



Université du Québec
à Rimouski

**IMPACTS DES CONDITIONS DE GLACE DE MER SUR LA REPRODUCTION
DES EIDERS À DUVET (*SOMATERIA MOLLISSIMA*) NICHANT DANS
L'ARCTIQUE CANADIEN**

Mémoire présentée

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **FRANKIE JEAN-GAGNON**

août 2015

Composition du jury :

Dominique Berteaux, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Joël Bêty, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Simon Bélanger, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Mark Mallory, examinateur externe, Acadia University

Dépôt final le 31 août 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

D'abord, je tiens à remercier mon directeur, Joël Bêty, pour m'avoir fait confiance en me donnant l'opportunité de réaliser un projet de recherche si exceptionnel, lequel ne pouvait être mieux adapté à mes intérêts. Merci pour l'immense compréhension et pour la grande flexibilité que j'ai pu obtenir considérant les événements de la vie qui bouleversent. Merci également d'être toujours aussi enthousiaste, passionné pour l'Arctique et disponible pour tes étudiants (même ceux à distance). Tu m'as fait progresser grandement en tant que scientifique et je t'en suis très redevable. Merci à mon co-directeur, Simon Bélanger, pour avoir accepté de codiriger ce projet combinant la télédétection et la reproduction des canards; merci pour tes conseils précieux concernant l'imagerie satellitaire. Merci à Pierre Legagneux pour sa confiance, son soutien et sa générosité tout au long de ce projet, ainsi que pour m'avoir donné autant de temps à discuter de science et de la vie, même à 3 h du matin près des filets à East Bay! Pierre, tu as été un mentor tout au long de ma maîtrise et tu m'as donné beaucoup d'espoir et de confiance. Merci! I also want to thanks Grant Gilchrist for his presence on the field, his unprecedented optimism and his encouragements during this project. Thanks for believing in me and for keeping high my motivation and interests. I am extremely grateful I had the chance to discover and to do research on the beautiful East Bay Island.

Thanks to all East Bay Island field crews, especially: Michael Janssen, Christie MacDonald, Nik Clyde, Holly Hennin, Chris Baird, Rian Dickson, Jennifer Provencher and Rolanda Steenweg, for their hard work, their devotion to science and their great cooking skills. You guys are awesome! Special thanks to Josiah Nakoolak and Juipi Angootealuk for their knowledge of the tundra. Un gros merci à Amie Black, Élise Bolduc et Catherine Doucet pour leur aide à la logistique de terrain ainsi qu'à Isabel Butler and Rob Kelly pour leur aide avec la gestion des données. Je tiens également à remercier les labos

Bêty/Berteaux pour les discussions, les conseils et l'entraide. Un immense merci à Lorelei Guéry pour l'incroyable été de terrain en 2013 et pour tous les conseils que tu m'as donnés pour ce projet et pour ma carrière scientifique.

I also want to thank Thomas Zagon and Matt Arknett from the Canadian Ice Service for believing in me when I showed up at the Canadian Ice Service in 2012 asking for Radarsat images for my duck project.

Sur un plan plus personnel, je tiens à remercier Nik qui m'a toujours encouragé malgré la distance et la langue (et donc l'incompréhension parfois). Merci pour ton support et pour les longues discussions autant philosophiques que scientifiques. Enfin, je tiens à remercier mes parents et ma sœur qui ont toujours été présents pour me soutenir au cours de ces années, peu importe l'heure, peu importe la raison, comme seule une famille peut le faire. Je vous aime.

Ce projet de recherche a été soutenu financièrement et/ou logistiquement par les organismes suivants (ordre alphabétique): l'association des chasseurs et trappeurs (HTO) de Coral Harbour, le Centre d'études nordiques (CEN), le conseil de gestion des ressources fauniques du Nunavut, le conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), Service Canadien de la faune, la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski, le Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies, le Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN) du ministère des Affaires indiennes et du Nord Canada, le Programme de formation FONCER du CRSNG en sciences environnementales nordiques EnviroNord, le Programme du plateau continental polaire (PPCP), le Réseau de centres d'excellence du Canada ArcticNet, le Service canadien des glaces (Ottawa) et l'Université du Québec à Rimouski.

RÉSUMÉ

Les conditions environnementales et climatiques sur le site de nidification affectent la reproduction et la dynamique des populations aviaires. En Arctique, la glace de mer est une composante environnementale essentielle à de nombreuses espèces marines et la dynamique des glaces peut affecter la reproduction des oiseaux de mer. Notre objectif était d'étudier le rôle des conditions de glaces de mer tôt en saison comme facteur régissant les décisions de reproduction chez une population d'eider à duvet (*Somateria mollissima*) nichant à East Bay, dans l'Arctique canadien. Puisque les femelles eider s'alimentent intensivement aux embouchures des rivières à East Bay pendant les périodes de pré-ponte et de ponte, nous avons émis l'hypothèse que le moment de la débâcle aux embouchures influence la probabilité de nicher et la date de ponte via un effet sur l'accès aux ressources. À l'aide d'imageries satellitaires radars acquises durant les étés 2002 à 2013, nous avons déterminé le moment de la débâcle aux embouchures des rivières et le moment des conditions d'eaux totalement libres de glaces dans la baie pour chaque année. La date de la débâcle en juin a grandement varié entre les années et était fortement corrélée avec la date des conditions d'eaux libres dans la baie en juillet. Nos résultats ont démontré qu'une débâcle tardive de la glace entraîne une diminution dans la probabilité de nicher et un délai dans la date de ponte des eiders. Cependant, l'effet des conditions de glace était modulé par l'état des individus à leur arrivée à la colonie: les femelles en moins bonne condition étant plus fortement affectées par une débâcle tardive comparativement aux femelles en meilleure condition. Ces résultats mettent en évidence l'importance critique du moment d'accessibilité aux ressources pour les décisions et le succès de la reproduction des eiders à cette colonie. Globalement, notre étude permet d'augmenter nos connaissances sur les mécanismes expliquant les effets des conditions de la glace de mer sur les décisions relatives à la reproduction chez les oiseaux marins. Ceci pourrait nous permettre de mieux anticiper les effets des changements climatiques sur la dynamique des populations aviaires nichant dans l'Arctique.

Mots clés : probabilité de nicher, ponte, glace de mer, condition corporelle, imagerie radar, eider à duvet, arctique, changements climatiques, télédétection.

ABSTRACT

Environmental and climatic conditions on the breeding site affect the reproduction and dynamics of avian populations. The arctic sea ice is an essential environmental component to many marine species, and the sea ice dynamic can affect seabird reproduction. Our objective was to study the role of sea ice conditions early in the season on breeding decisions of Common eiders nesting at East Bay in the Canadian Arctic. Since eider females forage intensively at river mouths at East Bay during the pre-breeding period, we made the assumption that the timing of ice-breakup at river mouths influences the breeding propensity and the timing of laying through an effect on resources accessibility. Using radar satellite images acquired for the summers 2002 to 2013, we determined the timing of ice-breakup at river mouths and the ice-free conditions in the bay for each year. The timing of ice-breakup in June varied greatly between years and was strongly correlated to the day of ice-free conditions in the bay in July. Our results also demonstrated that a late ice-breakup induces a decrease in breeding propensity and a delay in the laying date in common eiders. However, females in lower body condition were more strongly affected by a late ice-breakup than females in better condition. These results shed light on the critical importance of the timing of resources accessibility for reproductive decisions and success of avian species breeding in the Arctic. Furthermore, the timing of ice-breakup could be used as an environmental cue by eiders to adjust their timing of breeding. Globally, our study allows us to better understand the mechanisms underlying the effects of sea ice conditions on breeding decisions of marine birds. This work could be useful to anticipate the effect of climate change on population dynamics of birds breeding in the Arctic.

Key-words: breeding propensity, laying, sea ice, body condition, radar images, Common eider, Arctic, climate change, remote sensing.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|------|
| REMERCIEMENTS..... | vii |
| RÉSUMÉ..... | ix |
| ABSTRACT..... | xi |
| TABLE DES MATIÈRES..... | xiii |
| LISTE DES TABLEAUX..... | xv |
| LISTE DES FIGURES..... | xvii |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE..... | 1 |
| 1. Effets des conditions environnementales sur la reproduction des espèces aviaires..... | 2 |
| 1.1 Conditions environnementales sur le site de reproduction..... | 2 |
| 1.2 Impacts de l'accessibilité aux ressources..... | 3 |
| 1.3 Conditions environnementales en hiver et lors de la migration..... | 4 |
| 2. Phénologie et effort de reproduction chez les espèces migratrices..... | 5 |
| 3. Glace de mer en Arctique et reproduction des espèces aviaires..... | 7 |
| 4. Modèle et site d'étude: l'eider à duvet (<i>Somateria mollissima</i>) nichant à East Bay..... | 9 |
| 5. Objectifs et hypothèses de travail..... | 10 |
| CHAPITRE 1 Les conditions de glace de mer déterminent la probabilité de nicher et le moment de la reproduction chez les eiders à duvet (<i>Somateria mollissima</i>) nichant en Arctique..... | 13 |
| RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE..... | 13 |

| | |
|--|----|
| SEA ICE CONDITIONS DRIVE BREEDING PROPENSITY AND TIMING OF BREEDING IN ARCTIC-NESTING COMMON EIDERS (<i>SOMATERIA MOLLISSIMA</i>) | 15 |
| Summary | 16 |
| Introduction | 17 |
| Methods | 20 |
| <i>Study area</i> | 20 |
| <i>Eider reproductive data</i> | 21 |
| <i>Sea ice conditions</i> | 22 |
| <i>Monitoring of ice-breakup</i> | 23 |
| <i>Monitoring of ice-free conditions</i> | 24 |
| <i>Statistical analysis</i> | 24 |
| Results | 25 |
| Discussion | 27 |
| Acknowledgment | 31 |
| References | 31 |
| Tables and figures | 37 |
| Appendix | 44 |
| CONCLUSION GÉNÉRALE | 47 |
| Contributions | 51 |
| Perspectives | 52 |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 55 |

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Ice related variables and reproductive parameters (\pm SE) in common eider (*Somateria mollissima*) at the East Bay colony, Southampton Island, Nunavut, Canada (2002-2013). Dates are expressed in days since January 1. Sample sizes (number of nasal tagged females used in each analysis) are indicated in parentheses.37

Table 2. (a) Variables, number of parameters, Akaike information criterion, Δ AICc, Akaike weights and pseudo- R^2 for the four most parsimonious models explaining breeding propensity of common eiders breeding at East Bay, Nunavut, Canada (2002-2013). Logistic mixed models with year as a random factor. Models with Δ AICc $>$ 20 were discarded from the Table. In the presence of an interaction between two factors, each individual factor was also retained in the model. (b) First-ranked model parameter estimates, standard error (SE) and p-value.38

Table 3. (a) Variables, number of parameters, Akaike information criterion, Δ AICc, Akaike weights and pseudo- R^2 for the two most parsimonious models explaining the timing of laying of common eiders breeding at East Bay, Nunavut, Canada (2002-2013). Linear mixed models with year as a random factor. Models with Δ AICc $>$ 20 were discarded from the Table. In the presence of an interaction between two factors, each individual factor was also retained in the model. (b) First-ranked model parameter estimates, standard error (SE) and p-value.39

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Maps showing the location of the study area. The common eider colony is located on Mitivik Island, in East Bay, on Southampton Island, Nunavut, Canada. The six rivers flowing into the bay and the tidal buffer zone of 600 meters used to determine the timing of ice-breakup (proportion of open water) are also shown (bottom right panel).40
- Figure 2.** Profiles of proportion of open water (%) in the 600 meter buffer zone that includes the river mouths, East Bay, Nunavut, Canada, from early June to mid-July (2002 to 2013).41
- Figure 3.** Common eider breeding propensity in relation to (a) the timing of spring ice-breakup (day of 1% of open water) and (b) the arrival date at the colony. In (a), females were separated in two categories based on their arrival body mass (\geq or <2000 g) to illustrate the interaction between timing of ice-breakup and arrival body condition (see Table 3). Grey circle sizes are proportional to log N. Timing of ice-breakup is expressed in days since January 1. Arrival dates are expressed in days relative to the annual mean arrival date.42
- Figure 4.** Common eider laying date in relation to (a) the timing of ice-breakup at river mouths (day of 1% of open water) and (b) the arrival date at the colony. In (a), females were separated in two categories based on their arrival body mass (\geq or <2000 g) and grey circles are proportional to log N. Dates are expressed in days since January 1.43

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dans le contexte des changements globaux, il est particulièrement pertinent d'identifier les principaux paramètres environnementaux qui affectent la survie et la reproduction des animaux afin d'évaluer leur capacité d'adaptation face aux perturbations d'origine naturelle ou anthropique (Walther *et al.*, 2002; Reed *et al.*, 2004; Visser 2008). Bien qu'il existe une documentation étayée sur les conséquences des fluctuations climatiques et environnementales sur la dynamique des populations de vertébrés (Durant *et al.*, 2004; Saether *et al.*, 2004; Hone & Clutton-Brock 2007; Jónsson *et al.*, 2009; Lecomte *et al.*, 2009; Morrisette *et al.*, 2010; Ito *et al.*, 2013), les mécanismes proximaux et ultimes à l'origine de ces effets ont davantage été inférés plutôt que clairement démontrés (Reed *et al.*, 2009; Love *et al.*, 2010; Chaulk & Mahoney 2012). Chez les oiseaux migrateurs, l'identification des principaux facteurs qui affectent la survie et le succès reproducteur des individus est particulièrement complexe puisque les conditions environnementales rencontrées à différents moments et à différents endroits le long du corridor migratoire peuvent avoir des effets cumulés ou en interaction (Reed *et al.*, 2004, 2006; Trinder *et al.*, 2009; Legagneux *et al.*, 2012).

