smith and Paselk, 1986), les autres espèces ne présentent à nos yeux pas de comportements témoignant de l'utilisation de l'olfaction. Cependant, les études anatomiques et génétiques appuient l'hypothèse d'un sens olfactif fonctionnel si l'on tient compte de l'importance relative de la taille du bulbe olfactif (Zelenitsky et al., 2011) et de la fonctionnalité des gènes liés à ce sens (Yang et al., 2015; Zhan et al., 2013). Avant ce projet, bien que certaines études se soient penchées sur la question (Röder et al., 2014; Yang et al., 2015), aucune n'avait permis de mettre en évidence la fonctionnalité du sens olfactif chez les rapaces.

Ainsi, au cours de cette thèse, j'ai donc exploré les capacités sensorielles afin de confirmer ou infirmer les suppositions faites sur les capacités sensorielles des maîtres de l'air, les rapaces.

Principaux résultats à retenir

- i) L'acuité visuelle des rapaces n'est pas toujours extraordinaire, et pour un grand nombre d'espèces, elle est inférieure à celle de l'Homme. Si les stratégies de recherche alimentaire ne nécessitent pas une acuité visuelle importante (par exemple les caracaras qui recherchent leur nourriture au sol), il n'y aurait pas d'intérêt à posséder une vision extraordinaire.
- ii) La taille de l'œil et sa structure anatomique (notamment la fovéa) dépendent du type de nourriture recherchée. Proportionnellement à leur poids, les prédateurs ont un œil plus gros, et surtout, la présence d'une deuxième fovéa liée à la vision frontale permettrait certainement de garder la fixation sur la proie.

- iii) Le champ visuel des rapaces dépend de la stratégie d'utilisation de la ressource. Les charognards et autres espèces grégaires possèdent un champ visuel étendu augmentant les capacités de détection des congénères. Les espèces se nourrissant de proies se déplaçant en 3 dimensions (oiseaux, insectes et éventuellement poissons) possèdent elles aussi un champ visuel étendu permettant de suivre les mouvements de leur proie. Enfin, les espèces prédatrices se nourrissant de mammifères possèdent un champ visuel restreint au-dessus de leur tête, évitant ainsi l'intrusion de lumière au niveau de l'œil.
- iv) Les rapaces (au moins les vautours urubus à tête rouge et les caracaras communs) possèdent des capacités olfactives fonctionnelles pour détecter leur nourriture. Lorsque les indices visuels et olfactifs sont contradictoires, les vautours urubus à tête rouge utilisent préférentiellement l'olfaction alors que les caracaras utilisent à intensité égale les deux sens. Ainsi, l'olfaction pourrait être un sens dominant chez ces vautours alors que les caracaras pourraient utiliser la vision et l'olfaction de manière égale.
- v) Les milans (et potentiellement d'autres espèces de rapaces) présentent une signature olfactive provenant des sécrétions de la glande uropygienne témoignant de l'individualité (chaque individu posséderait sa propre carte d'identité olfactive), probablement de l'aptitude des femelles à se reproduire (la signature olfactive des femelles est différente en période de reproduction) et de la proximité génétique des mâles (les mâles les plus proches génétiquement ont une odeur semblable). Ainsi, ces informations pourraient être essentielles dans la communication interindividuelle, notamment dans le choix et la reconnaissance du partenaire sexuel.

Conclusion et passation des connaissances au public

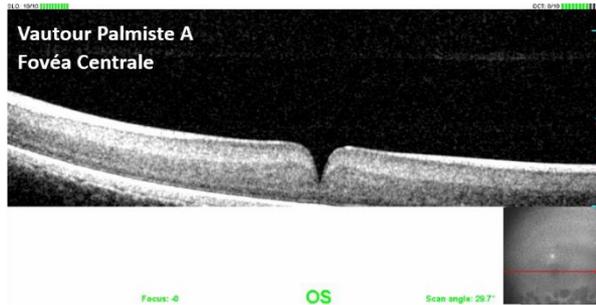
Notre étude, sinon de montrer, suggère que les capacités sensorielles des rapaces sont intimement liées au mode de vie des espèces, en particulier les stratégies de recherche alimentaire. Contrairement aux croyances profondément ancrées dans nos mœurs, les rapaces ne possèdent pas tous une acuité visuelle élevée et au contraire, certains ont une

acuité visuelle bien plus faible que l'Homme. De plus, les capacités olfactives sembleraient être bien plus fonctionnelles que précédemment supposées. A l'instar de tous les autres taxons (espèces ayant des caractères en commun) du monde vivant, il faut donc s'abstenir de généraliser les capacités sensorielles des rapaces, notamment parce que la diversité comportementale importante doit être soutenue par une diversité sensorielle importante. Grâce à la collaboration étroite avec les différentes voleries et parcs zoologiques, ce projet de recherche a entre autre pour but d'améliorer les connaissances des acteurs et leur permettre de divulguer une information plus réaliste des capacités sensorielles des rapaces diurnes.

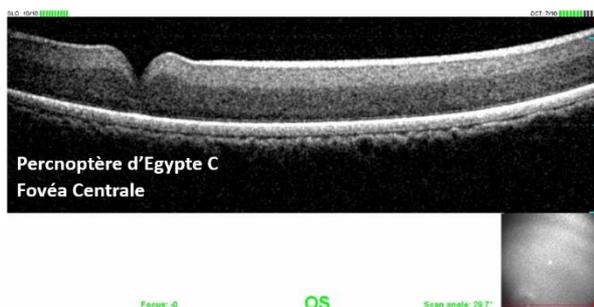
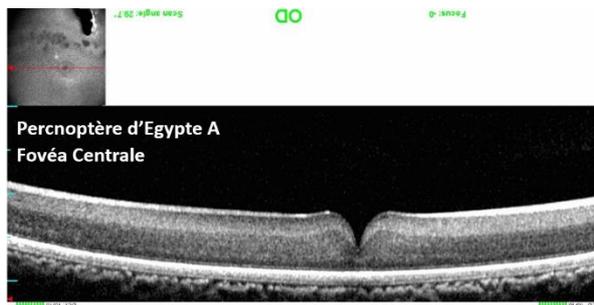
ANNEXES

Annexe 1 : Photos de fovéas obtenues chez les rapaces étudiés. L'échelle totale (entre les deux traits les plus longs) est de 1000 μm .

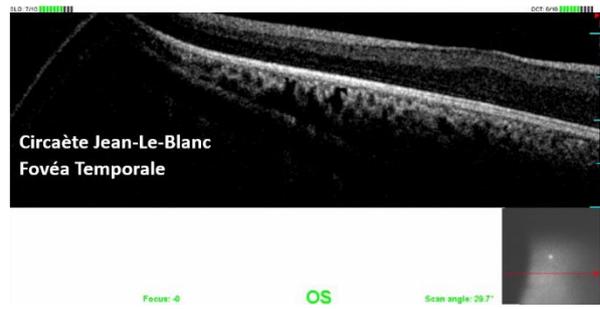
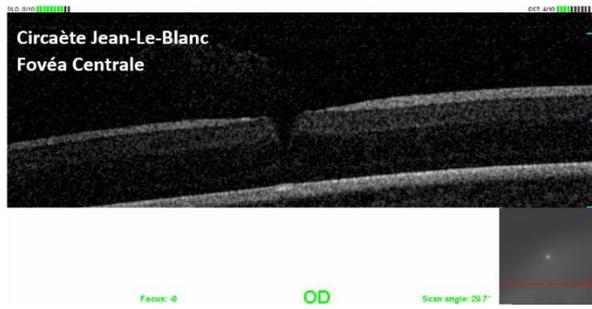
Vautour Palmiste, *Gypohierax angolensis*



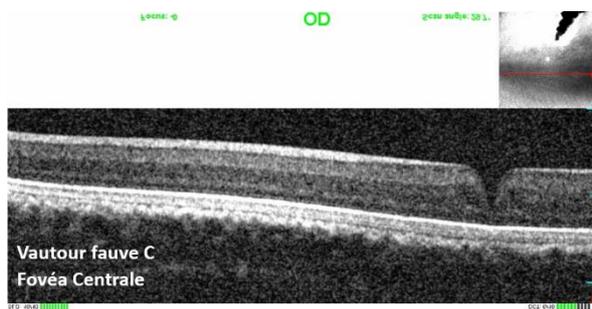
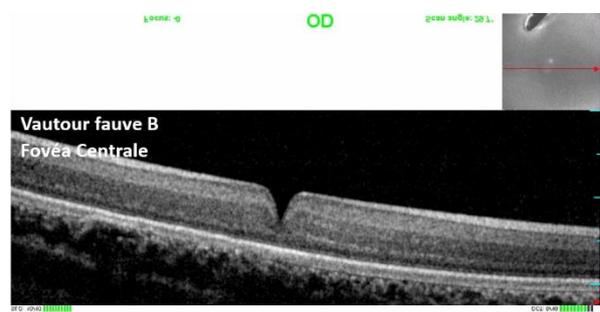
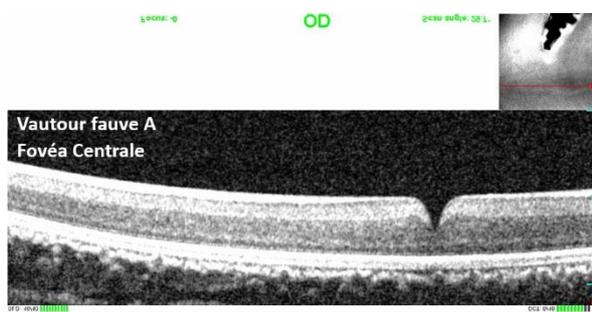
Percnoptère d'Égypte, *Neophron percnopterus*



