

2m11.2927.9

Université de Montréal

Étude comparée de la sensibilité et de la morphologie rétinienne chez quatre espèces
d'oiseaux diurnes selon le moment de leur entrée en activité chorale à l'aube

par

Anne Mc Sween

Département des sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures

en vue de l'obtention du grade de

Maître ès science (M. Sc.)

en sciences biologiques

Août 2001

©Anne Mc Sween, 2001



QH

302

U54

2002

V.003

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Étude comparée de la sensibilité et de la morphologie rétinienne chez quatre espèces
d'oiseaux diurnes selon le moment de leur entrée en activité chorale à l'aube

présenté par
Anne Mc Sween

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Georg P. J. Baron	président-rapporteur
Raymond McNeil	directeur de recherche
Pierre Lachapelle	co-directeur de recherche
Mohamed Ather Ali	membre du jury

Mémoire accepté le 21 décembre 2001

Sommaire

Pendant leur saison de reproduction, plusieurs espèces d'oiseaux terrestres des régions tempérées commencent à chanter très tôt le matin, souvent bien avant l'aube. Cette étude avait pour objectif d'examiner, chez un groupe d'oiseaux, si le moment de leur entrée en activité chorale à l'aube est corrélé aux caractéristiques fonctionnelles et structurelles de leur rétine. Les quatre espèces étudiées sont: le Merle d'Amérique (*Turdus migratorius*), la Grive solitaire (*Catharus guttatus*), la Tourterelle triste (*Zenaida macroura*) et le Quiscale bronzé (*Quiscalus quiscula*). Le merle, un chanteur crépusculaire saisonnier habituellement actif de jour, et la grive, généralement diurne, mais aussi crépusculaire et nocturne, débute leur chant pendant la nuit bien avant le lever du soleil, alors que la tourterelle et le quiscale, deux espèces principalement diurnes, entrent en activité chorale peu avant ou uniquement après le lever du soleil. Compte tenu que les conditions d'éclairage des habitats changent rapidement à l'aube, il y a lieu de savoir si les espèces qui commencent à chanter avant l'aube ont une meilleure capacité de vision nocturne que celles dont le chant débute uniquement au lever du soleil. Afin de quantifier la fonction et la structure rétinienne des espèces sélectionnées, des électrorétinogrammes (ERGs) ont été obtenus, sous anesthésie, à différentes intensités lumineuses et les rétines ont été préservées et préparées pour l'observation histologique. Nos analyses de la sensibilité rétinienne (k) déduite des amplitudes moyennes de l'onde b scotopique indiquent que toutes les espèces examinées partagent des capacités de vision nocturnes similaires. Cependant, nous avons trouvé une faible corrélation positive entre l'amplitude de l'onde b scotopique et le moment d'entrée en activité chorale à l'aube, ce qui peut suggérer une meilleure capacité de vision nocturne chez les espèces qui sont régulièrement ou occasionnellement actives pendant la nuit, incluant le chant, comme la Grive solitaire et le Merle d'Amérique. Malgré que le ratio bâtonnets:cônes et la densité des bâtonnets soient plus faibles chez ces deux espèces, celles-ci se distinguent par la densité élevée des cônes et des cellules ganglionnaires de même que l'épaisseur des couches nucléaires interne et

externe, et plexiforme interne comparativement à la Tourterelle triste ou au Quiscale bronzé. De telles caractéristiques rétinienne indiquent la possibilité d'un nombre accru des interactions synaptiques entre les différentes composantes cellulaires, favorisant ainsi une meilleure discrimination des faibles intensités lumineuses. De plus, les valeurs de ces paramètres sont significativement plus importantes dans les secteurs dorsaux-temporaux de la rétine du merle et de la grive. Ces caractéristiques structurelles et fonctionnelles permettent l'amélioration de la capacité visuelle associée à l'acuité et peuvent être corrélées, entre autres, aux comportements pendant la quête alimentaire et à la mobilité des organismes dont se nourrissent ces deux espèces insectivores. Notre étude appuie l'hypothèse selon laquelle les capacités visuelles déterminées par la composition et la fonction de la rétine ont des conséquences sur le comportement des espèces, ce qui peut se refléter entre autre dans le moment de leur entrée en activité chorale à l'aube.

Table des matières

Sommaire.....	iii
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures.....	viii
Remerciements.....	x
Dédicace.....	xi
Introduction générale.....	1
L'activité nocturne et crépusculaire chez les oiseaux.....	2
Le chant crépusculaire chez les oiseaux terrestres.....	4
Avantages de la nocturnalité.....	7
Adaptations sensorielles permettant l'activité nocturne.....	12
La vision chez les oiseaux.....	15
Morphologie de la rétine.....	19
<i>Rôle et distribution des photorécepteurs.....</i>	<i>20</i>
<i>Rôle des cellules nerveuses de la rétine interne.....</i>	<i>23</i>
Électrophysiologie rétinienne.....	24
<i>Les composantes de l'électrorétinogramme (ERG).....</i>	<i>25</i>
<i>La sensibilité rétinienne scotopique.....</i>	<i>30</i>
Objectifs et choix des espèces.....	31
Références.....	33

Article - «Comparison of the retinal sensitivity and morphology in four bird species as a function of the time they start singing in the morning.....	47
Abstract.....	48
Introduction.....	49
Methods.....	52
<i>Subjects</i>	52
<i>ERG recording</i>	52
<i>Tissue harvesting and retinal histology</i>	53
<i>Data analysis</i>	54
Results.....	55
<i>Electroretinography</i>	55
<i>Morphology</i>	67
<i>Rank correlation analysis</i>	71
Discussion.....	80
Acknowledgments.....	85
Literature cited.....	86
Conclusion.....	91
Références.....	95

Liste des tableaux

Table 1. Behavioral characteristics and summary of principal results.....	66
Table 2. Overall mean (\pm 95% confidence intervals) rod and cone measurements (μm) of selected diurnal species.....	70
Table 3. Thickness (μm) of retinal layers and ganglion cell number (mean/310 $\mu\text{m} \pm$ 95% confidence intervals) in the different sectors of the retina in selected bird species.....	74

Liste des figures

Introduction générale

Figure 1. ERG scotopique du Quiscale bronzé (*Quiscalus quiscula*). Les mesures d'amplitude et de temps de culmination de chacune des ondes sont effectuées selon la procédure identifiée sur la figure. Abréviations: $A_{\text{onde a}}$: amplitude de l'onde a; $T_{\text{onde a}}$: temps de culmination de l'onde a; $A_{\text{onde b}}$: amplitude de l'onde b; $T_{\text{onde b}}$: temps de culmination de l'onde b (Figure résultant de nos données expérimentales).....26

Article

Figure 1. Representative ERG responses of the selected bird species obtained under scotopic and photopic conditions. Nomenclature: a = peak of the a-wave; b = peak of the b-wave; abscissa = light intensity value (log unit).....56

Figure 2. Luminance-response function (mean \pm 95% confidence intervals) of the b-wave of the selected bird species under (A) scotopic and (B) photopic conditions. The ordinate represents the b-wave amplitude (μV) and the abscissa the stimulus luminance intensity (log trolands-s).....58

Figure 3. Luminance-response function (mean \pm 95% confidence intervals) of the a-wave of the selected bird species under (A) scotopic and (B) photopic conditions. The ordinate represents the a-wave amplitude (μV) and the abscissa the stimulus luminance intensity (log trolands-s).....60

Figure 4. Mean peak time (ms) variations (\pm 95% confidence intervals) of the b-wave in the selected bird species as a function of the stimulus luminance intensity (log trolands-s) under (A) scotopic and (B) photopic conditions.....62

Figure 5. Mean peak time (ms) variations (\pm 95% confidence intervals) of the a-wave in the selected species as a function of the stimulus luminance intensity (log trolands-s) under (A) scotopic and (B) photopic conditions.....64

Figure 6. Mean rod and cone numbers (mean/310 μm \pm 95% confidence intervals) of selected birds species in each of the nine retinal sectors as well as in all sectors averaged. The figures above the "all" columns indicate the overall rods:cones ratio.68

Figure 7. Photomicrograph showing the principal layers of central sector (5) of the retina of selected bird species. Abbreviations: e.l.m. = external limiting membrane; g.c.l. = ganglion cell layer; i.l.m. = inner limiting membrane; i.n.l. = inner nuclear layer; i.p.l. = inner plexiform layer; o.f.l. = optic fiber layer; o.n.l. = outer nuclear layer; o.p.l. = outer plexiform layer; p.l. = photoreceptor layer;. In each photomicrograph, the arrow points to a rod and the triangle to a cone.....72

Figure 8. Rank correlation between onset of song for each species and A) scotopic b-wave maximal amplitude, and B) overall rods: cones ratio for the entire retina. A rank value of 1 corresponds to the earliest onset of song as well as the highest measured value for amplitude or photoreceptor ratio, whereas a value of 4 corresponds to the latest song initiation as well as the lowest values of amplitude or ratio. The letter rho (r) represents Spearman's coefficient of rank.....75

Figure 9. Rank correlation between scotopic b-wave maximal amplitude and overall rods: cones ratio for the entire retina. A rank value of 1 corresponds to the highest measured value for amplitude or photoreceptor ratio, whereas a value of 4 corresponds to the lowest values of amplitude or ratio. The letter rho (r) represents Spearman's coefficient of rank.....78

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur Raymond McNeil pour sa supervision, ses conseils et ses commentaires judicieux qui ont contribué à ma formation scientifique. De plus, je lui suis reconnaissante pour sa patience et sa compréhension envers moi pendant mes études, pour la capture de mes sujets de recherche, ainsi que pour sa contribution financière qui m'a grandement aidée. Je tiens aussi à souligner la contribution des étudiants du laboratoire d'écologie sensorielle de l'Université de Montréal, notamment Yves De Répigny pour sa dévotion très matinale à la capture de mes sujets, Luz Marina Rojas et Martine Émond pour m'avoir partagé leurs connaissances. Également, j'aimerais remercier Monsieur Pierre Lachapelle pour son enseignement dans le domaine de l'électrophysiologie, pour les nombreuses expériences associées au monde de la science, et non sans oublier le «Journal Club», ainsi que pour son support financier.

Un gros merci à mes collègues du laboratoire d'ophtalmologie de l'Université McGill, particulièrement Olga Dembinska, Marianne Rufiange, Julie Racine et François Champoux. Ces personnes ont grandement contribué à l'aboutissement de ce travail par leur finesse et leur sens de l'humour qui ont rendu ces années de maîtrise fort agréables. Enfin, je ne saurais assez remercier mon conjoint, ma famille et mes amis pour leur amour, leur foi en moi et leur soutien indéfectible. Merci de m'avoir toujours poussé au dépassement et d'avoir toujours été là quand j'en avais besoin.

Cette étude a été rendue possible grâce à l'appui financier du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et de l'Université de Montréal.

*À Joel pour sa foi en moi et
son soutien inconditionnel,
À ma famille, Eve, Philippe, Denise
et Guy qui a su me partager son
amour de la biologie et de la nature*

Introduction générale

L'activité nocturne et crépusculaire chez les oiseaux

La nocturnalité ou le fait d'être actif à l'obscurité est un comportement traditionnellement associé à une minorité de groupes d'oiseaux. De façon générale, les espèces aux comportements strictement nocturnes, c'est-à-dire qui complètent toutes les activités de leur cycle annuel exclusivement sous les illuminations produites entre le coucher et le lever du soleil, sont rares et représentent moins de 3% de la totalité des espèces connues (Martin 1990; McNeil et al. 1992). Le caractère strictement nocturne a été principalement relié aux espèces appartenant aux Caprimulgiformes (Engoulevents), Strigiformes (Hiboux), Apodiformes (Martinets) et Aptérygiformes (Kiwis). Cependant, ces groupes d'oiseaux ne sont pas les seuls à comporter des représentants actifs dans l'obscurité. Parmi les oiseaux typiquement diurnes, plusieurs espèces démontrent, dans certaines circonstances, une activité nocturne occasionnelle. C'est le cas, par exemple, de plusieurs groupes d'oiseaux aquatiques dont les Ansériformes, les Charadriiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicoptéridiformes, Gruiformes et Podicipédiformes, qui comportent des représentants partiellement ou principalement nocturnes pour certaines activités (McNeil et al. 1992, 1993; McNeil et Rodriguez 1996; Rojas et al. 1999a, 1999b). Chez les groupes terrestres, plusieurs espèces de passereaux (Passériformes) et de non-passereaux entreprennent également certaines activités pendant la nuit ou le crépuscule (Martin 1990).

La nocturnalité comprend une diversité d'activités selon les groupes d'oiseaux. Hormis les tâches d'incubation des œufs qui ont lieu autant de nuit que de jour chez la plupart des espèces aquatiques comme terrestres, l'activité nocturne la plus répandue en termes du nombre total d'espèces et d'individus impliqués est la migration (Moore 1986; Martin 1990; Kerlinger et Moore 1989). Bien qu'il n'existe aucune liste systématique des espèces impliquées dans la migration nocturne (Martin 1990), le fait que plusieurs espèces entreprennent leurs activités migratoires la nuit, du moins en partie, est connu entre autres par l'observation des déplacements des

oiseaux à l'aide de techniques radar (Richardson 1978; Alerstam 1990), la présence ou l'arrivée à l'aube des oiseaux près des sites d'observation (Bourne 1982) et l'étude en laboratoire des mécanismes liés à l'orientation migratoire (e.g. Able et Cherry 1986). Ainsi, chez plusieurs groupes dont les oiseaux de rivage (Charadriiformes), les canards et oies (Anseriformes: Anatidae), les hérons et aigrettes (Ciconiiformes: Ardeidae), les râles (Gruiformes: Rallidae), les hiboux (Strigiformes: Strigidae), les pigeons et tourterelles (Columbiformes: Columbidae), les coucous (Cuculiformes: Cuculidae), les passereaux (Passeriformes: Turdidae, Vireonidae, Parulidae, Tyrannidae, Fringilidae, Alaudidae, Troglodidae, Sturnidae), la migration a lieu, selon les espèces, de jour et de nuit et dans quelques cas, principalement pendant la nuit sur certaines portions de leur route migratoire. Pour la plupart, les activités de migration débutent habituellement dès la première heure suivant le coucher du soleil (Richardson 1978; Alerstam 1990).

Chez plusieurs groupes d'oiseaux, d'autres activités peuvent aussi avoir lieu pendant la nuit. C'est le cas de plusieurs groupes d'oiseaux aquatiques dont les canards et les oies, les goélands (Charadriiformes: Laridae), albatros, pétrels-tempête, puffins et puffinures (Procellariiformes: Diomedidae, Hydrobatidae, Procellariidae, Pelecanoididae), les hérons, bihoreaux et spatules (Ciconiiformes: Ardeidae, Threskiornithidae), les oiseaux de rivage (Charadriiformes: Charadriidae, Scolopacidae, Recurvirostridae), les becs-en-ciseaux (Charadriiformes: Rynchopidae), où bon nombre d'espèces sont actives pour la quête alimentaire tant de nuit que de jour, alors que quelques-unes sont jugées surtout crépusculaires et nocturnes (Owen 1991; McNeil et al. 1992, 1993; Burger et Staine 1993; McNeil et Rodriguez 1996; Rojas et al. 1997, 1999a, 1999b). Cependant, la quête alimentaire n'est pas exclusivement nocturne chez ces groupes. Chez les Procellariiformes et les Ciconiiformes, l'alimentation nocturne peut avoir lieu pendant toute l'année, alors que chez les oiseaux de rivage, les canards et les oies, cette activité se rencontre plutôt sur leurs aires d'hivernage (Brooke et Prince 1991; McNeil 1991; Owen 1991). D'autre part, les allées et venues au nid chez la majeure partie des puffins, pétrels-

tempête et puffinures (Procellariiformes) et des petits alcidés (Charadriiformes) ont lieu exclusivement pendant la nuit (Martin 1990; McNeil et al. 1993). Certains oiseaux de rivage tels que le Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), le Chevalier semipalmé (*Catoptrophorus semipalmatus*) et le Courlis corlieu (*Numenius phaeopus*) continuent, sur leur aire d'hivernage, à défendre et à utiliser de nuit le territoire d'alimentation qu'ils défendent le jour (Wood 1986; McNeil et Rompré 1995; Rompré et McNeil 1996). Quelques espèces d'oiseaux de rivage, notamment les bécassines (Charadriiformes: *Rostratula*; *Gallinago*) et les bécasses (Charadriiformes: *Scolopax*) exécutent leurs parades sexuelles en vol au crépuscule et les chants qui accompagnent ces parades, particulièrement associés à l'attraction de la femelle, peuvent occasionnellement se poursuivre pendant la nuit (McNeil 1991, 1992). Chez les Passériformes, les mâles de plusieurs espèces autrement diurnes produisent des chants complexes ou des appels pendant la nuit juste avant le crépuscule pendant la saison de reproduction (Wright 1912, 1913; Allard 1930; Leopold et Eynon 1961; Fisler 1962; Martin 1990; Staicer et al. 1996). Cependant, le chant nocturne pendant la saison de reproduction n'est pas restreint aux passereaux. Chez les Gruiformes, par exemple, certaines espèces dont le Râle jaune (*Coturnicops noveboracensis*), le Râle de Virginie (*Rallus limicola*), le Râle de Caroline (*Porzana carolina*), et la Grue du Canada (*Grus canadensis*) se manifestent beaucoup plus souvent la nuit que le jour, particulièrement au crépuscule (Létourneau et Morrier 1995; Kaufmann 1989; Robert 1995). La production de chants pendant la nuit, particulièrement à l'aube et au crépuscule, constitue la principale activité nocturne répertoriée, sinon la seule, pour la plupart des oiseaux terrestres.

Le chant crépusculaire chez les oiseaux terrestres

Les oiseaux, en particulier les Passériformes, chantent principalement ou exclusivement pendant la saison de reproduction et celle-ci coïncide généralement avec l'allongement de la photopériode et l'apparition de ressources alimentaires plus

abondantes (Welty 1962; Armstrong 1963; Ball et Hulse 1998; Gill 1990). Selon les espèces, les activités de chant sont principalement associées aux périodes d'établissement du territoire, d'appariement, de construction du nid, de ponte et d'incubation des œufs (Nice 1943; Armstrong 1963; Kacelnik et Krebs 1982; Mace 1986; Highsmith 1989; Morse 1989; Baptista 1989; Møller 1991; Slagsvold et al. 1994; Slagsvold 1996). Ainsi, chez plusieurs groupes des régions tempérées d'Amérique du Nord dont les merles, grives et roitelets (Muscicapidae: Turdinae, Sylviinae), les parulines, bruants et tangaras (Emberizidae: Parulinae, Emberezinae, Thraupinae), les moqueurs (Mimidae), les viréos (Viréonidea), les troglodytes (Troglodytidae), les moucherolles et les tyrans (Tyrannidae), les tourterelles (Columbiformes: Columbidae), les coulicous (Cuculiformes: Cuculidae), l'initiation du chant chez les mâles a lieu avant ou pendant le crépuscule, et dans bien des cas, pendant la nuit (Wright 1913; Allard 1930; Bent 1932, 1949; Nice 1943; Vaurie 1946; Leopold et Eynon 1961; Fisler 1962; Armstrong 1963; Martin 1990).

Les comportements crépusculaires associés au chant ont été particulièrement étudiés chez les passereaux vivant en milieu tempéré (Wright 1913; Allen 1915; Allard 1930; Nice 1943; Vaurie 1946; Leopold et Eynon 1961; Fisler 1962; Armstrong 1963; Astrom 1976). D'abord, le moment d'entrée en activité chorale à l'aube diffère entre les espèces d'une communauté et les espèces qui joignent la chorale s'exécutent dans un ordre souvent prévisible à chaque matin (Wright 1913; Allard 1930). De plus, ces mêmes espèces cessent leurs activités de chant dans plus ou moins l'ordre inverse de leurs premiers chants, bien que les moments d'initiation au crépuscule semblent plus variables (Wright 1913; Allard 1930; Leopold et Eynon 1961). De façon générale, les espèces d'un groupe taxonomique partagent des phénologies de chant similaires et débute leur séance de chants dans des conditions d'illumination similaires (Armstrong 1963). Dans certaines régions tempérées d'Amérique du Nord, par exemple, plusieurs espèces de la sous-famille des Turdinae (Passeriformes: Muscicapidae) dont le Merle d'Amérique (*Turdus migratorius*) et les grives du genre *Catharus* et *Hylocichla*, sont parmi les premières à joindre la chorale

au sommet de la saison de reproduction, de 65 à 50 minutes en moyenne avant le lever du soleil, tandis que la plupart des parulines (Passeriformes: Emberizidae) ajoutent leur chant plus tardivement, de 40 à 30 minutes en moyenne avant le lever du soleil (Wright 1912, 1913; Allard 1930; Leopold and Eynon 1961; Bent 1949).

Le moment d'entrée en activité chorale varie non seulement entre les espèces, mais également chez un même individu pendant la saison de reproduction (Allard 1930). À mesure que la saison de reproduction progresse, les mâles de plusieurs espèces chantent de plus en plus tôt relativement au lever du soleil, puis le patron s'inverse après une certaine date qui peut coïncider avec le sommet de la reproduction (Allard 1930; Nice 1943; Davies 1958; Leopold et Eynon 1961; Fisler 1962; Armstrong 1963; Morton et al. 1985; Nowicki et Ball 1989; Withfield-Rucker et Cassone 2000). Bien que plusieurs observateurs aient noté les moments d'entrée en activité chorale en fonction du lever du soleil, Armstrong (1963), entre autres, recommande de les noter en fonction du début du crépuscule civil, alors que soleil est situé à 6° sous l'horizon. En effet, c'est la période de la nuit où, pour de nombreux oiseaux et autres animaux dont l'humain, les conditions d'éclairage produites sont suffisantes pour permettre le déroulement d'activités extérieures impliquant la vision. Dans son étude des activités de chant du Bruant chanteur (*Melospiza melodia*), par exemple, Nice (1943) a pu distinguer trois stades dans la progression du moment d'initiation plus précoce du chant, de tel sorte que pendant la saison de reproduction les mâles commencent leur journée en chantant après le crépuscule civil, près du crépuscule civil et avant le crépuscule civil. Ce patron d'activité se traduit par une variation saisonnière marquée du chant à l'aube et un allongement de la séance crépusculaire du chant (Allard 1930; Nice 1943; Fisler 1962). Pour la plupart des espèces étudiées le point tournant semble coïncider avec le début du solstice d'été, ce qui peut suggérer que les variations de la photopériode sont impliquées dans la génération de ce comportement (Staicer et al. 1996).

D'autre part, les vocalisations crépusculaires de plusieurs passereaux diffèrent qualitativement de celles produites pendant le jour. Plusieurs espèces de tyrans et de moucherolles (Tyrannidae: *Tyrannus*, *Myiarchus*, *Sayornis* et *Empidonax*) produisent des chants qui sont typiquement plus élaborés à l'aube comparativement à ceux du jour (Lanyon 1978; Staicer et al. 1996). Le chant crépusculaire des moucherolles du genre *Myiarchus*, qui est délivré dans une séquence ininterrompue de 15-30 minutes, est constitué d'arrangements vocaux stéréotypés et hautement complexes, habituellement utilisés individuellement pendant le jour (Lanyon 1978). Les mâles de plusieurs espèces de parulines forestières (Parulinae: *Seiurus*, *Dendroica*) chantent également de façon élaborée et prolongée, en utilisant une combinaison de chants habituels et de nouvelles syllabes (Highsmith 1989; Baptista 1989; Staicer 1989; Kroodsma et Byers 1991; Spector 1992). C'est le cas également chez certaines espèces de bruants, particulièrement le Bruant des champs (*Spizella pusilla*) et le Bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicolis*) (Nelson et Croner 1991; Kroodsma et Byers 1991).

Avantages de la nocturnalité

L'occurrence des comportements nocturnes chez les oiseaux a suscité la formulation de nombreuses hypothèses concernant les circonstances qui les poussent à être actifs dans l'obscurité. Dans l'ensemble, les avantages que retirent les oiseaux de l'activité nocturne sont sensiblement les mêmes selon les groupes. Dans beaucoup de cas, par exemple, l'activité se fait à un moment où les risques d'être attaqué par un prédateur sont moindres alors que pour d'autres, il y a activité nocturne parce leurs proies sont actives de nuit.

Chez les kiwis, le mode de vie strictement nocturne a été initialement considéré comme une stratégie pour éviter la prédation. De fait, parmi les Struthioniformes qui sont actifs de jour, on ne retrouve que des représentants de grande taille (autruches,

émeus et moas) capables de courir rapidement et d'infliger des blessures sérieuses à un prédateur, incluant l'homme (Fedducia 1985). Cependant, Reid et Williams (1985) ont souligné le fait que bien avant l'arrivée de l'homme dans leur habitat de prédilection en Nouvelle-Zélande, les kiwis devaient subir moins de pression de prédation; ce qui suggère que la quête alimentaire, plutôt que la fuite des prédateurs, ait été plus déterminante dans l'évolution de la nocturnalité chez ces oiseaux. Chez les Strigiformes, les espèces les plus nocturnes sont également les espèces les plus territoriales et sédentaires; les avantages de la territorialité nocturne chez des espèces comme la Chouette rayée (*Strix varia*) ont été principalement associés à la nécessité de posséder et défendre un territoire d'alimentation de qualité afin de garantir les succès de reproduction et la survie des oisillons (Cramp 1985).