1. Effets des conditions environnementales sur la reproduction des espèces aviaires

1.1 Conditions environnementales sur le site de reproduction

Les conditions environnementales et climatiques rencontrées sur le site de nidification peuvent fortement affecter la reproduction et la dynamique des populations aviaires (Haywood & Perrins 1992; Newton 2004; Norris 2005; Saether *et al.*, 2006). Une des observations les mieux connues est le devancement dans la date de ponte en réponse à des températures printanières plus élevées. Cette association peut être observée dans un contexte de variations naturelles (Dunn 2004) ou de réchauffement climatique (Visser *et al.*, 1998; Charmantier *et al.*, 2008). Des corrélations entre les conditions environnementales et des paramètres de la reproduction ont été rapportées pour plusieurs espèces se reproduisant dans des milieux où les variations saisonnières sont très marquées, tel que les milieux polaires. Par exemple, des températures printanières basses et un important couvert de neige entraînent généralement une date de ponte tardive ainsi qu'une diminution de la probabilité de nicher et de la productivité chez des oiseaux herbivores de l'Arctique (Reed *et al.*, 2004; Dickey *et al.*, 2008; Morrissette *et al.*, 2010). De plus, des précipitations soutenues et fréquentes durant l'été peuvent réduire considérablement la survie des jeunes chez des oiseaux rapaces (Ancil *et al.*, 2013). Il a également été démontré que les conditions du couvert de glace à proximité des colonies d'oiseaux marins peuvent contribuer significativement aux variations de la phénologie et de la taille de la ponte (Gaston & Hipfner, 1998; Gaston *et al.*, 2005a-b; Barbraud & Weimerskirch 2006; Chaulk & Mahoney 2012; Mehlum 2012). Toutefois, les mécanismes qui expliquent l'impact des variations environnementales sur les décisions de reproduction des espèces sont généralement difficiles à comprendre entièrement puisqu'ils peuvent résulter de relations directes (par exemple: thermorégulation, coût de déplacements) ou indirecte (par exemple: accessibilité et disponibilité de la nourriture, prédation; Humphries *et al.*, 2004).

1.2 Impacts de l'accessibilité aux ressources

Certains chercheurs ont soulevé l'hypothèse que les conditions environnementales sur le site de nidification influencent la phénologie de la reproduction en limitant l'accès aux ressources alimentaires en période pré-reproductrice, tout particulièrement dans l'Arctique (Reed *et al.*, 2004; Gaston *et al.*, 2005b; Dickey *et al.*, 2008). Au cours de cette période, les femelles de plusieurs espèces devraient augmenter leur condition corporelle afin d'atteindre un seuil leur permettant de commencer la production d'œufs, d'où l'importance critique de l'accessibilité aux ressources en période de pré-ponte (Rowe *et al.*, 1994). Pour les espèces migratrices se reproduisant en milieux tempérés ou polaires, les conditions du milieu telles que la neige ou la glace peuvent limiter l'accès au site d'alimentation pendant la période de pré-ponte et de ponte (Gauthier 1993; Reed *et al.*, 2004; Dickey *et al.*, 2008; Morrissette *et al.*, 2010; Arzel *et al.*, 2014). Par exemple, Arzel *et al.*, (2014) ont suggéré qu'un décalage dans la disponibilité des ressources, dû à la présence du couvert de glace dans les lacs, pourrait être la cause d'un délai dans la date de ponte et d'une réduction dans la taille de couvée chez deux espèces d'anatidés nichant en Finlande. Il a également été suggéré que les diminutions dans les performances de reproduction d'une colonie d'Oie à bec court (*Anser brachyrhynchus*), se reproduisant au Svalbard, soient possiblement dues à la prolongation du couvert de neige affectant la disponibilité au site d'alimentation en période de pré-ponte (Madsen *et al.*, 2007). Chaulk & Mahoney (2012) a proposé que les Eiders à duvet (*Somateria mollissima*) nichant sur des îles de la côte du Labrador seraient probablement avantagés à retarder la période de ponte jusqu'à ce que le couvert de glace de mer fonde et offre un accès aux ressources benthiques près des colonies. Ceci semble effectivement s'appliquer à plusieurs espèces de sauvagines où les femelles s'alimentent généralement à proximité du site de reproduction pendant les périodes de pré-ponte et de ponte pour acquérir les nutriments nécessaires à la formation des œufs (Canard colvert (*Anas platyrhynchos*): Arzel *et al.*, 2014; Eider à duvet: Sénéchal *et al.*, 2011a-b, et Christensen 2000; Grande oie des neiges (*Anser caerulescens*): Reed *et al.*, 2004). Au cours de circonstances où les

opportunités de s'alimenter sont réduites, les femelles doivent puiser dans leurs réserves corporelles pour assurer les coûts de maintenance alors qu'elles devraient intensivement se nourrir pour augmenter leur masse et canaliser une part des nutriments vers la formation des œufs. En d'autres mots, un accès limité à la nourriture pendant la période pré-reproductrice peut affecter la condition des femelles, et donc l'investissement et l'effort parental (Martin 1987). Globalement, l'accessibilité et la qualité de la nourriture à proximité du site de nidification sont des facteurs environnementaux qui peuvent fortement affecter la reproduction chez les oiseaux (Martin 1987; Prop & De Vries 1993; Oosterhuis & Van Dijk 2002), et pourraient constituer un mécanisme indirect expliquant comment les conditions abiotiques affectent la reproduction des espèces migratrices.

1.3 Conditions environnementales en hiver et lors de la migration

Puisqu'elles utilisent des sites distincts au cours de leur cycle annuel, les espèces migratrices sont exposées à différentes conditions sur les sites de reproduction, d'hivernage, de mue, ainsi que sur les haltes migratoires. Les conditions rencontrées pendant l'hiver ou la migration dans une région éloignée des aires de nidification peuvent affecter le succès de la reproduction subséquente (Marra *et al.*, 1998; Alisauskas 2002; Norris 2005; Trinder *et al.*, 2009; Harms *et al.*, 2015). Les événements ayant lieu au cours d'une saison et produisant des effets résiduels sur le succès des individus au cours des saisons suivantes sont définis comme étant des « effets de report », ou plus communément « *carry-over effects* » (Harrison *et al.*, 2011). Selon les modèles théoriques et empiriques, le succès de reproduction des espèces migratrices dépend en partie de la date d'arrivée au site de reproduction et de la condition des individus à leur arrivée (Rowe *et al.*, 1994; Bêty *et al.*, 2003; voir aussi section 2). Ces paramètres peuvent être fortement influencés par les conditions environnementales des saisons précédentes (Norris 2005; Lehikoinen *et al.*, 2006; Descamps *et al.*, 2010; Sedinger *et al.*, 2011). Par exemple, les hivers sévères au Danemark entraînent une réduction de la condition corporelle des femelles eiders à duvet nichant en Finlande dans la mer Baltique (Lehikoinen *et al.*, 2006). Il a également été suggéré qu'une pénurie alimentaire (*food*

shortage), même si elle avait lieu au cours de l'hiver et du printemps, pouvait empêcher les femelles de stocker suffisamment de réserves corporelles, entraînant une diminution dans le succès de reproduction pour cette même (Oosterhuis & Van Dijk, 2002). Il a récemment été démontré expérimentalement qu'une perturbation survenant durant la migration pouvait affecter le succès d'individus migrateurs (Legagneux *et al.*, 2012). Toutefois, des conditions environnementales favorables rencontrées sur le site de reproduction peuvent également compenser les effets négatifs des perturbations rencontrées pendant la migration (Legagneux *et al.*, 2012).

2. Phénologie et effort de reproduction chez les espèces migratrices

Le moment du début de la reproduction est un facteur crucial qui est fortement relié au succès reproducteur chez plusieurs espèces d'oiseaux (Hatchwell 1991; Durant *et al.*, 2004; Dawson 2008; Reed *et al.* 2009). Chez la plupart des espèces aviaires, une ponte hâtive est associée à une couvée de plus grande taille et à une survie des jeunes plus élevée, entraînant donc une aptitude phénotypique plus grande (Drent & Daan 1980; Rowe *et al.*, 1994; Bêty *et al.*, 2003). Rowe *et al.*, (1994) ont élaboré un modèle théorique où la combinaison optimale entre la date de ponte et la taille de couvée dépend de la date d'arrivée des femelles au site de nidification et de leur condition corporelle à l'arrivée (voir aussi Descamps *et al.*, 2011). Selon ce modèle, les femelles qui arrivent tôt ou en bonne condition initient la ponte plus tôt et ont une plus grande taille de couvée comparativement aux femelles tardives ou en moins bonne condition (voir aussi Saino *et al.*, 2004; Ramenofsky & Wingfield 2006). Le modèle précise également qu'un seuil minimal de condition corporelle est requis pour débiter la production des follicules (voir aussi Bêty *et al.*, 2003; Sénéchal *et al.*, 2011b; Hennin *et al.*, 2015). Lorsque le seuil de condition est atteint, les femelles peuvent initier la couvée, ou retarder la ponte afin d'augmenter leur condition corporelle et potentiellement atteindre une taille de couvée optimale (Bêty *et al.*, 2003).

Selon les modèles théoriques, les individus qui sont incapables d'atteindre le seuil minimal de condition corporelle sont hautement susceptibles d'abandonner la reproduction au bénéfice de leur propre subsistance (Coulson 1984; Rowe *et al.*, 1994; Drent & Daan, 1980; Bêty *et al.*, 2003). Ceci est particulièrement vrai pour les reproducteurs « sur épargne » (*capital breeder*), qui requièrent de l'énergie stockée bien avant la reproduction, à l'opposé des reproducteurs « sur revenu » (*income breeder*), qui utilisent l'énergie provenant de l'acquisition à court termes de ressources pendant la période de reproduction (Meijer & Drent, 1999; Houston *et al.*, 2006). Chez les espèces longévives, des études empiriques suggèrent que la décision de se reproduire ou non au cours d'une saison (définie comme étant la probabilité de nicher) dépend de la condition corporelle, de la disponibilité de la nourriture et du moment de la migration (Chastel, 1995; Bêty *et al.*, 2004; Reed *et al.*, 2004; Warren *et al.*, 2014). La probabilité de nicher est un paramètre démographique qui peut fortement affecter la productivité annuelle d'une population (Reed *et al.*, 2004; Dickey *et al.*, 2008). Ce paramètre est toutefois difficile à évaluer puisque les non-nicheurs sont souvent totalement absents des colonies (Chastel, 1995; Spendelov & Nichols, 1989). Il est par conséquent considéré comme un des paramètres reproductifs les moins connus chez les vertébrés (Reed *et al.* 2004; Sedinger *et al.*, 2001; Bond *et al.*, 2008).

Les espèces migratrices nichant dans les environnements fortement saisonniers sont contraintes de se reproduire à l'intérieur d'une courte fenêtre temporelle (Drent & Daan, 1980; Reed *et al.*, 2009; Dickey *et al.*, 2008; Jensen *et al.*, 2008). La date de ponte est très importante puisqu'elle détermine le moment des autres étapes du cycle de reproduction. De plus, la ponte doit être initiée de façon à ce que l'éclosion ait lieu dans un environnement fournissant suffisamment de ressources afin d'assurer la croissance des jeunes avant la migration automnale (Lesage & Gauthier 1997; Lepage *et al.*, 1998; Love *et al.*, 2010). Un chevauchement entre le pic de demande énergétique des oisillons et le pic d'abondance des ressources favorisera la croissance optimale des jeunes (hypothèse du *match-mismatch*; Durant *et al.*, 2007; McKinnon *et al.*, 2012). Par exemple, Love *et al.*, (2010) ont démontré

que la plus grande probabilité de survie des canetons eiders à duvet à la colonie d'East Bay au Nunavut est obtenue par les femelles qui synchronisent la ponte de façon à ce que l'éclosion ait lieu dans des conditions d'eau libre. À cette colonie, le milieu marin libre de glace est essentiel pour les canetons puisqu'il procure un accès aux invertébrés benthiques sur lesquels ils se nourrissent.

Le succès de reproduction chez les oiseaux migrateurs pourrait donc dépendre de la flexibilité des individus à ajuster le moment de la reproduction afin que l'éclosion ait lieu dans des conditions favorables à l'élevage (Reed *et al.*, 2006; Reed *et al.*, 2009). Puisque la reproduction est initiée bien avant le pic d'abondance des ressources, il semble que les individus ajustent la date de ponte notamment en réponse à des changements dans les indices présents dans l'environnement (*environmental cues*; Przybylo *et al.*, 2000; Durant *et al.*, 2004; Love *et al.*, 2010). Les bons indices environnementaux devraient prédire le moment où les ressources seront abondantes plus tard dans la saison (Van Noordwijk & Muller, 1994). Chez les espèces migratrices nichant aux hautes latitudes où les conditions abiotiques subissent des changements rapides et marqués (Post *et al.*, 2013), l'utilisation d'indices fiables est crucial afin d'interpréter les variations de l'environnement, d'anticiper les conditions lors de l'élevage des jeunes et d'ajuster la ponte conséquemment (Both & Visser 2001; Reed *et al.*, 2006; Reed *et al.*, 2009; Love *et al.*, 2010).