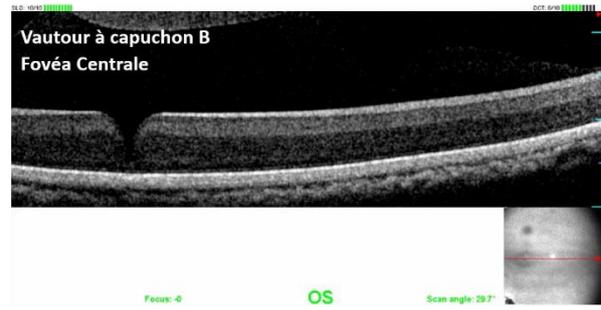
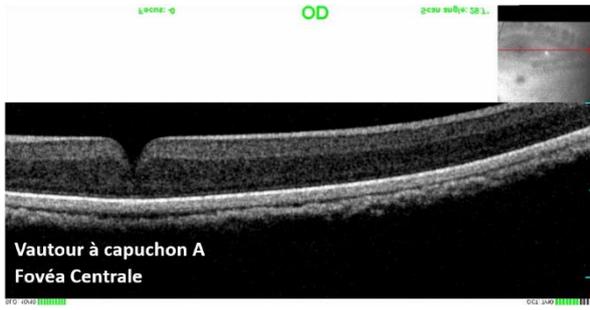
Circaète Jean-Le-Blanc, *Circaetus gallicus*



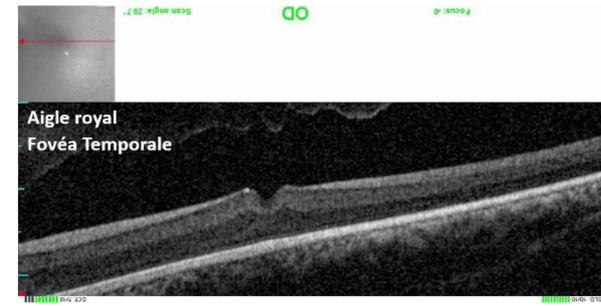
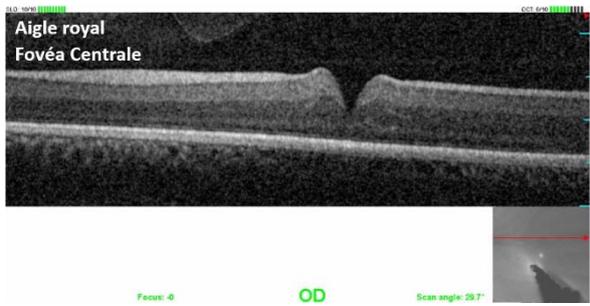
Vautour fauve, *Gyps fulvus*



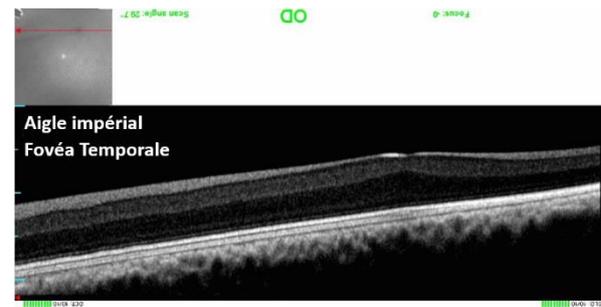
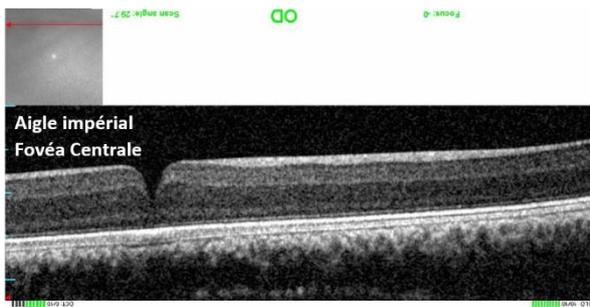
Vautour à capuchon, *Necrosyrtes monachus*



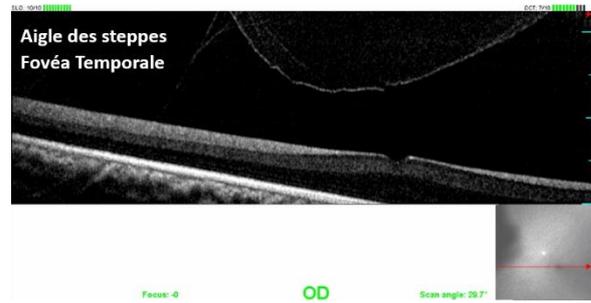
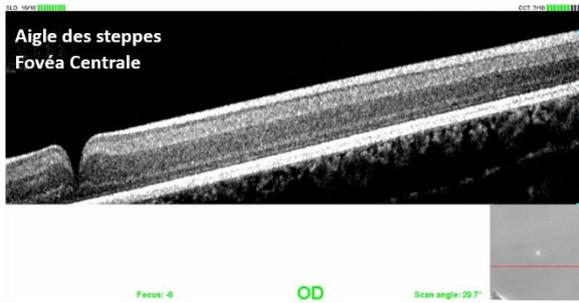
Aigle royal, *Aquila chrysaetos*



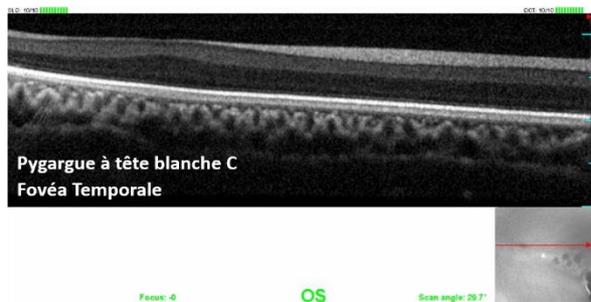
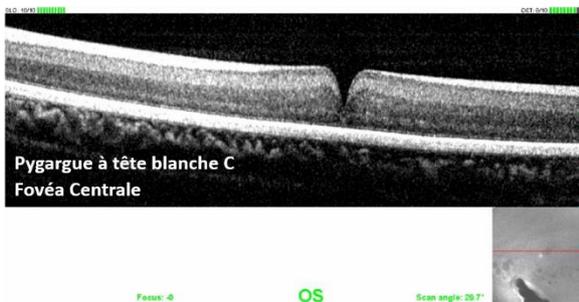
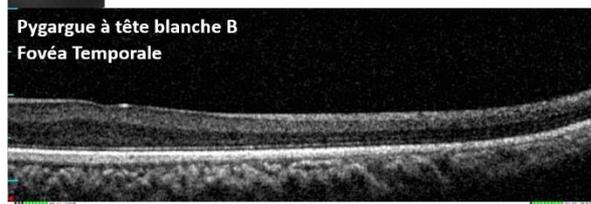
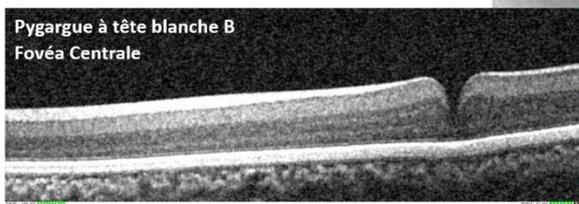
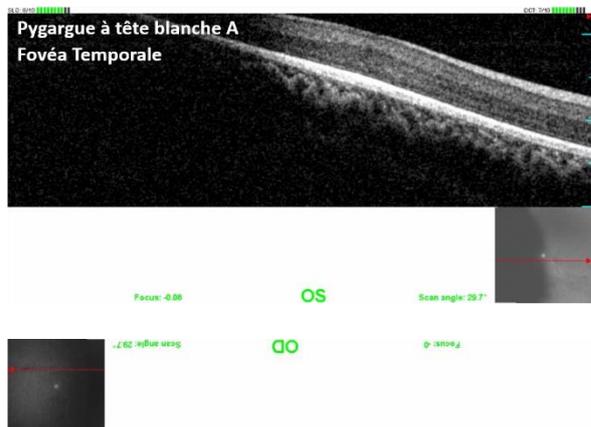
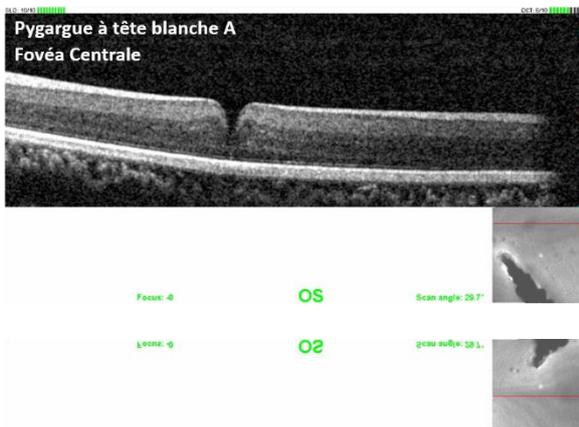
Aigle impérial, *Aquila heliaca*



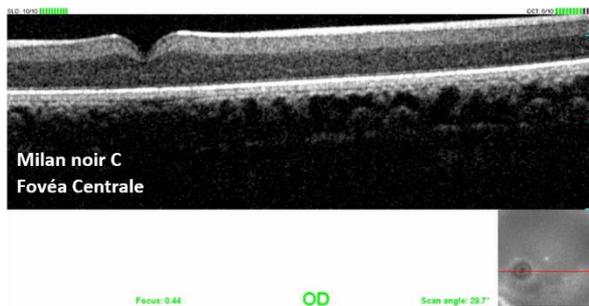
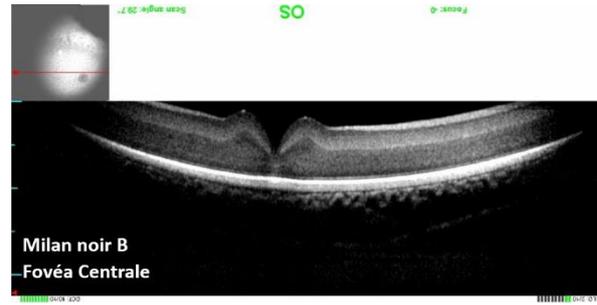
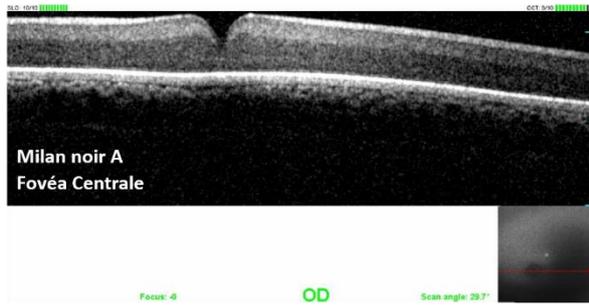
Aigle des steppes, *Aquila nipalensis*