Plusieurs hypothèses tentent d'expliquer les avantages que peuvent retirer les oiseaux de la migration nocturne. Pour certaines espèces terrestres dont la route migratoire implique la traversée de territoires inhospitaliers (vaste étendue d'eau, un désert ou une montagne) sur de longues distances, la migration nocturne est considérée comme une stratégie pour éviter d'éventuels déficits énergétiques alors que la quête alimentaire n'est pas possible pendant le trajet (Richardson 1978; Alerstam 1981, 1990; Evans 1985). C'est le cas par exemple du Passerin Indigo (*Passerina cyanea*) qui doit survoler le Golfe du Mexique pendant les migrations printanière et automnale (Moore et Kerlinger 1991). De plus, certains oiseaux préfèrent migrer la nuit en raison des conditions atmosphériques plus favorables aux vols de longues distances. De nombreux migrants Néotropicaux (oiseaux de rivages et aquatiques, passereaux) profitent de la diminution de la température atmosphérique pendant la nuit; les températures fraîches sont essentielles puisqu'elles permettent de se garder de la déshydratation et de l'augmentation de la température corporelle engendrées par les efforts de vol (Kerlinger et Moore 1989).

Chez les oiseaux aquatiques, principalement deux hypothèses tendent à expliquer les avantages qu'ils peuvent retirer de l'alimentation nocturne. D'après l'hypothèse

du supplément, les oiseaux s'alimentent de nuit parce qu'ils n'arrivent pas à combler leurs besoins énergétiques en s'alimentant uniquement pendant le jour (McNeil et al. 1992, 1993). Cela peut se produire quand les oiseaux migrateurs doivent accumuler des réserves énergétiques (graisses) qui leur serviront pour le vol de longue distance; c'est le cas notamment du Chevalier semipalmé (*Catoptrophorus semipalmatus*) sur son aire d'hivernage dans les lagunes côtières du nord-est du Vénézuéla (Rompré et McNeil 1996). Plusieurs petits canards herbivores comme le Canard siffleur d'Amérique (*Anas americana*) et le Canard Chipeau (*Anas strepera*) doivent se nourrir de 12 à 14 heures par jour compte tenu de leur diète faible en teneur calorique, ce qui nécessite un prolongement de la quête alimentaire pendant la nuit en hiver (Owen 1991).

Une seconde hypothèse, celle du choix, suggère que certains oiseaux préfèrent s'alimenter de nuit à cause des conditions plus profitables liées à l'abondance et à la disponibilité des proies. Chez plusieurs oiseaux de mer comme les Procellariiformes, la principale motivation de la quête alimentaire nocturne réside dans la plus grande disponibilité des proies qui composent leur régime alimentaire, notamment de calmars qui ne font surface que durant la nuit (migration verticale) (Brooke et Prince 1991; McNeil et al. 1993). Selon l'hypothèse du choix, certains oiseaux peuvent aussi s'alimenter de nuit pour éviter la prédation ou le dérangement. Le fait que des espèces comme la plupart des puffins, pétrels, puffinures et petits guillemots ne font leurs allées et venues au nid que de nuit, et cela uniquement dans les nuits très noires, est considéré comme une stratégie pour éviter la prédation, tant sur les parents que sur les jeunes de la part de goélands. De fait, parmi les rares Procellariiformes qui sont actifs au nid de jour, on ne retrouve des espèces de grande taille où des espèces qui nichent là où il y a absence de prédateurs diurnes (McNeil et al. 1993, 1999). Chez l'Oie des neiges (*Chen caerulescens*), par exemple, le dérangement causé par les activités humaines impose une demande énergétique accrue et nécessite une compensation par l'augmentation de l'alimentation nocturne (Bélanger et Bédard 1990).

Chez les oiseaux terrestres, plusieurs hypothèses tentent d'expliquer les raisons ou avantages qu'ils peuvent retirer de l'initiation nocturne des activités de chants (Catchpole 1982; Kroodsma et Miller 1982; Searcy et Andersson 1986; Kroodsma et Byers 1991). Certains auteurs ont suggéré que les mâles chantent à l'aube parce que cette période est idéale pour attirer les femelles (Kroodsma et Miller 1982; Mace 1987; Cuthill et MacDonald 1990; Baptista et Gaunt 1994). En effet, de nombreux passereaux migrent pendant la nuit vers leurs aires de reproduction, ce qui résulte généralement en un plus grand nombre de femelles célibataires, particulièrement en début de journée (Baptista 1989; Martin 1990). Cette hypothèse suggère que l'intensité du chant à l'aube soit beaucoup plus importante durant les premières semaines de la période de reproduction. Cependant, les chorales crépusculaires sont parfois absentes pendant la période d'appariement de nombreuses espèces territoriales, notamment les parulines forestières (Parulinae) (Highsmith 1989; Kroodsma et Byers 1991).

D'autre part, les mâles peuvent chanter à l'aube afin d'empêcher les femelles de s'accoupler avec d'autres mâles, et ainsi augmenter de façon significative leur "fitness" et contribution aux générations futures; c'est l'hypothèse de surveillance de la femelle (Mace 1987; Highsmith 1989; Kroodsma et Byers 1991). Pour certaines espèces, les risques de copulation à l'extérieur du couple semblent plus élevés à l'aube et cette période semble la plus propice pour que le mâle, par son chant, repousse les mâles avoisinants et s'assure d'être entendu par sa femelle (Mace 1986; Searcy et Andersson 1986). En ce sens, une autre hypothèse, celle de la défense du territoire, présume qu'il est crucial pour les mâles d'assurer leur territoire en début de journée et suggère que les activités de chant varient en fonction de la fréquence des intrusions territoriales par les autres mâles (Kacelnik et Krebs 1982; Morse 1989; Goodson 1998).

Une quatrième hypothèse suggère que les oiseaux puissent chanter plus intensément à l'aube parce que les conditions atmosphériques (vent faible et humidité

élevée) sont plus propices à la propagation du son, notamment des sons de fréquences plus élevées (Armstrong 1963; Henwood et Fabrick 1979; Larom et al. 1997). Les vocalisations plus prononcées à l'aube et au crépuscule sont observées non seulement chez les oiseaux, mais également chez plusieurs espèces de grenouilles et d'insectes (Larom et al. 1997). Cette hypothèse prédit que les mâles utilisent des chants ayant des propriétés acoustiques plus efficaces à l'aube comparativement au reste de la journée. Plusieurs espèces de tyrans et de moucherolles (Tyrannidae: *Tyrannus*, *Myiarchus*, *Sayornis* et *Empidonax*) produisent des chants qui sont typiquement plus élaborés à l'aube comparativement à ceux produits le jour (Lanyon 1978; Staicer et al. 1996). Cependant, la composition du chant semble davantage associée aux propriétés structurelles de l'habitat, particulièrement à la présence de réverbérations dans les milieux forestiers (Ryan et Brenowitz 1985; Wiley 1991). Néanmoins, de telles vocalisations sont avantageuses pour les oiseaux puisqu'elles leur permettent de communiquer sur de grandes distances, particulièrement sous les illuminations crépusculaires alors que la vision n'est pas toujours efficace (Armstrong 1963; Kacelnik et Krebs 1982; Martin 1990).

Outre les conditions atmosphériques, la présence de faibles intensités lumineuses à l'aube peut empêcher la quête alimentaire. Kacelnik (1979) propose que plusieurs espèces de passereaux chantent durant le crépuscule plutôt que de s'alimenter, en partie parce que la luminance crépusculaire ne permet pas l'utilisation d'indices visuels pour s'alimenter de façon efficace. Chez la Grande Mésange (*Parus major*), par exemple, le chant et l'alimentation sont des activités mutuellement exclusives. De plus, de nombreux passereaux perdent de 5-10% de leur masse corporelle durant la nuit (Gill 1990). Certains auteurs avancent l'hypothèse que le mode d'alimentation et le type d'aliments utilisés puissent expliquer les variations observées entre les espèces. Par exemple, Armstrong (1963) suggère que les espèces insectivores soient beaucoup plus hâtives dans l'initiation du chant à l'aube comparativement aux espèces granivores en raison de la plus grande disponibilité d'invertébrés à l'aube. Cette hypothèse n'a cependant pas été vérifiée empiriquement.

Parce que les espèces diffèrent écologiquement entre elles de plusieurs façons, la plupart des hypothèses suggérées devraient prédire une quelconque variation entre les espèces. Cependant, aucune des hypothèses présentées ne peut générer des prédictions claires sur les principaux facteurs responsables la variation du moment d'entrée en activité chorale observée entre les espèces. Outre les hypothèses avancées précédemment, Staicer et al. (1996) concluent que les fonctions territoriale et sexuelle soient liées par les interactions sociales entre les individus. De fait, en participant à la chorale crépusculaire, un individu ajusterait son état hormonal à celui des voisins, obtiendrait de l'information de ceux-ci, révélerait ses capacités à relever des défis vocaux, et finalement, ajusterait par son chant la toile complexe de ses interactions sociales. Par contre, aucune étude n'a tenté d'évaluer cette hypothèse jusqu'à maintenant. Néanmoins, nous pouvons penser que ces interactions nécessitent une certaine capacité de détection visuelle afin de percevoir, reconnaître et interagir avec les congénères. Bien que le chant soit un mode de communication qui traverse les barrières optiques, le fait de pouvoir détecter les faibles intensités lumineuses produites à l'aube pourrait constituer un avantage dans ces conditions. Nous avons tenté de vérifier cette hypothèse chez quatre espèces d'oiseaux diurnes engagées dans cette activité crépusculaire (voir article).

Adaptations sensorielles permettant l'activité nocturne

La principale difficulté rencontrée dans la discussion des comportements nocturnes chez les animaux réside dans les variations importantes des conditions d'illumination naturelle et de la durée de la nuit. En effet, l'intervalle des niveaux de luminosité qu'un animal peut expérimenter entre le lever et le coucher du soleil peut varier de 9 unités logarithmiques en fonction du type d'habitat, qu'il soit ouvert ou sous un épais couvert végétal, ainsi que de la présence d'un couvert nuageux, de la lune et des étoiles (Martin 1990; Endler 1993). D'autre part, la transition entre la nuit et le jour est caractérisée par un changement progressif mais continu des intensités

lumineuses qui varient également selon la latitude et les saisons (Roach et Gordon 1973; Martin 1990). Ainsi, la durée de la nuit à l'Équateur est généralement très uniforme alors que la durée de la nuit vers les pôles varie de façon marquée en fonction des saisons. Globalement, les variations l'intensité lumineuse semble jouer un rôle important dans le moment choisi pour l'activité nocturne chez les oiseaux.

Les problèmes sensoriels associés à l'activité nocturne peuvent être examinés sous deux perspectives générales: la vision lors du vol dans les habitats structurellement complexes et l'utilisation de la vision pour la quête alimentaire. D'une part, lorsque les activités nocturnes impliquent le vol, celui-ci s'effectue particulièrement dans les habitats ouverts généralement dépourvus d'obstacles, souvent associés à des plans d'eau ou au-dessus de la végétation (Martin 1990; Moore et Kerlinger 1989, 1991). Ces comportements sont motivés, en premier lieu, par le fait que les capacités visuelles soient insuffisantes dans des conditions d'illumination nocturnes pour éviter les obstacles, et deuxièmement, par le fait que les illuminations nocturnes sont significativement plus élevées dans les milieux ouverts (Martin 1990; McNeil 1999). Lorsque les activités nocturnes ont lieu dans des espaces restreints, sous un couvert végétal par exemple, les oiseaux n'utilisent généralement pas le vol. C'est le cas de nombreux oiseaux dont les merles et les grives, les bruants et les parulines, qui sont restreints à l'utilisation de perches pour chanter sous des conditions lumineuses de faibles intensités, souvent de 100 à 1000 fois plus faibles que celles qui prédominent au lever du soleil (Armstrong 1963; Astrom 1976; Mace 1987; Highsmith 1989; Morse 1989; Cuthill et MacDonald 1990; Ritchison 1995). D'autre part, dans tous les cas où une espèce utilise le vol pour s'alimenter ou se déplacer d'un site alimentaire à un site de repos, on doit s'attendre à ce qu'elle dispose d'une capacité visuelle nocturne appropriée. C'est le cas, par exemple, de la Bécasse d'Amérique (*Scolopax minor*) et de quelques espèces d'oiseaux aquatiques du genre *Nycticorax* (Ciconiiformes) (Rojas et al. 1999b) et d'oiseaux de rivage des genres *Pluvialis* et *Charadrius* (Charadriiformes) (Robert et McNeil 1989; Rojas et al. 1999a), qui utilisent principalement la vision pour

s'orienter dans les comportements qui accompagnent la quête alimentaire nocturne. Par contre certaines espèces d'oiseaux de rivage changent de stratégie selon la luminance du milieu, i.e. visuels de jour et tactiles de nuit, comme tenu de leurs capacité de vision plus réduite pendant la nuit; c'est le cas de plusieurs espèces de chevaliers (*Tringa*) et d'échasses (*Himantopus*) (McNeil et al. 1992, 1999; Rojas et al. 1999a).

Cependant, de nombreuses études portant sur la quête alimentaire nocturne chez plusieurs groupes d'oiseaux ont indiqué l'importance des capacités sensorielles autres ou complémentaires à la vision dans le déroulement des activités nocturnes (Martin 1985, 1990; McNeil et al. 1992, 1993; Rojas et al. 1997, 1999a, 1999b). Les adaptations sensorielles permettant l'activité nocturne varient selon les groupes d'oiseaux. Généralement, les oiseaux nocturnes et crépusculaires ont des bulbes olfactifs plus développés que les oiseaux diurnes (Healy et Guilford 1990). Chez les espèces strictement nocturnes comme le Kiwi brun (*Apteryx australis*), par exemple, l'importance de l'olfaction dans l'orientation de ses comportements nocturnes est démontrée par la présence d'adaptations anatomiques caractéristiques à ce groupe: premièrement, l'espace consacrée aux lobes olfactifs est proportionnellement le plus grand de tous les oiseaux terrestres (Bang et Wenzel 1985); deuxièmement, la présence d'une plus grande aire de détection des stimuli olfactifs dans les cavités nasales (Martin 1990); et finalement, la présence de narines au bout de leur bec, une caractéristique unique aux kiwis (Reid et Williams 1975). Quelques espèces de Charadriformes et des Procellariiformes, par exemple, ont également des bulbes olfactifs très développés et réalisent toutes leurs tâches nocturnes (e.g. quête alimentaire, déplacement et repérage du nid) uniquement à l'aide de l'odorat (McNeil et al. 1992, 1993). Les hiboux, pour leur part, possèdent une ouïe très développée qui leur permet de capturer leur proie dans l'obscurité totale (Martin 1985, 1990). D'autre part, il existe des espèces qui utilisent le toucher notamment pour détecter leurs proies dans l'obscurité. C'est le cas par exemple de la majorité des oiseaux de rivage de la famille des Scolopacidae, des canards et des oies, de même que des représentants des

Threskiornithidae (Spatules et ibis). Plusieurs de ces espèces ont des récepteurs sensoriels à la surface ou à l'extrémité de leur bec permettant le repérage tactile des proies (Martin 1990; McNeil et al. 1992, 1993). Chez d'autres, le goût et la chémoréception permettent de détecter les aires riches en proies (Gerritsen et al. 1983).

Ainsi, les différentes conditions physiques qui caractérisent l'environnement immédiat des oiseaux et leur modes de vie ont des implications directes sur le développement de leurs capacités sensorielles notamment de leur système visuel (Tansley 1965; Ali et Klyne 1986; Martin 1990; Rojas et al. 1999a, 1999b; McNeil et al. 1999). Bien que ces adaptations aient été particulièrement bien démontrées chez plusieurs groupes aquatiques, peu d'études ont considéré le fait que différentes espèces soient stimulées par différentes intensités lumineuses chez les groupes terrestres qui sont occasionnellement actifs pendant la nuit. Pourrait-on s'attendre à ce que l'absence d'activité nocturne chez une espèce puisse s'expliquer par une capacité de vision nocturne déficiente ? De la même façon, les espèces qui évoluent dans les milieux ombragés sont-elles plus sensibles visuellement que les espèces qui fréquentent principalement les milieux ouverts? C'est pourquoi nous avons étudié chez quelques espèces terrestres certains aspects du système visuel qui pourraient expliquer la présence d'activité nocturne comme le chant.

La vision chez les oiseaux

De tous les systèmes sensoriels, le système visuel des oiseaux est l'un des plus développés puisqu'il joue un rôle primordial pour la majorité d'entre eux. De fait, on peut supposer que l'investissement dans le développement des structures visuelles soit proportionnel à l'importance de leur fonction (Waldvogel 1990). D'abord, les globes oculaires sont grands en taille, tant en termes absolu que relatif, occupant une proportion pouvant atteindre jusqu'à 50% du volume crânien chez certaines espèces

(Walls 1942; Pearson 1972; Meyer 1977). Cette valeur est particulièrement élevée comparée à celle des autres vertébrés, si on considère que cette proportion ne dépasse guère 5% chez l'homme par exemple (Waldwogel 1990). Outre la taille des yeux, l'importance de la vision est également démontrée par le développement des lobes optiques (Bennet et Harvey 1985; Rehkämper et al. 1991; Boire et Baron 1994). Chez certaines espèces de Charadriiformes, par exemple, le développement du tectum optique est proportionnel à l'importance de l'implication visuelle lors de la quête alimentaire (Boire et Baron 1994). D'ailleurs, l'importance relative des lobes optiques par rapport aux autres composantes cérébrales est observée dès l'état embryonnaire chez ces espèces (Nol et Boire 1996). Ce parallèle entre le développement des lobes optiques et l'importance de la vision dans la quête alimentaire a également été observé chez d'autres vertébrés. Les espèces de poissons (Cichlidés) qui chassent des proies mobiles (poissons, crustacés, etc.), par exemple, sont caractérisés par un tectum optique mieux développé que les espèces qui se nourrissent exclusivement de mollusques ou de plantes (voir Huber et al. 1997).

Les yeux des oiseaux ont néanmoins une structure de base similaire à celle des autres vertébrés (Walls 1942; Evans et Martin 1993). La lumière qui pénètre dans l'œil traverse la même séquence d'éléments optiques : elle entre par la cornée, traverse l'humeur aqueuse dans la chambre antérieure, puis l'ouverture pupillaire et ensuite l'humeur vitré avant d'atteindre la rétine. Le stimulus lumineux est transformé en influx nerveux dans la rétine, influx acheminé par le nerf optique au cerveau qui le traite et le transforme en une sensation visuelle. On peut alors se demander si la dimension spectaculaire des composantes de leur système visuel est le fruit d'adaptation à un mode de vie en particulier? Quels types d'impacts ont la lumière et les différents modes de vie sur les composantes de l'œil et de la rétine ?

L'efficacité de perception du système visuel est généralement déterminée par deux facteurs : le premier est la série de structures optiques, telles la taille de la pupille et la longueur de la chambre oculaire, qui déterminent la qualité de l'image

produite sur la rétine; et le second regroupe plusieurs types de processus neurologiques associés entre autres aux cellules photoréceptrices et ganglionnaires qui en augmentent la sensibilité (Snyder et al. 1977; Martin 1993, 1994). La qualité de l'image (ou l'acuité visuelle) est à son tour régie par trois facteurs: la forme de l'œil, les milieux transparents, ainsi que la densité cellulaire des éléments de la rétine (Sillman 1979; Tansley et Erichson 1985; Martin 1994).

On trouve chez les oiseaux une grande diversité de taille, forme et position des yeux dans la boîte crânienne. Contrairement aux yeux sphériques des mammifères, les yeux des oiseaux peuvent adopter une forme plate, globuleuse ou tubulaire selon les espèces. Cependant, la diversité des formes d'yeux n'est pas indépendante de leur taille absolue; seuls les yeux de grande taille sont tubulaires (Strigiformes et Accipitriformes), alors que ceux de plus petite taille ont généralement une forme globuleuse ou plate (Martin 1994). Bien que ces différences anatomiques soient habituellement associées à certains aspects des problèmes visuels rencontrés par une espèce lors de la complétion de son cycle annuel (e.g. Walls 1942; Duke-Elder 1958; Lythgoe 1979; Ali and Klyne 1986), celles-ci peuvent néanmoins être le produit d'interaction entre des facteurs optiques et anatomiques (voir Martin 1994). Étant donné l'importance des considérations du poids chez les oiseaux, par exemple, les différentes formes peuvent simplement offrir une solution aux problèmes associés à la possession d'yeux de grande taille dans une petite boîte crânienne, particulièrement à une extrémité de leur corps ou cela peut influencer l'équilibre lors du vol.

Quoique la forme de l'œil ait un impact sur l'étendue du champ visuel, le paramètre optique le plus déterminant au niveau de la taille de l'œil est la longueur focale de sa chambre oculaire. En effet, celle-ci détermine la taille de l'image projetée sur la rétine et s'avère essentielle afin d'atteindre une résolution maximale de cette image. Cependant, ce paramètre ne peut être exploité à l'infini puisqu'un œil de grande taille entraîne généralement de la diffraction ainsi que diverses aberrations du système optique. Néanmoins, Martin et Kazir (2000) ont récemment constaté chez

plusieurs espèces terrestres dotées d'yeux de grande taille (largeur axiale > 18 mm) la présence de structures (sourcils plus larges, plumes autour des yeux, etc.) pouvant diminuer la réflexion solaire et permettre ainsi le maintien d'une résolution spatiale élevée.

Certains facteurs écologiques et comportementaux influencent également l'évolution des systèmes visuels chez les oiseaux. La luminance des milieux naturels, par exemple, varie approximativement de 11 ordre de magnitude pendant un cycle de 24 heures (Martin 1990), et dans ce contexte le développement de structures visuelles favorisant l'extraction maximale de l'image rétinienne est essentiel. Pour qu'un œil puisse fonctionner adéquatement dans un large intervalle de luminosité, la taille et l'espacement des photorécepteurs (cônes et bâtonnets) doivent également varier. Essentiellement, des photorécepteurs plus larges et plus espacés sont nécessaires à l'extraction maximale de l'information de l'image rétinienne sous de faibles intensités lumineuses, alors que sous des intensités lumineuses élevées, des photorécepteurs plus petits et plus rapprochés sont requis. Selon Snyder et al. (1977), cette flexibilité fonctionnelle peut être atteinte grâce à la convergence d'un plus grand nombre de photorécepteurs vers les cellules bipolaires, particulièrement lorsque la luminance diminue. Évidemment, plus la longueur focale est importante, plus l'image est projetée sur un grand nombre de photorécepteurs. Ainsi, les yeux de grande taille trouvés chez la Chouette Fauve (*Strix aluco*), la Petite Chouette (*Athena noctua*) et plusieurs autres hiboux (Strigiformes) permettent une fonction visuelle adéquate pour l'ensemble des luminances produites entre l'aube et le crépuscule (8-9 ordre de magnitude), et non seulement celles rencontrées la nuit (Martin 1985, 1986; Porciatti et al. 1989). Cependant, chez les espèces aux comportements diurnes telles les parulines (Parulidae, Sylviidae), les bruants (Fringillidae) et l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*), des yeux plus petits en taille absolue, ce qui leur permet de fonctionner de façon optimale dans un champ restreint de luminosités de plus grandes intensités (Meyer 1977; Martin 1986, 1994), mais les empêchent par contre d'être régulièrement actives pendant la nuit. Toutefois, la rétine des oiseaux diurnes

présente des régions pourvues d'une densité accrue de photorécepteurs, principalement de cônes, où on retrouve habituellement une dépression ou fovea associée à une acuité visuelle optimale (Walls 1942; Dowling 1970; Meyer 1977).

Morphologie de la rétine

Parmi les composantes optiques qui déterminent l'efficacité de la perception visuelle, la rétine joue un rôle primordial. En effet, la rétine avienne comporte plusieurs caractéristiques structurelles qui sont souvent considérées comme des adaptations favorables pour une diversité de fonctions visuelles, e.g. l'acuité, la discrimination des couleurs, la détection de mouvements et la sensibilité (voir Lythgoe 1979; Ali et Klyne 1986; Goldsmith 1990; Martin 1994). De fait, le nombre, la forme, la structure et la topographie des diverses cellules de la rétine varient en fonction des différents mode de vie des espèces. Chez une majorité de Charadriiformes qui s'alimentent visuellement la nuit, par exemple, on observe une plus grande densité de bâtonnets, ces photorécepteurs particulièrement sensibles aux faibles intensités lumineuses, et des cellules de la couche interne de la rétine alors que ces densités sont plus faibles chez les espèces qui n'utilisent que des comportements alimentaires tactiles durant la nuit (Rojas et al. 1997, 1999; McNeil et al. 1999). D'autre part, des différences sont similaires ont été révélées par l'étude de la ségrégation alimentaire au niveau du champ visuel chez plusieurs espèces de Procellariiformes et autres espèces terrestres qui utilisent principalement des méthodes visuelles ou tactile lors de la quête alimentaire (Martin et Prince 2001).