3. Glace de mer en Arctique et reproduction des espèces aviaires

L'Arctique est fortement touché par le réchauffement climatique (IPCC 2014) et la fonte du couvert de glace est une des conséquences la mieux connue (ACIA 2005; Comiso *et al.*, 2008). Depuis le début de l'observation satellitaire moderne (1979), l'étendue du couvert de glace en Arctique a connu un déclin de 13% par décennie, et ce déclin s'est accéléré au

cours de la dernière décennie (IPCC 2014). Dans la région de la Baie d'Hudson, l'étendue minimale du couvert de glace, son épaisseur ainsi que sa durée ont diminué de façon importante au cours des décennies passées (Parkinson *et al.*, 1999; Gagnon & Gough, 2005; Maslanik *et al.*, 2007; Post *et al.*, 2009; Scott & Marshall, 2010) et ces diminutions coïncident avec la hausse des températures de l'air induite par les changements climatiques (Wang *et al.*, 1994; Gough *et al.*, 2004; Galbraith & Larouche, 2011). La hausse des températures devance les dates de débâcle et retarde la date d'englacement créant une période d'eaux libres plus longue (Gough *et al.*, 2004). Cette diminution de la période d'englacement entraîne des répercussions majeures pour la faune marine et crée une véritable menace pour certaines espèces dont les mœurs sont étroitement liées à la glace (Tynan *et al.*, 2010), la plus médiatisée étant probablement l'Ours polaire (*Ursus maritimus*; Stirling *et al.*, 1999; Derocher *et al.*, 2004; Iverson *et al.*, 2014). Plusieurs effets directs et indirects des variations dans le couvert de glace de mer sur la reproduction d'espèces aviaires ont été observés, incluant des changements dans le régime alimentaire et les coûts de recherche de nourriture (Gaston & Hipfner 1998; Gaston *et al.*, 2005a-b; Mallory *et al.*, 2007), les risques de prédatons (Chaulk *et al.*, 2007; Iverson *et al.*, 2014) et la phénologie de la reproduction (Parker & Mehlum, 1991; Gaston *et al.*, 2005a-b; Chaulk & Mahoney 2012). Les mécanismes proximaux reliant la glace de mer et les paramètres de reproduction chez les oiseaux marins semblent néanmoins être complexes. Les variations dans les conditions de glace peuvent avoir des rôles simples et directs, ou peuvent agir via des processus intermédiaires ou des voies indirectes, avec ou sans délai dans le temps (e.g. disponibilité de nourriture; Love *et al.*, 2010; Chaulk & Mahoney 2012). D'autre part, l'influence des conditions du couvert de glace de mer sur la probabilité de nicher est très peu documentée chez les oiseaux marins de l'Arctique à notre connaissance. Finalement, les études qui examinent l'effet du régime des glaces sur les oiseaux n'incluent généralement pas les interactions potentielles des conditions abiotiques avec l'état des individus (e.g. leur condition corporelle).

Ce mémoire vise à examiner l'effet des conditions de la glace de mer sur des paramètres de reproduction d'oiseaux marins nichant en Arctique. Spécifiquement, nous examinons les effets combinés de i) l'état des individus à leur arrivée sur l'aire de reproduction et ii) la date de la débâcle de la glace de mer, sur la probabilité de nicher et la date de ponte.

4. Modèle et site d'étude: l'eider à duvet (*Somateria mollissima*) nichant à East Bay

L'eider à duvet nichant à East Bay en Arctique représente un système idéal pour étudier l'effet des conditions de la glace de mer sur les décisions relatives à la reproduction. L'eider à duvet utilise une stratégie mixte pour satisfaire au besoin de la reproduction. Il combine une reproduction « sur épargne », en puisant une partie des ressources nécessaires dans les réserves corporelles acquises avant le début de la reproduction, et « sur revenu », en utilisant les nutriments acquis au cours de la période de reproduction (Sénéchal *et al.*, 2011a-b). Les eiders nichant à East Bay passent l'hiver sur la côte sud-ouest du Groenland (~60% de la population) et sur la côte du Labrador (~40% de la population; Mosbech *et al.*, 2006). Les eiders hivernant au Groenland traversent le détroit de Davis et empruntent le détroit d'Hudson lors de la migration printanière, alors que ceux hivernant au Labrador longent la côte du Labrador avant d'emprunter le détroit d'Hudson (Mosbech *et al.*, 2006). À la suite de la migration printanière, les femelles s'alimentent intensivement sur des organismes benthiques aux embouchures des rivières et dans les chenaux de glace (Gilchrist & Bêty, données non-publiées) afin d'augmenter leur condition corporelle (hyperphagie) et initier la reproduction. Les nutriments acquis pendant les périodes critiques de pré-ponte et de ponte sont directement utilisés pour la production d'œufs (Sénéchal *et al.*, 2011a-b). East Bay est totalement recouverte de glace en hiver et les embouchures des rivières sont les premiers endroits à fondre (dû à l'apport d'eau douce et relativement chaude des rivières), et donc à offrir un accès aux ressources à proximité de la colonie en début de saison. De plus, il a été démontré que les femelles qui initient la ponte

de façon à ce que l'éclosion ait lieu juste avant des conditions totalement libres de glace à East Bay obtiennent le plus haut taux de survie des canetons (Love *et al.*, 2010). Les conditions de glace de mer et le moment de la débâcle aux embouchures des rivières pourraient donc être des facteurs cruciaux utilisés lors de la prise de décisions relatives à la phénologie de la reproduction chez l'eider à duvet.

5. Objectifs et hypothèses de travail

L'objectif principal de cette étude vise à identifier le rôle de la glace de mer comme facteur régissant les décisions de reproduction chez l'eider à duvet nichant dans l'Arctique. Nous avons émis l'hypothèse générale que les conditions caractérisant le couvert de glace tôt en saison i) influencent l'accès aux ressources alimentaires durant la formation des œufs, et ii) permettent aux eiders d'anticiper le moment de la libération de la baie par les glaces au moment de l'éclosion. Plus précisément, nous avons examiné l'effet du moment de la débâcle aux embouchures des rivières sur la probabilité de nicher et la date de ponte de l'eider. Nous nous sommes également intéressés à la condition corporelle des individus à l'arrivée à la colonie et avons inclus ce paramètre dans nos analyses pour tester l'effet combiné de ces paramètres. Nous supposons que l'accès aux ressources est davantage critique pour les femelles qui arrivent en mauvaise condition à la colonie et, que ces femelles ayant moins de réserves endogènes devraient par conséquent être plus affectées par une débâcle tardive aux embouchures des rivières. Nous avons émis les prédictions suivantes :

Prédiction 1: Une débâcle tardive entraîne une faible probabilité de nicher et une date de ponte tardive.

Prédiction 2: Les femelles en moins bonne condition corporelle seront plus fortement affectées par le moment de la débâcle aux embouchures des rivières et auront une probabilité de nicher plus faible et une date de ponte plus tardive comparativement à celles en meilleure condition corporelle.

Pour vérifier nos prédictions, nous avons d'abord analysé la variabilité spatiale intra- et interannuelle de la glace de mer à East Bay (date de la débâcle à l'embouchure des rivières et première journée d'eau libre dans la baie) à l'aide d'imagerie satellitaire. Nous avons ensuite utilisé les données du suivi à long terme d'Environnement Canada sur la reproduction des eiders à duvet nichant à East Bay afin de déterminer les paramètres de reproduction. Enfin, nous avons évalué l'impact de la date de la débâcle durant la période de pré-ponte et de ponte sur les paramètres de reproduction.

CHAPITRE 1

**LES CONDITIONS DE GLACE DE MER DETERMINENT LA PROBABILITE
DE NICHER ET LE MOMENT DE LA REPRODUCTION CHEZ LES EIDERS
A DUVET (*SOMATERIA MOLLISSIMA*) NICHANT EN ARCTIQUE**

Résumé en français de l'article

Comprendre comment les conditions environnementales et climatiques sur le site de nidification affectent la reproduction et la dynamique des populations aviaires est important afin de prédire l'impact des changements climatiques. Nous avons examiné l'impact des conditions de la glace de mer tôt en saison sur la reproduction de l'eider à duvet (*Somateria mollissima*) nichant à East Bay, sur l'île Southampton, au Nunavut, Canada. East Bay est caractérisé par une couverture de glace épaisse qui fond entièrement à chaque été et la fonte débute aux embouchures des rivières. En utilisant des images Radarsat acquises pour juin 2002 à 2013, nous avons mesuré la variabilité annuelle dans la proportion d'eau libre aux embouchures des rivières à East Bay, considéré comme un proxy de la disponibilité des sites potentiels d'alimentation pour les eiders en période pré-reproductrice. Le moment de la débâcle (c.-à-d., date du 1% d'eau libre aux embouchures des rivières) a largement fluctué entre les années, variant du 10 juin au 1^{er} juillet, et a permis de prédire avec justesse la date des conditions d'eaux libres dans la baie en juillet. Tel que prédit, nous avons trouvé une forte corrélation entre le moment de la débâcle aux embouchures des rivières tôt en saison, et la probabilité de nicher et la date de ponte. Au cours des années de débâcle tardive, très peu d'individus capturés pendant la période de pré-ponte ont été revus dans la colonie et la date de ponte a également été retardée. Néanmoins, l'influence de la dynamique des glaces était modulée par l'état de l'individu à l'arrivée à la colonie, les femelles en faible condition étant plus fortement affectées par une débâcle tardive. Ceci suggère fortement que le moment de la disponibilité en eau libre tôt en saison aux embouchures des rivières est associé aux opportunités d'alimentation, et est donc crucial pour les décisions et le succès de reproduction des eiders. Une meilleure compréhension de la réponse des oiseaux de mer nichant en Arctique face aux variations dans les conditions de glace de mer est importante étant donné que les changements climatiques devraient être plus intenses aux hautes latitudes.

Cet article, intitulé « Sea ice conditions drive breeding propensity and timing of breeding in arctic-nesting common eiders (*Somateria mollissima*) », fut co-rédigé par moi-même ainsi que par les chercheurs Pierre Legagneux, Grant Gilchrist, Simon Bélanger, Oliver Love et Joël Bêty. Nous prévoyons soumettre cet article à la revue *Oecologia*. En tant que premier auteur de ce manuscrit, ma contribution à ce travail fut l'élaboration du projet de recherche, le développement de la méthode, la récolte et l'analyse des données ainsi que la rédaction de l'article. Le chercheur Pierre Legagneux, deuxième auteur, a contribué aux analyses statistiques et à la rédaction de l'article. Grant Gilchrist, troisième auteur, a fourni une base de données cumulant 11 années de suivi et a contribué à la révision de l'article. Le professeur Simon Bélanger, quatrième auteur, a participé à l'élaboration de la méthodologie concernant l'analyse des images satellitaires. Le professeur Oliver Love, cinquième auteur, a contribué à la révision de l'article. Le professeur Joël Bêty, sixième auteur, a contribué à l'élaboration du projet de recherche, notamment en ce qui concerne les hypothèses de travail et le développement de la méthode et a également participé à la rédaction de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée lors de la rencontre annuelle du Centre de réseaux d'excellence du Canada ArcticNet à Ottawa (Canada) en décembre 2014.

Mots-clés : probabilité de nicher, reproduction, glace de mer, eider à duvet, image satellitaire, condition corporelle, arctique.

SEA ICE CONDITIONS DRIVE BREEDING PROPENSITY AND TIMING OF BREEDING IN ARCTIC-NESTING COMMON EIDERS (*SOMATERIA MOLLISSIMA*)

Frankie Jean-Gagnon¹, P. Legagneux¹, G. Gilchrist², S. Bélanger¹, O. Love³ and J. Bêty¹

¹ Département de biologie, géographie et chimie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, G5L 3A1, Canada

² National Wildlife Research Centre, Environment Canada, 1125 Colonel By Drive, Raven Road, Ottawa, Ontario, K1A 0H3, Canada

³ Department of Biological Sciences, University of Windsor, Windsor, ON, Canada

*Corresponding authors:

Email: frankie.jean-gagnon@uqar.ca; joel_bety@uqar.ca

Summary

Understanding how environmental and climatic conditions on the breeding site affect reproduction and dynamics of avian populations is important to predict the impact of climate change. We investigated the impact of early season sea ice conditions on the reproduction of common eider ducks (*Somateria mollissima*) breeding at East Bay, Southampton Island, Nunavut, CA. East Bay is characterised by thick seasonal ice cover which melts entirely each summer, the onset of which first occurs at river mouths. Using Radarsat images acquired from 2002 to 2013, we measured the annual variation in the proportion of open water at river mouths in early summer at East Bay in order to track the availability of potential foraging areas for pre-breeding eiders. The timing of ice-breakup (i.e., date of 1% of open water at river mouths) varied greatly between years, ranging from June 10th to July 1st, and strongly predicted the date of ice-free conditions in the bay later in July. As expected, we found a strong effect of the timing of ice-breakup on eiders breeding propensity and timing of laying. During years when the ice-breakup was late, much fewer individuals captured during the pre-laying period were resighted nesting in the colony and the start of laying was delayed. However, the influence of early summer sea ice dynamics was modulated by the state of individuals at arrival on the breeding grounds: females arriving in poor condition were more strongly affected by a late timing of ice-breakup. This strongly suggests that the timing of open water accessibility in early summer at river mouths is related to feeding opportunities, and is thus crucial for eider reproductive decisions and success. A better understanding of how sea birds breeding in the Arctic respond to variation in sea ice conditions is important given that climatic changes are predicted to be more intense at high latitudes.

Key words: Breeding propensity, Reproduction, Sea ice, Common eider, Satellite image, Body condition, Arctic.

Introduction

Arctic sea ice habitats have undergone major changes in recent decades apparently in response to climate change and various anthropogenic activities (ACIA 2005). Climate has been changing faster than expected in polar regions and the rate at which the summer sea-ice has declined in the Arctic has exceeded model projections (Stroeve *et al.*, 2012; IPCC 2014). This ongoing sea ice decline, one of the most conspicuous consequences of the recent global warming, induces extensive physical changes in the arctic ecosystem and may affect organisms; particularly those that are highly dependent on ice cover to accomplish their life cycle (Stirling *et al.*, 2004; Gaston *et al.*, 2009; Gilg *et al.*, 2012). In this context, understanding the importance of sea ice conditions on ecological dynamics in both marine and terrestrial systems is of paramount importance (Post *et al.*, 2013).