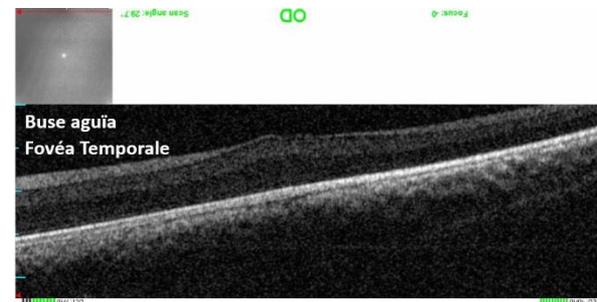
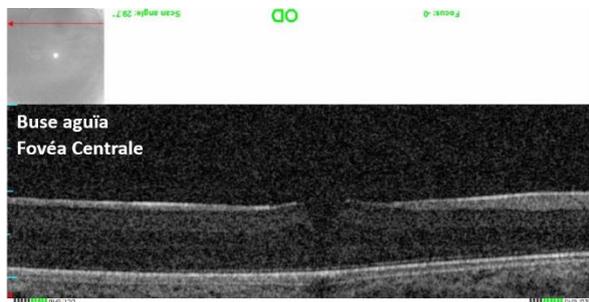
Pygargue à tête blanche, *Haliaeetus leucocephalus*



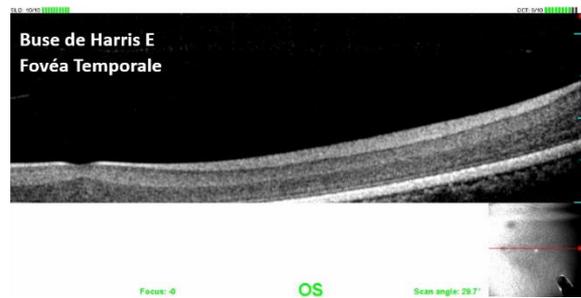
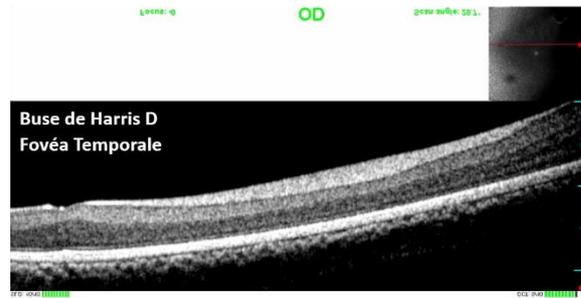
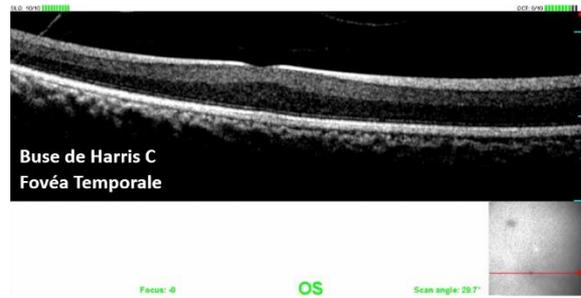
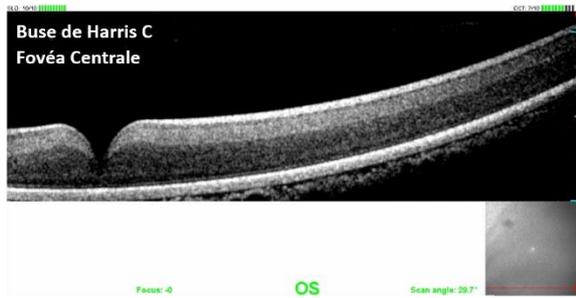
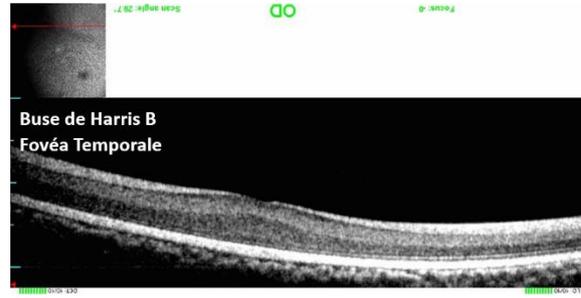
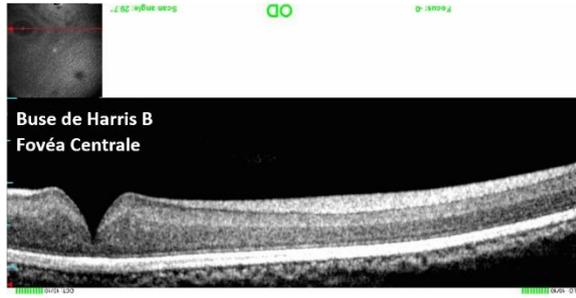
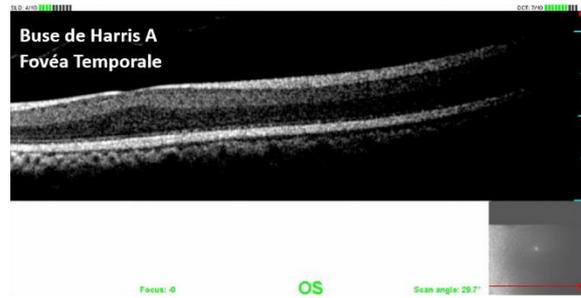
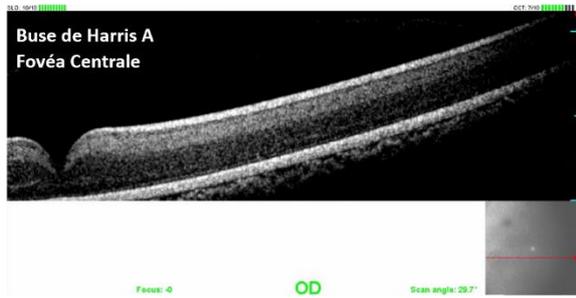
Milan noir, *Milvus migrans*

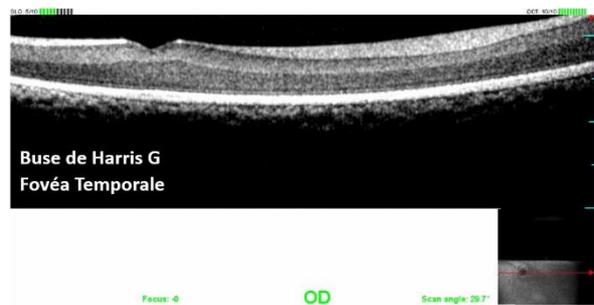
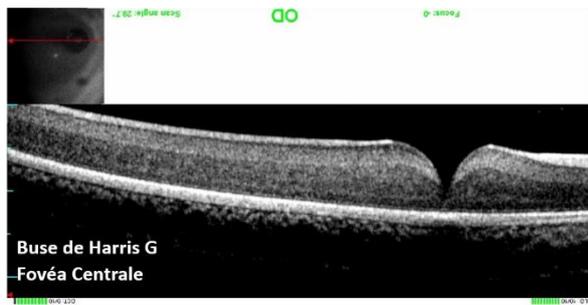
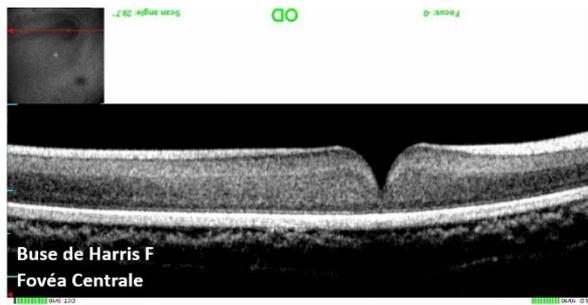


Buse aguïa, *Geranoaetus melanoleucus*

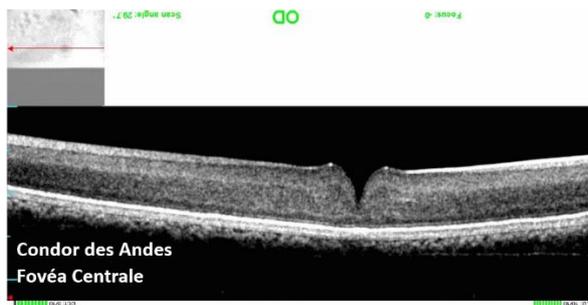


Buse de Harris, *Parabuteo unicinctus*

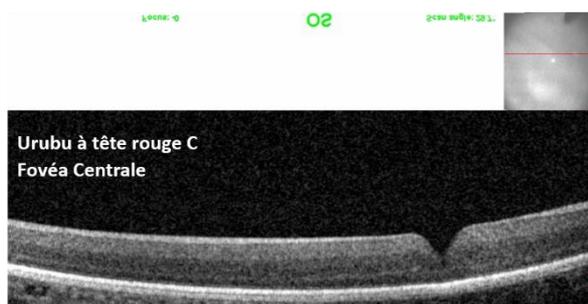
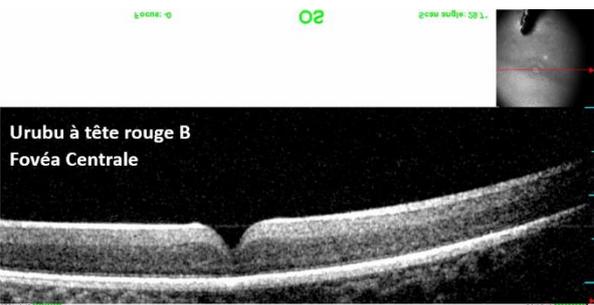
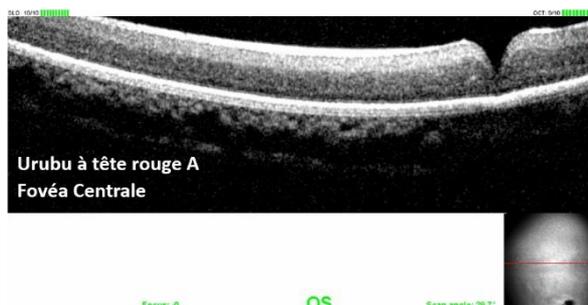