La rétine des oiseaux partage une structure similaire à celle des autres vertébrés. Celle-ci est typiquement constituée de différents types de cellules impliquées dans l'initiation, la transmission et l'intégration d'information visuelle, et celles-ci sont essentiellement arrangées en dix couches très distinctes chez les oiseaux (Walls 1942; Dowling 1970; Nalbach et al. 1993): 1) l'épithélium pigmentaire, qui consiste en une

seule assise de cellules dans lesquelles se trouve la mélanine qui protège les photorécepteurs des intensités lumineuses importantes; 2) la couche photoréceptrice, composée des segments externes et internes des photorécepteurs; 3) la membrane limitante externe; 4) la couche nucléaire externe formée par les noyaux des photorécepteurs; 5) la couche plexiforme externe formée par les axones des photorécepteurs qui font synapse avec les dendrites des cellules bipolaires et amacrines; 6) la couche nucléaire interne qui renferme les noyaux et les corps cellulaires des cellules horizontales, bipolaires, amacrines, de même que les noyaux des cellules de Müller; 7) et, la couche plexiforme interne composée des axones des cellules bipolaires et amacrines qui synapsent aux dendrites des cellules ganglionnaires; 8) la couche ganglionnaire contient les noyaux des cellules ganglionnaires; 9) la couche des fibres du nerf optique, composée par les axones des cellules ganglionnaires, qui apporte l'information visuelle au cerveau; et 10) la membrane limitante externe qui sépare la rétine du corps vitré.

Rôle et distribution des photorécepteurs

En général, la rétine des oiseaux contient trois types de photorécepteurs: les bâtonnets, les cônes simples et les cônes doubles, composés d'un membre principal et d'un membre accessoire plus petit. On distingue habituellement les cônes, simples ou doubles, des bâtonnets par la présence d'une gouttelette lipidique souvent colorée, ces derniers n'en contenant pas (Walls 1942; Cohen 1972; Fein et Szuts 1982; Martin 1985; Goldsmith 1990).

Les bâtonnets sont très sensibles aux faibles intensités lumineuses et à l'obscurité (vision scotopique), parce que leur membrane cellulaire contient de la rhodopsine, un pigment visuel leur permettant de capter une plus grande quantité d'énergie lumineuse (photons) comparativement aux cônes (Baylor et al. 1979). L'activité des bâtonnets est régularisée en fonction d'un rythme endogène chez le Poulet Domestique et la Caille Japonaise, par exemple, de telle sorte qu'ils sont fonctionnels

Domestique et la Caille Japonaise, par exemple, de telle sorte qu'ils sont fonctionnels pendant la nuit, mais semblent rarement fonctionnels pendant le jour chez ces espèces (Schaffel et al. 1991; Manglapus et al. 1999). Bien qu'ils soient sensibles, les bâtonnets sont néanmoins associés à de faible acuité visuelle et discrimination des couleurs (Waldvogel 1990).

Par comparaison, les cônes sont associés à une bonne discrimination des détails fin de l'image (acuité) de même qu'à une bonne capacité de distinguer les couleurs, même sous de faibles intensités (Waldvogel 1990; Palacios et Valera 1992). Chez les oiseaux, la présence de gouttelettes vivement colorées (jaunes, oranges et rouges) et d'un minimum de quatre types de cônes, constitués de pigments visuels distincts au niveau de leur sensibilité spectrale, permettent de maintenir une bonne discrimination des différentes longueurs d'ondes (Goldsmith 1990; Vorobyev 1998). D'ailleurs, ces adaptations particulières font en sorte que les oiseaux se distinguent des autres classes de vertébrés par une vision plus riche (complexe) des couleurs (Vorobyev et al. 1998). La sensibilité des pigments visuels s'étend des ultraviolets (320 nm) à l'infrarouge (750 nm) (Maier et Bowmaker 1993; Maier 1994; Hart et al 1998, 1999, 2000a, b) et la présence de gouttelettes dans l'ellipsoïde des cônes permet l'absorption de différentes portions du spectre lumineux (300-700nm) (Jane et Bowmaker 1988; Buckardt et Finger 1991; Bowmaker et al. 1993). De plus, les cônes doubles semblent aussi contribuer dans la détection de la lumière polarisée nécessaire à l'orientation et la navigation (Goldsmith 1990), bien qu'ils soient également impliqués dans la vision des couleurs (Bowmaker et al. 1997; Hart et al. 2000).

La coloration des gouttelettes est attribuable à la présence de caroténoïdes naturellement associés aux lipides (Bowmaker 1980). L'étude microspectrophotométrique et électrophysiologique des différents types de cônes chez les poulets, les pigeons, les cailles japonaises et quelques espèces sauvages, par exemple, a démontré que la présence de gouttelettes lipidiques dans les cônes réduit la sensibilité spectrale des pigments visuels des cônes en restreignant la sensibilité du

cône à un plus petit intervalle de longueur d'ondes, habituellement centré à une longueur d'onde plus grande que celle de l'absorption maximale du pigment visuel (Bowmaker 1977; Partridge 1989; Kawamuro et al. 1997; Vorobyev et al. 1998). En principe, celles-ci augmentent le nombre de teintes distinguées; en pratique, ces structures peuvent également réduire la discrimination des longueurs d'onde dans les régions du spectre où seulement un type de cône est fonctionnel. et contribue à l'amélioration de la capacité de discrimination des couleurs (Suthers 1978; Bowmaker 1980; Bowmaker et Knowles 1977; Golsmith 1990). Même si les gouttelettes ne font pas l'objet de cette étude, il est intéressant de noter que la distribution des différents types de cônes de même que la coloration des gouttelettes lipidiques sont souvent associées à l'écologie visuelle des espèces (Lythgoe 1979; Begin et Handford 1987; Partridge 1989; Hart et al. 2000a,b) et on remarque, par exemple, une incidence de gouttelettes rouges, oranges et jaunes chez les espèces diurnes alors que les espèces nocturnes présentent plutôt des gouttelettes jaunes ou incolores (Muntz 1972; Meyer 1977).

Finalement, la rétine des espèces au comportement nocturne est particulièrement riche en bâtonnets. On observe également une prépondérance de bâtonnets, et conséquemment une meilleure vision nocturne, chez les certaines espèces de hérons, de bécasses, d'échassiers, de pluviers (Rojas de Azuaje et al. 1993; Rojas et al. 1997, 1999; McNeil et al. 1999) et de canards (Hersloff et al. 1974; Wells et al. 1975) qui se déplacent et se nourrissent de façon visuelle pendant la nuit et le crépuscule. Les oiseaux aux activités diurnes possèdent une rétine caractérisée par une abondance de cônes et certaines espèces strictement diurnes, comme le pigeon, montrent une rétine composée à 80 % de cônes (Bowmaker 1980), alors que les bâtonnets constituent près de 30-40 % de la population de photorécepteurs extrafoveals (Meyer et May 1973). De plus, les cônes doubles dominant chez ces oiseaux et occupent en moyenne quatre fois l'espace d'un cône simple. Le Canard Mallard (*Anas platyrhynchos*), par exemple, possèdent un ratio de bâtonnets, de cônes simples et de cônes doubles d'environ 1:2:1 (Braekevelt 1990), alors que la Corneille d'Amérique (*Corvus*

brachyrhynchos) et la Chouette Rayée (*Strix varia*) présentent des ratios de 4:3::3 et 35:1:3, respectivement (Braekevelt 1994, 1996).

Rôles des cellules nerveuses de la rétine interne

Les composantes, l'organisation et la fonction des cellules de la rétine interne sont moins bien connues que celles de la couche photoréceptrice. Néanmoins, certains paramètres sont utilisés pour les caractériser, notamment la morphologie, la densité et la distribution (Walls 1942; Rochon-Duvigeaud 1943; Dowling 1970). En se basant sur l'emplacement et la morphologie des dendrites des cellules de la couche nucléaire interne de la rétine du pigeon, Mariani (1987) a notamment distingué quatre types différents de cellules horizontales et huit types de cellules bipolaires. De plus, la morphologie des cellules horizontales de la rétine de l'Effraie des clochers (*Tyto alba*), un oiseau strictement nocturne, s'est révélée différente de celle de la crépusculaire Chouette Chevêche (*Carinae noctua*), quoique comparable à celle des primates qui possèdent un ratio bâtonnets:cônes similaire (Tarres et al. 1986). Chez le poulet également, les cellules de Müller forment une population hétérogène au point de vue morphologique dans la portion centrale de la rétine (Anezary et al. 2001).

La morphologie et la topologie des cellules ganglionnaires, lesquelles constituent la dernière couche de traitement de l'information visuelle, sont souvent corrélées avec l'acuité visuelle et on retrouve une grande concentration de ces cellules dans la fovea (Hayes et et Brooke 1990; Suboro et al. 1991). Cette région spécialisée où l'acuité est la mieux développée se caractérise également par une plus grande proportion de cellules bipolaires, amacrines et horizontales associées aux cônes. Chez le poulet par exemple, la distribution des cellules ganglionnaires semble associée au comportement visuel en fonction de la spécialisation des champs visuels (Chen et Naito 1999). En effet, la convergence de l'activité des photorécepteurs via les cellules bipolaires vers les cellules ganglionnaires est déterminante tant pour la sensibilité à la lumière que

pour la résolution spatiale de l'image. En conséquence, les régions du champ visuel de la rétine qui correspondent à une acuité accrue (fovea ou area centralis) sont distinguées par une densité élevée de photorécepteurs ainsi que des cellules bipolaires et ganglionnaires (Dowling 1970). De la même façon, la variation de la densité des photorécepteurs dans la couche nucléaire externe du pigeon est accompagnée par une variation de la densité des cellules de la couche nucléaire interne (horizontales, amacrines et bipolaires particulièrement) et des cellules ganglionnaires (Nalbach et al. 1993). Ceci pourrait expliquer pourquoi on observe chez les oiseaux diurnes, par exemple, une couche plexiforme externe plus dense et stratifiée comparativement à celle des oiseaux nocturnes (Martin 1985). De plus, l'étude physiologique de la rétine du pigeon a permis de constater que ces cellules sont hautement différenciées et servent particulièrement à la détection de différents types de mouvement; elles sont quatre fois plus nombreuses dans la région centrale comparativement à la périphérie (Meyer et May 1973; Meyer 1977). Inzuza et al. (1991) ont étudié la topologie et la morphologie des cellules ganglionnaires chez les Falconiformes. Ils ont observé deux foveas dans la rétine: une fovea temporale composée d'une forte densité de cellules ganglionnaires de taille moyenne et une fovea nasale avec une densité aussi remarquable de cellules ganglionnaires, mais de taille hétérogène.

Électrophysiologie rétinienne

Afin de mieux comprendre la diversité des adaptations visuelles des oiseaux à différentes intensités lumineuses, il est nécessaire d'étudier la physiologie de la rétine et de comparer les différences fonctionnelles souvent associées à un mode de vie nocturne, diurne ou crépusculaire. L'utilisation de techniques d'enregistrement électrorétinographique est particulièrement indiquée pour mesurer la sensibilité rétinienne des espèces étudiées. L'ERG reflète la somme des réponses rétinienne produites par les bâtonnets et les cônes à la lumière et permet ainsi une évaluation objective de la fonction visuelle. Pour une rétine adaptée à l'obscurité et un stimuli de

faible intensité, le système des bâtonnets domine la réponse, alors qu'en conditions d'adaptation à la lumière, la réponse est dominée par le système des cônes, tant chez l'humain (Fishman et Sokol 1990; Heckenly et Arden 1991) que chez le pigeon, une espèce diurne (Blough 1967) où la Chevêche d'Athènes, une espèce crépusculaire (Porciatti 1989).

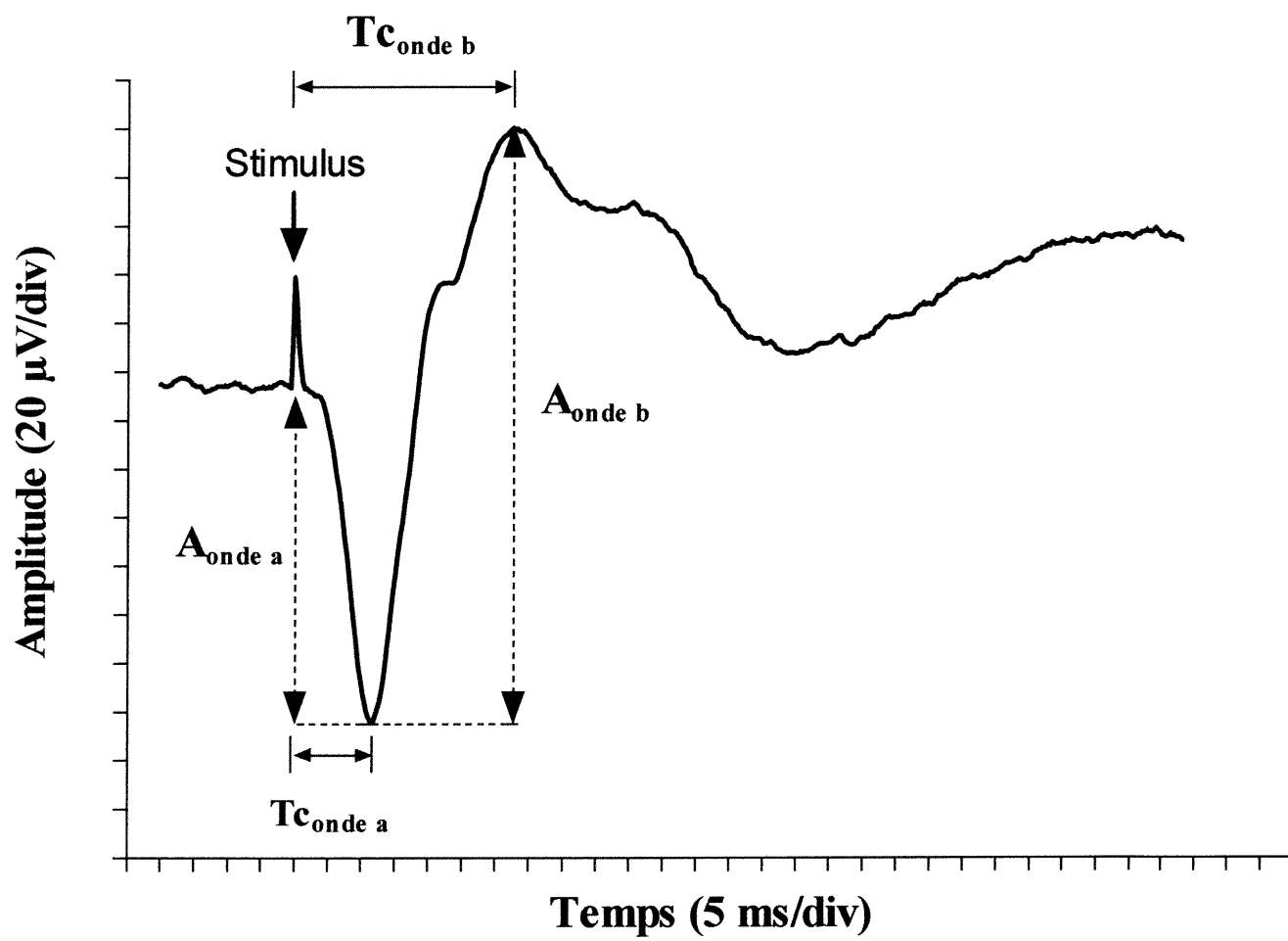
Les composantes de l'ERG

Suite à un stimulus lumineux, l'ERG des vertébrés se caractérise par deux ondes prédominantes: une onde a négative et une onde b positive. La figure 1 illustre un exemple typique d'un ERG enregistré en adaptation à l'obscurité (scotopique) chez le Quiscale bronzé (*Quiscalus quiscula*), une des espèces étudiées lors de nos expérimentations (voir article). Outre la polarité, ces ondes se caractérisent également par une variation de leur forme, leur amplitude (μV) et leur temps de culmination (Dowling 1970; Fulton 1991 Ikeda 1993).

Un des principaux but de la physiologie a été d'établir l'origine des potentiels enregistrés en fonction des structures variées de la rétine à l'aide de mesures intracellulaires chez le chat (Brown and Wiesel 1961) et l'oiseau (Ogden et Wylie 1971). L'onde a est la première activité électrique enregistrée et origine principalement des variations du potentiel de la membrane du segment interne des photorécepteurs; sa polarité négative résulte de l'hyperpolarisation des membranes en réponse au stimulus lumineux, et son amplitude varie en fonction de l'intensité du stimulus (Brown et Wiesel 1961; Kare et Rodgers 1976; Tessier-Lavigne 1995; Hood et Birch 1990, 1996). La polarité négative observée résulte principalement de l'hyperpolarization des photorécepteurs suite à un stimulus lumineux, tant pour les cônes que les bâtonnets (Fulton et Rhuston 1978; Palacios et Goldsmith 1993).

L'onde a est suivie de l'onde b; celle-ci origine principalement de l'activité électriques des cellules de la couche nucléaire interne, particulièrement celle des

Figure 1. ERG scotopique du Quiscale bronzé (*Quiscalus quiscula*). Les mesures d'amplitude et de temps de culmination de chacune des ondes sont effectuées selon la procédure identifiée sur la figure. Abréviations: $A_{\text{onde a}}$: amplitude de l'onde a; $T_{\text{onde a}}$: temps de culmination de l'onde a; $A_{\text{onde b}}$: amplitude de l'onde b; $T_{\text{onde b}}$: temps de culmination de l'onde b (Figure résultant de nos données expérimentales).



cellules bipolaires (Gurevich et Slaughter 1993; Shiells et al. 1999). De plus, l'activité des cellules de Müller, des cellules gliales distribuées de façon radiale dans la rétine, contribue également à ce potentiel global (Dowling 1970; Armington 1974). Celle-ci reflète la dépolarisation des synapses proximales des cellules de Müller en réponse à une augmentation rapide de la concentration de potassium dans la rétine interne et représentent probablement indirectement l'activité des cellules bipolaires suite à la stimulation des photorécepteurs (Jamison et al. 2001). Cette affirmation est justifiée par la réponse positive des cellules de Müller et son amplitude change également en se dépolarisant à toutes les intensités de stimulus (Sieving et al. 1994). Sa forme et sa latence sont similaires, excepté pour les petites oscillations superposées sur l'onde b. Malgré que les cellules de Müller ne soient pas directement impliquées dans la transmission directe d'information dans la rétine, elles reflètent cependant ce processus. En effet, les cellules gliales sont connues pour être sensibles à l'accumulation d'ions de potassium dans l'espace extracellulaire de la rétine. Quand les neurones rétiniens sont activés par la lumière, des ions de potassium sont relâchés dans l'espace entre les cellules nerveuses et gliales.

Les caractéristiques de l'onde b sont particulièrement influencées par la régénération du pigment des bâtonnets, la rhodopsine, pendant l'adaptation à l'obscurité, et les valeurs d'amplitude et de latence sont alors considérées comme une mesure indirecte de la sensibilité rétinienne (Armington 1974). Pendant l'adaptation à l'obscurité, la rhodopsine contenue dans les bâtonnets se régénère et influence l'activité des cellules de la couche nucléaire interne. La concentration intracellulaire de GMPc est élevée dans les bâtonnets. Le GMPc ouvre les canaux ioniques de la membrane cellulaire, ce qui permet l'entrée de sodium (Na^+) et de calcium (Ca^{2+}), dépolarisant ainsi la membrane. La production de neurotransmetteurs qui accompagnent la dépolarisation, est élevée dans l'obscurité. Par contre, suite à l'exposition à la lumière, la concentration de GMPc diminue ce qui entraîne la fermeture de ces canaux ionique de la membrane des bâtonnets, et la membrane

s'hyperpolarise. Ceci cause une diminution de la transmission de neurotransmetteurs, altérant ainsi la réponse des cellules de la couche nucléaire interne.

On peut également observer des potentiels oscillatoires (POs) qui sont de petites ondes superposées sur la phase ascendante de l'onde b, des composantes rétiniennes différentes des ondes a et b. De plus, les POs sont probablement les seuls composantes post-synaptiques pouvant être enregistré par l'ERG. (voir Wachtmeister 1998). Chez le pigeon et le poulet, par exemple, l'amplitude maximale de certain POs est enregistrées au niveau de la couche plexiforme interne (Ogden et Wylie 1971). Pour l'instant, de récentes études chez l'humain suggèrent que les processus neurologiques des cellules bipolaires, amacrines et/ou ganglionnaires sont impliquées à différents degrés dans la production de ces potentiels (Wachtmeister 1998).

Finalement, plusieurs facteurs peuvent affecter les différents paramètres de l'ERG. Ainsi, les électrorétinogrammes humains avec flash peuvent différencier la fonction des bâtonnets et des cônes en modifiant soit le degré d'adaptation de la rétine, l'intensité du flash la couleur et la fréquence du stimulus (Spafford et al. 1993; Robson et Frishman 1998). Chez les oiseaux, l'amplitude des ondes dépend principalement de l'intensité et de la longueur d'onde du stimulus utilisé ainsi que du niveau initial d'adaptation de la rétine à la lumière (Armington 1974; Martin 1990; Fulton 1991). L'amplitude de l'onde b varie en fonction de la luminance du stimulus (Severs et Johnson 1993). De plus, les fonctions rétiniennes de plusieurs espèces sont régularisées de façon circadienne par des mécanismes endogènes inhérents à la glande pinéale qui est également composée de cellules semblables aux bâtonnets (Gwinner 1975; Follet et al. 1985; Foster et al. 1989). Cette rythmicité a été vérifiée chez le poulet, le pigeon, et la Caille japonaise (*Coturnix coturnix*) et s'exprime particulièrement par des variations d'amplitude des ondes a et b (Schaeffel et al. 1991; Lu et al. 1995; Manglapus et al. 1999; Wu et al. 2000). De plus, les capacités visuelles des individus varient selon l'âge. Porciatti et al. (1991) ont d'ailleurs

observé chez des pigeons âgés une diminution de l'amplitude des ondes, ceci étant principalement causé par la perte de photorécepteurs et de cellules ganglionnaires.

La sensibilité rétinienne scotopique

La sensibilité visuelle scotopique se définit par la capacité de répondre à des stimuli de faibles intensités ou diminuant progressivement d'intensité (Kare et Rogers 1976; Fulton 1991). La relation observée entre l'intensité du stimulus et la réponse de masse des bâtonnets et des neurones se conforme à l'équation hyperbolique de Naka-Rushton où l'intensité responsable d'une amplitude représentant la moitié de l'amplitude maximale obtenue correspond à la mesure de sensibilité (k) (Naka et Rushton ; Tansley 1965; Fulton 1991; Chappell et Naka 1991).

La sensibilité rétinienne a été mesurée chez la Chouette fauve (*Strix aluco*) (Martin 1977), le pigeon (Blough 1956), deux espèces de canards (Anatidae) (Hersloff et al. 1974; Wells et al. 1975) et plusieurs espèces d'oiseaux pataugeurs (Ciconiiformes) et d'oiseaux de rivages (Charadriiformes) (Rojas et al. 1997, 1999a, 1999b). Les données suggèrent que les oiseaux qui évoluent sous de faibles intensités lumineuses pour se déplacer et se nourrir jouissent d'une meilleure sensibilité scotopique comparativement aux espèces restreintes aux activités diurnes ou qui utilisent d'autres systèmes sensoriels dans leurs activités nocturnes. La chouette, par exemple, est 100 fois plus sensible que le pigeon et ce, parce que les mécanismes rétinien responsables de sa sensibilité sont différents et non parce que les propriétés optiques de ses yeux sont différentes de celles des autres oiseaux (Martin, 1985).

Objectifs et choix des espèces

La problématique présentée dans ce mémoire de maîtrise s'inscrit dans la lignée des travaux antérieurs portant sur l'écologie sensorielle des espèces. L'étude comparée morpho-fonctionnelle de Rojas Oviedo (1998) a particulièrement abordée les corrélations entre les comportements nocturnes de deux groupes d'oiseaux aquatiques (Charadriiformes et Ciconiiformes) et les adaptations structurelles et fonctionnelles de leur rétine. Ses résultats démontrent effectivement un lien entre l'utilisation de la vision dans des conditions nocturnes et la possession de capacités visuelles nocturnes adéquate.

Dans le même ordre d'idée, l'objectif principal de notre étude consiste à vérifier s'il y a une corrélation entre le moment d'initiation du chant à l'aube et les caractéristiques physiologiques et morphologiques de la rétine d'oiseaux habituellement diurnes. En fait, il s'agit de vérifier expérimentalement s'il existe un lien entre le comportement des espèces étudiées et leurs capacités visuelles nocturnes et diurnes. Etant donné que les conditions d'éclairage changent rapidement au crépuscule, il y a lieu de savoir si les oiseaux ayant une initiation du chant avant ou pendant le crépuscule civil ont une meilleure capacité de vision nocturne que ceux dont le chant est initié uniquement pendant ou après le lever du soleil.