Seabirds are sensitive indicators of Arctic ecosystem perturbations because they forage at different trophic levels, and often rely on particular sea-ice features as foraging locations (e.g. leads, edges, polynyas; Stirling 1997; Mallory *et al.*, 2006). Direct and indirect effects of variation in ice conditions on the reproduction of polar seabirds have been observed through changes in diet and foraging costs (Gaston *et al.*, 2005a; Gaston *et al.*, 2005b; Mallory *et al.*, 2007; Emmerson & Southwell, 2008), predation risks (Chaulk *et al.*, 2007; Iverson *et al.*, 2014) and timing of laying (Gaston & Hipfner 1998; Gaston *et al.*, 2005a-b; Chaulk & Mahoney 2012). However, the mechanistic links between sea ice and reproductive parameters appear to be complex because the variation in ice conditions may have simplistic direct roles and act through more complicated pathways (e.g. food availability, carry-over effects), and thus remain unclear for most species (Gaston *et al.*, 2005; Love *et al.*, 2010, Chaulk *et al.*, 2012). With the imminent threat on Arctic ice cover, identifying the specific roles of sea ice as an underlying cue or a contributing factor to seabird reproductive decisions is highly relevant to assess potential long-term impacts of climate change on avian reproduction (Dickey *et al.*, 2008; Visser 2008; Iverson *et al.*, 2014).

For Arctic migratory birds, changes in spring and summer sea ice conditions can interact with events occurring away from the breeding grounds. For instance, the state of individuals upon arrival on the breeding grounds, a prevailing parameter in determining reproductive timing and success in migratory organisms (Drent & Daan, 1980; Rowe *et al.*, 1994; Bêty *et al.*, 2003; Descamps *et al.*, 2011), can vary under the influence of a diversity of events occurring in previous seasons (Lehikoinen *et al.*, 2006; Trinder *et al.*, 2009; Descamps *et al.*, 2010; Harms *et al.*, 2015). It has recently been experimentally proven that manipulation of individual state during the spring migration could be carried over to affect subsequent bird reproductive success (Legagneux *et al.*, 2012). Interestingly, this effect was modulated by the environmental conditions encountered on the breeding grounds in the summer. Similarly, the state of individuals at arrival may compensate for the effects of variable sea ice conditions on reproductive decisions of seabirds; individuals in a poor state are predicted to be more affected by deleterious ice conditions prior to breeding than individuals in a good state. Despite its potential significance, we know rather little on such potential interactions between sea ice conditions and seabird reproduction, nor on the individual variation in response to changes in sea ice conditions.

In long-lived migratory bird species, modelling and empirical studies both suggest that breeding propensity is driven by body condition, resource availability and timing of migration (Drent and Daan 1980; Chastel 1995; Bêty *et al.*, 2004; Reed *et al.*, 2004; Warren *et al.*, 2014). Although breeding propensity is considered a key demographic parameter given its potential impacts on both lifetime reproductive success and survival, it is considered to be one of the least understood reproductive decisions in vertebrates (Reed *et al.*, 2004; Sedinger *et al.*, 2001; Bond *et al.*, 2008) since non-breeders are often entirely absent from breeding colonies (Chastel 1995; Spendelov & Nichols 1989). Given that this parameter is very difficult to assess with standard monitoring programs, understanding the mechanisms governing breeding propensity among managed populations would be particularly useful. This is especially true if environmental parameters could predict the breeding propensity of individuals with sufficient confidence (Warren *et al.*, 2014).

In this study, we examined reproductive data from individual-based monitored arctic-nesting seabird species, the common eider (*Somateria mollissima*), to quantify the annual impact of sea-ice conditions on reproductive decisions over time. We focused our work on breeding propensity (the decision to reproduce within a single breeding season) and timing of laying of individuals; two critical reproductive parameters that drive reproductive success of many avian species including eider ducks (Hatchwell, 1991; Lepage *et al.*, 2000; Durant *et al.*, 2004; Dawson 2008; Reed *et al.*, 2009). Arctic-nesting common eiders represent a suitable study model to look at the interacting effects of sea-ice conditions and individual state on reproductive decisions. They use a mix capital-income reproductive strategy and rely partly on exogenous resources acquired just prior to and during the laying period to produce their clutch (Sénéchal *et al.*, 2011a). Following the spring migration, females forage intensively at local river mouths and among leads in the ice during the critical pre-breeding (fattening) period and during laying as they must gain condition (hyperphagia) to initiate reproduction (Sénéchal *et al.*, 2011a-b). Unlike deep-diving birds, eiders are constrained to feed on benthos in shallow waters (typically <30 meters) along the coast or near islands. Consequently, the timing of ice-breakup at shores should indicate the first access to food in the vicinity of the breeding colony. The timing of access to local resources should be particularly crucial when individuals arrive in a poor state due to harsh environmental conditions encountered prior to the breeding period. If local environmental conditions on the breeding grounds are additionally difficult in ways that constrain food accessibility (e.g. cold temperatures, late ice-breakup), reproductive parameters should be negatively affected. We thus anticipated that timing of sea ice breakup should be a primary factor influencing reproductive decisions of common eider females, and that the magnitude of these influences should vary according to the individual's state at arrival. Hence, we predicted that: (1) a late ice-breakup would result in both a lower breeding propensity and later laying dates and, (2) females arriving in poorer condition would i) have a lower breeding propensity and a later egg-laying date than those in better condition, and ii) be more affected by a late ice-breakup. Finally, we tested for the effect of individual arrival date on breeding decisions. Arrival date has been shown to

positively affect lay date in our study colony (Descamps *et al.*, 2011) and could influence breeding propensity in waterfowl (Bêty *et al.*, 2004). Indeed, individuals arriving too early could face food shortages due to high ice cover (Gaston *et al.*, 2005b; Chaulk *et al.*, 2007; Chaulk *et al.*, 2012) and individuals arriving too late may skip breeding because of the sharp seasonal decline in offspring survival prospect (Rowe *et al.*, 2004; Love *et al.*, 2010).

Methods

Study area

The study was conducted at the East Bay Migratory Bird Sanctuary on Southampton Island, Nunavut, in the Canadian Arctic (64°02'N, 81°47'W; Figure 1). East Bay supports the largest known nesting colony of common eider in the Canadian Arctic breeding on Mitivik Island (up to 8000 pairs annually between 2002 and 2013). This small (400m x 800m) low-lying (<8m) island is located in the middle of the bay 4 km from the nearest coast, and is composed of granitic rocks, dispersed tundra patches and several small freshwater ponds. East Bay landfast ice is characterised by a thick first-year ice cover (>120cm) in winter (Canadian Ice Service - CIS). The bay is shallow (<30 meters; Sénéchal and Bêty, unpublished data) and six rivers flow into it (Fig.1), accelerating the locally melting of the sea ice cover in the spring.

During the non-breeding season, common eiders from this colony overwinter in southwest Greenland (~60% of population) and on the Labrador Coast (~40% of population) and their primary migration route is through the Hudson Strait (Mosbech *et al.*, 2006). The first individuals to visit East Bay Island and the surroundings arrive up to a month before the laying period when the bay is still completely ice-covered (Mosbech *et al.*, 2006; Bêty & Gilchrist, unpublished data). As the season progresses, the flush of terrestrial runoff melts the ice at river mouths. At these locations, eiders can forage in open

water and in the nearby associated ice leads. The ice cover breaks up in July and the ice floes are pushed in and out of the bay by tides, winds and currents, and eventually, the bay is entirely ice-free by mid- to late July. Following an incubation of 24 days (Bottita *et al.*, 2003), ducklings within a nest synchronously hatch and leave the nest and the island. Females that time laying so that the hatching of ducklings occurs a few days prior to entirely ice-free conditions have been found to have the highest probability of duckling survival (Love *et al.*, 2010). Therefore, ice-related parameters should be very important for the timing of reproductive decisions for eider ducks.

Eider reproductive data

Each year, we captured female eiders in flight as they passed over the nesting colony during their pre-breeding period in early June using large fishing nets. We thus assumed that capture date was a good proxy of arrival date at the colony (Descamps *et al.*, 2010). Individuals were weighed using a Pesola scale (± 2.5 g), banded (with both metal and alphanumeric color bands) and marked with a unique temporary nasal tag combination (Descamps *et al.*, 2011). Body mass at capture was used as a proxy of female condition at arrival since it has been demonstrated to be an adequate index of endogenous reserves (Descamps *et al.*, 2011). Indeed, body mass not corrected for structural size explains as much as 60% of variation in abdominal fat of pre-laying females and therefore performs as well as body mass adjusted for structural size as a measure of female condition (Descamps *et al.*, 2010, 2011). Previous studies at our colony have further demonstrated that a body mass threshold around 2,000g is required to initiate follicles development (Sénéchal *et al.*, 2011a; Hennin *et al.*, 2015).

We collected accurate reproductive data through careful monitoring of the colony: eight permanent observation blinds were set up on Mitivik Island to monitor marked eiders using spotting scopes which facilitated consistent behavioral observations. Since nasal-tagged females were easily identified at distance in the colony and monitoring occurred twice-daily, we were able to accurately identify and track individuals. We estimated the breeding propensity of female eiders as follows: individuals captured and resighted on a

nest in the colony were classified as breeders, while individuals that have been caught and banded but not subsequently resighted on a nest were considered non-breeders (total number of nasal-tagged females: N=1751, from 2002 to 2013). Since our colony is geographically isolated (the closest colony being located at >200km away), females not resighted on a nest on Mitivik Island are most likely not breeding anywhere else, and thus considered as non-breeders. Laying dates were calculated using only the first nesting attempt of nasal-tagged females (N=780; renesting following early nest failure was rare at East Bay: <3.4% over 12 years, unpubl. data). To reduce disturbance to the colony, only brief visits to perform egg-candling were made to improve the estimation of laying dates. The observation effort is highly comparable between years considering the small size of the island, the numerous blinds dispersed strategically throughout the colony, and the rigorous and effective protocol applied each year, which all contribute to ensure a high detection probability of nasal-tagged females and give us strong confidence in the estimates of reproductive parameters. However, we did not use the reproductive data for 2010 in our analysis since we observed high rates of loss of nasal tags during that specific year which was associated with the use of the wrong type of monofilament to attach the tags themselves. Although adding the 2010 reproductive data did not extensively change the observed pattern, we have withdrawn this year to eliminate any potential bias.

Sea ice conditions

Radar images were the primary source of sea ice information due to their high temporal resolution and considering the significant presence of a cloud cover which often occurred during the acquisition period (May to July). Information on sea ice conditions for the period of interest (20th of May to 31st of July) for East Bay was obtained from RADARSAT-1 and 2 images. Images were acquired from the Canadian Ice Service (CIS) in Ottawa, ON, for 2002 to 2013 and from the Polar Data Catalogue (PDC, <https://www.polardata.ca/pdcsearch/>, last accessed December 2014) for 2002 to 2006 inclusively. All images were acquired using ScanSAR narrow (50 x 50 meter resolution,

300 km swath) and wide (100 x 100 meter resolution, 500 km swath) beam mode with incidence angles ranging from 20° to 49°. To increase our data collection, images collected during both the ascending and descending orbit were analyzed. The image acquisition from the CIS required georectification and resampling, which slightly modified the spatial resolution. Satellite images from the CIS and the PDC were used complementarily to optimize the spatial and temporal resolution (pixel size varying between 72 x 72 meters to 220 x 220 meters; between 20 and 54 images for the period of interest for each year).

The analyses were performed using ESRI ArcGIS software, version 10.0 (ESRI, Redlands, California, USA). Each image ($N=408$) was classified using the *Interactive Supervised Classification* tool from the *Spatial Analyst Extension* to accurately differentiate the water from any type of ice. Four discreet categories were visually identified: dry ice (consolidated ice with a layer of dry snow on it), wet ice (consolidated ice with a layer of wet snow or melt water on it), water, and land. The water class was used to calculate the timing of ice-breakup at river mouths and the consolidated ice classes were used to determine the first day of ice-free conditions.

Monitoring of ice-breakup

To examine the timing of ice-breakup at river mouths in early June, we calculated the proportion of open water (percentage of open water, hereafter OW%) in a buffer along the shoreline, including the river mouths, where eiders are known to forage during the pre-laying and laying periods. To represent this area, we created a 600 meter buffer extending out from the shoreline (*i.e.* the limit between marine and terrestrial domains, and the maximum level of the annual flood). Note that varying the size of the buffer zones (from 400m to 1000m) were tested and yielded similar results and did not affect our main conclusions. The shoreline shape file came from the National Topographic Data Base (NTDB, Natural Resources Canada, <http://geogratis.gc.ca/>, last accessed October 2014). To generate an estimate of the OW%, we extracted the pixels of the radar images contained in

the buffer using the *Extract by mask* Tool from the *Spatial Analyst Extension* in ArcGIS. Then, the percentage of water pixels out of the total pixels of the buffer was calculated to obtain the OW% for a given day. Once calculated for all images, we created a time series of OW% for each year (Fig. 2) and identified the day associated to a given OW% to illustrate the annual timing of ice-breakup at river mouths. We tested multiple OW% (ranging from 1% to 10% or 0.4 to 4 km², respectively) to assess which OW% was most correlated to eider reproductive parameters and ice conditions at East Bay. Since an OW% of 1% was the best predictor of the timing of ice-breakup at river mouths, we used it as a proxy for the timing of ice-breakup in our subsequent analyses. The OW1% is therefore referred to as the timing of ice-breakup at river mouths in our study.

Monitoring of ice-free conditions

The first day of ice free conditions in the bay (defined as <1/10 concentration of ice cover by the CIS) was determined using a similar method as for the timing of ice-breakup above. For this parameter, ice concentration was measured using a polygon created from the lower limit of the intertidal zone with Mitivik Island removed. Ice concentration (ratio: pixels of ice/total pixels of the polygon) was measured for all images until East Bay was free of ice (see also Love *et al.*, 2010).