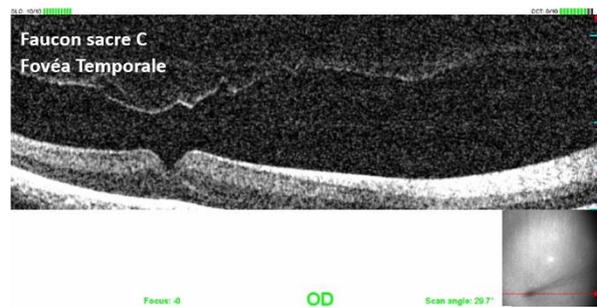
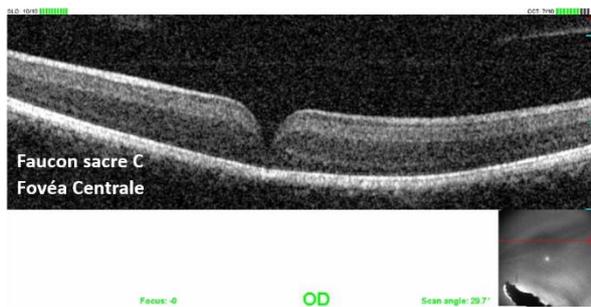
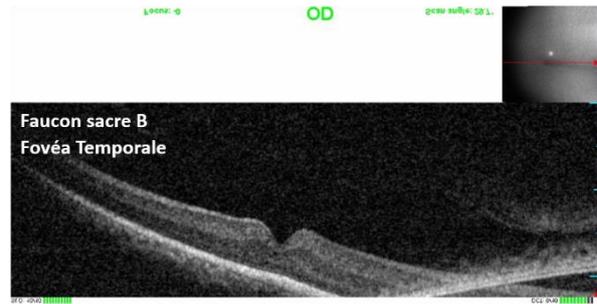
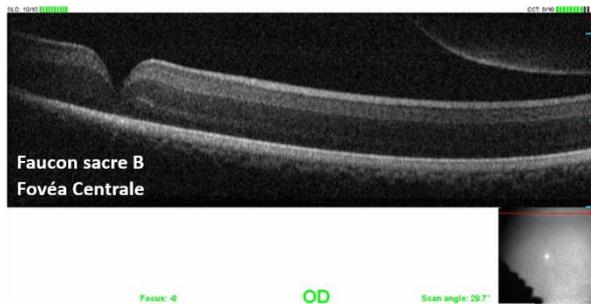
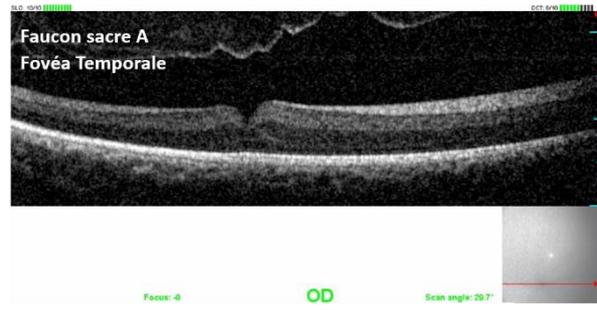
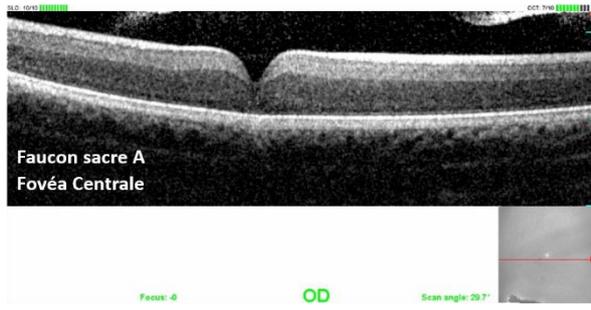
Condor des Andes, *Vultur gyphus*



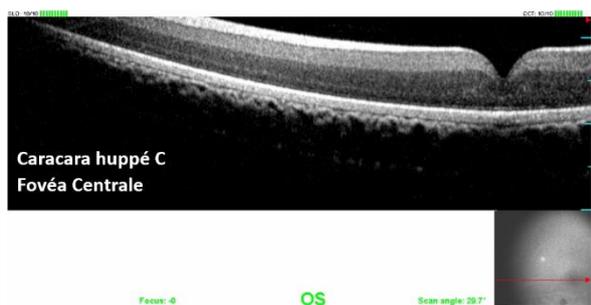
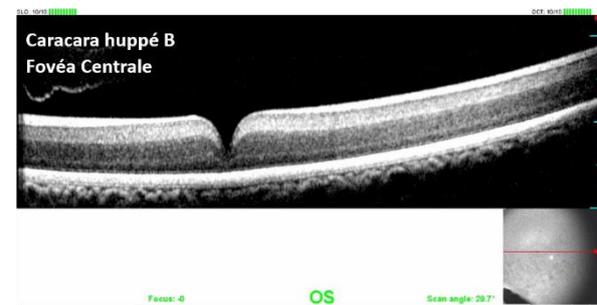
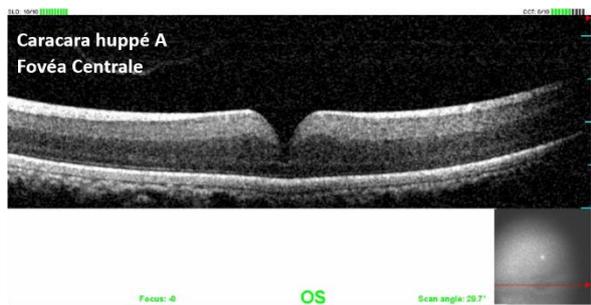
Urubu à tête rouge, *Cathartes aura*



Faucon sacre, *Falco cherrug*



Caracara huppé, *Caracara plancus*



Annexes 2 : Expériences ayant non abouties

Acuité visuelle

Au départ du projet, le but était de comparer l'acuité visuelle d'un nombre important d'espèces. J'ai donc entrepris des sessions de terrain importantes (10 mois cumulés sur le terrain pour cette expérience) afin de réussir à conditionner le plus d'espèces possibles. Après discussion avec les fauconniers et mes encadrant, j'avais sélectionné 10 espèces ayant des caractéristiques écologiques hautement différentes (voir table A1).

Table A1 : Espèces ayant été utilisée pour l'étude de l'acuité visuelle

Ordre	Famille	Espèce	Nom latin	Nombre d'individus	Cause des échecs
<i>Accipitriformes</i>	<i>Cathartidae</i>	Condor des Andes	<i>Vultur gryphus</i>	1	Inattentif
		<i>Accipitridae</i>	Buse de Harris	<i>Parabuteo unicinctus</i>	6
		Milan noir	<i>Milvus migrans</i>	10	Peur
		Bateleur des savanes	<i>Terathopius ecaudatus</i>	1	Peur
		Vautour fauve	<i>Gyps fulvus</i>	5	Inattentifs
		Vautour à capuchon	<i>Necrosyrtes monachus</i>	2	Non conditionnés
		Vautour palmiste	<i>Gypohierax angolensis</i>	2	Non conditionnés
<i>Falconiformes</i>	<i>Falconidae</i>	Caracara huppé	<i>Caracara plancus</i>	1	Peur
		Caracara chimango	<i>Phalcoboenus chimango</i>	3	NA
		Faucon sacre	<i>Falco cherrug</i>	1	Sensible aux erreurs

Cependant, l'étude de l'acuité visuelle s'est avérée bien plus compliquée que prévu. En effet, sur les 10 espèces testées, seuls des individus provenant de 3 espèces ont été conditionnés. En effet, tous les individus de caracara chimango et de buse de Harris ont été conditionnés, alors que seulement 2 milans noirs sur 10 l'ont été. Plusieurs facteurs peuvent expliquer le non conditionnement de certains individus ou certaines espèces. Tout d'abord, certains individus prenaient peur du dispositif (des écrans et des boites de nourrissage) au bout d'un certain temps sans que je ne comprenne pourquoi. Ensuite, chaque espèce se comportait différemment. Bien qu'il me semblait que le conditionnement d'un vautour était proche (mais celui-ci est mort en volière pour une raison indéterminée), les vautours fauves

ne « réfléchissaient » pas avant de faire un choix et se précipitaient sur les boîtes de nourrissage sans même regarder les écrans (ce comportement peut s'expliquer par le mode d'alimentation de cette espèce, où seuls les individus opportunistes et fonceurs peuvent accéder à la nourriture). Le condor des Andes testé ne prêtait pas attention au test et préférait manipuler le dispositif (notamment les câbles) à perte et fracas. Le faucon sacré ne se délaçait plus lorsqu'il faisait plus de 2 erreurs d'affilées, rendant impossible le conditionnement. Enfin, pour les autres espèces (et autres individus de milans noirs), même après environ 1800 répétitions, ils ne se conditionnèrent pas à l'écran uniforme gris.

Il a donc été beaucoup plus compliqué que prévu de conditionner certain(e)s espèces/individus. J'en conclus aussi que le dispositif expérimental n'était pas forcément adapté à toutes les espèces. J'ai voulu généraliser le dispositif, alors qu'après réflexion, il aurait fallu adapter le dispositif à chaque espèce présentant ses propres caractéristiques écologiques. A ce titre, j'en conviens que ma perception « anthropomorphique » y a joué certainement pour beaucoup car je n'ai pas posé la bonne question à tous les individus testés.

Etudes des capacités olfactive pour trouver la nourriture chez les vautours fauves et faucons sacrés

A la suite des résultats positifs sur les vautours urubus à tête rouge et caracaras huppés, j'ai voulu répéter l'expérience chez deux autres espèces aux mœurs écologiques différentes : une espèce aux mœurs charognards cherchant sa nourriture à haute altitude, le vautour fauve, et une espèce strictement prédatrice, le faucon sacré.