On pourrait s'attendre par exemple à ce que la Grive solitaire (*Catharus guttatus*) et le Merle d'Amérique qui chantent bien avant le lever du soleil, alors qu'il fait encore nuit, affichent une plus grande sensibilité rétinienne de même qu'un ratio bâtonnets:cônes et une amplitude de l'onde b de l'ERG scotopique plus élevés que des espèces comme le Quiscale bronzé et la Tourterelle triste (*Zenaida macroura*) qui entrent en activité uniquement à partir du lever du soleil ou peu de temps avant. De plus, compte tenu de la quantité de lumière est moins grande dans les sous-bois comparativement aux milieux ouverts (Martin 1990, Endler 1993), on pourrait s'attendre à observer une plus grande sensibilité visuelle chez une espèce qui évolue

dans des milieux ombragés, comme la Grive solitaire, comparativement à une espèce davantage présente dans les milieux ouverts, comme le Merle d'Amérique, alors que toutes deux sont des insectivores diurnes qui initient leur chant pendant la nuit bien avant le lever du soleil.

Références

- ABLE, K. P. et J. D. CHERRY. 1986. Mechanism of dusk orientation in White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*): clock-shift experiments. *Journal of Comparative Physiology*, 159: 107-113.
- ALERSTAM, T. 1990. Ecological causes and consequences of bird orientation. *Experientia*, 46: 405-415.
- ALERSTAM, T. 1981. The course and timing of bird migration. Pp. 9-54 dans *Animal migration* (D. J. Aidley, éd). Cambridge University Press, Cambridge.
- ALI, M. A. et M. A. KLYNE. 1986. *La vision chez les vertébrés*. Masson et Co., Paris.
- ALLARD, H. A. 1930. The first morning song of some birds of Washington, D.C.: its relation to light. *American Naturalist*, 64: 436-469.
- ALLEN, F. H. 1915. The status of the Song Sparrow and the Chipping Sparrow as early birds. *Auk*, 32:110-113.
- ANEZARY, L. J. I. MEDINA, J. SANCHEZ-NOGUIERO, M. LOPEZ-GALLARDO et C. PRADA. 2001. Shape diversity among chick retina Müller cells and their postnatal differentiation. *Journal of Comparative Neurology*, 438: 32-49.
- ARMINGTON, J. C. 1974. *The electroretinogram*. Academic Press, New York.
- ARMSTRONG, E. A. 1963. *A study of bird song*. Dover Publications, New York.
- ASTROM, G. 1976. Environmental influences on daily song activity of the Reed Bunting (*Emberiza schoeniclus* L.). *Zoon supplement*: 1-82.
- BALL, G. F. et S. S. HULSE. 1998. Birdsongs. *American psychologist*, 53: 37-58.
- BANG, B. G. et B. M. WENZEL. 1985. Nasal cavity and olfactory system. Pp. 195-225 dans *Form and function in birds*, vol. 3 (A.S. King et J. McLelland, éd). Academic Press, New York.
- BAPTISTA, L. F. et S. L. GAUNT. 1994. Historical perspectives: Advances in studies of avian sound communication. *Condor*, 96: 817-830.
- BAPTISTA, L. F. 1989. The best studied songbirds. *Birds International*, 1: 10-21.

- BAYLOR, D. A., T. D. LAMB et K.-W. YAU. 1979. Responses of retinal rods to single photons. *Journal of Physiology*, 288: 613-634.
- BEGIN, M. R. et P. HANDORD. 1987. Comparative study of retinal oil droplets in grebes and coots. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 2105-2110.
- BÉLANGER, L. et J. BÉDARD. 1990. Energetic cost of man-induced disturbance to staging Snow Geese. *Journal of Wildlife Management*, 54: 36-41.
- BENNETT, P.M. et P.H. HARVEY. 1985. Relative brain size and ecology in birds. *Journal of Zoology (Londres) A*, 207: 151-169.
- BENT, A. C. 1949. *Life histories of North American thrushes, kinglets and their allies*. U.S. Natural Museum Bulletin, 196. Washington, D.C.
- BENT, A. C. 1932. *Life histories of North American gallinaceous birds*. U.S. Natural Museum Bulletin, 176. Washington, D.C.
- BLOUGH, D. S. 1956. Dark adaptation in the pigeon. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, 49: 425-430.
- BOIRE, D. et G. BARON. 1994. Allometric comparison of main brain subdivisions in birds. *Journal of Brain Research*, 35:49-66.
- BOURNE, W. R. P. 1982. The midnight descent, dawn ascent and reorientation of landbird migrating across the North Sea in autumn. *Ibis*, 122: 536-548.
- BOWMAKER, J. K. 1991. Photoreceptors, photopigments and oil droplets. Pp. 108-127 dans *Vision and visual dysfunction: The perception of colour* (P. Gouras, éd). Macmillan, Londres.
- BOWMAKER, J. K. et A. KNOWLES. 1977. The visual pigments and oil droplets of the chicken retina. *Vision Research*, 17: 755-764.
- BRAEKEVELT, C. R., S. A. SMITH et B. J. SMITH. 1996. Fine structure of the retinal photoreceptors of the Barred Owl (*Strix varia*). *Histological Histopathology*, 11: 79-88.
- BRAEKEVELT, C. R. 1994. Retinal photoreceptor fine structure in the American Crow (*Corvus brachyrhynchos*). *Anatomy, Histology and Embryology*, 23: 376-387.
- BRAEKEVELT, C. R. 1990. Retinal photoreceptor fine structure in the Mallard

- Duck (*Anas platyrhynchos*). *Histological Histopathology*, 5: 123-131.
- BROOKE, M. de L. et P. A. PRINCE. 1991. Nocturnality in seabirds. Pp. 1113-1121 dans *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, vol. 2 (C. G. Sibley, éd). New Zealand Ornithological Congress Trust Board, New Zealand.
- BROWN, K. T. et T. N. WIESEL. 1961. Localisation of origins of electroretinogram components by intraretinal recording of the intact cat eye. *Journal of Physiology*, 158: 257-280.
- BURGER, J. et K. J. STAINE. 1993. Nocturnal behaviour of gulls in coastal New Jersey. *Estuaries*, 16: 809-814.
- CATCHPOLE, C. K. 1982. The evolution of birds sounds in relation to mating and spacing behaviour. Pp. 297-319 dans *Acoustic communication in birds*, vol. 1 (D. E. Kroodsma et E. H. Miller, éd). Academic Press, New York.
- CHAPPELL, R. L. et K.-I. NAKA. 1991. Sensitivity transformation for vertebrate vision. *Visual Neuroscience*, 6: 371-374.
- CHEN, Y. et J. NAITO. 1999. A quantitative analysis of cells in the ganglion cell layer of the chick retina. *Brain, Behavior and Evolution*, 53: 75-86.
- COHEN, A. I. 1972. Rods and cones. Pp. 63-109, dans *Physiology of photoreceptors organs* (M. G. F. Fuortes, éd). Springer-Verlag, Berlin.
- CRAMP, S. (éd). 1985. *The birds of the Western Palearctic*, vol 4. Oxford University Press, Oxford.
- CUTHILL, I. C. et W. A. MACDONALD. 1990. Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the Blackbird, *Turdus merula*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 26: 209-216.
- DAVIS, J. 1958. Singing behaviour and the gonad cycle of the Rufous-sided Towhee. *Condor*, 60: 308-336.
- DOWLING, J. E. 1970. Organisation of vertebrates retinas. *Investigative Ophthalmology*, 9: 655-680.
- DUKE-ELDER, S. 1958. *The eye in evolution*. C.V. Mosby, St-Louis.
- ENDLER, J. A. 1993. The colour of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, 63: 1-27.

- EVANS, H. E. et G. R. MARTIN. 1993. Organa sensuum. Pp. 585-611 dans
Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium (J. J. Baumel, éd). Nuttall
Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- EVANS, P. R. 1985. Migration. Pp. 348-353 dans *A dictionary of birds* (B.
Campbell et E. Lack, éd). T. et A.D. Poyser, Calton, UK.
- FEDDUCIA, A. 1985. Flightlessness. Pp. 223-224 dans *A dictionary of birds* (B.
Campbell et E. Lack, éd). T. et A. D. Poyser, Calton, UK.
- FEIN, A. et E. Z. SZUTS. 1982. *Photoreceptors, their role in vision*. Cambridge
University Press, Cambridge, Angleterre.
- FINGER, E. et D. BURKHARDT. 1994. Biological aspects of bird coloration and
avian color vision including ultraviolet range. *Vision Research*, 34: 1509-1514.
- FISLER, G. F. 1962. Variation in the morning awakening time of some birds in
South-Central Michigan. *Condor*, 64: 184-198.
- FISHMAN, G. A. et S. SOKOL. 1990. *Electrophysiology testing*. 1990. American
Academy of Ophthalmology, San Francisco.
- FOLLETT, B. K., R. G. FOSTER et T. J. NICHOLLS. 1985. Photoperiodism in
birds. *Ciba Foundation Symposium*, 117: 93-105.
- FOSTER, R. G., A. M. TIMMERS, J. J. SCHALKEN et W.J. DEGRIP. 1989. A
comparison of some photoreceptors characteristics in the pineal and the retina:
The Japanese Quail (*Coturnix coturnix*). *Journal of Comparative Physiology A*,
165: 553-563.
- FULTON, A. B. 1991. Intensity relations and their significance. Pp. 260-263 dans
Principles and practice of clinical electrophysiology of vision (J. R. Heckenlively
et G. B. Arden, éd). Mosby Year Book, St-Louis.
- GERRITSEN, A. F. C., Y. M. VAN HEEZIK et C. SWEENEN. 1983.
Chemoreception in two further *Calidris* species (*C. maritima* and *C. canutus*).
Netherlands Journal of Zoology, 33: 485-496.
- GILL, F. B. 1990. *Ornithology*. W.H. Freeman and Company, New York.
- GOLDSMITH, T. H. 1990. Optimisation, constraint, and history in the evolution of
eyes. *Quarter Review in Biology*, 65: 281-322.

- GOLDSMITH, T. H. 1973. Photoreception and vision. Pp. 577-632 dans
Comparative animal physiology, vol. 2 (L. C. Prosser, éd) Saunders Company,
Toronto.
- GOODSON, J. L. 1998. Territorial aggression and dawn song. *Hormone Behavior*,
34: 67-77.
- GUREVICH, L. et M. M. SLAUGHTER. 1993. Comparison of the waveforms of the
on bipolar neuron and the b-wave of the electroretinogram. *Vision Research*, 17:
2431-2435.
- GWINNER, E. 1975. Circadian and circannual rhythms in birds. Pp. 99-121 dans
Avian biology, vol. 5 (D. S. Farmer et J. King, éd). Academic Press, New York.
- HART, N. S., J. C. PARTRIDGE, I. C. CUTHILL et A. T. D. BENNETT. 2000a.
Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptors distribution
in two species of passerine bird: the Blue Tit (*Parus caeruleus* L.) and the
Blackbird (*Turdus merula* L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 186: 375-
387.
- HART, N. S., J. C. PARTRIDGE, A. T. D. BENNETT et I. C. CUTHILL . 2000b.
Visual pigments, cone oil droplets and ocular media in four species of estrild
finch. *Journal of Comparative Physiology A*, 186: 681-694.
- HART, N. S., J. C. PARTRIDGE et I. C. CUTHILL. 1998. Visual pigments, oil
droplets and cone photoreceptors distribution in the European Starling (*Sturnus
vulgaris*). *Journal of Experimental Biology*, 201: 1433-1446.
- HAYES, B. P. et M. BROOKE. 1990. Retinal ganglion cells distribution and
behavior in Procellariiform seabirds. *Vision Research*, 30: 1277-1289.
- HEALY, S. et T. GUILFORD. 1990. Olfactory-bulb size and nocturnality in birds.
Evolution, 44: 339-346.
- HENWOOD, K. et A. FABRICK. 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus:
temporal selection for communicatory optimization. *American Naturalist*, 114:
260-274.
- HERSLOFF, L., D. N. LEHNER, E. G. BOLEN et M. R. RYLANDER. 1974. Visual
sensitivity in the Black-bellied Tree Duck (*Dendrocygna autumnalis*), a

- crepuscular species. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 86: 486-492.
- HIGHSMITH, R. T. 1989. The singing behaviour of Golded-winged Warblers. *Wilson Bulletin*, 101: 36-50.
- HOOD, D. C. et D. G. BIRCH. 1996. The b-wave of the scotopic (rod) ERG as a measure of the activity of human bipolar cells. *Journal of Optical Society of America*, 13: 623-633.
- HOOD, D. C. et D. G. BIRCH. 1990. The a-wave of the human ERG and rod receptor function. *Investigative Ophthalmology in Visual Neuroscience*, 31: 2070-2081.
- HUBER, R., M.J. van STAADEN, L. S. KAUFMAN et K.F. LIEM. 1997. Macrohabitat use, tropic patterns, and the evolution of brain structures in African cichlids. *Brain, Behavior and Evolution*, 50: 167-182.
- IKEDA, H. 1993. Clinical electroretinography. Pp. 115-139 dans *Evoked potentials in clinical testing* (A. M. Halliday, éd). Churchill Livingstone, Edimbourg.
- INZUZA, O., H. BRAVO, R. L. SMITH et M. ANGEL. 1991. Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: A study on predatory and carrion-eating birds. *Anatomical Research*, 229: 271-277.
- JAMISON, J. A., R. A. BUSH, B. LEI et P. A. SIEVING. 2001. Characterization of the rod photoresponse isolated from the dark-adapted primate ERG. 2001. *Visual Neuroscience*, 18: 445-455.
- JANE, S. D. et J. K. BOWMAKER. 1988. Tetrachromatic colour vision in the duck (*Anas platyrhynchos* L.): microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. *Journal of Comparative Physiology A*, 162: 225-235.
- KACELNIK, A. et J. R. KREBS. 1982. The dawn chorus in the Great Tit (*Parus major*): proximate and ultimate causes. *Behavior*, 83:287-309.
- KACELNIK, M. R. 1979. The foraging efficiency of Great Tits (*Parus major* L.) in relation to light intensity. *Animal Behavior*, 27: 237-241.
- KARE, M. R. et J. G. RODGERS, Jr. 1976. Sense organs. Pp. 30-52 dans *Avian physiology* (P. D. Sturkie, éd). Springer-Verlag, New York.

- KAUFMANN, G. W. 1989. Breeding ecology of the Sora, *Porzana carolina*, and the Virginia Rail, *Rallus limnicola*. Canadian Field-Naturalist, 103: 270-282.
- KAWAMURO, K, T. IRIE et T. NAKAMURA. 1997. Filtering effect of cone oil droplets detected in the P-III response spectra of Japanese Quail. Vision Research, 37: 2829-2834.
- KERLINGER, P. et F. R. MOORE. 1989. Atmospheric structures and avian migration.. Current Ornithology, vo6: 109-142.
- KROODSMA, D. E. et B. E. BYERS. 1991. The function of bird song. American Zoologist, 31: 318-328.
- KROODSMA, D. E. et E. H. MILLER. 1982. *Acoustic communication in birds*, vol. 1. Academic Press, New York.
- LANYON, W. E. 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. Bulletin of the American Museum of Natural History, 161: 427-628.
- LAROM, D., M. GARSTANG, K. PAYNE, R. RASPET et M. LINDEQUE. 1997. The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations. Journal of Experimental Biology, 200: 421-431.
- LEOPOLD, A. et A. E. EYNON. 1961. Avian daybreak and evening song in relation to time and light intensity. Condor, 63: 269-293.
- LÉTOURNEAU, V. et A. MORRIER. 1995. Pp. 1131-1133 dans Gauthier, J et Y. Aubry (sous la direction de.). *Les Oiseaux nicheurs du Québec: Atlas des Oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de la protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Région du Québec, Montréal.
- LU, J., M. J. ZORAN et V. M. CASSONE. 1995. Daily and circadian variation in the electroretinogram of the domestic fowl: effects of melatonin. Journal of Comparative Physiology A, 177: 299-306.
- LYTHGOE, J. N. 1979. *The ecology of vision*. Clendon, Oxford.
- MACE, R. 1987. The dawn chorus in the Great Tit (*Parus major*) is directly related to female fertility. Nature, 330: 745-745.
- MACE, R. 1986. The importance of female behaviour in the dawn chorus. Animal

- Behavior, 34: 621-622.
- MANGLAPUS, M. K., H. UCHIYAMA, N. F. BUELOV et R. B. BARLOW. 1998. Circadian rhythms of rod-cone dominance in the Japanese Quail retina. *Journal of Neuroscience*, 18: 4775-4784.
- MARIANI, A. P. 1987. Neuronal and synaptic organization of the outer plexiform layer of the pigeon retina. *American Journal of Anatomy*, 179: 25-39.
- MARTIN, G.R. et P.A. PRINCE. 2001. Visual fields and foraging in procellariiform seabirds: sensory aspects of dietary segregation. *Brain, Behavior and Evolution*, 57: 33-38.
- MARTIN, G. R. et KATZIR, G. Sun shades and eye size in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 56: 340-344.
- MARTIN, G. R. 1994. Form and function in the optical structure of birds eyes. Pp. 1-34 dans *Perception and motor control in bird*. (M. N. O. Davies et P. R. Green, éds). Springer-Verlag, New York.
- MARTIN, G. R. 1993. Producing the image. Pp. 5-24 dans *Vision, brain, and behavior in birds* (H. P. Zeigler et H.-J. Bischof, éds). The Massachusetts Institute of Technology, Cambridge.
- MARTIN, G. R. 1990. *Birds by night*. T. & A.D. Poyser, Calton, UK.
- MARTIN, G. R. 1986. The eye of the passeriform bird, the European starling (*Sturnus vulgaris*): eye movement amplitude, visual fields and schematic optics. *Journal of Comparative Physiology*, 159: 545-557.
- MARTIN, G. R. 1985. Eye. Pp. 311-373 dans *Form and function in birds* (A. S. King et J. McLelland, éds) Academic Press, Inc., Londres.
- MARTIN, G. R. 1977. Absolute visual threshold and scotopic spectral sensitivity in the Tawny Owl (*Strix aluco*). *Nature*, 268: 636-638.
- McNEIL, R., L. M. ROJAS, T. CABANA et P. LACHAPELLE. 1999. Vision and nocturnal activities in wading birds and shorebirds. Pp. 2691-2710 dans *Proceedings of 22nd International Ornithological Congress*, Durban (N. J. Adams et R. H. Slowton, éds). BirdLife South Africa, Johannesburg, Afrique du Sud.
- McNEIL, R. et J. R. RODRIGUEZ. 1996. Ecological significance and sensorial

- aspects of nocturnal foraging in shorebirds. Pp. 23-58 dans *Animals in their environment* (T. Cabana, éd). Orbis, Frelighsburg, Québec.
- McNEIL, R. et G. ROMPRÉ. 1995. Day and night feeding territoriality in Willets *Catoptrophorus semipalmatus* and Whimbrels *Numenius phaeopus* during the non-breeding season. *Ibis*, 137: 169-176.
- McNEIL, R., P. DRAPEAU, et R. PIEROTTI. 1993. Nocturnality in colonial waterbirds: occurrence, special adaptations, and suspected benefits. *Current Ornithology*, 10: 187-246.
- McNEIL, R., P. DRAPEAU et J. D. GOSS-CUSTARD. 1992. The occurrence and adaptative significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biological Review*, 67: 381-349.
- McNEIL, R. 1991. Nocturnality in shorebirds. Pp. 1098-1104 dans *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, vol. 2 (G. R. Martin et M. de L. Brooke, éd). New Zealand Ornithological Congress Trust Board, New Zealand.
- MEYER, D. B. 1977. The avian eye and its adaptation. Pp. 238-251 dans *Handbook of sensory physiology*. (F. Crescitelli, éd.). Springer-Verlag, New York.
- MEYER, D. B. et H. C. MAY. 1973. The topographical distribution of rods and cones in the adult chicken retina. *Experimental Eye Research*, 17: 347-355.
- MØLLER, A. P. 1991. Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility. *American Naturalist*, 138: 994-1014.
- MOORE, F. R. et P. KERLINGER. 1991. Nocturnality, long-distance migration, and ecological barriers. Pp. 1122-1129 dans *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, vol. 1 (G. R. Martin et L. Brooke, éd). New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington, Nouvelle Zélande.
- MOORE, F. R. 1986. Sunrise, skylight polarization, and the early morning orientation of night-migrating warblers. *Condor*, 88: 493-498.
- MORRIS, V. B. et C. D. SHOREY. 1967. An electronmicroscopic study of types of photoreceptor in the chicken retina. *Journal of Comparative Neurology*, 129: 313-340.

- MORSE, D. H. 1989. Song patterns of warblers at dawn and dusk. *Wilson Bulletin*, 101: 26-35.
- MORTON, M. L., M. E. PEREYRA et L. F. BAPTISTA. 1985. Photoperiodically induced ovarian growth in the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambellii*) and its augmentation by song. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 80: 93-97.
- NALBACH, H. O., F. WOLF-OBERHOLLENZER et M. REMY. 1993. Exploring the image. Pp.25-46 dans *Vision, brain, and behavior in birds* (H. P. Zeigler et H.-J. Bischof, éds). Bradford Book, Cambridge, Massachusetts.
- NELSON, D. A. et L. J. CRONER. 1991. Song categories and their functions in the Field Sparrow (*Spizella pusilla*). *Auk*, 108: 42-52.
- NELSON, R. et H. KOLB. 1984. Amacrine cells in scotopic vision. *Ophthalmic Research*, 16: 21-26.
- NICE, M. M. 1943. Studies in the life history of the Song Sparrow. II. The behaviour of Song Sparrow and other passerines. *Transcripts of the Linnean Society*, 6: 1-328.
- NOL, E. et D. BOIRE. 1996. Embryonic brain growth in two shorebirds: *Charadrius vociferus* and *Gallinago gallinago*. 1996. *Brain, Behavior and Evolution*, 48: 16-26.
- NOWICKI, S. et G. F. BALL. 1989. Testosterone induction of song in photosensitive and photorefractory male sparrows. *Hormone Behavior*, 23: 514-525.
- OGDEN, T. E. et R. WYLIE. 1971. Avian retina. I. Microelectrode depth and marking studies of local ERG. *Journal of Neurophysiology*, 34: 357-361.
- OWEN, M. 1991. Nocturnal feeding in waterfowl. Pp. 1105-1112 dans *Acta XX Congressus Internationalis*, vol. 2 (G. R. Martin et L. Brooke, éds). Ornithological Congress Trust Board, Wellington, Nouvelle-Zélande.
- PALACIOS, A. G. et T. H. GOLDSMITH. 1993. Photocurrents in retinal rods of pigeons (*Columba livia*): kinetics and spectral sensitivity. *Journal of Physiology*, 471: 817-829.
- PALACIOS, A. G. et F. VALERA. 1992. Color mixing in the pigeon (*Columba livia*)

- II: A psychophysical determination in the middle, short and near-UV wavelength range. *Vision Research*, 32: 1947-1953.
- PORCIATTI, V., W. HODOS, G. SIGNORINI et F. BRAMANTI. 1991. Electoretinographic changes in aged pigeons. *Vision Research*, 31: 661-668.
- PORCIATTI, V., G. FONTANESI et P. BAGNOLI. 1989. The electroretinogram of the Little Owl (*Athena noctua*). *Vision Research*, 29: 1693-1698.
- REHKÄMPER, G., H. D. FRAHM et K. ZILLES. 1991. Quantitative development of brain structures in birds (Galliformes and Passeriformes) compared to that in mammals (Insectivores and Primates). *Brain, Behavior and Evolution*, 37: 125-143.
- REID, B. et G. R. WILLIAMS. 1985. The Kiwi. Pp. 301-330 dans *Biogeography and ecology in New Zealand* (G. Kuschel, éd). Junk, The Hague.
- RICHARDSON, W. J. 1978. Reorientation of nocturnal landbirds migrants over the Atlantic Ocean near Nova Scotia in Autumn. *Auk*, 95: 717-732.
- ROACH, F. E. et J. L. GORDON. 1973. The light in the night sky. Pp.1-52 dans *Geophysics and astrophysics monographs*, vol. 4 (B.M. Mc Cormack. D. Reidel, éd). Publishing Company, Dordrecht.
- ROBERT, M. 1995. Le Râle jaune. 1995. Pp 438-441 dans Gauthier, J et Y. Aubry (sous la direction de.). *Les Oiseaux nicheurs du Québec: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de la protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Région du Québec, Montréal.
- ROBERT, M. et R. McNEIL. 1989. Comparative day and night feeding strategies of shorebirds species in tropical environment. *Ibis*, 131: 69-79.
- ROBINSON, S. R. 1994. Early vertebrate colour vision. 1994. *Nature*, 367: 121.
- ROBSON, J. G. et L. J. FRISHMAN. 1998. Dissecting the dark-adapted electroretinogram. *Documenta Ophthalmologica*, 3: 187-205.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A. 1950. Les yeux et la vision. Pp. 221-242 dans *Traité de zoologie*, Tome XV (P. P. Grassé, éd). Masson et Co., Paris.
- ROJAS, L.M., R. McNEIL, T. CABANA et P. LACHAPELLE. 1999a. Diurnal and