Statistical analysis

We tested the effect of i) timing of ice-breakup at river mouths and ii) female body condition at arrival on the breeding propensity and the timing of laying of common eiders. Mixed models were used to quantify variation in change in breeding propensity and timing of laying because we had two hierarchical levels: eiders and ice-related parameters, and to statistically assess the differences related to years of the time series (Pineiro & Bates 2000). We included the arrival date at the colony as a covariate in our models to control for

its effect on body condition at arrival and since this parameter seems to influence eider breeding decision at this colony (Descamps *et al.*, 2011). We performed mixed logistic regressions using a binomial family to examine breeding propensity (0 = not resighted on a nest, and 1 = resighted on a nest) using *glmer* function from the *lme4* package and *AICcmodavg* package in R Studio version 0.96.331 (R Development Core Team). For the timing of laying, we used linear mixed models using *lme* function from the *nlme* package. For all models, the timing of ice-breakup at river mouths, the arrival date at the colony, and the female body mass at arrival were included as fixed factors while year was included as a random factor. We considered individuals as sampling units to take into account the variable response of individuals to explanatory variables rather than mean annual values. We examined the correlation matrices of explanatory variables to avoid multi-collinearity (see Appendix 1). We included all possible two-way interactions between covariates. For each interaction, the corresponding main effects were included in the model. Models combining various factors were ranked based on Akaike's Information Criterion (AICc) to find the most parsimonious model (lowest AICc value; Burnham & Anderson, 1998). To evaluate the global fit for the models, we calculated a pseudo- R^2 based on the likelihood ratio using *r.squaredLR* function for the logistic model (breeding propensity), and we estimated the marginal and conditional pseudo- R^2 using the *r.squaredGLMM* function for the linear mixed model (both functions from package *MuMIn*). No data transformations were used and normality was inspected using Shapiro-Wilk test.

Results

Analyses of RADARSAT images showed marked annual variability in the sea ice melting pattern at river mouths in the surroundings of the East Bay eider colony (Fig. 2); some years were marked by a rapid and early ice-breakup process (e.g. 2005 and 2006) whereas others showed a long and late ice-breakup punctuated by refreezing events (2004 and 2009, Fig. 2). Inter-annual variability in the timing of sea ice-breakup at river mouths (i.e. date of 1% of open water at river mouths) was large over the study period; varying from

June 10th in 2006 to July 1st in 2009 (Table 1). Ice-free conditions in the bay (<1/10 concentration of ice cover; see methods) also varied greatly with the earliest ice-free conditions observed on July 8th 2006 and the latest on July 21st 2004 (Table 1). Furthermore, the timing of ice-breakup at river mouths in early June was a significant predictor of subsequent open water (ice-free) conditions in East Bay later in July ($R^2 = 0.71$, $P=0.0004$, see Appendix 2).

Common eider reproductive parameters showed important interannual variations during the study period (2002-2013). The likelihood that female eiders laid (breeding propensity) varied from 60% in 2005 and 2006 to only 33% in 2009 (average = 45%, SE=14.2, N=1751), while the median laying dates varied from June 23rd in 2006 to July 4th in 2004 (mean for all years = June 29th, SE = 0.21, N=899; Table 1). The timing of ice-breakup at river mouths itself predicted the annual variation in mean breeding propensity ($R^2=0.46$, $P<0.001$; see Fig. 3a) and the annual variation in median laying dates ($R^2=0.64$, $P<0.001$; see Fig. 4a).

The most parsimonious model explaining individual breeding propensity retained four explanatory variables including an interaction between the timing of ice-breakup and the body condition of females at arrival (Table 2). Timing of ice-breakup accounted for an important part of the variation in breeding propensity. However, the timing of ice-breakup only shows significant effect for females arriving in relatively lower body condition (<2000g: $\beta = -0.06 \pm 0.03$, $p= 0.02$, N=399, and ≥ 2000 g: $\beta = -0.01 \pm 0.01$, $p = 0.28$, N=1218; Fig. 3a). We also found evidence for a quadratic effect of arrival date on breeding propensity with lower values for females arriving relatively early or late compared to the yearly median arrival date (Table 2; Fig. 3b).

The most parsimonious model explaining variation in laying date of common eiders included three explanatory variables (Table 3). An early timing of ice-breakup at river mouths in June was associated to earlier laying dates ($P=0.013$, Fig. 4a). Individuals arriving earlier initiated laying earlier than those that arrived to the colony later ($P<0.01$, Fig. 4b). Finally, females arriving in lower body condition delayed the onset of egg-laying

compared to females arriving in better condition ($P < 0.01$, Fig 4a). We did not find evidence for an interacting effect of timing of ice-breakup and arriving body condition on individual laying date ($\Delta AIC = 2.17$, $\beta = -0.0002 \pm 0.0002$, $P = 0.25$, Table 3, Fig 4a).

Discussion

We found that common eiders breeding propensity and timing of laying were strongly related to the timing of ice-breakup in the vicinity of the East Bay breeding colony. In years of late ice-breakup, the breeding propensity was lower and the laying date was delayed by as much as 12 days, compared to a year of early ice-breakup. As predicted, the influence of sea ice dynamics was, however, modulated by the state of individuals at their arrival on the breeding grounds: females arriving in poor condition were more strongly affected by late ice-breakup. These interacting effects were detected for breeding propensity. Our findings also reinforce the critical importance of the timing and the state of arrival on individual breeding decisions for a mixed-strategy breeder (Descamps *et al.*, 2011). Several studies have shown the impact of ice conditions on breeding parameters of seabirds in the Arctic (e.g. Parker & Mehlum 1991; Gaston & Hipfner 1998; Gaston *et al.*, 2005ab; Chaulk *et al.*, 2012), however, none have looked at the interacting influence of ice dynamics and pre-breeding individual state, and few have dealt with breeding propensity, a crucial reproductive parameter.

In our study system, the ice-breakup at river mouths represents the first access for eiders to local feeding sites immediately before the laying period as birds arrive from their migration (Sénéchal *et al.*, 2011a-b). Hence, a late ice-breakup likely slows the rate of female body condition gain prior to breeding, which in turn apparently reduces their breeding propensity and delays laying. Similar mechanisms were suggested in other arctic seabirds such as Thick-billed Murres (*Uria lomvia*), Black-legged Kittiwake (*Rissa tridactyla*), Glaucous Gull (*Larus hyperboreus*) (Gaston & Hipfner 1998; Gaston *et al.*, 2005b) and in eiders from a different colony (Chaulk *et al.*, 2012). Access to food resources

during the pre-laying period is crucial for mixed capital-income species, like the common eider (Christensen 2000; Oosterhuis & van Dijk 2002), which must acquire exogenous nutrients during egg formation and that partly depend on body reserves accumulated just prior breeding to finance reproduction (Sénéchal *et al.*, 2011b). Investing in reproduction when body condition is poor should come at the cost of future reproduction and survival (Williams 1966). Hence, individuals facing food shortage during the critical pre-breeding period may skip breeding if they cannot reach a minimum body mass threshold on time (Drent & Dann 1980; Rowe *et al.*, 1994; Bêty *et al.*, 2003). Alternatively, delaying the egg-laying to recover and improve condition when the season is already far advanced will reduce offspring survival (Drent & Dann 1980; Rowe *et al.*, 1994). Accordingly, it has been recently experimentally proven that a short perturbation occurring during the pre-breeding period (females kept 24h in captivity with no food) led to a reduction in pre-breeding condition and a subsequent decline in breeding propensity (Legagneux *et al.*, Food shortage reduces breeding propensity regardless of prelaying physiological investment in a partial capital breeder, *Oecologia, in prep.*), as well as a delay in the onset of breeding among eiders nesting at our study site (Descamps *et al.*, 2011).

Our data showed that females arriving in poor body condition are more affected by the timing of ice-breakup than females arriving in better condition. Climatic conditions encountered during the previous winter or molting periods have been found to affect arrival body condition of eider females breeding at our study colony (Descamps *et al.*, 2010; Harms *et al.* 2015) and in the Baltic Sea (Lehikoinen *et al.*, 2006). Though we have not assessed environmental conditions prior to reproduction, our findings nonetheless suggest that favourable conditions encountered prior to breeding, which allow individuals to arrive in a good state, could allow them to better cope with unpredictable local environmental conditions upon arrival without jeopardizing their subsequent breeding season. Conversely, our findings suggest that individuals that survived a harsh winter, and hence arrive in lower condition, are more likely to skip reproduction if additionally harsh environmental conditions (*i.e.* late ice-breakup) are encountered on the breeding ground. Alternatively, favorable conditions on the breeding ground may offset the carry-over effects of previously

unfavourable environmental conditions (see also Legagneux *et al.*, 2012). For eider females arriving in good condition (over the threshold needed to start developing follicles, ca. 2,000g; Sénéchal *et al.*, 2011a; Hennin *et al.*, 2015), the timing of sea-ice breakup was found to have virtually no effect on breeding propensity.

In most bird species, early arrival on the breeding grounds is typically associated with early egg-laying (Dalhaug *et al.*, 1996; Tombre & Erikstad 1996; Bêty *et al.*, 2003) and ultimately with higher breeding success (Lepage *et al.*, 2000; Newton 2006). Yet pre-breeding feeding sites may be restricted when birds arrive too early in the spring (Reed *et al.*, 2004; Madsen *et al.*, 2007) and hence potential costs of early arrival could counteract the apparent reproductive benefit. Few empirical studies have quantified potential costs of early arrival. As detected in another mixed strategy breeder (the Greater snow geese; Bêty *et al.*, 2004; Gauthier *et al.*, 2004), our data indicate that the earliest arriving female eiders had lower breeding propensity on average than females arriving around the median arrival date. Individuals arriving first (*i.e.* late May) at our study site typically faced extensive ice cover in most years (Fig. 2) which largely constrained their accessibility to benthic marine prey resources. With persistent ice cover and additional extreme weather conditions (such as spring storms), eiders likely draw upon body reserves. Weak, limited or absent food intake may not be enough to maintain their body condition at levels necessary for reproduction and egg development (Prop & De Vries 1993; see also Reed *et al.*, 2004). Interestingly, we also detected a decline in breeding propensity for females arriving relatively late. As food accessibility is increasing over time, we suggest that this response cannot be caused by constraints in body condition gain but most likely result from a seasonal decline in the survival of juveniles. Indeed, duckling survival decreases sharply late in the season at this site (Love *et al.*, 2010), and individuals arriving late and which are unable to reach the minimum condition threshold to initiate laying early enough would be predicted to skip breeding (Rowe *et al.*, 1994).

The decision to breed at a specific time should be based on the interpretation by females of environmental cues experienced during the pre-laying period (Visser *et al.*,

2004; Visser 2008). For long-distant migrants and species breeding at high latitudes, where abiotic conditions are undergoing rapid and pronounced change (Post *et al.*, 2013), the use of reliable cues is crucial to interpret adequately the variations in the environment (Visser *et al.*, 2009). Our results demonstrate the potential of sea ice conditions in the spring to be used as a cue to fine-tune eider breeding decisions and laying strategies. Love *et al.*, (2010) suggested that eiders at the East Bay colony may use ice conditions, in addition to local temperature conditions, to accurately time their egg-laying to match duckling hatching with an ice-free environment. Accordingly, we found that the timing of ice-breakup at river mouths in June was an important predictor of laying date. In addition, we found that the date of ice-breakup was highly correlated to the ice-free conditions in the bay in late July. This strongly suggests that eider females can anticipate ice-free conditions using the timing of ice-breakup at river mouths at the beginning of the season as a cue to adjust the timing of egg-laying. Our findings indicate the potential importance of spring ice conditions as a reliable cue for seabirds to predict future environmental conditions and thus increase synchrony with resource availability (see also Rutberg 1987).

In a context of global change, forecasting the effects of changes in sea ice conditions is difficult for migratory species. First, the environment can vary at different speed or direction along the migratory route (Visser *et al.*, 1998; Walther *et al.*, 2002), which could affect the reliability of local cues to time migration and breeding (Visser *et al.*, 2009). Moreover, despite the potential benefits of an early ice break-up on the breeding output of seabirds (as found in our study), nesting success and duckling survival can be indirectly and negatively impacted by warmer years. Indeed, it has recently been shown that the increase in the duration of the ice-free period is directly linked to increases in polar bear predation at bird colonies, including East Bay Island (Iverson *et al.*, 2014). An increase in polar bear encounters can cause major disturbances during incubation and direct predation of eggs and ducklings. Collectively, further investigations are needed to fully understand the overall potential consequences of changes in sea ice dynamics on reproduction of arctic bird populations.

Acknowledgment

This study was supported by grants and logistical support from (alphabetical order): Canadian Network of Centre of Excellence ArcticNet, Canadian Wildlife Service, Centre d'études nordiques (CEN), Environment Canada, EnviroNorth NSERC CREATE Training Program in Northern Environmental Sciences, Fonds Québécois de la recherche sur la nature et les technologies, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Nunavut Wildlife Management Board, Polar Continental Shelf Project and Université du Québec à Rimouski. We acknowledge the numerous field assistants who collected field data during many years, and Isabel Butler and Rob Kelly for their help with the data management. We thank the Hunter and Trappers Organization (HTO) of Coral Harbour for supporting our research and the Canadian Ice Service for the RADARSAT images courtesy.

References

- ACIA (2005) Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press. 1042p. Available: <http://www.acia.uaf.edu>. Accessed on 2014 Dec 17.
- Bêty, J., Gauthier, G., & J.-F. Giroux (2003) Body Condition, Migration, and Timing of Reproduction in Snow Geese: A Test of the Condition-Dependent Model of Optimal Clutch Size. *American Naturalists*, 162:110-121.
- Bêty, J., J.-F. G. and G., & Gauthier. (2004) Individual variation in timing of migration: causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(1): 1–8.
- Bond, J. C., Esler, D., Williams, T. D., Va, B. C., & Bond, C. (2008) Breeding propensity of *female harlequin ducks*. *The Journal of Wildlife Management*, 72(6): 1388–1393.
- Bottitta G.E., Nol, E. and Gilchrist, G. (2003) Effects of Experimental Manipulation of Incubation Length on Behavior and Body Mass of Common Eiders in the Canadian Arctic. *Waterbirds* 26(1), 100–107.