J'ai donc, comme pour les autres espèces, appris à 4 individus de chaque espèce à venir se nourrir dans les boules « égouttoir à riz » pendant près de deux semaines. Chaque individu se nourrissait dans ces boules et les ouvrait même pour accéder à la nourriture qui était à l'intérieure (ce que je souhaitais pour augmenter leur intérêt sur l'objet). J'ai donc commencé l'expérience, qui s'est avérée probante au début. Cependant, j'ai dans un premier temps remarqué que les faucons sacrés ne souhaitaient pas se nourrir de viande faisandée. Je me suis donc adapté à leur écologie, et ai proposé de la caille, nourriture qu'ils

affectionnent et qui, à notre nez, émet une odeur importante. Ensuite, filmant les expériences et voulant les analyser à l'aveugle, j'ai donc continué l'expérience jusqu'à la fin. Il s'est avéré, après analyse des vidéos, que les individus, à partir du deuxième test, ne manipulaient plus du tout les boules. Après réflexion, il me semble encore que l'expérience n'était pas adaptée à leur écologie. En effet, les urubus à tête rouge et les caracaras sont des oiseaux opportunistes, manipulant toutes sortes d'objets pour trouver la nourriture (notamment, ils viennent chercher leur nourriture au sein même des poubelles). À l'inverse, les deux autres espèces (vautour fauve et faucon sacre) ne le sont pas. Ne « jouant » pas assez lors des expériences, il a été pour moi impossible de tirer des conclusions évidentes.

Conditionner les rapaces à une odeur sans intérêt biologique

Certainement mon plus grand regret au cours de ce projet. Face aux changements climatiques, il apparaît que les composés volatiles émis par les plantes dans l'atmosphère seront hautement modifiés (Yuan et al., 2009). Ainsi, il serait avantageux pour un organisme de s'adapter à ces changements, ce qui implique l'apprentissage de nouvelles odeurs. J'ai donc voulu savoir si les vautours urubus à tête rouge et le caracara huppés, qui étaient donc capables de « sentir » leur nourriture, pouvaient assimiler une odeur nouvelle à une source de nourriture. Dans d'autres termes, l'idée de cette étude était de conditionner les individus à une nouvelle odeur sans signification biologique pour eux. Pour ce faire et par simplicité de l'usage, j'ai donc voulu conditionner les individus à l'huile essentielle de lavande. Pour faire ce conditionnement, j'ai donc procédé à une expérience à choix double dans un labyrinthe en Y. De manière aléatoire, chaque branche présentait soit un mélange d'huile végétale et d'huile essentielle de lavande ou simplement de l'huile végétale. Si l'individu se dirigeait vers la branche contenant le mélange, il recevait au sein du dispositif par un tiroir adapté (cf Figure A2) un morceau de nourriture (patte de poussin de poulet). Cette expérience étant chronophage, j'ai donc pu utiliser simplement 2 individus de chaque espèce qui effectuaient 16 tests par jour.



Figure A2 : Dispositif de labyrinthe en Y avec A : caisse de départ dans laquelle les individus restaient 1 minute avant l'ouverture, B : porte plexiglass perforée permettant l'ouverture de la caisse de départ, C : zone de choix, D : branches du labyrinthe, E : boîte opaque perforée contenant le stimulus olfactif et le ventilateur et F : Tiroir permettant de donner la nourriture.

Je n'ai jamais réussi à conditionner un seul individu à l'odeur de lavande, certainement pour plusieurs raisons qui me semblent désormais évidentes.

- 1) Bien que la question scientifique me semblait hautement intéressante, les rapaces n'étaient sûrement pas le meilleur modèle pour cette étude. En effet, en aucun cas je n'étais sûr que ceux-ci fussent capables de percevoir ce stimulus olfactif. Il aurait fallu m'assurer auparavant qu'il pouvait détecter ce stimulus, notamment par l'étude du rythme cardiaque, qui s'accélère lorsque le composé chimique est détecté (Smith and Paselk, 1986).
- 2) Le dispositif en Y ne semblait pas être optimal pour ces individus. En effet, après discussion avec les fauconniers, il s'avère que les rapaces détestent se sentir enfermé. Et en effet, j'ai pu observer un certain nombre de fois des comportements de panique au sein du dispositif. Ceux-ci répondaient donc indépendamment du stimulus.
- 3) J'ai effectué ces expériences au Puy du Fou pour sélectionner ces deux espèces. Or, alors que dans les voleries itinérantes comme les Ailes de l'Urga, les individus sont habitués à voyager dans des caisses de transport, ceux du Puy du Fou ne le sont pas. N'étant pas habitués aux caisses, il a fallu un long moment d'adaptation au dispositif (un mois pour certains). L'utilisation d'individus étant habitués aux caisses de transport serait certainement plus judicieuse.

- 4) Mis à part les caracaras et certains vautours, les rapaces ne se déplacent que très peu au sol. Le dispositif en Y utilisé demandait aux individus de se déplacer au sol. Il aurait été certainement plus judicieux de présenter un dispositif en Y adapté au vol de oiseaux, à l'image de celui utilisé par Amo et al. (2013a).

Références

- Amo, L., Avilés, J. M., Parejo, D., Peña, A., Rodríguez, J. and Tomás, G.** (2012). Sex recognition by odour and variation in the uropygial gland secretion in starlings. *Journal of Animal Ecology* **81**, 605-613.
- Amo, L., Jansen, J. J., Dam, N. M., Dicke, M. and Visser, M. E.** (2013a). Birds exploit herbivore-induced plant volatiles to locate herbivorous prey. *Ecology letters* **16**, 1348-1355.
- Amo, L., Rodríguez-Gironés, M. Á. and Barbosa, A.** (2013b). Olfactory detection of dimethyl sulphide in a krill-eating Antarctic penguin. *Marine Ecology Progress Series* **474**, 277-285.
- Arrington, D. P.** (2003). Flight characteristics of non-migrating and migrating populations of turkey vultures: Dissertation, Purdue University, West Lafayette, Indiana, USA.
- Aslam, T. M., Haider, D. and Murray, I. J.** (2007). Principles of disability glare measurement: an ophthalmological perspective. *Acta Ophthalmologica Scandinavica* **85**, 354-360.
- Baldwin, M. W., Toda, Y., Nakagita, T., O'Connell, M. J., Klasing, K. C., Misaka, T., Edwards, S. V. and Liberles, S. D.** (2014). Evolution of sweet taste perception in hummingbirds by transformation of the ancestral umami receptor. *Science* **345**, 929-933.
- Bang, B. G.** (1960). Anatomical evidence for olfactory function in some species of birds. *Nature* **188**, 547.
- Bang, B. G. and Cobb, S.** (1968). The size of the olfactory bulb in 108 species of birds. *The auk* **85**, 55-61.
- Barrios, L. and Rodriguez, A.** (2004). Behavioural and environmental correlates of soaring-bird mortality at on-shore wind turbines. *Journal of applied ecology* **41**, 72-81.
- Barth, F. G.** (2003). Sensors and sensing: A biologist's view. In *Sensors and Sensing in Biology and Engineering*, pp. 3-15: Springer.
- Begon, M., Townsend, C. R. and Harper, J. L.** (2006). Ecology: from individuals to ecosystems: Blackwell Publishing, Oxford.
- Bennett, A., Cuthill, I. and Norris, K.** (1994). Sexual selection and the mismeasure of color. *American Naturalist* **144**, 848-860.
- Bennett, A. T., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. and Maier, E. J.** (1996). Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* **380**, 433-435.
- Benoit-Bird, K. J., Kuletz, K., Heppell, S., Jones, N. and Hoover, B.** (2011). Active acoustic examination of the diving behavior of murrelets foraging on patchy prey. *Marine Ecology Progress Series* **443**, 217-235.

- Birkhead, T.** (2012). Bird sense: what it's like to be a bird: Bloomsbury Publishing.
- Bonadonna, F., Caro, S., Jouventin, P. and Nevitt, G.** (2006). Evidence that blue petrel, *Halobaena caerulea*, fledglings can detect and orient to dimethyl sulfide. *Journal of Experimental Biology* **209**, 2165-2169.
- Bonadonna, F., Caro, S. P. and Brooke, M. d. L.** (2009). Olfactory sex recognition investigated in Antarctic prions. *PLoS one* **4**, e4148.
- Bonadonna, F., Miguel, E., Grosbois, V., Jouventin, P. and Bessiere, J.-M.** (2007). Individual odor recognition in birds: an endogenous olfactory signature on petrels' feathers? *Journal of chemical ecology* **33**, 1819-1829.
- Bonadonna, F. and Nevitt, G. A.** (2004). Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science* **306**, 835-835.
- Bonadonna, F. and Sanz-Aguilar, A.** (2012). Kin recognition and inbreeding avoidance in wild birds: the first evidence for individual kin-related odour recognition. *Animal Behaviour* **84**, 509-513.
- Bortolotti, G. R., Fernie, K. J. and Smits, J. E.** (2003). Carotenoid concentration and coloration of American Kestrels (*Falco sparverius*) disrupted by experimental exposure to PCBs. *Functional Ecology* **17**, 651-657.
- Bortolotti, G. R. and Iko, W. M.** (1992). Non-random pairing in American kestrels: mate choice versus intra-sexual competition. *Animal Behaviour* **44**, 811-821.
- Bradbury, J. W. and Vehrencamp, S. L.** (2011). Principles of animal communication: 2nd edn. Sunderland, MA: Sinauer.
- Bradley, B. J. and Mundy, N. I.** (2008). The primate palette: the evolution of primate coloration. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **17**, 97-111.
- Brooke, M. d. L., Hanley, S. and Laughlin, S.** (1999). The scaling of eye size with body mass in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **266**, 405-412.
- Buckley, N. J.** (1996). Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *The auk* **113**, 473-488.
- Buechley, E. R. and Şekercioğlu, Ç. H.** (2016). The avian scavenger crisis: Looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biological Conservation* **198**, 220-228.
- Burghardt, G. M.** (2004). Ground rules for dealing with anthropomorphism. *Nature* **430**, 15-15.
- Burley, N., Krantzberg, G. and Radman, P.** (1982). Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour* **30**, 444-455.
- Burton, R. F.** (2008). The scaling of eye size in adult birds: relationship to brain, head and body sizes. *Vision research* **48**, 2345-2351.