- nocturnal visual capabilities in shorebirds as a function of their feeding strategies. *Brain, Behavior and Evolution*, 53: 29-43.
- ROJAS, L.M., R. McNEIL, T. CABANA et P. LACHAPELLE. 1999b. Behavioral, morphological and physiological correlates of diurnal and nocturnal vision in selected wading bird species. *Brain, Behavior and Evolution*, 53: 227-242.
- ROJAS OVIEDO, L. M. 1998. Étude comparée et morpho-fonctionnelle de la capacité de vision nocturne chez deux groupes d'oiseaux aquatiques. Thèse de doctorat. Université de Montréal, Montréal.
- ROJAS, L.M., R. McNEIL, T. CABANA et P. LACHAPELLE. 1997. Diurnal and nocturnal visual function in two tactile foraging waterbirds: the American White Ibis and the Black Skimmer. *Condor*, 99: 191-200.
- ROMPRÉ, G. et R. McNEIL. 1996. Variability in day and night feeding habitat use in the Willet *Catoptrophorus semipalmatus* during the non-breeding season in northeastern Venezuela. *Wader Study Group Bulletin*, 81: 82-87.
- RYAN, M. J. et E. A. BRENOWITZ. 1985. The role of the body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist*, 126: 87-100.
- SCHAEFFEL, F., B. ROHRER, T. LEMMER et E. ZRENNER. 1991. Diurnal control of rod function in the chicken. *Visual Neuroscience*, 6: 641-652.
- SEARCY, N. A. et M. ANDERSSON. 1986. Sexual selection and evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 507-533.
- SEVERNS, M. L. et M. A. JOHNSON. 1993. The variability of the b-wave of the electroretinogram with stimulus luminance. *Documenta Ophthalmologica*, 84: 291-299.
- SHIELLS, R. A. et G. FALK. 1999. Contribution of rod, on-bipolar and horizontal cell light responses to the ERG of dogfish retina. *Vision Neuroscience*, 16: 503-511.
- SIEVING, P. A., K. MURAYAMA et F. NAARENDORP. 1994. Push-pull model of the primate photopic ERG: a role for hyperpolarizing neurons in shaping the b-wave. *Vision Neuroscience*, 25: 519-532.
- SILLMAN, A. J. 1969. The visual pigments of several species of birds. *Vision*

- Research, 9: 1063-1077.
- SLAGSVOLD, T. 1996. Dawn and dusk singing of male American Robins in relation to female behavior. *Wilson Bulletin*, 108: 507-515.
- SLAGSVOLD, T., S. DALE et G.-P. SAETRE. 1994. Dawn singing in the Great Tit (*Parus major*): mate attraction, mate guarding, or territorial defence? *Behaviour*, 131: 115-138.
- SNYDER, A. W., S. B. LAUGHLIN et D. G. STAVENGA. 1977. Information capacity of eyes. *Vision Research*, 17: 163-175.
- SPAFFORD, M. M., A. NURANI et J. G. FLANAGAN. 1993. Suitable color flash filters for ERG testing: a comparative study. *Vision Science*, 8: 13-20.
- SPECTOR, D.A. 1992. Wood-Warbler song systems. A review of paruline singing behaviors. *Current ornithology*, vol. 9: 199-238.
- STAICER, C. A., D. A. SPECTOR et A. G. HORN. 1996. The dawn chorus and other diel patterns in acoustic signaling. Pp. 426-453 dans *Ecology and avian communication in birds* (D. E. Kroodsma et E. H. Miller, édés). Cornell University Press, Ithaca.
- STAICER, A. C. 1989. Characteristics, use, and significance of two singing behaviors in the Grace's Warbler (*Dendroica graciae*). *Auk*, 106: 49-63.
- SUBORO, M. A., M. A. HERRERO et J. A. SCOLARO. 1991. Regionalization of the ganglion cell layer in the retina of Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Colonial Waterbirds*, 14: 17-24.
- SUTHERS, R. A. 1978. Sensory ecology of birds. Pp. 217-251 dans *Sensory ecology. Review and perspectives* (M.A. Ali, éd). Plenum Press, New York.
- TANSLEY, K. 1965. *Vision in vertebrates*. Chapman and Hall, Londres, Angleterre.
- TARRES, M. A., M. BARON et A. GALLEGO. 1986. The horizontal cells in the retinae of the Owl, *Tyto alba*, and Owlet, *Carinae noctua*. *Experimental Eye Research*, 42: 315-321.
- TESSIER-LAVIGNE, M. 1995. Phototransduction and information processing in the retina. Pp. 400-417 dans *Principles of neuroscience*. (E. R. Kandell, J. H. Schwartz et T. M. Jessell, édés). Appleton & Lange, Inc., Connecticut.

- VAURIE, C. 1946. Early morning song during middle and late summer. *Auk*, 63: 163-171.
- WACHTMEISTER, L. 1998. Oscillatory potentials in the retina: what do they reveal. *Progress in Retinal and Eye Research*, 17: 485-521.
- WALLS, G. L. 1942. *The vertebrate eye and its adaptative radiation*. Cranbook institute of science. Michigan.
- WALDVOGEL, J. A. 1990. The bird's eye view. *American Scientist*, 78: 342-353.
- WELLS, M. C., P. N. LEHNER, E. G. BOLEN et M. K. RYLANDER. 1975. Comparison of scotopic sensitivity in diurnal (*Anas platyrhynchos*) and crepuscular (*Dendrocygna autumnalis*) ducks. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88: 940-944.
- WELTY, J. C. 1962. *The life of birds*. W.B. Saunders Company, Londres.
- WHITFIELD-RUCKER, M. et V. M. CASSONE. 2000. Photoperiodic regulation of the male House Sparrow song control system: gonadal dependant and independant mechanisms. *Genetic Comparative Endocrinology*, 118:173-183.
- WILEY, R.H. 1991. Associations of song properties with habitats for terrestrial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist*, 138: 973-993.
- WOOD, A. G. 1986. Diurnal and nocturnal territoriality in the Grey Plover at Teesmouth, as revealed with radio telemetry. *Journal of Field Ornithologist*, 57: 213-221.
- WRIGHT, H. W. 1912. Morning awakening and even-song. First paper. *Auk*, 29: 307-327.
- WRIGHT, H. W. 1913. Morning awakening and even-song. Second paper. *Auk*, 30: 512-539.
- WU, W. Q., J. M. McGOOGAN et V. M. CASSONE. 2000. Circadian regulation of visually evoked potentials in the Domestic Pigeon, *Columba livia*. *Journal of Biological Rythms*, 15: 317-328.

Comparison of the retinal sensitivity and morphology in four bird species as a function of the time they start singing in the morning

Anne McSween^a, Pierre Lachapelle^{a,b} and Raymond McNeil^{a,*}

^aDépartement de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, Québec H3C3J7, Canada ; and

^bDepartment of Ophthalmology, McGill University, Montréal, Canada.

[Article en préparation]

Correspondence :

R. McNeil
Département de sciences biologiques
C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, Québec
Canada H3C 3J7
Fax : 514-343-2293
Tel : [REDACTED]
E-mail : [REDACTED]

*Corresponding author. E-mail : [REDACTED]

Abstract. We examined in selected bird species if the species-specific timing of song initiation at dawn could be correlated with a difference in retinal function and structure. We postulated that some songbird species would initiate song at dawn because they have better night vision compared to species that begin their singing closer to sunrise or do not sing at all during this period. The selected species were the American Robin (*Turdus migratorius*), the earliest crepuscular singer in our study although generally active during day, the Hermit Thrush (*Catharus guttatus*), the second crepuscular singer also known for diurnal as well as nocturnal activities, the Common Grackle (*Quiscalus quiscula*), mainly diurnal bird which does not exhibit dawn singing and the Mourning Dove (*Zenaida macroura*), one of the few diurnal non-passerine species to join the dawn chorus before sunrise. Electroretinograms (ERGs) were obtained at different light intensities from anesthetized birds, and the retinae were processed for histological analysis. Based on retinal sensitivity measurements, all species had comparable night vision capabilities. However, based on maximal scotopic b-wave amplitudes, nocturnal vision capabilities tend to be best in the Hermit Thrush, followed by the American Robin, then by the Common Grackle and the Mourning Dove. Although rod densities and rods:cones ratios are the lowest in the thrushes and the robins, both species have higher cone and ganglion cell densities and a greater overall thickness of retinal layers compared to the doves and the grackles. Such features suggest a greater number of synaptic connections, which may support the higher retinal response measured under scotopic light conditions. Our results suggest that an early onset of the dawn singing might be correlated with the ability of a species to detect first the dim crepuscular lights.

Keywords: Dawn songs, songbirds, retinal sensitivity, electroretinogram, rods, cones.

INTRODUCTION

Dawn songs are typical of most passerine bird species at the beginning of the reproductive season, with peak output at times occurring before and during the rising of the sun at low levels of illumination (Wright 1912, 1913; Allen 1913; Allard 1930; Nice 1943; Leopold and Eynon 1961; Fisler 1962; Armstrong 1963; Martin 1990). Different species follow each other in an orderly sequence, although this order changes markedly toward the end of the species breeding and song seasons (Wright 1912, 1913; Allard 1930; Nice 1943; Leopold and Eynon 1961; Fisler 1962). Recent studies have focused on the effects of mate's fertility (Mace 1987; Cuthill and Macdonald 1990; Møller 1991; Baptista and Gaunt 1994; Slagsvold 1996), territorial defence (Slagsvold et al. 1994; Goodson 1998), and photoperiod (Nowicki and Ball 1989; Bernard and Ball 1997; Whitfield-Rucker and Cassone 2000) to explain variations in song initiation between the species. Although many authors have suspected a difference in the retinal sensitivities of songbirds (Armstrong 1963; Kacelnik and Krebs 1982; Martin 1990), no study has examined if the species-specific timing of song at dawn could be correlated with retinal ability to detect dim crepuscular lights.

Among members of the Turdinae subfamily, which includes some of the finest and earliest singers, the American Robin (*Turdus migratorius*) is generally one of the first bird to sing at dawn and also one of the last bird to be heard singing in the evening twilight following sunset (Wright 1912, 1913; Allen 1913; Allard 1930; Howell 1942; Vaurie 1946; Bent 1949; Leopold and Eynon 1961; Fisler 1962; Sallabanks and James 1999). Besides this seasonal crepuscular activity, robins exhibit primarily diurnal foraging and migrating behaviors (Sallabanks and James 1999). Other species of the same subfamily, especially the thrushes of the genera *Catharus* and *Hylocichla*, join the dawn chorus not long afterwards (Wright 1912, 1913; Allard 1930; Bent 1949; Leopold and Eynon 1961), although they share more shaded habitats, beneath woodland canopies, in contrast to robins (Bent 1949). Apart from their crepuscular

song activity, these species are known to migrate predominantly at night (Roth et al. 1996; Jones and Donovan 1996). Among the thrushes, other types of nocturnal activities, except incubating, are poorly documented. While dawn songs pertain mostly to songbird species, few non-passerine species take part in the dawn chorus. During peak song period in May, the Mourning Dove (*Zenaidura macroura*) perch cooing may begin about half an hour before sunrise (Allard 1930; Vaurie 1946; Leopold and Eynon 1961; Mirarchi and Baskett 1994). Doves are mostly diurnal birds but there are scattered indications of nocturnal migration (Bent 1932; Mirarchi and Baskett 1994). In contrast, some species like the Common Grackle (*Quiscalus quiscula*) initiate their song exclusively during the day, while inhabiting a wide variety of open or partially open habitats, together with robins and doves (Peer and Bollinger 1997).

Species which occupy open habitats, generally located near forest edges, may experience a wide range of natural light levels which span approximately over 9 log-units of magnitude (Martin 1990). The natural illuminance experienced in such habitats is principally influenced by the position of the sun, the presence of the moon and stars, the degree of cloud cover, and the presence and thickness of a vegetation canopy (Martin 1990; Endler 1993). Therefore, diurnal species initiating song at preferred light intensities at dawn may present visual sensitivities which enable them to be active under nocturnal as well as diurnal illuminances. Such visual flexibility has been exemplified by the retinal capacity of ducks (*Anas*) and egrets (*Egretta*) which permits the detection of natural illuminations available under many nocturnal conditions, although they are considered as mainly diurnal species (Wells et al. 1975; Rojas et al. 1999b). However, the times when birds arise and are first heard in the morning may be related also to their foraging behavior (Armstrong 1963; Gill 1990; Martin 1994). For example, Armstrong (1963) suggested that efficient visually guided foraging by many passerine species is not possible until light levels reach those between civil twilight and sunrise, and whatever the function of the dawn song, most birds are not able to forage efficiently during this time.

It has long been suggested that interspecific differences in retinal morphology and function are resulting from differences in the sensorial environment and lifestyles (Lythgoe 1979; Ali and Klyne 1986; Martin 1994) In this respect, diurnal birds have been shown to have a greater preponderance of cones in their retina while, in nocturnal birds, most photoreceptors are rods (Martin 1985; Tansley and Erichsen 1985). Rods are generally associated with night vision because of their low light sensitivity, while cones are associated with good visual discrimination and perception of colors (Martin 1985). Study of the visual capacities of many shorebirds and wading birds species, characterised by nocturnal as well as diurnal foraging activities, demonstrated that species particularly active at night showed a higher rod density than strictly diurnal species (Rojas et al. 1999a, 1999b).

Although birds don't need to rely on sight to sing, some individual birds and species seem to sing earlier than others as a function of light conditions as suggested by earlier studies (Allard 1930; Nice 1943; Leopold and Eynon 1961; Armstrong 1963). It can be postulated that species that are always or mostly among the first singers may have greater night vision capability than species that sing closer to sunrise or that sing only during the day. Such variations in song initiation might be due either to differences in retinal sensitivity, rod density and photoreceptors ratio or in the species habitat lighting conditions with respect to the sky exposure. In other words, do retinal adaptations and light conditions impose constraints on the initiation of nocturnal and crepuscular behaviors such as singing? These issues were examined by comparing the retinal function and morphological structures of a selected group of diurnal species.

METHODS

Subjects

Four species of diurnal bird species were chosen according to the times of initiation of the dawn song and experiments were performed under guidelines established by the Canadian Council on Animal Care (1994). The American Robins, Common Grackles and Mourning Doves were mist-netted near Montreal, Québec, Canada. The Hermit Thrushes (*Catharus guttatus*) were mist-netted at the University of Montreal's biological station (St-Hippolyte, Québec), some 80 km north of Montreal.

ERG recording

The electroretinograms (ERGs) were recorded in a dark room with the use of a LKC EPIC-2000 visual electrodiagnostic system (LKC Technologies, Inc., Gaithersburg, MD), which included a full-field stimulator (LKC Ganzfeld-2503B), using a method previously reported (Rojas et al., 1997). Following a 2-h period of dark adaptation, the birds were anesthetized with an intramuscular injection of 1:1 solution of ketamine and xylazine (0.0044 cc/kg) and immobilised on a home-made recording-holder so that only the left eye was stimulated by light. The eyelids and nictitating membrane were retracted with a speculum, the cornea was anesthetized with 0.5% proparacaine hydrochloride, and the pupil was fully dilated with 1% tropicamide. A DTL fiber (X-static® 27/7 conductive nylon yarn, Sauquoit Industries, Scranton, PA) was placed on the cornea as the active electrode, while the reference and ground electrodes (Grass subdermal electrodes, Astromed Inc., Warwick, RI) were inserted under the scalp skin and in the pectoral muscle, respectively. The scotopic responses were obtained using increasing flash luminance of -4.68 to 0.52 log $\text{cd}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}$. in steps of 0.4 log unit and, for each intensity, the responses to six successive flashes presented at 10.1-s intervals were averaged. Thereafter, for the recording under photopic conditions, the birds were light-adapted for 10 min to a background luminance of 35.7 $\text{cd}\cdot\text{m}^{-2}$. These ERGs were evoked to flashes of increasing luminance of -1.48 to

0.52 log $\text{cd}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}$. in steps of 0.4 log unit. For each intensity, the responses to 10 successive flashes presented at a 4.2-s intervals were averaged.

The light intensity used to evoke the ERGs was transformed in troland units to account for pupil size variation between species. The Troland (T) is defined as the retinal illuminance equal to that produced by viewing a surface whose luminance is $1 \text{ cd}\cdot\text{m}^{-2}$ through a pupil whose area is 1 mm^2 , and is calculated as follows: $T = LI \times LS$, where LI is the light intensity ($\text{cd}\cdot\text{m}^{-2}$) and LS the pupil surface (mm^2) (Wyszecky and Stile 1967).

Tissue harvesting and retinal histology

Once the ERG recordings were completed, the birds were given a lethal dose of sodium pentobarbital (1 M). Their left eye was removed, and then injected with 2.5% glutaraldehyde in 0.1M phosphate buffer (pH = 7.2), punctured at the cornea, and placed in the same tissue fixative for 30 min. The retina, still attached to the choroid, was cut into nine sectors, using the pecten as a landmark (Rojas et al. 1997). Each sector was then further subdivided into smaller portions that were kept in the fixative for another 3 h. The retinal portions were washed with phosphate buffer for 10 min, postfixed in 1% OsO_4 in 0.1 M phosphate buffer for 1h, rinsed in phosphate buffer followed by distilled water (10 min each), dehydrated in graded ethanol (10 min per step), and bathed in propylene oxide (15 min). The tissues were successively infiltrated with a 1:1 mixture of propylene oxide and Epon for 1 h and pure Epon medium for another 2 h. Finally, they were embedded in silicon rubber moulds filled with Epon and polymerized at 60°C for 48h.

Semithin sections ($0.7\mu\text{m}$) were cut with an ultramicrotome, and 15 sections were mounted on glass slides and stained with toluidin blue. Rods, cones and ganglion cells were counted on $310\text{-}\mu\text{m}$ wide fields, for a total of 15 counts for each of the nine sectors. As in other avian retina, double cones, in addition to single cones, were present

in all four species, and they were counted as two cones (Meyer and May 1973). In addition, the length and diameter of the outer and inner segments of rods and cones and the thickness of each retinal layer were measured.

Data analysis

The analysis of ERG recordings included scotopic and photopic a- and b-wave amplitudes and peak time measurements. To facilitate comparison of electrophysiological data between species of birds, luminance-response function curves were generated from these measurements. We calculated the intensity of the stimulus necessary to evoke a b-wave whose amplitude is half ($\frac{1}{2}V_{\max}$) the saturated amplitude of the response (V_{\max}) evoked by a very bright flash in scotopic conditions using the Michaelis-Menten equation in version 3.0 of the GraphPad Prism package (GraphPad Software, Inc.). This value (k) is generally considered as an adequate measurement of retinal sensitivity under scotopic condition (Naka et Rushton 1966; Fulton 1991). The analysis of morphological measurements included calculation of the means of cell densities (rods, cones and ganglion cells), length and diameter of the outer and inner segments of rods and cones, thickness of each retinal layers as well as rods:cones ratios for each species. All results were analyzed by using a conventional two-way variance analysis (ANOVA), for within and between group comparisons of the different variables. Finally, we used a rank correlation analysis (Kendall 1970) to see if there was a relationship between onset of song, maximal amplitude of the scotopic b-wave and rods:cones ratios.

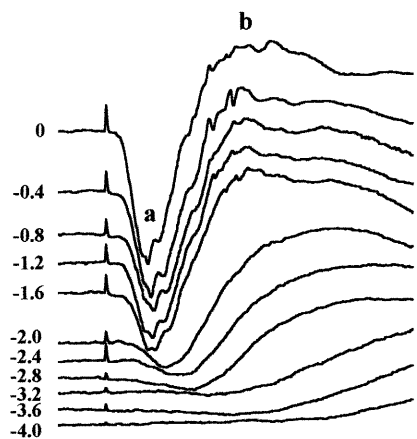
RESULTS

Electroretinography

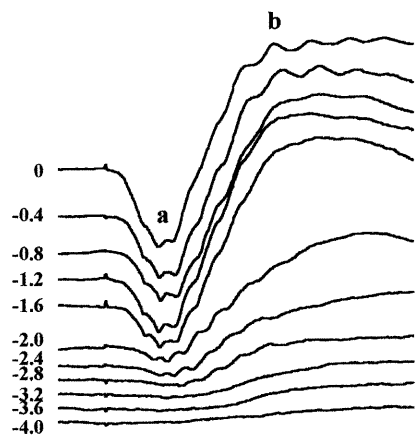
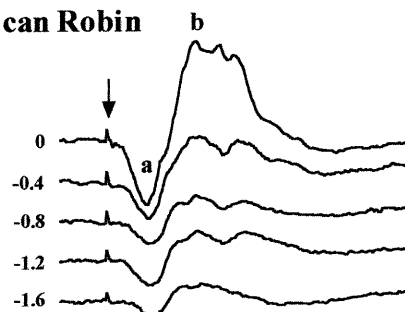
Representative ERGs obtained in scotopic and photopic conditions for each species are represented in figure 1, showing the variation in amplitude and shape. Indeed, both thrushes and robins generally yielded responses of greater amplitude although slower, while the grackles produced faster responses of comparable amplitude. Moreover, the ascending phase of the doves scotopic b-wave was typically characterised by small wavelets, known as oscillatory potentials (OPs), which were shown to reflect post-photoreceptor activity at least in humans (Wachtmeister 1998). The luminance-response function generated from amplitude measurements obtained in scotopic and photopic conditions are represented graphically in figure 2 (b-wave) and figure 3 (a-wave). Peak time variations as a function of stimulus luminance are shown, for both waves, in figures 4 and 5. All electrophysiological results are summarised for discussion purpose in table 1.

For scotopic responses, analysis of the mean b-wave amplitude variations as a function of stimulus luminance (fig. 2A) shows a similar pattern of intensity-response function for all four species. The amplitude of the b-wave increases linearly with luminance and is characterised by an initial rapid growth which is followed by a plateau. The Hermit Thrush obtained the highest b-wave mean amplitude ($p < 0.01$) followed by the American Robin and the Common Grackle, while the Mourning Dove yielded the lowest voltages, for luminance values between -0.48 to 1.12 log trolands-s. As for the intensity-response function of the a-wave (fig. 3A), significant differences between species appeared at stimulus intensities higher than -0.08 log trolands-s, where maximal amplitudes measured in thrushes and robins are significantly higher than those of grackles and doves ($p < 0.01$). The latter still showed the lowest amplitudes. The peak time of the b-wave (fig. 4A) and a-wave (fig. 5A) of all species reduces with increasing light intensities. The timing of the b-wave is generally faster in doves, while

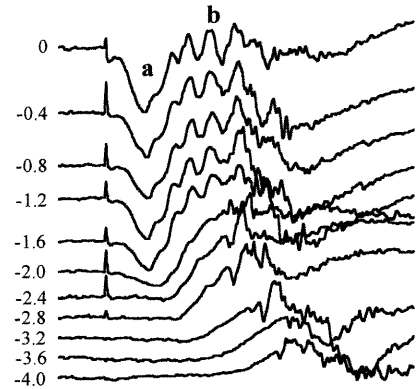
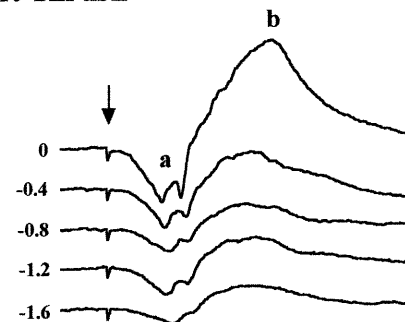
Figure 1. Representative ERG responses of the selected bird species obtained under scotopic and photopic conditions. Nomenclature: a = peak of the a-wave; b = peak of the b-wave; abscissa = light intensity value (log unit)



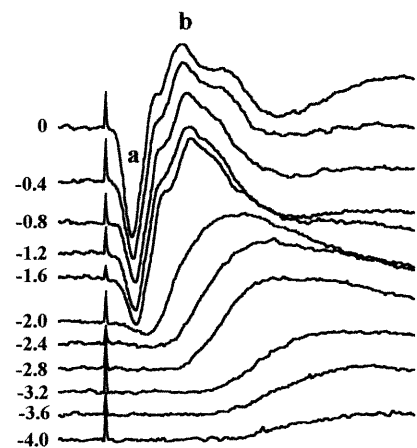
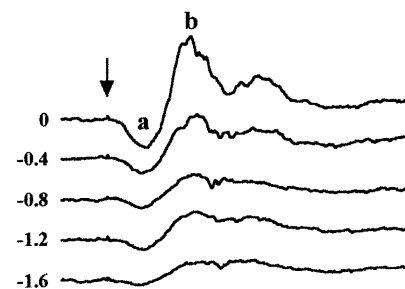
American Robin



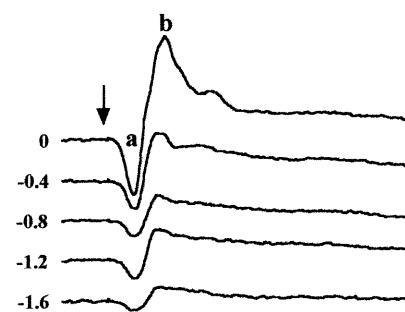
Hermit Thrush



Mourning Dove



Common Grackle



100 μ V
20 ms

SCOTOPIC

PHOTOPIC

Figure 2. Luminance-response function (mean $\pm 95\%$ confidence intervals) of the b-wave of the selected bird species under (A) scotopic and (B) photopic conditions. The ordinate represents the b-wave amplitude (μV) and the abscissa the stimulus luminance intensity (log trolands-s).