- Burnham K.P. and D.R. Anderson. (1998) Model Selection and Inference: A Practical Information Theoretic Approach. New York, USA: Springer-Verlag.
- Chastel, O. (1995) Influence of reproductive success on breeding frequency in four southern petrels. *Ibis*, 137: 360–363.
- Chaulk, K. G., Robertson, G. J., & W.A. Montevecchi. (2007) Landscape features and sea ice influence nesting common eider abundance and dispersion. *Canadian Journal of Zoology*, 85: 301–309.
- Chaulk, K. G., & M.L. Mahoney. (2012) Does spring ice cover influence nest initiation date and clutch size in common eiders? *Polar Biology*, 35: 645–653.
- Christensen, T. K. (2000) Female pre-nesting foraging and male vigilance in Common Eider *Somateria mollissima*, *Bird Study*, 47(3): 311-319.
- Dalhaug, L., Tombre, I. M., & Erikstad, K. E. (1996) Seasonal decline in clutch size of the barnacle goose in Svalbard. *Condor*, 98(1): 42–47.
- Dawson, R. D. (2008) Timing of breeding and environmental factors as determinants of reproductive performance of tree swallows. *Canadian Journal of Zoology*, 86(8), 843–850.
- Descamps, S., Yoccoz, N. G., Gaillard, J.-M., Gilchrist, H. G., Erikstad, K. E., Hanssen, S. A., and Bêty, J. (2010) Detecting population heterogeneity in effects of North Atlantic Oscillations on seabird body condition: get into the rhythm. *Oikos*, 119(9): 1526–1536.
- Descamps, S., Bêty, J., Love, O. & H.G. Gilchrist. (2011) Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. *Functional Ecology*, 25: 671–681.
- Dickey, M.-H., Gauthier, G., & M.-C. Cadieux. (2008) Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology*, 14: 1973–1985.
- Drent, R.H. & S. Daan. (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225–252.
- Durant, J. M., Anker-Nilssen, T., Hjernann, D. Ø., & N.C. Stenseth. (2004) Regime shifts in the breeding of an Atlantic puffin population. *Ecology Letters*, 7: 388–394.
- Emmerson, L., & Southwell, C. (2008) Sea ice cover and its influence on adélie penguin reproductive performance. *Ecology*, 89(8): 2096–2102.
- Gaston, A. J., & M. Hipfner. (1998) The effect of ice conditions in northern Hudson Bay on breeding by Thick-billed Murres (*Uria lomvia*). *Canadian Journal of Zoology*, 76:480–492.

- Gaston, A. J., Gilchrist, H. G., & Hipfner, J. M. (2005a) Climate change, ice conditions and reproduction in an Arctic nesting marine bird: Brunnich's guillemot (*Uria lomvia* L.). *Journal of Animal Ecology*, 74(5), 832–841.
- Gaston, A. J., Gilchrist, H. G., & M.L. Mallory. (2005b) Variation in ice conditions has strong effects on the breeding of marine birds at Prince Leopold Island, Nunavut. *Ecography*, 28:331-344.
- Gaston, A. J., Bertram, D. F., Boyne, A. W., Chardine, J. W., Davoren, G., Diamond, A. W., ... Robertson, G. J. (2009). Changes in Canadian seabird populations and ecology since 1970 in relation to changes in oceanography and food webs. *Environmental Reviews*, 17, 267–286.
- Gauthier, G., Bêty, J., Hobson, K. A., (2004) Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, 84(12): 3250–3264.
- Gilg, O., Kovacs, K. M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, et al. (2012) Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249:166–90
- Harms, N. J., Legagneux, P., Gilchrist, H. G., Bêty, J., Love, O. P., Forbes, M. R., ... Soos, C. (2015) Feather corticosterone reveals effect of moulting conditions in the autumn on subsequent reproductive output and survival in an Arctic migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 282(1800): 20142085.
- Hatchwell, B. J. (1991) An Experimental Study of the Effects of Timing of Breeding on the Reproductive Success of common guillemots (*Uria aalge*). *Journal of Animal Ecology*, 60(3): 721–736.
- Hennin, H. L., Legagneux, P., Bêty, J., Williams, T. D., Grant Gilchrist, H., Baker, T. M., & Love, O. P. (2015) Pre-breeding energetic management in a mixed-strategy breeder. *Oecologia*, 177(1): 235–43.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) Fifth assessment report (WGII AR5) of the IPCC (2014) on climate change Chapter 28—Polar Regions. IPCC, Singapore.
- Iverson, S. A., Gilchrist, H. G., Smith, P. A., Gaston, A. J., Forbes, M. R., & B, P. R. S. (2014) Longer ice-free seasons increase the risk of nest depredation by polar bears for colonial breeding birds in the Canadian Arctic. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 281(20133128): 1-9.
- Legagneux, P., Fast, P. L. F., Gauthier, G., & Bêty, J. (2012) Manipulating individual state during migration provides evidence for carry-over effects modulated by environmental conditions. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 279(1730): 876–83.

- Lehikoinen, A., Kilpi, M., & M. Ost. (2006) Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology*, 12: 1355–1365.
- Lepage, D., Gauthier, G & S. Menu (2000) Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*, 69: 414–427
- Love, O. P., Gilchrist, H. G., Descamps, S., Semeniuk, C. A. D., & J. Bêty. (2010) Pre-laying climatic cues can time reproduction to optimally match offspring hatching and ice conditions in an Arctic marine bird. *Oecologia*, 164: 277–86.
- Madsen, J., Tamstorf, M., Klaassen, M., Eide, N., Glahder, C., Rigét, F., Cottaar, F. (2007) Effects of snow cover on the timing and success of reproduction in high-Arctic pink-footed geese *Anser brachyrhynchus*. *Polar Biology*, 30(11): 1363–1372.
- Mallory, M. L., Gilchrist, H. G., Braune, B. M., & Gaston, A. J. (2006). Marine birds as indicators of Arctic marine ecosystem health: linking the Northern Ecosystem Initiative to long-term studies. *Environmental Monitoring and Assessment*, 113(1-3), 31–48.
- Mallory, M. L., Forbes, M. R., Condor, S. T., & Nov, N. (2007) Does sea ice constrain the breeding schedules of high Arctic Northern fulmars? *The Condor*, 109(4), 894–906.
- Mosbech, A., Gilchrist, G., Merkel, F., Sonne, C., Flagstad, A. and Nyegaard, H. (2006) Year-round movements of Northern Common Eiders *Somateria mollissima borealis* breeding in Arctic Canada and West Greenland followed by satellite telemetry. *Ardea*, 94(3), 651-668.
- Newton, I. (2004) Population limitation in migrants. *Ibis*, 146, 197–226.
- Newton, I. (2006) Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, 147(2): 146–166.
- Oosterhuis, R., & Van Dijk, K. (2002) Effect of food shortage on the reproductive output of common eiders (*Somateria mollissima*) breeding at Griend. *Atlantic Seabirds*, 4:29–38
- Parker, H. & Melhum, F. (1991) Eider studies in Svalbard. Oslo: Norsk PolarInstitut. 70p
- Pinheiro, J. & Bates, D. (2000) Mixed Effects Models in S and S-Plus. Springer- Verlag, New York.
- Post, E., Bhatt, U. S., Bitz, C. M., Brodie, J. F., Fulton, T. L., Hebblewhite, M., Kerby, J., Kutz, S.J., Stirling, I & Walker, D. A. (2013) Ecological consequences of sea-ice decline. *Science*, 341(6145): 519-524.

- Prop, J., & de Vries, J. (1993) Impact of snow and food conditions on the reproductive performance of barnacle geese (*Branta leucopsis*). *Ornis Scandinavica*, 24:110-121.
- Reed, E. T., Gauthier, G., & Giroux, J. F. (2004) Effects of spring conditions on breeding propensity of Greater Snow Goose females. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27.1, 35–46.
- Reed, T. E., Warzybok, P., Wilson, A. J., Bradley, R. W., Wanless, S., & W.J. Sydeman. (2009) Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. *The Journal of animal ecology*, 78(2): 376–87.
- Rowe, L., Ludwig, D. & D. Schluter. (1994) Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *American Naturalists*, 143(4): 698–722.
- Rutberg, A. T., The, S., Naturalist, A., & Nov, N. (1987) The University of Chicago Adaptive Hypotheses of Birth Synchrony in Ruminants : An Interspecific Test. *The American Naturalist*, 130(5), 692–710.
- Sedinger J.S., Lindberg M.S., Chelgren N.D. (2001) Age-specific breeding probability in black brant: effects of population density. *Journal of Animal Ecology*, 70(5): 798-807.
- Sénéchal, E., Bêty, J., & H.G. Gilchrist. (2011a) Interactions between lay date, clutch size, and postlaying energetic needs in a capital breeder. *Behavioral Ecology*, 22(1): 162–168.
- Sénéchal, E., Bêty, J., Gilchrist, H. G., Hobson, K. a, & S.E. Jamieson. (2011b) Do purely capital layers exist among flying birds? Evidence of exogenous contribution to arctic-nesting common eider eggs. *Oecologia*, 165(3): 593–604.
- Spendelov, J. A., & Nichols, J. D. (1989). Annual survival rates of breeding adult Roseate Terns. *The Auk*, 106(3), 367–374.
- Stirling, I. (1997). The importance of polynyas, ices edges, and leads to marine mammals and birds. *Journal of Marine Systems*, 10, 9–21.
- Stirling, I.A.N., Lunn, N.J., Iacozza, J., Elliott, C., & Obbard, M. (2004) Polar Bear Distribution and Abundance on the Southwestern Hudson Bay Coast During Open Water Season, in Relation to Population Trends and Annual Ice Patterns, 57(1), 15–26.
- Stirling, I., & Smith, T. G. (2004) Implications of Warm Temperatures and an Unusual Rain Event for the Survival of Ringed Seals on the Coast of Southeastern Baffin Island. *Arctic*, 57(1), 59–67.
- Stroeve, J. C., Kattsov, V., Barrett, A., Serreze, M., Pavlova, T., Holland, M., & Meier, W. N. (2012). Trends in Arctic sea ice extent from CMIP5, CMIP3 and observations. *Geophysical Research Letters*, 39(16), L16502.

- Tombre I.M & K.E. Erikstad. (1996) An experimental effort in high-Arctic study of incubation barnacle geese. *Journal of Animal Ecology*, 65(3), 325–331.
- Trinder, M. N., Hassell, D., & Votier, S. (2009) Reproductive performance in arctic-nesting geese is influenced by environmental conditions during the wintering, breeding and migration seasons. *Oikos*, 118(7): 1093–1101.
- Visser, M.E., Van Noordwijk, A.J., Tinbergen, J.M and Lessells, C.M. (1998) Warmer Springs Lead to Mistimed Reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings. Biological Sciences*, 265(1408): 1867–1870.
- Visser, M.E., Both, C. & Lambrechts, M. M. (2004) Global Climate Change Leads to Mistimed Avian Reproduction. *Advances in Ecological Research*, 35(04): 89–110.
- Visser, M.E. (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B*. 275(1635): 649–59.
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Caro, S. P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 276(1665): 2323–31.
- Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., ... Bairlein, F. (2002) *Ecological responses to recent climate change*. *Nature*, (416): 389–395.
- Warren, J. M., Cutting, K. a., Takekawa, J. Y., De La Cruz, S. E., Williams, T. D., & Koons, D. N. (2014). Previous success and current body condition determine breeding propensity in Lesser Scaup: evidence for the individual heterogeneity hypothesis. *The Auk*, 131(3): 287–297.
- Williams, G.C. (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lacks' principle. *The American Naturalist*, 100(916): 687–690.

Tables and figures

Table 1. Ice related variables and reproductive parameters (\pm SE) in common eider (*Somateria mollissima*) at the East Bay colony, Southampton Island, Nunavut, Canada (2002-2013). Dates are expressed in days since January 1. Sample sizes (number of nasal tagged females) for individuals with a known laying date are indicated in parentheses.

| Year | Ice-breakup day | Ice-free day | Number of captured females | Mean arrival body mass (g) | Mean breeding propensity (%) | Median laying date |
|------|-----------------|--------------|----------------------------|----------------------------|------------------------------|---------------------|
| 2002 | 174 | 195 | 101 | 1982 \pm 22 | 46.1 \pm 5.0 | 180 \pm 1.0 (52) |
| 2003 | 178 | 198 | 139 | 2082 \pm 19 | 43.3 \pm 4.2 | 181 \pm 0.6 (79) |
| 2004 | 182 | 203 | 106 | 2072 \pm 20 | 36.8 \pm 4.7 | 186 \pm 0.6 (71) |
| 2005 | 164 | 194 | 232 | 2107 \pm 14 | 60.4 \pm 3.2 | 177 \pm 0.5 (122) |
| 2006 | 161 | 189 | 239 | 2158 \pm 14 | 60.3 \pm 3.2 | 174 \pm 0.6 (118) |
| 2007 | 172 | 201 | 273 | 2094 \pm 13 | 46.9 \pm 3.0 | 184 \pm 0.5 (109) |
| 2008 | 173 | 199 | 178 | 2157 \pm 15 | 39.3 \pm 3.7 | 179 \pm 0.5 (85) |
| 2009 | 182 | 200 | 162 | 2095 \pm 18 | 32.7 \pm 3.7 | 184 \pm 0.7 (63) |
| 2011 | 162 | 191 | 163 | 2196 \pm 18 | 40.6 \pm 3.7 | 179 \pm 0.6 (78) |
| 2012 | 165 | 195 | 51 | 2186 \pm 29 | 39.2 \pm 6.9 | 179 \pm 0.7 (34) |
| 2013 | 166 | 195 | 83 | 2165 \pm 19 | 46.4 \pm 5.5 | 178 \pm 0.7 (43) |

Ice-breakup day = date of 1% of open water at river mouths; Ice-free day = first day of ice-free conditions in the bay;
 Mean breeding propensity (%) = percentage of females captured and resighted on a nest, annual mean is shown.