Byers, B. E. and Kroodsma, D. E. (2009). Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* **77**, 13-22.

Campbell-Palmer, R. and Rosell, F. (2011). The importance of chemical communication studies to mammalian conservation biology: a review. *Biological Conservation* **144**, 1919-1930.

Caro, S. P., Balthazart, J. and Bonadonna, F. (2015). The perfume of reproduction in birds: Chemosignaling in avian social life. *Hormones and behavior* **68**, 25-42.

Carrete, M., Sánchez-Zapata, J. A., Benítez, J. R., Lobón, M. and Donázar, J. A. (2009). Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biological Conservation* **142**, 2954-2961.

Célérier, A., Bon, C., Malapert, A., Palmas, P. and Bonadonna, F. (2011). Chemical kin label in seabirds. *Biology Letters* **7**, 807-810.

Coffin, H. R., Watters, J. V. and Mateo, J. M. (2011). Odor-based recognition of familiar and related conspecifics: a first test conducted on captive Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*). *PloS one* **6**, e25002.

Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Donázar, J. A. and Grimm, V. (2014). Bird sky networks: How do avian scavengers use social information to find carrion? *Ecology* **95**, 1799-1808.

Cunningham, G. B., Strauss, V. and Ryan, P. G. (2008). African penguins (*Spheniscus demersus*) can detect dimethyl sulphide, a prey-related odour. *Journal of Experimental Biology* **211**, 3123-3127.

Cunningham, S. J., Castro, I. and Potter, M. A. (2009). The relative importance of olfaction and remote touch in prey detection by North Island brown kiwis. *Animal Behaviour* **78**, 899-905.

Cuthbert, R. J., Taggart, M. A., Prakash, V., Chakraborty, S. S., Deori, P., Galligan, T., Kulkarni, M., Ranade, S., Saini, M. and Sharma, A. K. (2014). Avian scavengers and the threat from veterinary pharmaceuticals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **369**, 20130574.

Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T., Church, S. C., Hart, N. S. and Hunt, S. (2000). Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior* **29**, 159-214.

De Lucas, M., Janss, G. F., Whitfield, D. P. and Ferrer, M. (2008). Collision fatality of raptors in wind farms does not depend on raptor abundance. *Journal of applied ecology* **45**, 1695-1703.

Del Hoyo, J. and Elliot, A. (1994). A. & Sargatal, J.(eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. *New World Vultures to Guineafowl*. Lynx Edicions, Barcelona.

del Rio, C. M. (1990). Sugar preferences in hummingbirds: the influence of subtle chemical differences on food choice. *Condor* **92**, 1022-1030.

Deygout, C., Gault, A., Duriez, O., Sarrazin, F. and Bessa-Gomes, C. (2010). Impact of food predictability on social facilitation by foraging scavengers. *Behavioral Ecology* **21**, 1131-1139.

- Dokter, A. M., Liechti, F., Stark, H., Delobbe, L., Tabary, P. and Holleman, I.** (2011). Bird migration flight altitudes studied by a network of operational weather radars. *Journal of the Royal Society Interface* **8**, 30-43.
- Dominy, N. J., Lucas, P. W., Osorio, D. and Yamashita, N.** (2001). The sensory ecology of primate food perception. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **10**, 171-186.
- Donner, K. O.** (1951). The visual acuity of some passerine birds. *Acta zoologica Fennica* **66**, 1-40.
- Eriksson, D. and Wallin, L.** (1986). Male bird song attracts females—a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**, 297-299.
- Espmark, Y., Amundsen, T. and Rosenqvist, G.** (2000). Animal signals: signalling and signal design in animal communication: Tapir Academic Press.
- Estrella, R. R.** (1994). Group size and flight altitude of Turkey Vultures in two habitats in Mexico. *The Wilson Bulletin* **106**, 749-752.
- Fallow, P. M., Pitcher, B. J. and Magrath, R. D.** (2013). Alarming features: birds use specific acoustic properties to identify heterospecific alarm calls. In *Proc. R. Soc. B*, vol. 280, pp. 20122539: The Royal Society.
- Fernández-Juricic, E., Erichsen, J. T. and Kacelnik, A.** (2004). Visual perception and social foraging in birds. *Trends in ecology & evolution* **19**, 25-31.
- Fischer, A. B.** (1968). Laboruntersuchungen und freilandbeobachtungen zum sehvermögen und verhalten von altweltgeiern. *Zool Jahrb Syst* **96**, 81-132.
- Fisher, H. S., Swaisgood, R. and Fitch-Snyder, H.** (2003). Countermarking by male pygmy lorises (*Nycticebus pygmaeus*): do females use odor cues to select mates with high competitive ability? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **53**, 123-130.
- Fite, K. V. and Rosenfield-Wessels, S.** (1975). A comparative study of deep avian foveas. *Brain, Behavior and Evolution* **12**, 97-115.
- Fox, R., Lehmkuhle, S. W. and Westendorf, D. H.** (1976). Falcon visual acuity. *Science* **192**, 263-265.
- Gadagkar, R.** (2003). Is the peacock merely beautiful or also honest? *Current Science* **85**, 1012-1020.
- Gaffney, M. F. and Hodos, W.** (2003). The visual acuity and refractive state of the American kestrel (*Falco sparverius*). *Vision research* **43**, 2053-2059.
- Gilbert, M. and Chansocheat, S.** (2006). Olfaction in Accipitrid vultures. *Vulture News* **55**, 6-7.
- Gomez, L. G., Houston, D. C., Cotton, P. and Tye, A.** (1994). The role of Greater Yellow-headed Vultures *Cathartes melambrotus* as scavengers in neotropical forest. *Ibis* **136**, 193-196.

- Goris, R. C.** (2011). Infrared organs of snakes: an integral part of vision. *Journal of Herpetology* **45**, 2-14.
- Grubb, T. C.** (1972). Smell and foraging in shearwaters and petrels. *Nature* **237**, 404-405.
- Guillemain, M., Martin, G. and Fritz, H.** (2002). Feeding methods, visual fields and vigilance in dabbling ducks (Anatidae). *Functional Ecology* **16**, 522-529.
- Hagelin, J.** (2007a). Odors and chemical signaling. *Reproductive Behavior and Phylogeny of Birds: Sexual Selection, Behavior, Conservation, Embryology and Genetics*, 75-119.
- Hagelin, J. C.** (2007b). The citrus-like scent of crested auklets: reviewing the evidence for an avian olfactory ornament. *Journal of Ornithology* **148**, 195-201.
- Hagelin, J. C. and Jones, I. L.** (2007). Bird odors and other chemical substances: a defense mechanism or overlooked mode of intraspecific communication? *The auk* **124**, 741-761.
- Håstad, O., Victorsson, J. and Ödeen, A.** (2005). Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 6391-6394.
- Heppner, F.** (1965). Sensory mechanisms and environmental clues used by the American Robin in locating earthworms. *The Condor* **67**, 247-256.
- Hertel, F.** (1994). Diversity in body size and feeding morphology within past and present vulture assemblages. *Ecology* **75**, 1074-1084.
- Higham, J. P., Brent, L. J., Dubuc, C., Accamando, A. K., Engelhardt, A., Gerald, M. S., Heistermann, M. and Stevens, M.** (2010). Color signal information content and the eye of the beholder: a case study in the rhesus macaque. *Behavioral Ecology* **21**, 739-746.
- Hirao, A., Aoyama, M. and Sugita, S.** (2009). The role of uropygial gland on sexual behavior in domestic chicken *Gallus gallus domesticus*. *Behavioural processes* **80**, 115-120.
- Hirsch, J.** (1982). Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature* **300**, 57-58.
- Houston, D.** (1974). Food searching in griffon vultures. *African Journal of Ecology* **12**, 63-77.
- Houston, D. C.** (1986). Scavenging efficiency of turkey vultures in tropical forest. *The Condor* **88**, 318-323.
- Houston, D. C.** (1988). Competition for food between Neotropical vultures in forest. *Ibis* **130**, 402-417.
- Huang, D., Swanson, E. A., Lin, C. P., Schuman, J. S., Stinson, W. G., Chang, W., Hee, M. R., Flotte, T., Gregory, K. and Puliafito, C. A.** (1991). Optical coherence tomography. *Science (New York, NY)* **254**, 1178.
- Hughes, A.** (1977). The topography of vision in mammals of contrasting life style: comparative optics and retinal organisation. In *The visual system in vertebrates*, pp. 613-756: Springer.

Hutchinson, L., Wenzel, B., Stager, K. and Tedford, B. (1984). Further evidence for olfactory foraging by sooty shearwaters and northern fulmars. *Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationships*, 72-77.

Hutchison, L. V. and Wenzel, B. M. (1980). Olfactory guidance in foraging by procellariiforms. *The Condor* **82**, 314-319.

Inzunza, O., Bravo, H., Smith, R. L. and Angel, M. (1991). Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: A study on predatory and carrion-eating birds. *The Anatomical Record* **229**, 271-277.

Jackson, A. L., Ruxton, G. D. and Houston, D. C. (2008). The effect of social facilitation on foraging success in vultures: a modelling study. *Biology Letters* **4**, 311-313.

Jacob, J., Balthazart, J. and Schoffeniels, E. (1979). Sex differences in the chemical composition of uropygial gland waxes in domestic ducks. *Biochemical Systematics and Ecology* **7**, 149-153.

Jetz, W., Thomas, G., Joy, J., Hartmann, K. and Mooers, A. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature* **491**, 444-448.

Jones, I. L., Hagelin, J. C., Major, H. L. and Rasmussen, L. E. L. (2004). An experimental field study of the function of crested auklet feather odor. *The Condor* **106**, 71-78.

Jones, M. P., Pierce, K. E. and Ward, D. (2007). Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* **16**, 69-87.

Katzir, G., Schechtman, E., Carmi, N. and Weihs, D. (2001). Head stabilization in herons. *Journal of Comparative Physiology A* **187**, 423-432.

Kennedy, J. S. (1992). *The new anthropomorphism*: Cambridge University Press.