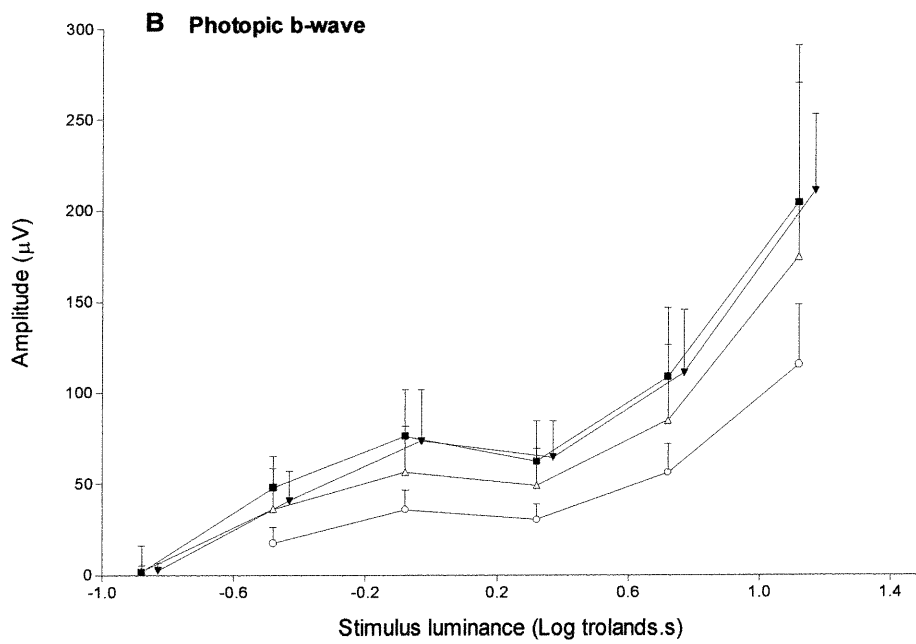
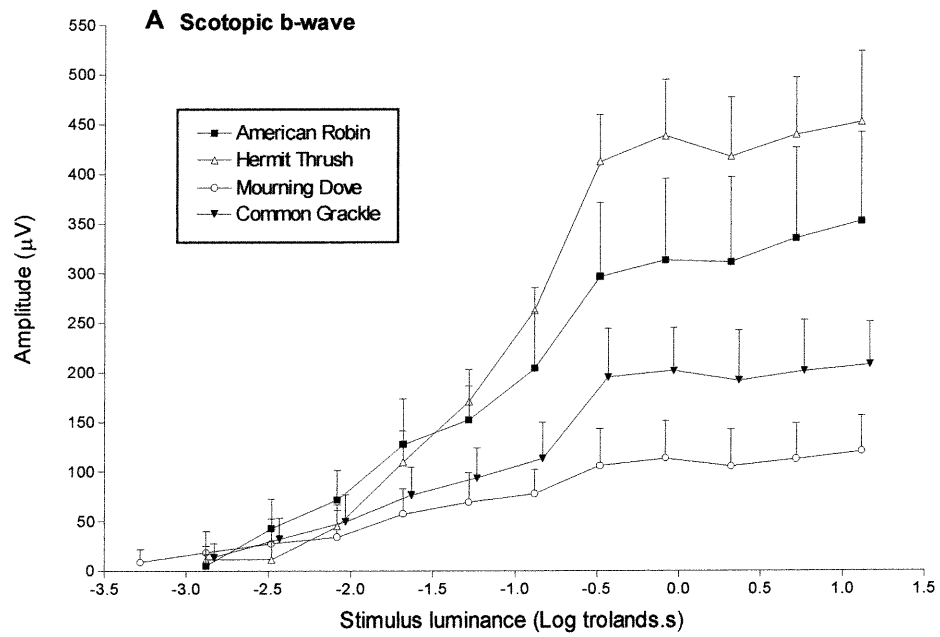


Figure 3. Luminance-response function ($\pm 95\%$ confidence intervals) of the a-wave of the selected bird species under (A) scotopic and (B) photopic conditions. The ordinate represents the a-wave amplitude (μV) and the abscissa the stimulus luminance intensity (log trolands-s).

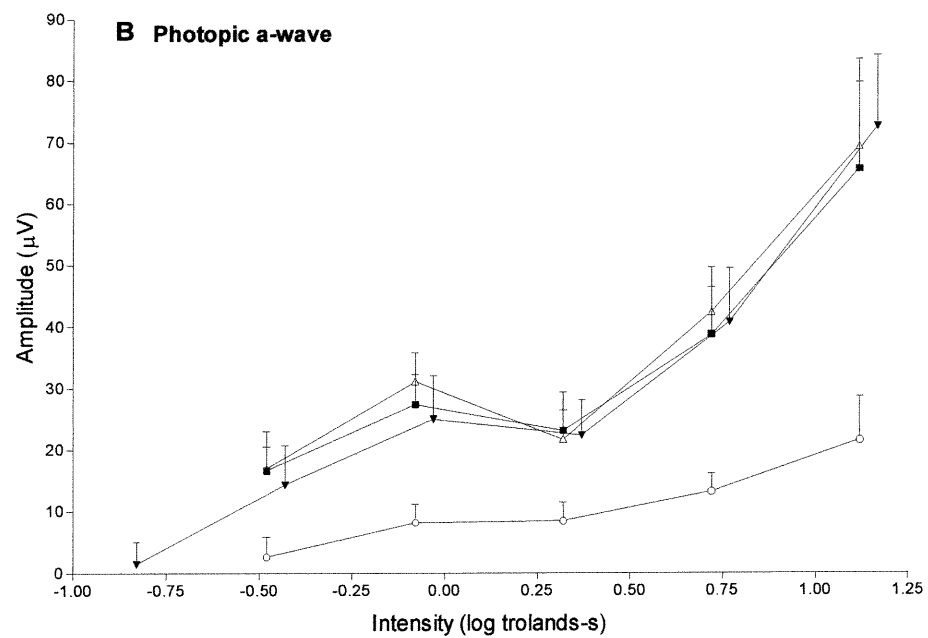
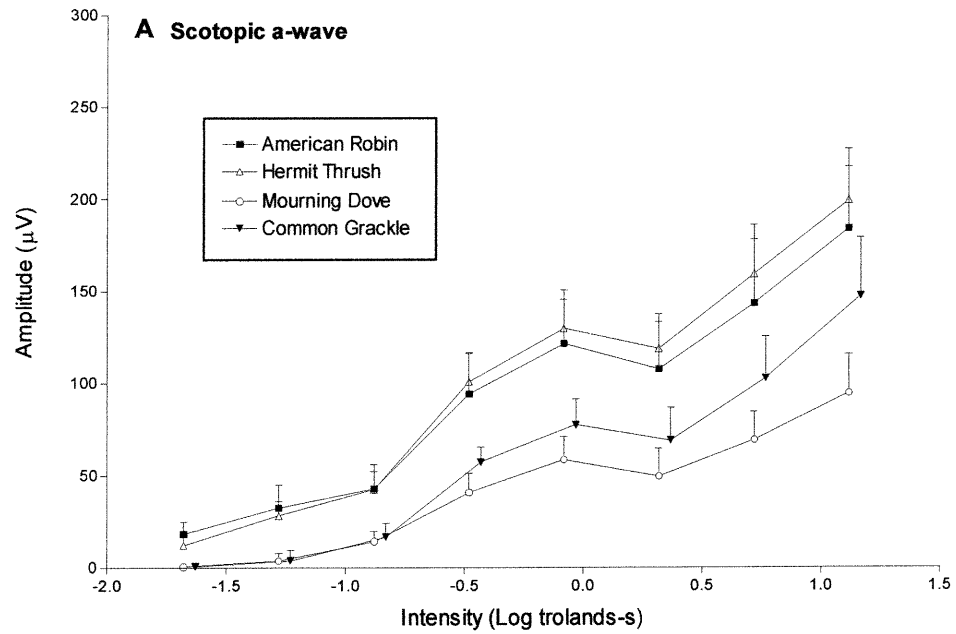


Figure 4. Mean peak time (ms) variations ($\pm 95\%$ confidence intervals) of the b-wave in the selected bird species as a function of the stimulus luminance intensity (log trolands) under (A) scotopic and (B) photopic conditions.

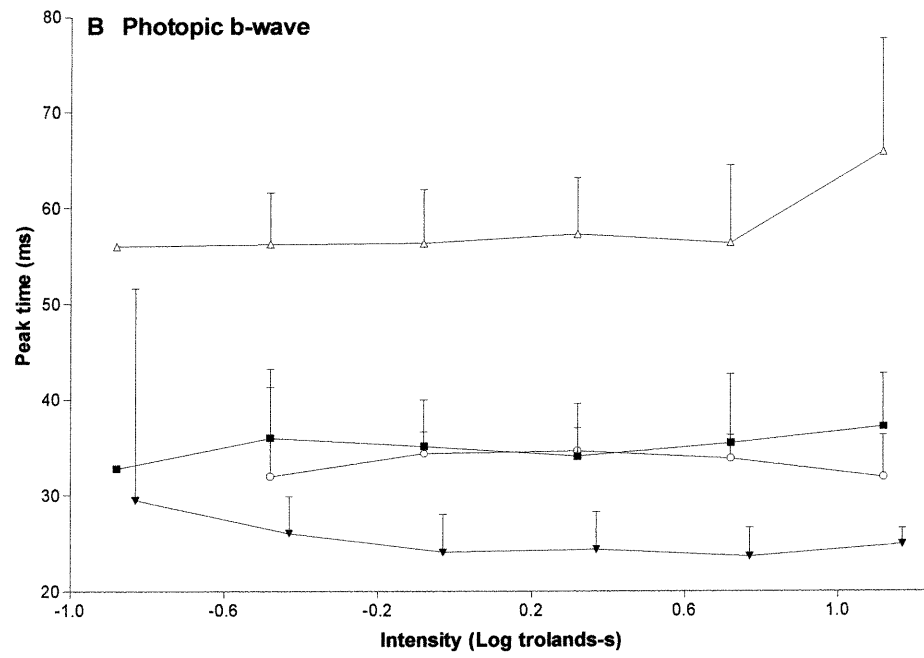
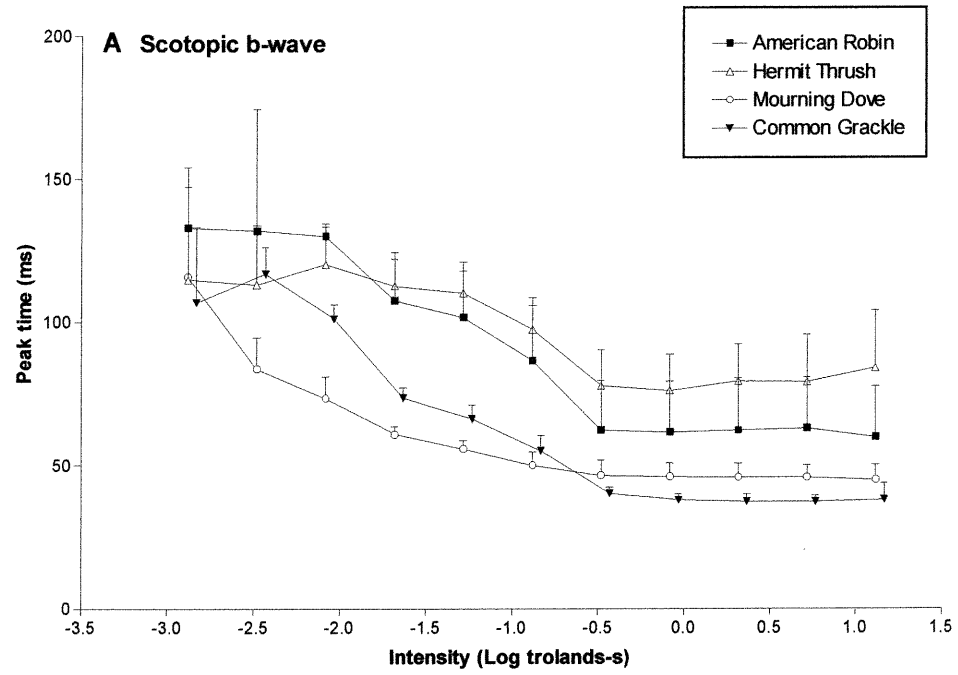


Figure 5. Mean peak time (ms) variations ($\pm 95\%$ confidence intervals) of the a-wave in the selected bird species as a function of the stimulus luminance intensity (log trolands) under (A) scotopic and (B) photopic conditions.

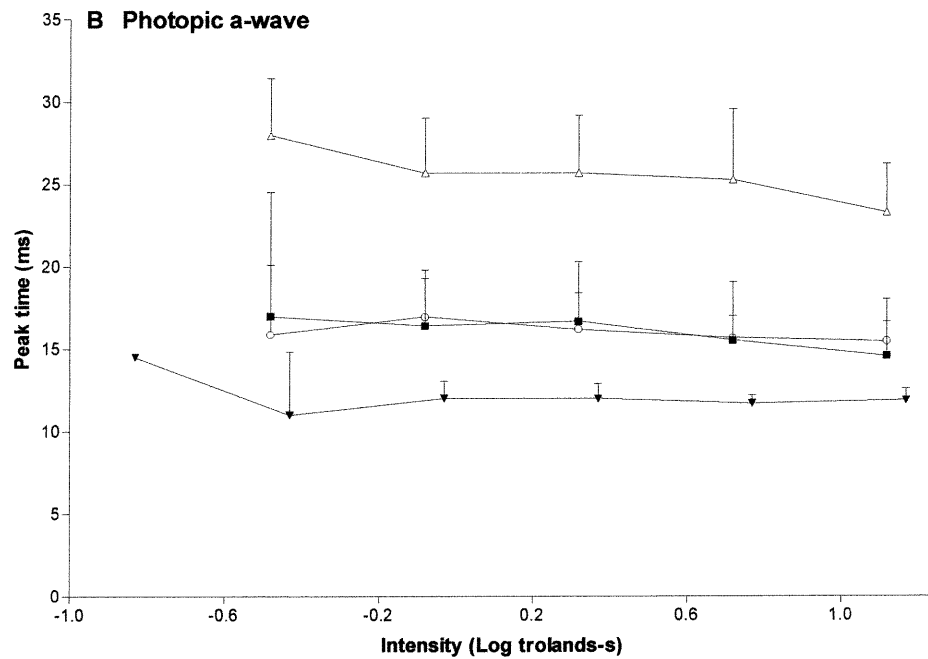
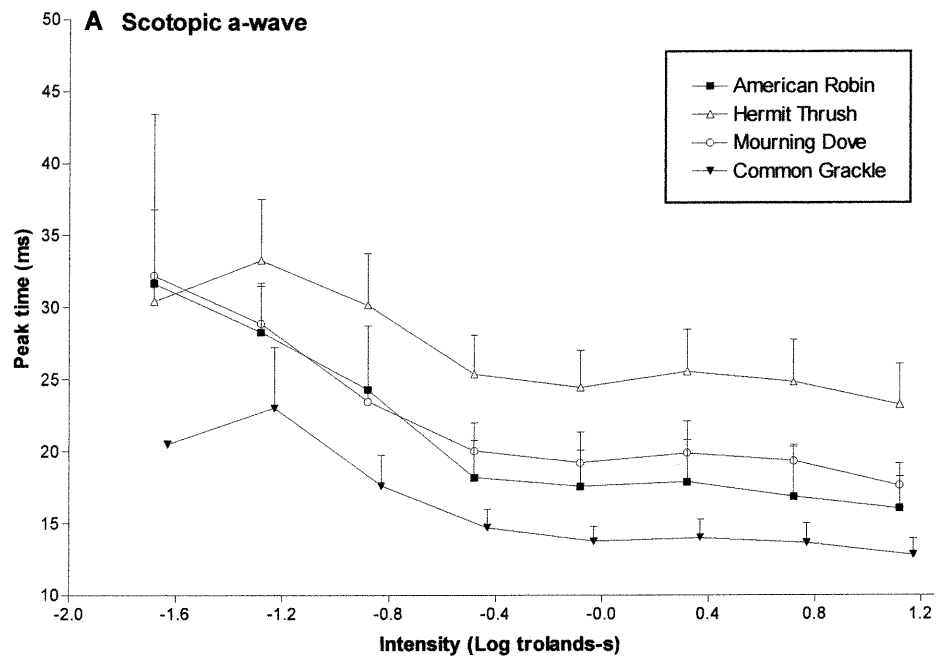


Table 1. Behavioral characteristics and summary of principal results.

Species	n ^a	P.D. ^b	Dawn song initiation ^c	Summary of principal results						Rods:cones ratio ^f
				Maximal amplitudes (V _{max}) ^d						
				Scotopic			Photopic			
				a	b		a	b		
American Robin	8(4)	4.1 ± 0.2	82-55 ^{1,2,3}	183.9 ± 33.7	352.0 ± 89.3		65.6 ± 14.1	204.5 ± 65.8	-1.86 ± 0.43	0.22:1
Hermit Thrush	7(4)	4.0 ± 0.0	63-45 ^{1,2}	199.3 ± 27.9	452.1 ± 71.0		69.3 ± 14.2	174.7 ± 43.9	-1.75 ± 0.35	0.29 :1
Mourning Dove	9(4)	4.0 ± 0.1	33 ^{4, 5}	94.7 ± 21.1	120.6 ± 35.6		21.6 ± 7.0	115.4 ± 32.9	-1.79 ± 1.49	0.45:1
Common Grackle	9(4)	4.4 ± 0.3	---	147.4 ± 31.6	207.8 ± 43.3		72.5 ± 11.6	211.1 ± 41.8	-1.73 ± 0.88	0.34:1

^a Number of birds used for ERGs recording (retinal histology).

^b P.D. = Mean (± 95% confidence intervals) pupil diameter (mm).

^c Interval of averaged number of minutes before sunrise measured in earlier studies.

^d V_{max} in μV (mean ± 95% confidence intervals).

^e Log trolands.s (mean ± 95% confidence intervals).

^f Values represent ratio for entire retina.

¹Wright 1912; ²Allen 1913; ³Fisler 1962; ⁴Saunders 1951; ⁵Allard 1930.

the grackles have the shortest a-wave peak times.

Similarly, photopic intensity-response functions (figs. 2B and 3B) recorded from the robins, thrushes and grackles yielded b- and a- waves of equal maximal amplitudes being significantly higher than those obtained from the doves ($p < 0.01$). As for the temporal parameters, the grackles still showed the fastest a- and b-waves culmination times (Figs. 4B and 5B), while the peak times of both waves were slower for the thrushes. All four species yielded similar retinal sensitivity (k) measurements (see table 1).

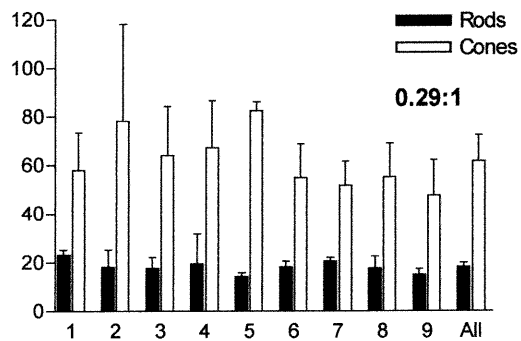
Morphology

Eye measurements revealed similar sizes, but the Common Grackle has a slightly larger dilated pupil diameter than the other species (Table 1). As shown in figure 6, the Hermit Thrush, the American Robin, the Mourning Dove and the Common Grackle have a cone-dominated retina, with overall rods:cones ratios of 0.22:1, 0.29:1, 0.45:1 and 0.34:1, respectively. While in doves and grackles the rods:cones ratios are roughly the same from one sector to another, they are generally lower in sectors 1-5 (0.26:1 and 0.21:1) compared to sectors 6-9 (0.34:1 and 0.24:1) for the robins and thrushes, respectively. This is generally due to an increase in cone numbers in sectors [robins: 1-5 = 70.1 ± 12.5 (95% confidence interval) vs 6-9 = 52.4 ± 5.8 ; thrushes: 1-5 = 79.3 ± 9.5 vs 6-9 = 55.5 ± 9.0 cones]. Moreover, the rod density in doves (22.3 ± 2.5) significantly ($p < 0.01$) exceeds that in the three other species; it is also higher in robins and grackles (18.0 ± 2.5 and 18.4 ± 1.2 , respectively; $p < 0.05$) compared to the thrushes (14.9 ± 2.7). On the other hand, cone density is higher in thrushes and robins (68.7 ± 9.6 and 61.7 ± 13.5 , respectively; $p < 0.01$), followed by the grackles (54.7 ± 5.1) and the doves (48.7 ± 8.1).

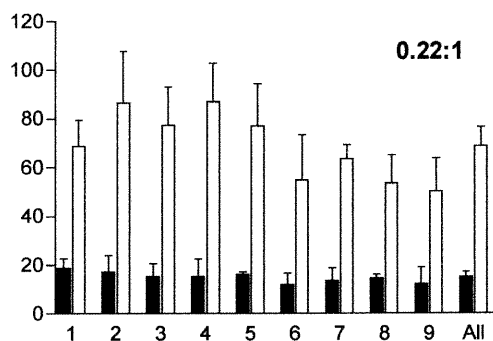
For each species, the rod and cone morphometric measurements generally indicate no clear variations between sectors, and therefore only the overall data are given in table 2. The rod outer segments and inner segments are significantly wider in

Figure 6. Mean rod and cone numbers (mean/310 $\mu\text{m} \pm 95\%$ confidence intervals) of the selected bird species in each of the nine retinal sectors as well as in all sectors averaged. The figures above the "all" columns indicate the overall rods:cones ratio.

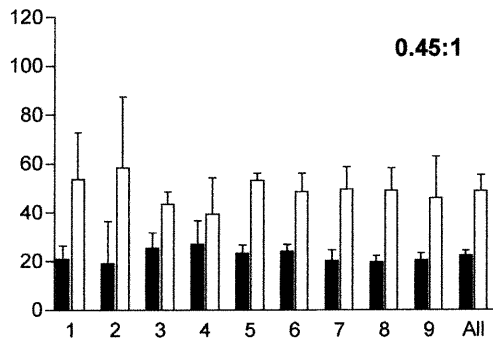
American Robin



Hermit Thrush



Mourning Dove



Common Grackle

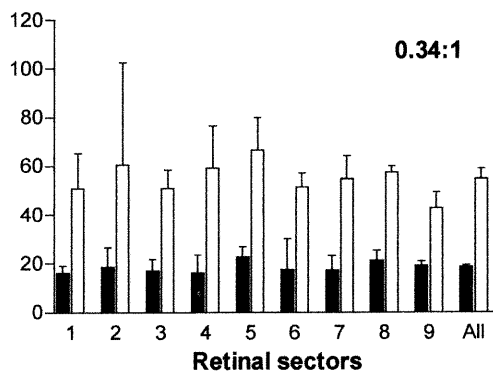


Table 2. Overall mean (\pm 95% confidence intervals) rod and cone measurements (μm) of selected diurnal species.

	American Robin n = 4	Hermit Thrush n = 4	Mourning Dove n = 4	Common Grackle n = 4
Rods				
Outer segment length	22.4 \pm 3.3	25.4 \pm 3.9	24.3 \pm 2.5	21.9 \pm 4.1
Outer segment diameter	3.0 \pm 0.3	2.8 \pm 0.3	3.5 \pm 0.2	3.4 \pm 0.3
Inner segment length	22.9 \pm 4.8	19.9 \pm 2.3	20.4 \pm 5.1	23.9 \pm 2.4
Inner segment diameter	3.2 \pm 0.4	2.9 \pm 0.4	4.0 \pm 0.3	4.0 \pm 0.3
Cones				
Outer segment length	17.5 \pm 4.7	17.8 \pm 2.9	12.2 \pm 2.8	13.5 \pm 5.1
Outer segment diameter	1.6 \pm 0.4	1.4 \pm 0.3	1.3 \pm 0.4	1.5 \pm 0.6
Inner segment length ^b	27.1 \pm 2.7	27.4 \pm 0.6	30.2 \pm 5.4	30.3 \pm 1.6
Inner segment diameter ^b	3.0 \pm 0.7	2.8 \pm 0.3	3.3 \pm 0.4	3.2 \pm 0.2

^a n = number of birds.^b All cone types, except accessory cones.

grackles and doves than in robins or thrushes ($p < 0.05$). There is no significant difference between the four species in the other morphometric parameters of rods (outer segment and inner segment lengths). As for the cones, the outer segments are significantly longer in thrushes and robins compared to doves and grackles. In thrushes, inner segments are significantly thinner than in the other species, except for robins. All other parameters for cones are similar for all the four species.