Table 2. (a) Variables, number of parameters, Akaike information criterion, ΔAICc , Akaike weights and pseudo- R^2 for the four most parsimonious models explaining breeding propensity of common eiders breeding at East Bay, Nunavut, Canada (2002-2013). Logistic mixed models with year as a random factor. Models with $\Delta\text{AICc} > 20$ were discarded from the Table. In the presence of an interaction between two factors, each individual factor was also retained in the model. (b) First-ranked model parameter estimates, standard error (SE) and p-value.

a) Selected Models

| Variables | k | AICc | ΔAICc | $\text{G}\bar{\text{O}}$ | pseudo- R^2 |
|---|---|---------|---------------------|--------------------------|---------------|
| Ice-breakup*Mass + Arrival Date + Arrival Date ² | 7 | 2112.18 | 0 | 0.98 | 0.22 |
| Ice-breakup*Mass + Arrival Date | 6 | 2120.53 | 8.02 | 0.02 | 0.22 |
| Mass + Arrival Date + Arrival Date ² | 5 | 2123.53 | 11.36 | 0 | 0.21 |
| Ice-breakup + Mass + Arrival Date + Arrival Date ² | 6 | 2124.38 | 12.2 | 0 | 0.21 |
| Null | 2 | 2389.39 | 277.21 | 0 | 0.03 |

| b) Parameters | Ice-breakup | Mass | Arrival Date | Ice-breakup*Mass | Intercept |
|---------------|-------------|--------|--------------|------------------|-----------|
| β | -0.35 | -0.02 | -0.08 | 0.00015 | 51.03 |
| SE | 0.088 | 0.007 | 0.014 | 4.03E-05 | 14.84 |
| <i>P</i> | <0.0001 | 0.0011 | <0.0001 | 0.0002 | 0.0006 |

Ice-breakup=Ice-breakup at river mouth; Mass=body mass at arrival; Arrival date=Relative arrival date.

Table 3. (a) Variables, number of parameters, Akaike information criterion, $\Delta AICc$, Akaike weights and pseudo- R^2 for the two most parsimonious models explaining the timing of laying of common eiders breeding at East Bay, Nunavut, Canada (2002-2013). Linear mixed models with year as a random factor. Models with $\Delta AICc > 20$ were discarded from the Table. In the presence of an interaction between two factors, each individual factor was also retained in the model. (b) First-ranked model parameter estimates, standard error (SE) and p-value.

a) Selected Models

| Variables | k | AICc | $\Delta AICc$ | \mathcal{G} | m- R^2 | c- R^2 |
|-----------------------------------|---|---------|---------------|---------------|----------|----------|
| Ice-breakup + Mass + Arrival Date | 6 | 4758.37 | 0 | 0.75 | 0.31 | 0.37 |
| Ice-breakup * Mass + Arrival Date | 7 | 4760.55 | 2.17 | 0.25 | 0.31 | 0.37 |
| Null | 3 | 4886.69 | 128.32 | 0 | 0 | 0.23 |

| b) Parameters | Ice-breakup | Mass | Arrival Date | Intercept |
|---------------|-------------|--------|--------------|-----------|
| β | 0.2 | -0.008 | 0.42 | 93.2 |
| SE | 0.07 | 0.001 | 0.04 | 12.68 |
| P | 0.013 | <0.01 | <0.01 | <0.01 |

Ice-breakup=Ice-breakup at river mouth; Mass=body mass at arrival; Arrival date=Relative arrival date.

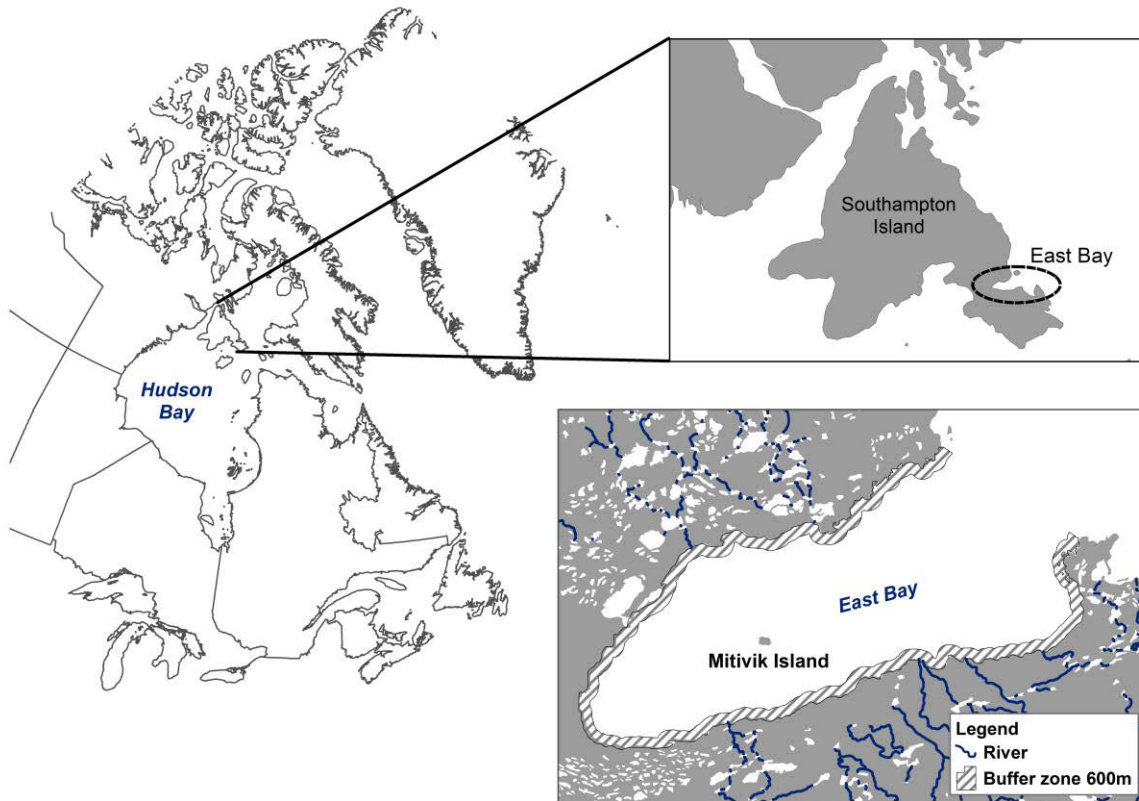


Figure 1. Maps showing the location of the study area. The common eider colony is located on Mitivik Island, in East Bay, on Southampton Island, Nunavut, Canada. The six rivers flowing into the bay and the tidal buffer zone of 600 meters used to determine the timing of ice-breakup (proportion of open water) are also shown (bottom right panel).

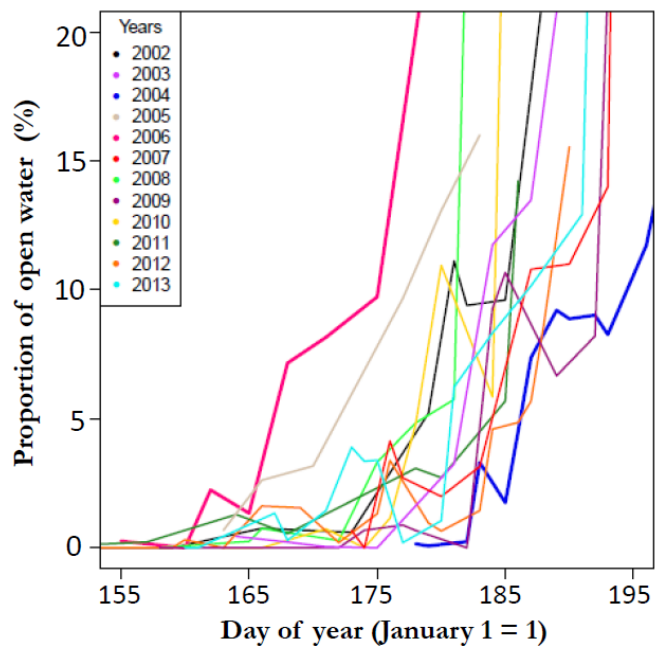


Figure 2. Profiles of proportion of open water (%) in the 600 meter buffer zone that includes the river mouths, East Bay, Nunavut, Canada, from early June to mid-July (2002 to 2013).

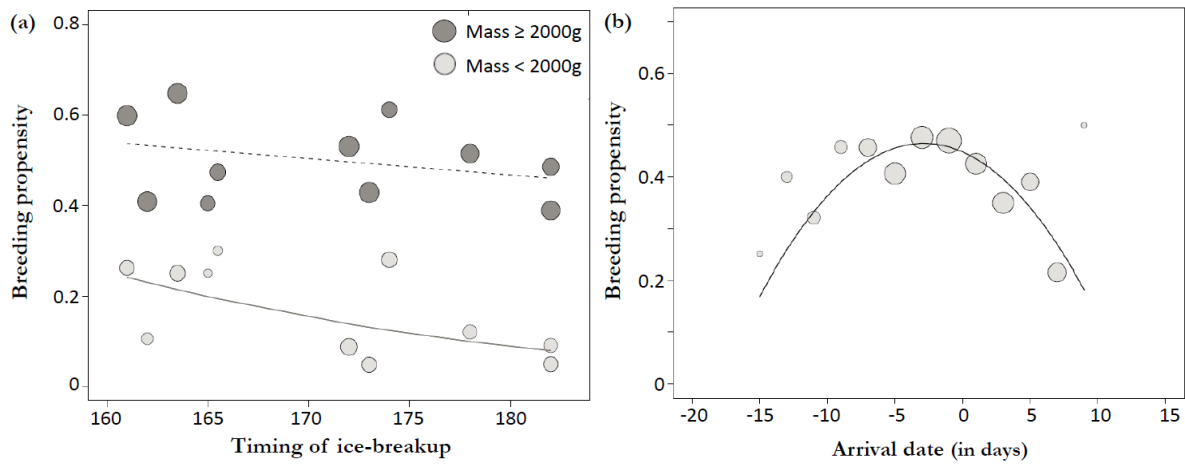


Figure 3. Common eider breeding propensity in relation to (a) the timing of spring ice-breakup (day of 1% of open water) and (b) the arrival date at the colony. In (a), females were separated in two categories based on their arrival body mass (\geq or <2000 g) to illustrate the interaction between timing of ice-breakup and arrival body condition (see Table 3). Grey circle sizes are proportional to log N. Timing of ice-breakup is expressed in days since January 1. Arrival dates are expressed in days relative to the annual mean arrival date.

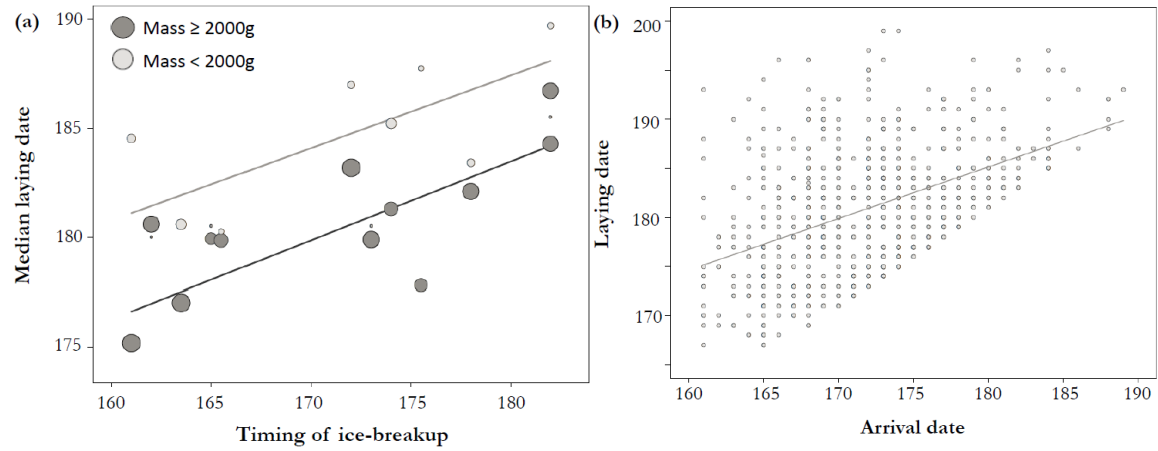


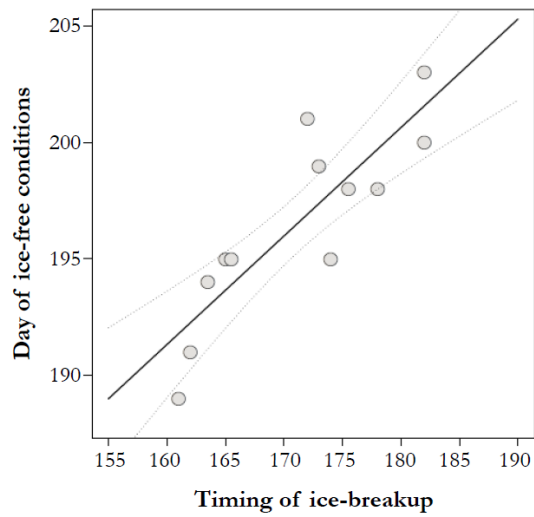
Figure 4. Common eider laying date in relation to (a) the timing of ice-breakup at river mouths (day of 1% of open water) and (b) the arrival date at the colony. In (a), females were separated in two categories based on their arrival body mass (\geq or $<$ 2000g) and grey circles are proportional to $\log N$. Dates are expressed in days since January 1.