Kiltie, R. (2000). Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds. *Functional Ecology* **14**, 226-234.

Klaassen, M. and Biebach, H. (2000). Flight altitude of trans-Sahara migrants in autumn: a comparison of radar observations with predictions from meteorological conditions and water and energy balance models. *Journal of Avian Biology* **31**, 47-55.

Koch, D. D. (1989). Glare and contrast sensitivity testing in cataract patients. *Journal of Cataract & Refractive Surgery* **15**, 158-164.

Krause, E. T., Krüger, O., Kohlmeier, P. and Caspers, B. A. (2012). Olfactory kin recognition in a songbird. *Biology Letters* **8**, 327-329.

Krebs, J., Ashcroft, R. and Webber, M. (1978). Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature* **271**, 539-542.

Krebs, J. R. and Davies, N. B. (2009). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*: Fourth Edition. Sunderland (MA): Sinauer Associates.

Kroodsma, D. E. and Miller, E. H. (1996). Ecology and evolution of acoustic communication in birds: Cornell University Press.

Kroodsma, D. E., Miller, E. H. and Ouellet, H. (1982). Acoustic Communication in Birds: Song learning and its consequences: Academic Press.

Laybourne, R. C. (1974). Collision between a vulture and an aircraft at an altitude of 37,000 feet. *The Wilson Bulletin* **86**, 461-462.

Leclaire, S., Merklings, T., Raynaud, C., Giacinti, G., Bessièrre, J.-M., Hatch, S. A. and Danchin, É. (2011). An individual and a sex odor signature in kittiwakes? Study of the semiochemical composition of preen secretion and preen down feathers. *Naturwissenschaften* **98**, 615-624.

Leclaire, S., Merklings, T., Raynaud, C., Mulard, H., Bessièrre, J.-M., Lhuillier, É., Hatch, S. A. and Danchin, É. (2012). Semiochemical compounds of preen secretion reflect genetic make-up in a seabird species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **279**, 1185-1193.

Leclaire, S., van Dongen, W. F., Voccia, S., Merklings, T., Ducamp, C., Hatch, S. A., Blanchard, P., Danchin, É. and Wagner, R. H. (2014). Preen secretions encode information on MHC similarity in certain sex-dyads in a monogamous seabird. *Scientific reports* **4**.

Liechti, F., Klaassen, M. and Bruderer, B. (2000). Predicting migratory flight altitudes by physiological migration models. *The auk* **117**, 205-214.

Lind, O. and Kelber, A. (2011). The spatial tuning of achromatic and chromatic vision in budgerigars. *Journal of Vision* **11**, 1-9.

Lind, O., Mitkus, M., Olsson, P. and Kelber, A. (2013). Ultraviolet sensitivity and colour vision in raptor foraging. *Journal of Experimental Biology* **216**, 1819-1826.

Lisney, T. J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Graves, G. R., Wylie, D. R. and Iwaniuk, A. N. (2013). Comparison of eye morphology and retinal topography in two species of new world vultures (Aves: Cathartidae). *The Anatomical Record* **296**, 1954-1970.

Madders, M. and Whitfield, D. P. (2006). Upland raptors and the assessment of wind farm impacts. *Ibis* **148**, 43-56.

Mardon, J., Nesterova, A. P., Traugott, J., Saunders, S. M. and Bonadonna, F. (2010a). Insight of scent: experimental evidence of olfactory capabilities in the wandering albatross (*Diomedea exulans*). *The Journal of experimental biology* **213**, 558-563.

Mardon, J., Saunders, S. M., Anderson, M. J., Couchoux, C. and Bonadonna, F. (2010b). Species, gender, and identity: cracking petrels' sociochemical code. *Chemical Senses* **35**, 209-321.

Marler, P., Dufty, A. and Pickert, R. (1986). Vocal communication in the domestic chicken: I. Does a sender communicate information about the quality of a food referent to a receiver? *Animal Behaviour* **34**, 188-193.

Martin, G. R. (1984). The visual fields of the tawny owl, *Strix aluco* L. *Vision research* **24**, 1739-1751.

Martin, G. R. (2007). Visual fields and their functions in birds. *Journal of Ornithology* **148**, 547-562.

Martin, G. R. (2014). The subtlety of simple eyes: the tuning of visual fields to perceptual challenges in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **369**, 20130040.

Martin, G. R., Jarrett, N. and Williams, M. (2007). Visual fields in Blue Ducks *Hymenolaimus malacorhynchus* and Pink-eared Ducks *Malacorhynchus membranaceus*: visual and tactile foraging. *Ibis* **149**, 112-120.

Martin, G. R. and Katzir, G. (1999). Visual fields in short-toed eagles, *Circaetus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds. *Brain, Behavior and Evolution* **53**, 55-66.

Martin, G. R. and Portugal, S. J. (2011). Differences in foraging ecology determine variation in visual fields in ibises and spoonbills (Threskiornithidae). *Ibis* **153**, 662-671.

Martin, G. R., Portugal, S. J. and Murn, C. P. (2012). Visual fields, foraging and collision vulnerability in Gyps vultures. *Ibis* **154**, 626-631.

Mclsaac, H. P. (2001). Raptor acuity and wind turbine blade conspicuity. In *National Avian-Wind Power Planning Meeting IV, Proceedings. Prepared by Resolve, Inc., Washington DC*, pp. 59-87.

Montgomerie, R. and Weatherhead, P. J. (1997). How robins find worms. *Animal Behaviour* **54**, 143-151.

Moore, B. A., Pita, D., Tyrrell, L. P. and Fernández-Juricic, E. (2015). Vision in avian emberizid foragers: maximizing both binocular vision and fronto-lateral visual acuity. *Journal of Experimental Biology* **218**, 1347-1358.

Mougeot, F. and Arroyo, B. E. (2006). Ultraviolet reflectance by the cere of raptors. *Biology Letters* **2**, 173-176.

Mundy, P., Butchart, D., Ledger, J. & Piper, S. (1992). The vultures of Africa: Acorn, Johannesburg.

Nevitt, G. (1999a). Foraging by Seabirds on an Olfactory Landscape The seemingly featureless ocean surface may present olfactory cues that help the wide-ranging petrels and albatrosses pinpoint food sources. *American Scientist* **87**, 46-53.

Nevitt, G. (1999b). Olfactory foraging in Antarctic seabirds: a species-specific attraction to krill odors. *Marine Ecology Progress Series* **177**, 235-241.

Nevitt, G. A. and Haberman, K. (2003). Behavioral attraction of Leach's storm-petrels (*Oceanodroma leucorhoa*) to dimethyl sulfide. *Journal of Experimental Biology* **206**, 1497-1501.

Nevitt, G. A., Losekoot, M. and Weimerskirch, H. (2008). Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**, 4576-4581.

Nevitt, G. A., Veit, R. R. and Kareiva, P. (1995). Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds. *Nature* **376**, 680-682.

Newman, E. A. and Hartline, P. H. (1982). The infrared "vision" of snakes. *Scientific American* **246**, 116-127.

Nordlund, D. A. and Lewis, W. (1976). Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *Journal of chemical ecology* **2**, 211-220.

O'Rourke, C. T., Hall, M. I., Pitlik, T. and Fernández-Juricic, E. (2010). Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement. *PloS one* **5**, e12802.

Oaks, J. L., Gilbert, M., Virani, M. Z., Watson, R. T., Meteyer, C. U., Rideout, B. A., Shivaprasad, H., Ahmed, S., Chaudhry, M. J. I. and Arshad, M. (2004). Diclofenac residues as the cause of vulture population decline in Pakistan. *Nature* **427**, 630-633.

Osorio, D. and Vorobyev, M. (2008). A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision research* **48**, 2042-2051.

Pearn, S. M., Bennett, A. T. and Cuthill, I. C. (2001). Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **268**, 2273-2279.

Pete, A. E., Kress, D., Dimitrov, M. A. and Lentink, D. (2015). The role of passive avian head stabilization in flapping flight. *Journal of the Royal Society Interface* **12**, 20150508.

Pumphrey, R. (1948). The theory of the fovea. *Journal of Experimental Biology* **25**, 299-312.

Rabenold, P. P. (1987). Recruitment to food in black vultures: evidence for following from communal roosts. *Animal Behaviour* **35**, 1775-1785.

Reymond, L. (1985). Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research* **25**, 1477-1491.

Reymond, L. (1987). Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision research* **27**, 1859-1874.

Rochon-Duvigneaud, A. (1919). Quelques données sur la fovea des oiseaux. *Ann. Oculist.(Paris)* **46**, 1-16.

Rochon-Duvigneaud, A. (1943). Les yeux et la vision des vertébrés: Masson Paris.

Röder, G., Canestrari, D., Bolopo, D., Marcos, J. M., Villard, N., Baglione, V. and Turlings, T. C. (2014). Chicks of the Great Spotted Cuckoo May Turn Brood Parasitism into Mutualism by Producing a Foul-Smelling Secretion that Repels Predators. *Journal of chemical ecology* **40**, 320-324.

Roper, T. J. (1999). Olfaction in birds. *Advances in the Study of Behavior* **28**, 247-247.

Roper, T. J. (2003). Olfactory discrimination in Yellow-backed Chattering Lories *Lorius garrulus flavopalliatus*: first demonstration of olfaction in Psittaciformes. *Ibis* **145**, 689-691.

Ross, C. F. (2004). The tarsier fovea: functionless vestige or nocturnal adaptation? In *Anthropoid Origins*, pp. 477-537: Springer.

Roulin, A. (2004). The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biological Reviews* **79**, 815-848.

Ruggeri, M., Major Jr, J. C., McKeown, C., Knighton, R. W., Puliafito, C. A. and Jiao, S. (2010). Retinal structure of birds of prey revealed by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography. *Investigative ophthalmology & visual science* **51**, 5789-5795.

Safer, A. B. and Grace, M. S. (2004). Infrared imaging in vipers: differential responses of crotaline and viperine snakes to paired thermal targets. *Behavioural Brain Research* **154**, 55-61.

Safi, K. and Siemers, B. M. (2010). Implications of sensory ecology for species coexistence: biased perception links predator diversity to prey size distribution. *Evolutionary Ecology* **24**, 703-713.