A photomicrograph from sector 5 of the retina is shown in figure 7, and the measurements of the nuclear, plexiform and optic fiber layers, as well as the ganglion cells density for each sector are given in table 3. The thickness of the outer plexiform layer displays no sectorial trends. However, as for the rods:cones ratios, the thickness of the outer nuclear, inner nuclear and inner plexiform layers, as well as the density of ganglion cells are or tend to be greater in sectors 1-5 for the robins and thrushes, a tendency which is not observed in the other species. As for the thickness of the optic nerve fiber layer, it is thinner in dorsal and temporal sectors (1 to 4) and thicker in sector 8 for all four species. On the other hand, the overall thickness of the outer nuclear layer is significantly greater in thrushes ($p < 0.05$) compared to the robins, the grackles or the doves. The inner nuclear layer is the thickest in thrushes ($p < 0.001$), followed by robins, while grackles and doves have the lowest thickness. It is in the robins and thrushes that the inner plexiform layer thickness and ganglion cell density are the greatest while the doves have the smallest overall density of ganglion cells.

Rank correlation analysis

The rank correlation analysis showed a positive trend ($r = 0.6$) between the onset of song and the scotopic b-wave maximal amplitude (Fig. 8A), while a negative trend was found between the onset of song and the rods:cones ratio (Fig. 8B) ($r = - 0.6$), although the correlations were not statistically significant. As for the relationship

Figure 7. Photomicrograph showing the principal layers of central sector (5) of the retina of the selected bird species. Abbreviations: e.l.m. = external limiting membrane; g.c.l. = ganglion cell layer; i.l.m. = inner limiting membrane; i.n.l. = inner nuclear layer; i.p.l. = inner plexiform layer; o.f.l. = optic fiber layer; o.n.l. = outer nuclear layer; o.p.l. = outer plexiform layer; p.l. = photoreceptor layer. In each photomicrograph, the arrow points to a rod and the triangle to a cone.

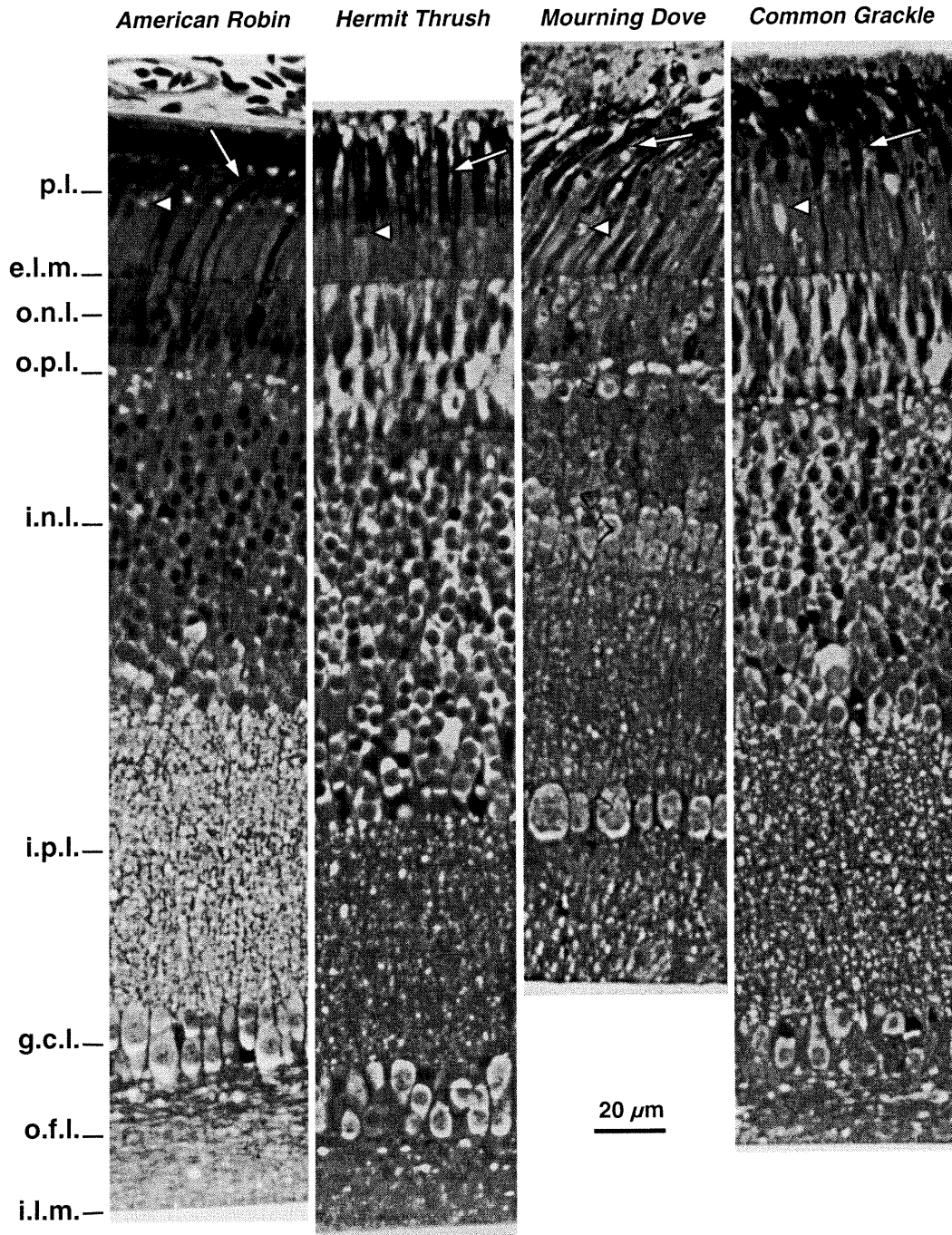
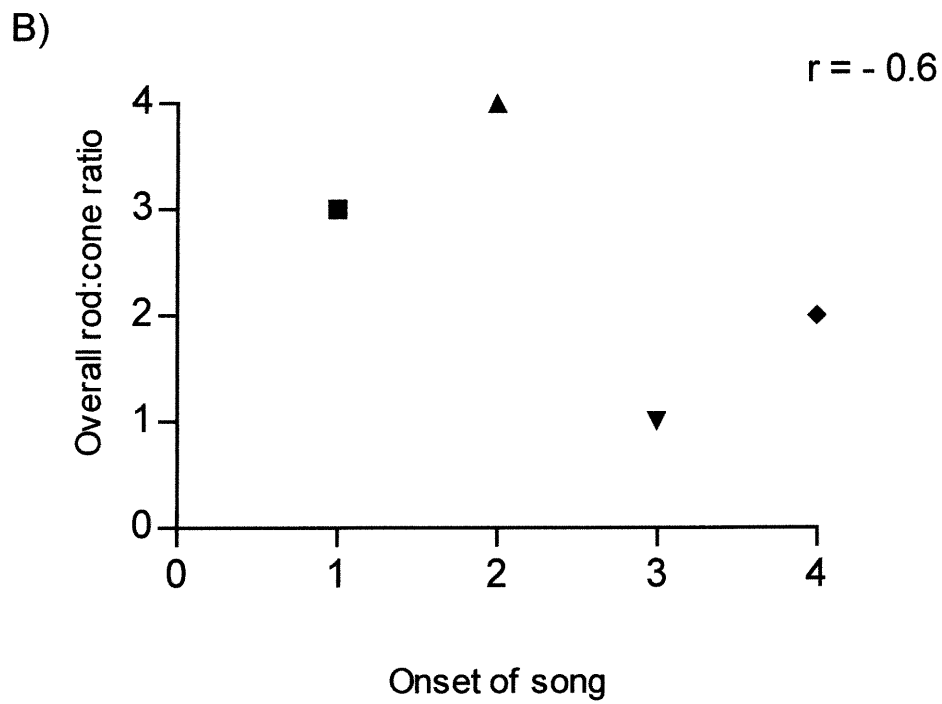
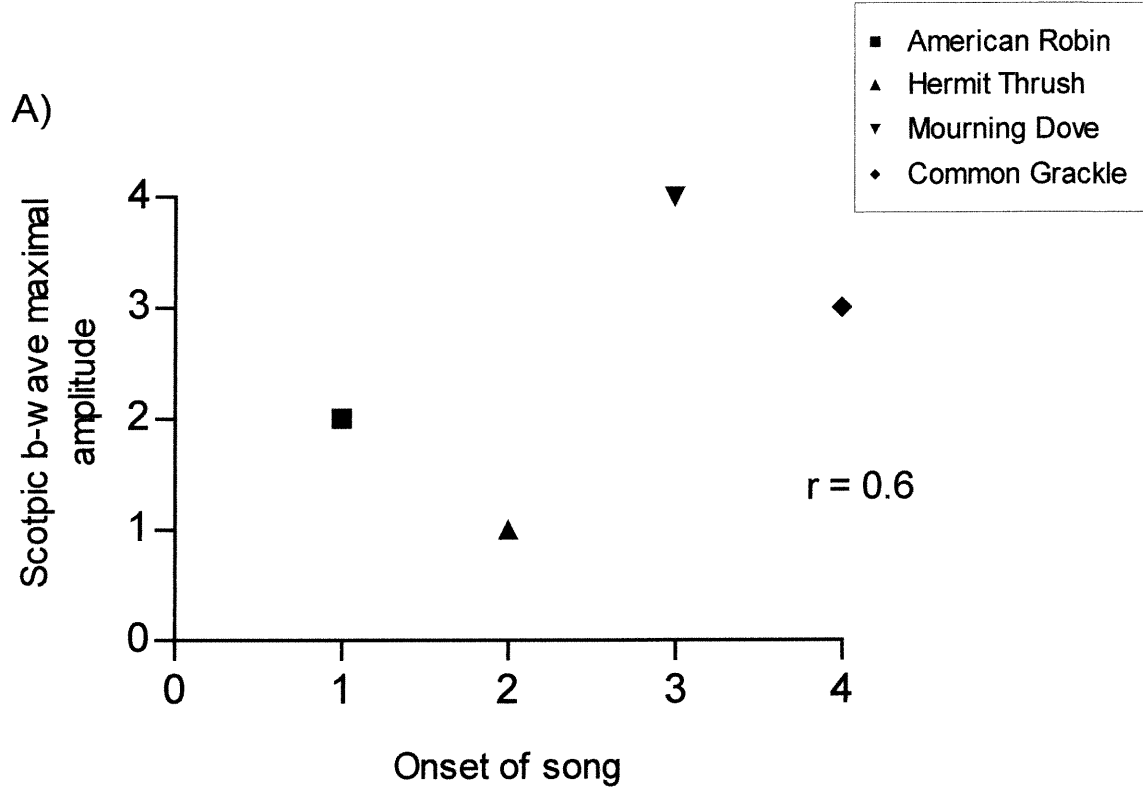


Table 3. Thickness¹ (μm) of retinal layers and ganglion cells number (mean/310 μm) in the different sectors of the retina in selected bird species.

	Sector 1	Sector 2	Sector 3	Sector 4	Sector 5	Sector 6	Sector 7	Sector 8	Sector 9	All
Outer nuclear layer										
American Robin	23.0 \pm 5.0	23.5 \pm 11.3	19.0 \pm 6.1	24.9 \pm 3.4	24.0 \pm 5.9	17.7 \pm 10.6	19.1 \pm 7.9	19.5 \pm 8.2	14.6 \pm 3.0	19.7 \pm 4.1
Hermit Thrush	24.9 \pm 2.8	32.4 \pm 12.3	31.3 \pm 15.0	32.7 \pm 9.6	37.4 \pm 19.2	24.9 \pm 8.8	23.2 \pm 5.5	23.9 \pm 9.6	19.0 \pm 3.7	27.8 \pm 6.4
Mourning Dove	23.7 \pm 1.4	26.4 \pm 1.7	21.5 \pm 1.1	20.7 \pm 6.1	26.4 \pm 7.1	22.0 \pm 5.8	18.6 \pm 3.7	19.9 \pm 2.3	19.7 \pm 3.5	21.9 \pm 2.5
Common Grackle	20.6 \pm 4.4	21.5 \pm 10.3	18.9 \pm 2.6	21.3 \pm 2.1	31.1 \pm 8.5	22.5 \pm 5.2	21.0 \pm 4.8	20.7 \pm 4.4	17.2 \pm 2.9	21.6 \pm 2.6
Inner nuclear layer										
American Robin	71.5 \pm 35.1	102.3 \pm 37.2	76.3 \pm 41.1	92.9 \pm 30.3	86.5 \pm 44.9	49.0 \pm 42.9	52.7 \pm 36.9	44.9 \pm 7.6	33.5 \pm 9.1	67.6 \pm 4.2
Hermit Thrush	92.2 \pm 22.9	137.2 \pm 53.2	102.2 \pm 39.2	135.2 \pm 40.0	116.9 \pm 67.0	62.5 \pm 21.9	72.4 \pm 12.9	63.1 \pm 21.0	47.6 \pm 10.1	92.1 \pm 14.6
Mourning Dove	65.5 \pm 5.6	72.5 \pm 22.0	51.0 \pm 7.7	50.0 \pm 14.6	65.6 \pm 18.1	61.3 \pm 9.3	44.3 \pm 3.5	48.2 \pm 10.1	40.0 \pm 11.1	53.0 \pm 8.3
Common Grackle	31.8 \pm 10.9	41.2 \pm 17.4	32.5 \pm 6.1	50.9 \pm 16.7	80.4 \pm 20.9	51.6 \pm 3.4	37.4 \pm 6.4	47.2 \pm 15.6	28.1 \pm 4.3	44.6 \pm 3.9
Inner plexiform layer										
American Robin	64.0 \pm 14.2	77.5 \pm 25.8	73.5 \pm 15.9	66.5 \pm 32.5	73.7 \pm 31.3	55.3 \pm 21.0	57.4 \pm 31.5	48.6 \pm 9.3	41.6 \pm 10.9	62.2 \pm 0.9
Hermit Thrush	71.3 \pm 23.7	81.8 \pm 23.2	73.2 \pm 24.0	79.0 \pm 10.6	69.8 \pm 21.2	58.1 \pm 13.0	60.9 \pm 6.3	54.7 \pm 7.7	52.4 \pm 4.5	66.8 \pm 9.5
Mourning Dove	65.0 \pm 9.9	71.5 \pm 11.4	53.3 \pm 18.4	51.7 \pm 7.4	64.7 \pm 13.8	62.7 \pm 9.1	51.8 \pm 3.6	56.1 \pm 10.1	47.8 \pm 10.4	57.8 \pm 4.3
Common Grackle	46.4 \pm 6.2	61.8 \pm 13.7	50.5 \pm 14.8	62.4 \pm 10.3	75.3 \pm 18.0	58.3 \pm 3.1	52.8 \pm 19.9	47.8 \pm 10.9	41.3 \pm 3.9	54.9 \pm 5.5
Ganglion cell density										
American Robin	56.5 \pm 36.4	92.3 \pm 48.7	86.5 \pm 38.3	92.9 \pm 33.9	90.8 \pm 42.9	94.3 \pm 35.9	55.3 \pm 20.0	53.5 \pm 14.3	27.3 \pm 10.9	67.4 \pm 9.7
Hermit Thrush	78.0 \pm 8.7	124.0 \pm 40.7	110.8 \pm 48.3	128.0 \pm 47.4	99.8 \pm 59.0	49.3 \pm 24.2	59.5 \pm 8.1	54.3 \pm 13.9	28.3 \pm 10.9	81.3 \pm 13.9
Mourning Dove	47.3 \pm 14.9	56.0 \pm 22.8	27.7 \pm 3.8	24.8 \pm 8.4	35.0 \pm 17.5	35.3 \pm 12.1	19.3 \pm 3.3	24.8 \pm 11.1	18.3 \pm 2.7	31.3 \pm 3.6
Common Grackle	19.3 \pm 9.5	62.3 \pm 37.2	28.0 \pm 20.0	36.3 \pm 4.4	62.8 \pm 12.6	31.0 \pm 9.6	27.8 \pm 8.1	26.3 \pm 8.2	19.0 \pm 7.5	33.3 \pm 6.3
Optic nerve fiber layer										
American Robin	4.08 \pm 3.8	13.1 \pm 6.6	24.3 \pm 7.9	10.0 \pm 4.5	53.6 \pm 42.0	35.1 \pm 30.7	26.6 \pm 8.7	59.5 \pm 33.6	12.8 \pm 6.0	29.0 \pm 9.4
Hermit Thrush	6.1 \pm 1.7	10.2 \pm 4.1	26.9 \pm 17.3	9.1 \pm 5.3	37.1 \pm 24.1	58.6 \pm 21.8	16.9 \pm 4.5	53.9 \pm 12.4	23.1 \pm 14.3	27.3 \pm 2.8
Mourning Dove	6.7 \pm 4.6	16.5 \pm 5.3	16.5 \pm 5.1	17.6 \pm 4.9	33.0 \pm 17.5	22.8 \pm 5.0	28.0 \pm 5.4	28.50 \pm 11.1	17.6 \pm 2.1	21.0 \pm 4.4
Common Grackle	7.7 \pm 6.3	13.4 \pm 1.9	19.3 \pm 3.8	17.2 \pm 7.7	39.3 \pm 14.1	21.9 \pm 6.1	24.3 \pm 11.0	45.7 \pm 23.3	19.5 \pm 8.0	24.0 \pm 6.4

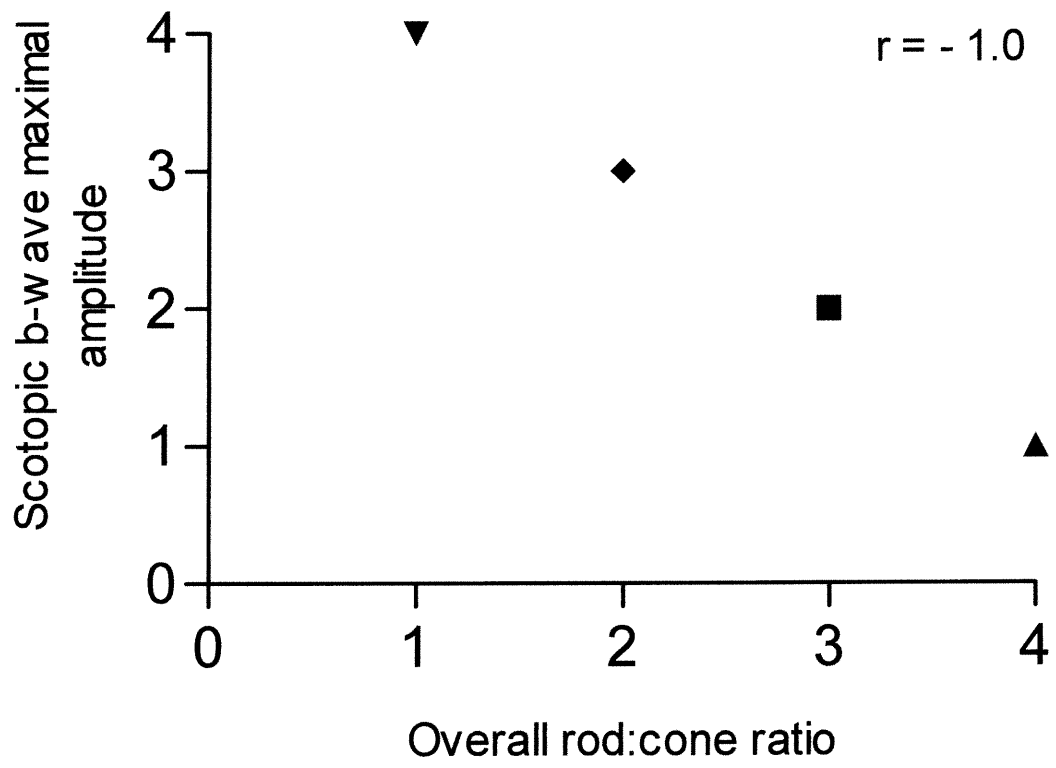
¹ Values are the means (\pm 95% confidence intervals) of measurements in 4 subjects

Figure 8. Rank correlation between onset of song for each species and A) scotopic b-wave maximal amplitude, and B) overall rod:cone ratio for the entire retina. A rank value of 1 corresponds to the earliest onset of song as well as the highest measured value for amplitude or photoreceptor ratio, whereas a value of 4 corresponds to the latest song initiation as well as the lowest values of amplitude or ratio. The letter rho (ρ) represents Spearman's coefficient of rank.



between the scotopic b-wave maximal amplitude and the rods:cones ratio (Fig. 9), the results revealed a statistically significant negative correlation ($r = -1.0$, $p < 0.05$).

Figure 9. Rank correlation between scotopic b-wave maximal amplitude and overall rods: cones ratio for the entire retina. A rank value of 1 corresponds to the highest measured value for amplitude or photoreceptor ratio, whereas a value of 4 corresponds to the lowest values of amplitude or ratio. The letter rho (r) represents Spearman's coefficient of rank.



DISCUSSION

While few studies of bird visual systems are based on morphological observations and their physiological correlates, our study compared both physiological and morphological characteristics of the retina in bird species for which behavioral information is known. The combined results show that the retinas of the species examined are differently adapted for both nocturnal and diurnal vision and suggest a greater night vision capability in species from which regular or occasional crepuscular and nocturnal activities, such as dawn singing, are reported.

Contrary to our expectations, all species studied have comparable night vision capability, based on retinal sensitivity values derived from the scotopic b-wave maximal amplitude measurements. This suggests that the selective ecological pressures operating in these species' respective niches are not sufficient to impart differences in their retinal sensitivity. Nevertheless, our rank correlation analysis shows a positive trend between the onset of song of the different species in the morning and the scotopic b-wave maximal amplitude. Indeed, the maximal scotopic b-wave amplitude of the American Robin and the Hermit Thrush exceeds that of the dove and the grackle, as well as the Wilson's Plover (*Charadrius wilsonia*), the Black-winged Stilt (*Himantopus himantopus*), the Willet (*Catoptrophorus semipalmatus*), and the Yellow-crowned Night Heron (*Nycticorax violaceus*), species known to forage at night or as much at night as during daytime (Rojas et al. 1999a, 1999b; McNeil et al. 1992, 1993, 1999). According to Armington, (1974), we can also consider amplitude values as indirect measures of nocturnal visual capability, since the b-wave is influenced by the degree of rhodopsine regeneration during dark adaptation. Thus, the American Robin and the Hermit Thrush appear to be adapted for vision in poor light environment, which partly supports our initial prediction that species known to initiate song at the beginning of dawn have greater night vision capability than the Mourning Dove and the Common Grackle, species that sing closer to or following sunrise. As mentioned by Wells et al. (1975), this should not be

mistaken as evidence of a species' ability to actually function under such light conditions since we do not know if they are sufficient to allow adequate vision for various activities including flight and feeding. However, American Robins are known for nocturnal and crepuscular singing activities during the breeding season, but are mostly diurnal in their foraging and migrating activities. On the other hand, the Hermit Thrushes is known to initiate song early in the dawn chorus, and to forage in shaded environments under woodland canopies where the amount of natural illumination is notably reduced compared to that of the open habitats shared by the other species under study.

In contrast, the Mourning Dove, which initiates song at dawn closer to sunrise, and the Common Grackle, considered as strictly diurnal, obtained lower maximal b-wave amplitudes under scotopic conditions, although they tend to have greater rod densities and rods:cones ratios, and thicker rod outer and inner segments, compared to the thrush and the robin. Common Grackles have a maximal scotopic b-wave amplitude similar to that of the American White Ibis (*Eudocimus ruber*), which forage tactilely, and only during daytime (Rojas et al. 1997, 1999). In fact, the rods:cones ratio, photoreceptor densities and b- and a-waves amplitudes and peak times under both scotopic and photopic conditions are very similar to those of the ibises (Rojas et al. 1997, 1999). The grackle frequents open areas with scattered trees comparable to that of robins and doves (Peer et Bollinger 1997). Moreover, it is a diurnal migrant (Peer and Bollinger 1997). As reported for the ibis (see McNeil et al. 1999), the fact that the grackle is not active at twilight does not appear to result from poor night vision capabilities. Although having the highest rods:cones ratio and rod density among the species studied here, the Mourning Dove has the lowest maximal b-wave amplitude under both scotopic and photopic conditions, and consequently appears to be the least well adapted for night vision. Although they sing at dawn before sunrise during the breeding season, doves are generally active only during daylight (Mararchi and Baskett 1994). There are scattered indications of nocturnal

migration in spring and fall, but most direct evidence is of diurnal migration (Mirarchi and Baskett 1994).

In all four species studied, as well as in wading birds and shorebirds (Rojas et al. 1999a, 1999b), the peak time of the scotopic b-wave decreases with increasing stimulus luminance. In both the Hermit Thrush and the American Robin, the peak time of the scotopic b-wave is longer than in the other two diurnal species although they all have a cone-dominated retina. Usually, such a slow time to peak appears to be a characteristic of species with a rod-dominated retina such as, for example, the Black-winged Stilt, the Wilson's, and the Yellow-crowned Night Heron, in which the scotopic b-wave takes significantly longer to peak than cone-dominated retina (Rojas et al. 1999a, 1999b). Indeed, rods are more sensitive to light than are cones, but their responses are usually slower and longer lasting (Fein and Dowling 1973; Dowling 1970, 1987). Overall, our results show that the thrush and the robin have lower rods:cones ratios than the other two species, mainly because of higher densities of cones in their retina. However, the total number of cones in these species is significantly greater compared to the dove and the grackle. Increasing the number of photoreceptors makes it possible to connect several receptors to single bipolar cells and thus to maximize visual detection even under low light conditions (Güntürkün 2000). Such features also supports our initial predictions.

Another interesting result is the negative trend obtained between the species onset of song and the ratio of photoreceptors. Indeed, based on their rods:cones ratios and rod densities, the American Robin and the Hermit Thrush do not appear to be better adapted for vision under low light intensity than the Mourning Dove or the Common Grackle, contrary to our expectations. Overall, the thrush has the lowest rods:cones ratio of all four species, mainly due to low rod density and high cone density, while the robin has a rod density comparable to that of the strictly diurnal grackle. This unexpected result is probably related to the fact that robins and thrushes have a greater number of cones in their retina than the doves and the grackles, as mentioned

earlier. We can suppose that such a difference is particularly related to different needs for visual acuity. Similarly, Armstrong (1963) suggested that the most crepuscular species are generally vermivorous and insectivorous species which are probably better adapted for foraging under low light conditions. It would appear from our study that the factors which best characterise both the Hermit Thrush and the American Robin, compared to the two other species studied, are higher b-wave V_{\max} values, higher cone densities, greater thickness of the outer nuclear layer, inner nuclear, and inner plexiform layers, and higher ganglion cell densities, in the central and dorso-temporal sectors (1-5) of their retina (table 3). Such thickened areas with higher cone and ganglion cell densities were not found in the doves or the grackles, but were observed, particularly in the central sector 5, in sight-foraging egrets and shorebirds species which use active foraging methods involving successive and rapid movements for feeding on evasive preys (McNeil et al. 1999; Rojas et al. 1999b). Similarly, particularly during the breeding period, the Hermit Thrush and the American Robin foraging methods involve prey-directed search patterns. Indeed, the Hermit Thrush is a terrestrial or bush gleaner taking mostly animal matter, especially insects and other small invertebrates (Paszkowski 1984; Jones and Donovan 1996). The American Robin is generally a ground feeder on terrestrial invertebrates (mainly earthworms) and a gleaner on foliage invertebrates (Heppner 1965; Montgomerie and Weatherhead 1997; Sallabanks and James 1999). On the other hand, the Mourning Doves mostly feed on seeds (Lewis 1993; Mirarchi and Baskett 1994) and Common Grackles feed on insects, other invertebrates and some grain during the breeding period, and on grain and seeds on other periods (Peer and Bollinger 1997). Contrary to insects, grain and seeds are not moving and are often densely distributed. Areas of circumscribed thickening of the retina brought about by an increase in the number of photoreceptors (predominantly cones), combined with concomitant increase in the number of bipolar and ganglion cells, correspond to the so-called 'central' and 'temporal' areas of acute vision, or fovea, in higher vertebrates (Walls 1942; Meyer 1977; Martin 1985, 1994), and could provide a greater capacity to discriminate details. Ganglion cells are movement-, direction and contrast-sensitive, and receive

most of their input from bipolar and amacrine cells of the inner nuclear layer; complex processing such as movement and direction selectivity occurs in the inner plexiform layer (Dowling 1987). All these features of the thickened retina in the dorso-ventral and central sectors could provide both thrushes and robins with a greater capacity for monocular perception of contrasts and prey movement on either side of their body as well as good binocular visual acuity (Smythe 1975).

In our study, the relation between retinal structure and function seems far from perfect. Although our analysis shows a strong correlation between cone densities and amplitude of ERG responses under photopic conditions, the observed relationship between rod densities and scotopic responses does not correspond to what is expected. For example, the Hermit Thrush and the American Robin have a greater day vision capability concomitant with a greater number of cones. However, this correlation is lost in the same species between rod densities and scotopic responses. Such a discrepancy between photoreceptor ratios and densities and ERG responses under scotopic conditions was also reported for the diurnal Cattle Egret (*Bulbucus ibis*) having the retinal capacity to detect natural illumination under many nocturnal conditions (see Rojas et al. 1999b; McNeil et al. 1999). This might be explained by the fact that cones take part in the overall response under high intensity stimuli, consequently we may have recorded a mixed response under such light conditions.

In conclusion, all four species are characterised by distinct ERG responses, both under scotopic and photopic conditions. However, the physiological responses to scotopic light conditions do not correspond to photoreceptor ratios and densities observed in the retina of the Hermit Thrush and the American Robin in particular. Such a discrepancy between behavioural and physiological responses might be explained by facts other than vision. Indeed, vision is a multifaceted sense. Regardless of their evolutionary paths, however, each species has either retained or obtained the ability to perceive the light present under many nocturnal conditions, including dawn and dusk. This would be of obvious survival value for species as

heavily preyed upon as doves. In addition, migratory capabilities are enhanced, as is greater exploitation of the food niche.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by research grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, and the Université de Montréal. We thank Yves de Repentigny, Martine Émond, Luz Marina Rojas, Olga Dembinska, Jean-Luc Verville and Louise Pelletier, for assistance during the field and laboratory work.

LITERATURE CITED

- ALI, M. A. and M. A. KLYNE. 1986. *La vision chez les vertébrés*. Masson et Co., Paris.
- ALLARD, H. A. 1930. The first morning song of some birds of Washington, D.C.: its relation to light. *American Naturalist*, 64: 436-469.
- ALLEN, F. H. 1913. The status of the Song Sparrow and the Chipping Sparrow as early birds. *Auk*, 32: 110-113.
- ARMSTRONG, E. A. 1963. *A study of bird song*. Dover Publications, New York.
- BAPTISTA, L. F. and S. L. GAUNT. 1994. Historical perspectives: Advances in studies of avian sound communication. *Condor*, 96: 817-830.
- BENT, A. C. 1949. *Life histories of North American thrushes, kinglets and their allies*. U.S. Natural Museum Bulletin, 196. Washington, D.C.
- BENT, A. C. 1932. *Life histories of North American gallinaceous birds*. U.S. Natural Museum Bulletin, 176. Washington, D.C.
- BERNARD, D. J. and G. F. BALL. 1997. Photoperiodic condition modulates the effects of testosterone on song control nuclei volumes in male European Starlings. *Genetic and Comparative Endocrinology*, 105: 276-283.
- CANADIAN COUNCIL ON ANIMAL CARE. 1994. *Guide to the care and use of experimental animals*. Canadian Council on Animal Care, Ottawa.
- CUTHILL, I. C. and W. A. MACDONALD. 1990. Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the Blackbird *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 209-216.
- DOWLING, J. E. 1987. *The retina*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge.
- DOWLING, J. E. 1970. Organization of vertebrate retinas. *Investigative Ophthalmology*, 9: 655-679.
- ENDLER, J. A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, 63: 1-27.
- FEIN, G. L. and J. DOWLING. 1973. Intracellular recordings from single rods and

- cones in the mudpuppy retina. *Science*, 180: 1178-1181.
- FISLER, G. F. 1962. Variation in the morning awakening time of some birds in south-central Michigan. *Condor*, 64: 184-198.
- FULTON, A. B. 1991. Intensity relations and their significance. Pp. 260-263 In *Principles and practice of clinical electrophysiology of vision* (J. R. Heckenlively and G. B. Arden, eds.). Mosby Year Book, St-Louis.
- GILL, F. B. 1990. *Ornithology*. W.H. Freeman and Company, New York.
- GOODSON, J. L. 1998. Territorial aggression and dawn song. *Hormone Behavior*, 34: 67-77.
- GÜNTÜRKÜN, O. 2000. Sensory physiology: Vision. Pp. 1-19 In *Avian physiology* (P. D. Sturkie, ed.). Academic Press, Londres
- HEPPNER, F. 1965. Sensory mechanisms and environmental cues used by the American Robin in locating earthworms. *Condor*, 67: 247-256.
- HOWELL, J. C. 1942. Notes on the nesting habits of the American Robin (*Turdus migratorius*). *American Midland Naturalist*, 28: 529-603.
- JONES, P. W. and T. M. DONOVAN. 1996. Hermit Thrush (*Catharus guttatus*). The birds of North America, No. 261 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
- KACELNIK, A. and J. R. KREBS. 1982. The dawn chorus in the Great Tit (*Parus major*): proximate and ultimate causes. *Behaviour*, 83: 287-309.
- KENDALL, M. G. 1970. *Rank correlations methods*. Charles Griffin & Company, Ltd., London.
- LEOPOLD, A. and A. E. EYNON. 1961. Avian daybreak and evening song in relation to time and light intensity. *Condor*, 63: 269-293.
- LYTHGOE, J.N. 1979. *The ecology of vision*. Clendon, Oxford.
- MACE, R. 1987. The dawn chorus in the Great Tit (*Parus major*) is directly related to female fertility. *Nature*, 330: 745-745.
- MARTIN, G. R. 1994. Form and function in the optical structure of birds eyes. Pp. 1-34 In *Perception and motor control in birds*, Vol. 1 (M. N. O. Davies and P. R.

- Green, eds.). Springer-Verlag, London.
- MARTIN, G. R. 1990. *Birds by night*. T. & A.D. Poyser, Calton, UK.
- MARTIN, G. R. 1985. Eye. Pp. 311-373 In *Form and function in birds* (A. S. King and J. McLelland, eds.). Academic Press, New York.
- McNEIL, R., L. M. ROJAS, T. CABANA and P. LACHAPELLE. 1999. Vision and nocturnal activities in wading birds and shorebirds. Pp. 2691-2710 In *Proceedings of 22nd International Ornithological Congress* (N. J. Adams and R. H. Slotow, eds.). Bird Life South Africa, Johannesburg.
- McNEIL, R., P. DRAPEAU and R. PIEROTTI. 1993. Nocturnality in colonial waterbirds: occurrence, special adaptations, and suspected benefits. Pp. 187-246 In *Current Ornithology*, Vol. 10 (D. M. Power, ed.) Plenum Press, New York.
- McNEIL, R., P. DRAPEAU and J. D. GOSS-CUSTARD. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biological Review*, 67: 381-419.
- MEYER, D. B. 1977. The avian eye and its adaptations. Pp. 549-611 In *The visual system in vertebrates* (F. Crescitelli, ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- MEYER, D. B. and H. C. MAY. 1973. The topographical distribution of rods and cones in the adult chicken retina. *Experimental Eye Research*, 17: 347-355.
- MIRARCHI, R. E. et T. S. BASKETT. 1994. Mourning Dove (*Zenaida macroura*). The birds of North America, No. 117 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
- MØLLER, A. P. 1991. Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility. *American Naturalist*, 138: 994-1014.
- MONTGOMERIE, R. and P. J. WEATHERHEAD. 1997. How robins find worms. *Animal Behaviour*, 54: 143-151.
- NAKA, K. I. and W. A. H. RUSHTON. 1966. S-potentials from color units in the retina of fish (*Cyprinidae*). *Journal of Physiology*, 185: 536-555.
- NICE, M.M. 1943. Studies in the life history of the Song Sparrow. The behaviour of Song Sparrow and other passerines. *Transcripts of the Linnean Society*, 6: 1-328.

- NOWICKI, S. and G. F. BALL. 1989. Testosterone induction of song in photosensitive and photorefractory male sparrows. *Hormone Behavior*, 23: 514-525.
- PASZKOWSKI, C. A. 1984. Macrohabitat use, microhabitat use, and foraging behavior of the Hermit thrush and Veery in a northern Wisconsin forest. *Wilson Bulletin*, 96: 286-292.
- PEER, B. D. et E. K. BOLLINGER. 1997. Common Grackle (*Quiscalus quiscula*). *The birds of North America*, No. 271 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
- ROJAS, L. M., R. McNEIL, T. CABANA and P. LACHAPELLE. 1999a. Diurnal and nocturnal visual capabilities in shorebirds as a function of their feeding strategies. *Brain, Behavior and Evolution*, 53: 29-43.
- ROJAS, L. M., R. McNEIL, T. CABANA and P. LACHAPELLE. 1999b. Behavioral, morphological and physiological correlates of diurnal and nocturnal vision in selected wading bird species. *Brain, Behavior and Evolution*, 53: 227-242.
- ROJAS, L. M., R. McNEIL, T. CABANA and P. LACHAPELLE. 1997. Diurnal and nocturnal visual function in two tactile foraging waterbirds: the American white Ibis and the Black Skimmer. *Condor*, 99: 191-200.
- ROTH, R. R., M. S. JOHNSON and T. J. UNDERWOOD. 1996. Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*). *The birds of North America*, No. 261 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
- SALLABANKS, R. and F. C. JAMES. 1999. American Robin (*Turdus migratorius*). *The birds of North America*, No. 462 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Cornell Laboratory of Ornithology, Cornell; The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
- SLAGSVOLD, T., S. DALE and G.-P. SAETRE. 1994. Dawn singing in the Great Tit (*Parus major*): mate attraction, mate guarding, or territorial defence? *Behaviour*, 131: 115-138.
- SLAGSVOLD, T. 1996. Dawn and dusk singing of male American Robins in relation

- to female behavior. *Wilson Bulletin*, 108: 507-515.
- SMYTHE, R. H. 1975. *Vision in the animal world*. MacMillan Press, London.
- TANSLEY, K. and J. R. ERICHSEN. 1985. Vision. Pp. 623-629 In *Dictionnary of birds* (B. Campbell and E. Lack, eds.). Poyser, Carlton.
- TANSLEY, K. 1965. *Vision in vertebrates*. Chapman and Hall, London.
- VAURIE, C. 1946. Early morning song during middle and late summer. *Auk*, 63: 163-171.
- WACHTMEISTER, L. 1998. Oscillatory potentials in the retina: what do they reveal. *Progress in Retinal and Eye Research*, 17: 485-521.
- WHITFIELD-RUCKER, M. and V. M. CASSONE. 2000. Photoperiodic regulation of the male House Sparrow song control system: gonadal dependant and independent mechanisms. *Genetic Comparative Endocrinology*, 118: 173-183.
- WELLS, M. C., P. N. LEHNER, E. G. BOLEN and M. K. RYLANDER. 1975. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88: 940-944.
- WRIGHT, H. W. 1912. Morning awakening and even-song. First paper. *Auk*, 29: 307-327.
- WRIGHT, H. W. 1913. Morning awakening and even-song Second paper. *Auk*, 30: 512-537.
- WYSZECKI, G. and W. S. STILE. 1967. *Color science: concepts and methods, Quantitative data and formulas*. John Wiley & Sons, New York.

Conclusion

L'objectif principal de cette étude consistait à réaliser une analyse comparative de la capacité de vision nocturne de quatre espèces d'oiseaux afin de déterminer s'il existait une relation entre les caractéristiques fonctionnelles et structurelles de leur rétine et le moment de leur entrée en activité chorale le matin. Notre hypothèse initiale suggérait que les valeurs de sensibilité rétinienne, l'amplitude de l'onde b scotopique, la densité de bâtonnets et le ratio bâtonnets: cônes soient plus élevés chez le Merle d'Amérique et la Grive solitaire, les deux espèces les plus crépusculaires quant au moment de leur entrée en activité chorale, comparativement à la Tourterelle triste et au Quiscale bronzé qui entrent en activité peu avant ou pendant le lever du soleil.

Bien que la sensibilité rétinienne ne diffère pas entre les espèces étudiées, l'analyse des composantes de l'onde b en conditions scotopiques nous a permis de dégager une faible corrélation positive entre le moment de l'entrée en activité chorale et l'amplitude maximale de l'onde b. Par contre, nous observons une corrélation négative entre les ratios bâtonnets:cônes des espèces étudiées et le moment de leur entrée en activité chorale, contrairement à l'hypothèse avancée. Cette relation inattendue s'accompagne du fait que les merles et les grives possèdent un nombre total de cônes plus élevé que les tourterelles et les quiscales. Toutefois, le faible ratio bâtonnets:cônes observé chez les grives et les merles peut être compensé par les densités plus élevées des cônes et de cellules ganglionnaires de même que par une plus grande épaisseur de certaines couches de la rétine ce qui permet un plus grand nombre de connections synaptiques. En effet, si on considère que l'augmentation du nombre de photorécepteurs fait en sorte que plusieurs photorécepteurs convergent vers une seule cellule bipolaire, on peut ainsi s'attendre à une maximisation de la sensibilité visuelle même sous de faibles intensités lumineuses (Güntürkün 2000). Nous supposons que ces différences peuvent également être reliées à la performance de l'acuité visuelle. De fait, la Grive solitaire et le Merle d'Amérique utilisent des

méthodes de quête alimentaire qui impliquent la recherche de proies actives au sol sur différents substrats, particulièrement sur les troncs d'arbres (Paszkowski 1984), ce qui nécessite une meilleure capacité de discrimination visuelle et dans des luminosités. Ces relations contradictoires entre le comportement, la structure et la fonction rétinienne sont également illustrées dans la corrélation négative parfaite entre l'amplitude de l'onde b scotopique et le ratio bâtonnets: cônes.

La signification écologique de la capacité de la sensibilité rétinienne mesurée expérimentalement chez les espèces étudiées peut être interprétée dans deux contextes. D'une part, la sensibilité rétinienne peut être comparée à la quantité de lumière disponible dans des conditions naturelles variables (présence ou absence de la lune et de nuages par exemple). La consultation des mesures de luminance sous différentes conditions d'éclairages (Martin 1990) révèle que les espèces examinées dans cette étude ont la capacité de détecter les illuminations naturelles (e.g lunaire) produites dans diverses conditions d'éclairage nocturne, particulièrement lorsque le clair de lune est maximal et la couverture nuageuse minimale. Cette conclusion ne doit pas être interprétée comme une évidence que ces espèces possèdent l'habileté de fonctionner sous de telles intensités lumineuses puisque, tel que mentionné par Wells et al. (1975), nous ne savons pas si elles sont suffisantes pour permettre une vision adéquate pour des activités variées incluant le vol et la quête alimentaire. Cependant, les merles sont connus pour leurs chants nocturnes et crépusculaires pendant la saison de reproduction (Wright 1912, 1913; Allard 1930; Bent 1949; Leopold et Eynon 1961), bien qu'on considère qu'ils sont principalement diurnes pour les activités reliées à la quête alimentaire, la migration printanière ou automnale et les déplacements locaux (Sallabanks et James 1999). Les Grives solitaires sont reconnues pour leur migration nocturne et leur entrée crépusculaire en activité chorale comme plusieurs autres espèces de grives (*Catharus et Hylocichla*) (Bent 1949; Leopold et Eynon 1961; Roth et al. 1996). Les tourterelles sont généralement actives pendant le jour (Bent 1932), quoique ces dernières entrent en activité chorale près d'une demie-heure en moyenne avant lever du soleil pendant la saison de reproduction (Allard

1930; Fisler 1962; Jackson et Baskett 1964). Il existe cependant des indications à l'effet que les tourterelles migrent la nuit, mais les évidences les plus directes sont de migration diurne (Mirarchi et Baskett 1994). De leur côté, les Quiscales bronzés semblent strictement diurnes tant au niveau de leurs déplacements migratoires que leur période de quête alimentaire (Peer et Bollinger 1997). Toutefois, le fait qu'ils ne chantent pas avant le lever du soleil ne semble pas résulter de leur faible sensibilité visuelle nocturne. D'autre part, la sensibilité visuelle peut être comparée entre des espèces occupant des niches écologiques différentes. En effet, les stratégies visuelles ainsi que les adaptations structurelles et fonctionnelles de la rétine peuvent varier avec la luminosité régnant dans l'habitat (Lythgoe 1979; Martin 1990; Endler 1993). Parmi les espèces étudiées, la Grive solitaire s'alimente et évolue habituellement dans les habitats ombragés créés par la canopée des forêts mixtes et conifériennes (Paszkowski 1984), où la quantité de lumière disponible au sol est considérablement réduite comparativement aux habitats ouverts ou partiellement ouverts qui caractérisent les habitats fréquentés par les trois autres espèces examinées dans cette étude, soit le Merle d'Amérique, la Tourterelle triste et le Quiscale bronzé. L'amplitude maximale de l'onde b scotopique et le nombre accru de photorécepteurs de la Grive solitaire confirment notre seconde hypothèse voulant qu'une espèce qui évolue dans des milieux ombragés ait une meilleure capacité de détection des faibles illuminations nocturnes qu'une espèce davantage présente dans les milieux ouverts.

En conclusion, nos résultats indiquent que la rétine des espèces diurnes étudiées est fonctionnelle à différents degrés dans un large intervalle d'illuminations. En effet, les rétines des espèces étudiées démontrent des capacités visuelles différentes sous des conditions fixes d'illumination qui sont accompagnées par des différences dans la période d'activité, le comportement, la densité et la distribution des photorécepteurs, de même que par des différences dans la performance de l'électrorétinogramme. Ainsi, chacune des quatre espèces étudiées est caractérisée par des réponses ERG distinctes tant au niveau scotopique que photopique. Cependant, contrairement à nos prévisions, les réponses physiologiques aux conditions lumineuses scotopiques ne correspondent

pas aux ratios et à la densités des photorécepteurs observés dans la rétine de la Grive solitaire et le Merle d'Amérique en particulier. Une telle différence entre les réponses comportementales et physiologiques pourraient s'expliquer par des facteurs autres que la vision. De plus, la vision est un sens aux facettes multiples. Sans se soucier des chemins évolutifs, cependant, chacune des espèces a retenu ou obtenue l'habileté de percevoir la lumière présente sous de nombreuses conditions nocturnes, incluant l'aube et le crépuscule. Ces adaptations sont vitales pour les espèces qui font l'objet de pressions de prédation importante, comme les tourterelles.

Une validation de la corrélation entre le chant crépusculaire et la sensibilité aux faibles illuminations suggérée dans cette étude est indispensable pour déterminer si ce lien peut être applicable à un plus grand nombre d'espèces connues pour leur participation à la chorale crépusculaire pendant la saison de reproduction. Un plus grand nombre d'espèces appartenant à différentes familles devraient être sélectionnées afin de vérifier l'application plus générale de la corrélation trouvée entre les espèces étudiées. Les études futures devraient considérer l'appartenance phylogénétique des espèces et l'environnement lumineux afin de mieux comprendre les avantages ou les raisons qui poussent un oiseau à être actif la nuit. De plus, on ne peut supposer qu'il y ait toujours une corrélation directe entre l'intensité lumineuse et le chant. En effet, le chant doit être considéré comme un des aspects d'un ensemble complexe de comportements.

Références

- ALLARD, H. A. 1930. The first morning song of some birds of Washington, D.C.: its relation to light. *American Naturalist*, 64: 436-469.
- BENT, A. C. 1949. *Life histories of North American thrushes, kinglets and their allies*. U.S. Natural Museum Bulletin, 196. Washington, D.C.
- BENT, A. C. 1932. *Life histories of North American gallinaceous birds*. U.S. Natural Museum Bulletin, 176. Washington, D.C.
- ENDLER, J. A. 1993. The colour of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, 63: 1-27.
- FISLER, G. F. 1962. Variation in the morning awakening time of some birds in south-central Michigan. *Condor*, 64: 184-198.
- GÜNTÜRKÜN, O. 2000. Sensory physiology: Vision. Pp. 1-19 dans *Avian physiology* (P. D. Sturkie, éd). Academic Press, Londres.
- JACKSON, G. L. et T. S. BASKETT. 1964. Perch-cooing and other aspects of behavior of Mourning Doves. *Journal of Wildlife Management*, 28: 293-307.
- LEOPOLD, A. et A. E. EYNON. 1961. Avian daybreak and evening song in relation to time and light intensity. *Condor*, 63: 269-293.
- LYTHGOE, J. N. 1979. *The ecology of vision*. Clendon, Oxford.
- MARTIN, G. R. 1990. *Birds by night*. T. & A.D. Poyser, Calton, UK.
- MIRARCHI, R. E. et T. S. BASKETT. 1994. Mourning Dove (*Zenaida macroura*). *The birds of North America*, No. 117 (A. Poole et F. Gill, éd). The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphie.
- PASZKOWSKI, C.A. 1984. Macrohabitat use, microhabitat use, and foraging behavior of the Hermit Thrush and Veery in a northern Wisconsin forest. *Wilson Bulletin*, 96: 286-292.
- PASZKOWSKI, C.A. 1982. Vegetation, ground, and the frugivorous foraging of the American Robin. *Auk* 99: 701-709.
- PEER, B. D. et E. K. BOLLINGER. 1997. Common Grackle (*Quiscalus quiscula*).

- The birds of North America, No. 271 (A. Poole et F. Gill, éds). The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphie.
- ROTH, R. R., M. S. JOHNSON, et T. J. UNDERWOOD. 1996. Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*). The birds of North America, No. 261 (A. Poole et F. Gill, éds). The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphie.
- SALLABANKS, R. et F. C. JAMES. 1999. American Robin (*Turdus migratorius*). The birds of North America, No. 462 (A. Poole et F. Gill, éds). The Cornell Laboratory of Ornithology, Cornell; The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphie.
- WELLS, M. C., P. N. LEHNER, E. G. BOLEN et M. K. RYLANDER. 1975. Comparison of scotopic sensitivity in diurnal (*Anas platyrhynchos*) and crepuscular (*Dendrocygna autumnalis*) ducks. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88: 940-944.
- WRIGHT, H. W. 1913. Morning awakening and even-song. Second paper. *Auk*, 30: 512-537.
- WRIGHT, H. W. 1912. Morning awakening and even-song. First paper. *Auk*, 29: 307-327.