Sales, G. (2012). Ultrasonic communication by animals: Springer Science & Business Media.

Şekercioğlu, Ç. H., Daily, G. C. and Ehrlich, P. R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**, 18042-18047.

Semple, S. and McComb, K. (2000). Perception of female reproductive state from vocal cues in a mammal species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **267**, 707-712.

Shlaer, R. (1972). An eagle's eye: quality of the retinal image. *Science* **176**, 920-922.

Siemers, B. M. and Swift, S. M. (2006). Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**, 373-380.

Slagsvold, T., Sonerud, G. A., Grønlien, H. E. and Stige, L. C. (2010). Prey handling in raptors in relation to their morphology and feeding niches. *Journal of Avian Biology* **41**, 488-497.

Smith, J. M. and Harper, D. (2003). Animal signals: Oxford University Press.

Smith, S. A. and Paselk, R. A. (1986). Olfactory sensitivity of the Turkey Vulture (*Cathartes aura*) to three carrion-associated odorants. *The auk* **103**, 586-592.

Snyder, A. W. and Miller, W. H. (1978). Telephoto lens system of falconiform eyes. *Nature* **275**, 127-129.

Spaar, R. (1997). Flight strategies of migrating raptors; a comparative study of interspecific variation in flight characteristics. *Ibis* **139**, 523-535.

Spiegel, O., Getz, W. M. and Nathan, R. (2013). Factors influencing foraging search efficiency: why do scarce lappet-faced vultures outperform ubiquitous white-backed vultures? *The American Naturalist* **181**, E102-E115.

Steiger, S. S., Fidler, A. E., Valcu, M. and Kempenaers, B. (2008). Avian olfactory receptor gene repertoires: evidence for a well-developed sense of smell in birds? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **275**, 2309-2317.

- Stevens, M.** (2013). *Sensory ecology, behaviour, and evolution*: OUP Oxford.
- Su, J.-Y., Ting, S.-C., Chang, Y.-H. and Yang, J.-T.** (2011). Aerodynamic trick for visual stabilization during downstroke in a hovering bird. *Physical Review E* **84**, 012901.
- Swaigood, R. R.** (2010). The conservation-welfare nexus in reintroduction programmes: a role for sensory ecology. *Animal Welfare* **19**, 125-137.
- Thorpe, W. H.** (1961). *Bird-song: the biology of vocal communication and expression in birds*: Cambridge University Press.
- Todt, D. and Naguib, M.** (2000). Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Advances in the Study of Behavior* **29**, 247-296.
- Troschianko, J., von Bayern, A. M., Chappell, J., Rutz, C. and Martin, G. R.** (2012). Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nature communications* **3**, 1110.
- Tucker, V. A.** (2000). The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors. *Journal of Experimental Biology* **203**, 3745-3754.
- Van Dyck, H.** (2012). Changing organisms in rapidly changing anthropogenic landscapes: the significance of the 'Umwelt'-concept and functional habitat for animal conservation. *Evolutionary applications* **5**, 144-153.
- van Velthoven, M. E., Faber, D. J., Verbraak, F. D., van Leeuwen, T. G. and de Smet, M. D.** (2007). Recent developments in optical coherence tomography for imaging the retina. *Progress in retinal and eye research* **26**, 57-77.
- Veilleux, C. C. and Kirk, E. C.** (2014). Visual acuity in mammals: effects of eye size and ecology. *Brain, Behavior and Evolution* **83**, 43-53.
- Velasco Gallego, M. L.** (2015). Imaging of physiological retinal structures in various raptor species using Optical Coherence Tomography (OCT): Imu. *Thesis*
- Von der Emde, G.** (1999). Active electrolocation of objects in weakly electric fish. *Journal of Experimental Biology* **202**, 1205-1215.
- Von der Emde, G. and Bleckmann, H.** (1998). Finding food: senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *The Journal of experimental biology* **201**, 969-980.
- Von Frish, K.** (1953). *The dancing bees*: New York: Harcourt, Brace and World.
- Waldvogel, J. A.** (1990). The bird's eye view. *American Scientist* **78**, 342-353.
- Walls, G. L.** (1937). Significance of the foveal depression. *Archives of Ophthalmology* **18**, 912.
- Walls, G. L.** (1940). Postscript on image expansion by the foveal clivus. *Archives of Ophthalmology* **23**, 831-832.

Walls, G. L. (1942). The vertebrate eye and its adaptive radiation. *New York: Hafner Publishing Co (Fascimile of 1942 Edition)*.

Ward, P. and Zahavi, A. (1973). The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* **115**, 517-534.

Wiley, R. H. and Richards, D. G. (1982). Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. *Acoustic communication in birds* **1**, 131-181.

Yang, S.-Y., Walther, B. A. and Weng, G.-J. (2015). Stop and Smell the Pollen: The Role of Olfaction and Vision of the Oriental Honey Buzzard in Identifying Food. *PloS one* **10**, e0130191.

Yuan, J. S., Himanen, S. J., Holopainen, J. K., Chen, F. and Stewart, C. N. (2009). Smelling global climate change: mitigation of function for plant volatile organic compounds. *Trends in ecology & evolution* **24**, 323-331.

Zelenitsky, D. K., Therrien, F., Ridgely, R. C., McGee, A. R. and Witmer, L. M. (2011). Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **278**, 3625-3634.

Zhan, X., Pan, S., Wang, J., Dixon, A., He, J., Muller, M. G., Ni, P., Hu, L., Liu, Y. and Hou, H. (2013). Peregrine and saker falcon genome sequences provide insights into evolution of a predatory lifestyle. *Nature genetics* **45**, 563-566.

Zhang, J.-X., Wei, W., Zhang, J.-H. and Yang, W.-H. (2010). Uropygial gland-secreted alkanols contribute to olfactory sex signals in budgerigars. *Chemical Senses* **35**, 375-382.

Ecologie sensorielle des rapaces : Vision et Olfaction

L'évolution des organismes est contrainte par l'environnement (et les informations disponibles) qui les entoure. Celui-ci façonne leurs réponses en sélectionnant indirectement les comportements qui sont bénéfiques à la survie et la reproduction. La capacité des organismes à interagir avec cet environnement dépend largement de leurs capacités sensorielles. Ces dernières sont parfois hâtivement généralisées et exagérées par les biologistes et le grand public bien que la diversité des comportements observés témoigne souvent d'aptitudes sensorielles variées. Chez les oiseaux, les rapaces diurnes (Accipitriformes et Falconiformes) sont souvent considérés comme hautement dépendants de leur vision et dépourvus d'un sens olfactif fonctionnel. Au cours de cette thèse, j'ai cherché à améliorer les connaissances sur les capacités visuelles et olfactives des rapaces en proposant des liens directs avec l'écologie des espèces. Concernant la vision, parmi les espèces testées, celles se déplaçant à faible altitude ont une acuité visuelle inférieure à celles cherchant leur nourriture à haute altitude, mais aussi à l'Homme. Alors que toutes les espèces étudiées présentent une fovéa (zone de perception des détails) centrale profonde liée à la vision monoculaire latérale, les prédateurs possèdent une deuxième fovéa (temporale) liée à la vision frontale permettant potentiellement la fixation de la proie au moment de la capture. Enfin, alors que les charognards et les prédateurs d'oiseaux possèdent un champ visuel étendu (permettant potentiellement de détecter les congénères et/ou les proies), les prédateurs de mammifères présentent une zone aveugle importante au-dessus de leur tête afin d'éviter l'impact de la lumière extérieure. Concernant l'olfaction, mes résultats mettent en évidence la fonctionnalité du sens olfactif chez deux espèces de charognards lors de la recherche de nourriture, avec une utilisation préférentielle de ce sens par rapport à la vue pour l'urubu à tête rouge. Enfin, l'analyse chimique des composés volatiles émis par la glande uropygienne des milans noirs montre que ces composés sont vecteurs d'informations telles que l'individualité ou l'apparement, potentiellement utilisables à des fins de communication. En conclusion, cette étude montre une importante diversité des aptitudes sensorielles chez les rapaces où les capacités visuelles ne doivent pas être généralisées et où l'olfaction ne doit pas être négligée. Elle met aussi en exergue le lien important existant entre les capacités sensorielles et la diversité comportementale.

Mots-clés : Ecologie sensorielle, vision, olfaction, écologie alimentaire, communication, rapaces, Accipitriformes, Falconiformes

Sensory ecology of raptors: Vision and Olfaction

Animals evolve constrained by their surrounding environment, which shapes their responses to external inputs indirectly by selecting those behaviours that benefit to fitness. In one sentence, animals interact with their environment, and the ability of interfacing with the environment is mainly dependent upon their sensory capacities. These are sometimes hastily generalized and exaggerated by biologists and the general public while behavioural and niche diversity often results in varied sensory abilities. In birds, raptors (Accipitriforms and Falconiforms) are considered as highly visual animals, while the sense of smell is believed to be weak or absent. In this thesis, I aimed to improve the knowledge of raptors' visual and olfactory abilities by suggesting that these are directly shaped by the ecology of individual species. In our tests, studied species foraging at low altitude had a lower visual acuity than those foraging at high altitude. While all studied species had one central fovea (region of high visual acuity) link to lateral vision, only predators (contrary to scavengers) had a second temporal fovea link to frontal vision that may allow focusing prey while catching it. Finally, while scavengers and predators chasing for birds had a wide visual coverage (potentially for conspecific and/or prey detection), predators chasing for mammals had a wide blind area above the head to avoid sun-dazzling effect. Considering olfaction, my results highlight a functional sense of smell for foraging at least in scavengers, preferentially used in turkey vulture compared to vision. Volatiles compounds analysis from preen oil in black kites encode for individuality or genetic relatedness, which may be potentially used for communication. To conclude, this study show an important diversity in raptors' sensory capacities where generalization about vision has to be avoided and olfaction should not be neglected. My work also highlights the significant link between sensory abilities, behavioural diversity and ecology of studied species.

Keywords: Sensory ecology, vision, olfaction, foraging ecology, communication, raptors, Accipitriforms, Falconiforms