Appendix

Appendix 1. Pearson correlation matrix of ice-related and eider-related parameters at East Bay, Nunavut, Canada (2002-2013). Ice-breakup day: day of 1% of open water, Ice-free day: first day of ice-free conditions in the bay, Arrival date: capture date, Body condition at arrival: body mass at capture. Pearson linear correlation and p -values are shown.

| Variables | Ice-breakup day | Ice-free day | Arrival date | Body condition at arrival |
|---------------------------|-----------------|--------------|--------------|---------------------------|
| Ice-breakup day | | | | |
| Ice-free day | 0.86* | | | |
| Arrival date | 0.08 | 0.07 | | |
| Body condition at arrival | 0.40* | 0.35* | 0.30* | |

$P < 0.01$; * $P < 0.001$



Appendix 2. First day of ice-free conditions (<1/10 concentration of ice cover) in relation to the timing of ice-breakup at river mouths (day of 1% of open water) at East Bay, Nunavut, Canada (2002-2013). $R^2 = 0.71$, $\beta = 0.47 \pm 0.09$, $F = 28.02$, $P = 0.00035$. Dates are expressed in days since January 1.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude a mis en évidence l'effet combiné des conditions environnementales locales en période de pré-ponte et de la condition corporelle à l'arrivée sur des paramètres critiques de la reproduction chez une espèce d'oiseau marin qui utilise une stratégie mixte durant la nidification (c'est-à-dire partiellement dépendante des ressources endogènes). Plus précisément, nous avons démontré que la probabilité de nicher (c.-à-d., la décision de se reproduire ou non au cours d'une saison) et la date de ponte sont fortement influencées par le moment de la débâcle aux embouchures des rivières et la condition à l'arrivée chez les eiders à duvet nichant à East Bay, dans l'Arctique Canadien. Au cours des années où l'on a observé une débâcle tardive, la probabilité de nicher était plus faible et la date de ponte était retardée comparativement aux années où la débâcle était hâtive. Tel que nous l'avions prédit, l'impact du moment de la débâcle était toutefois modulé par la condition corporelle des femelles à l'arrivée, c'est-à-dire que les femelles en moins bonne condition étaient plus fortement affectées par la dynamique des glaces de mer près de la colonie que les femelles qui arrivaient en meilleur condition.

Globalement, nos résultats indiquent l'importante contribution de la date d'arrivée et de la condition des individus à leur arrivée (facteurs intrinsèques), qui s'ajoutent à l'effet des conditions de glace (facteurs extrinsèques) durant la période critique de pré-ponte, sur les décisions de reproduction chez l'eider. Nos résultats sont cohérents avec d'autres études menées en milieux polaires démontrant l'effet des conditions de glace de mer sur la phénologie de la ponte chez différentes espèces d'oiseaux de mer tel que le guillemot de Brünnich (Gaston *et al.*, 2005), le labbe de McCormick (Barbraud & Weimerskirch 2006)

et l'eider à duvet (Chaulk *et al.*, 2012). Notre étude se distingue toutefois par la démonstration d'un effet des conditions de glace locales en période pré-reproductrice sur la probabilité de nicher, un paramètre critique qui est rarement documenté chez les oiseaux en général. De plus, nos résultats sont novateurs puisqu'ils démontrent que l'effet des conditions environnementales locales peut être modulé par l'état des individus à l'arrivée sur le site de reproduction. En somme, notre étude permet d'améliorer de façon significative notre compréhension de l'effet des fluctuations environnementales sur la reproduction d'espèces migratrices.

Les résultats supportent notre hypothèse générale, soit que les conditions caractérisant le couvert de glace tôt en saison influencent l'accès aux ressources alimentaires durant la formation des œufs, et permettent aux eiders d'anticiper le moment de la libération de la baie par les glaces au moment de l'éclosion. Nos résultats suggèrent que les conditions de glaces de mer en début de saison influencent la reproduction des femelles eiders de façon indirecte et directe. D'abord, les conditions de glace locales agissent vraisemblablement de façon indirecte en limitant l'accessibilité aux ressources alimentaires durant la période d'engraissement pré-reproductrice et durant la formation des œufs. À East Bay, la débâcle aux embouchures des rivières offre les premières opportunités d'acquisition aux ressources alimentaires à proximité du site de reproduction (Sénéchal *et al.*, 2011a-b). Lorsque la débâcle est tardive, les femelles sont probablement plus susceptibles de manquer de temps pour atteindre la condition corporelle nécessaire pour entamer la production d'œufs assez tôt durant la saison de reproduction, ce qui augmente le nombre de femelles qui abandonnent la reproduction. En effet, si le délai pour atteindre la condition minimale est trop long, l'investissement dans la reproduction tard en saison n'est pas rentable puisque les œufs ne produiront pas de jeunes viables (Drent & Daan 1980; Rowe *et al.*, 1994). Le mécanisme par lequel les conditions environnementales locales (par exemple, le couvert de neige ou de glace) affectent la reproduction en limitant l'accès aux ressources a également été soulevé dans d'autres études menées en Arctique et portant sur différentes espèces d'oiseaux de mer (Gaston & Hipfner 1998; Gaston *et al.*, 2005ab;

Chaulk *et al.*, 2012) et d'oies (Reed *et al.*, 2004; Madsen *et al.*, 2007). Néanmoins, certains individus qui arrivent sur le site de reproduction en très bonne condition corporelle vont tout de même réussir à se reproduire malgré des conditions environnementales relativement défavorables. Au cours des années où la probabilité de nicher était inférieure à 40% à notre site d'étude (2004, 2008, 2009, 2012), il est possible que les femelles s'étant reproduites soient celles ayant i) le plus d'expérience (par exemple, dans la recherche de nourriture), ii) une meilleure qualité individuelle (Hamel *et al.*, 2009; Warren *et al.*, 2014) ou iii) rencontré des conditions environnementales plus favorables durant les saisons précédentes (Lehikoinen *et al.*, 2006; Jónsson *et al.*, 2009; Legagneux *et al.*, 2012).

De plus, nos résultats suggèrent que la débâcle de la glace aux embouchures des rivières pourrait vraisemblablement agir plus directement sur la reproduction, soit comme un indice environnemental indiquant le meilleur moment pour initier la ponte. En effet, nos résultats ont démontré que le moment de la débâcle aux embouchures des rivières en juin était un excellent indicateur des conditions d'eaux libres en juillet. Les femelles eiders à la colonie d'East Bay doivent initier la ponte de façon à ce que la période d'éclosion ait lieu dans un milieu marin libre de glace fournissant suffisamment de ressources pour combler la demande énergétique des jeunes (Love *et al.*, 2010). Ainsi, les femelles eiders peuvent potentiellement anticiper les conditions d'eaux libres et d'accès aux ressources en juillet à partir des conditions de glace en juin. Il a été démontré que les températures printanières, puisqu'elles conditionnent la fonte de la glace, pouvaient aussi agir comme un indice permettant d'ajuster la date de ponte chez l'eider (Love *et al.*, 2010) ainsi que pour d'autres espèces (Visser *et al.*, 1998; Charmantier *et al.*, 2008). Tel que suggéré par Wikelski *et al.*, (2000), des indices phénologiques (tels que la température et les conditions de glace dans notre système d'étude) peuvent vraisemblablement être combinés afin de raffiner et rectifier le moment de la ponte chez les oiseaux.

En plus de l'impact des conditions de la glace, nous avons trouvé un effet marqué de la condition corporelle des femelles à l'arrivée ainsi que de la date d'arrivée à la colonie sur la probabilité de reproduction des eiders. La condition à l'arrivée et la date d'arrivée apportent une information particulièrement intéressante puisqu'elles reflètent en partie les conditions rencontrées ultérieurement, soit au cours de l'hiver, de la période de mue ou de la migration précédant la période de reproduction (Lehikoinen *et al.*, 2006; Newton 2006; Harms *et al.*, 2015). Les événements qui ont eu lieu au cours d'une saison (par exemple, au cours de la migration) et qui ont des effets sur des individus au cours d'une saison suivante (par exemple, lors de la reproduction) sont définis sous le nom d'effets de report ou plus communément *carry-over effects* (Harrison *et al.*, 2011). La migration printanière est une étape coûteuse du cycle annuel et elle est entreprise alors que les ressources alimentaires peuvent être relativement rares. L'accessibilité et la qualité des sites d'alimentation en cours de route ainsi que les forts vents rencontrés lors des déplacements vont nécessairement affecter les réserves corporelles à la fin de migration et le moment de l'arrivée sur le site de reproduction (voir Arzel *et al.*, 2006; Newton 2006). On peut donc supposer que les conditions rencontrées autant à l'hiver que sur les haltes migratoires vont affecter la probabilité de nicher via un effet sur la condition et la date d'arrivée des individus. Tel que nos résultats l'ont démontré, les individus qui arrivent au site de reproduction avec une faible condition sont davantage influencés par des conditions de glace défavorables, c'est-à-dire limitant l'accès à la nourriture et le taux d'augmentation de la condition corporelle pré-reproductrice. Par contre, les individus arrivant en bonne condition semblent être en mesure de faire face à des conditions difficiles sur le site de nidification sans compromettre leur reproduction.

Dans un contexte de changement global, il est difficile de prédire les effets cumulés des multiples changements environnementaux auxquels peuvent être exposées les espèces migratrices dont le site d'hivernage est situé à plusieurs milliers de kilomètres des aires de reproduction. Par exemple, l'environnement peut répondre aux changements climatiques à des vitesses ou dans des directions différentes le long du trajet migratoire (Visser *et al.*,

1998; Walther *et al.*, 2002) ce qui affecte la fiabilité des indices environnementaux locaux utilisés lors de la migration et de la reproduction (Visser *et al.*, 2009). De plus, les événements imprévisibles créant une pénurie alimentaire temporaire (par exemple, des tempêtes printanières) au cours de la période pré-reproductrice sont susceptibles d'augmenter (Visser *et al.*, 2009) surtout dans les régions polaires où les composantes abiotiques subissent des changements rapides (Post *et al.*, 2013). Les espèces migratrices doivent interpréter les conditions environnementales locales et identifier les bons indices présents dans l'environnement afin d'anticiper les conditions essentielles à la reproduction subséquente (par exemple, l'accès à la nourriture; Visser *et al.*, 1998). Avec le rythme accéléré des changements climatiques actuels, les conditions environnementales sont moins prévisibles (IPCC 2014) et il est plus difficile d'anticiper avec précision les conditions propices à l'élevage des jeunes ce qui pourrait entraîner des conséquences négatives sur la dynamique des populations (Durant *et al.*, 2007).

Contributions

Dans le contexte des autres recherches effectuées à la colonie d'eiders d'East Bay, notre projet offre des informations importantes pour comprendre les stratégies de reproduction et la dynamique de population de l'eider à duvet. Dans son projet de maîtrise, Sénéchal (2009) a démontré, entre autre grâce aux isotopes stables, l'importance des ressources consommées à proximité de la colonie pour la formation des œufs des eiders. Love *et al.*, (2010) ont pour leur part démontré que les femelles doivent synchroniser la ponte de façon à ce que l'éclosion se déroule dans des conditions d'eaux libres qui sont nécessaires aux canetons pour s'alimenter. Notre étude indique que le moment de la débâcle aux embouchures des rivières au printemps est effectivement fortement associé à la décision de se reproduire ou non, et au moment de l'initiation de la ponte des eiders.

Dans un contexte plus large, cette étude rejoint un ensemble croissant de recherches suggérant que les variations dans les conditions environnementales sur le site de nidification affectent la reproduction des espèces migratrices se reproduisant en milieu saisonnier (Gaston & Hupfner 1998; Reed *et al.*, 2004; Gaston *et al.*, 2005; Chaulk *et al.*, 2012; Warren *et al.*, 2014). Notre étude a permis d'éclaircir le rôle de la glace de mer comme facteur extrinsèque affectant les décisions de reproduction en interaction avec des facteurs intrinsèques, tel que l'état des individus.

Perspectives

La suite logique de cette étude serait de combiner l'effet des conditions environnementales au site de reproduction avec les conditions rencontrées à l'hiver et le long de la trajectoire migratoire afin d'expliquer la phénologie et le succès de reproduction des eiders. La combinaison de ces informations permettrait de tester l'effet de report sur les paramètres (via la condition corporelle) et les interactions entre les conditions rencontrées à différents moments du cycle annuel. Il serait pertinent d'obtenir de l'information sur : i) les conditions aux sites d'alimentation (étendue du couvert et concentration de glace) et, ii) les conditions rencontrées au cours des déplacements (vents, températures, tempêtes) sur les haltes migratoires (détroit d'Hudson) et au site d'hivernage des eiders (côte ouest du Groenland et côte du Labrador).

Ensuite, il serait pertinent d'évaluer les variations dans la taille de couvée selon les fluctuations dans la phénologie de la débâcle aux embouchures des rivières. Puisqu'on suppose que les femelles qui décident de se reproduire malgré une débâcle tardive sont potentiellement les femelles de meilleure qualité, on pourrait s'attendre à obtenir des tailles de couvée relativement élevées lors des années tardives.

Plus spécifiquement relié à la glace de mer, il serait pertinent de caractériser plus finement le patron de fonte aux embouchures des rivières afin de tester l'effet des épisodes de gel et de dégel ainsi que la durée de ces épisodes sur des paramètres de reproduction. En effet, ces facteurs pourraient limiter l'accès aux ressources à court terme et affecter le gain de condition corporelle chez les femelles. Dans ce sens, il serait souhaitable de créer un indice caractérisant le patron de fonte de la glace. Il serait également intéressant d'examiner l'effet d'autres paramètres de glace sur la reproduction notamment : i) la distance entre la colonie et la limite de la banquise (*floe edge*), ii) la durée de la période d'eau libre en été, et iii) le nombre de fissures dans la baie en juin (ce qui exige toutefois des images satellitaire de très haute résolution spatiale et temporelle). Dans cette suite logique d'idées, il serait aussi judicieux d'examiner la qualité énergétique des ressources alimentaires aux embouchures des rivières qui dépendent potentiellement de la production primaire d'algues de glace, celle-ci étant affectée par le moment de la débâcle de la glace (voir Roff & Legendre 1985).

En dehors du système d'étude à East Bay, il serait intéressant de regarder l'effet des conditions de la glace de mer à des colonies d'eiders situées à différentes latitudes dans l'Arctique. Par exemple, Gaston *et al.*, (2005a) ont démontré que les conditions de glace avaient des effets différents sur le guillemots de Brünnich selon l'emplacement des colonies, une étant située dans le Haut-Arctique et l'autre dans le Bas-Arctique. Il serait ainsi possible de comparer les réponses entre les populations d'une même espèce, et d'obtenir un portrait plus global des réponses potentielles des eiders à duvet face aux variations dans les conditions de glace de mer.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACIA (2005) Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press. 1042p.
Available: [http:// www.acia.uaf.edu](http://www.acia.uaf.edu). Accessed on 2014 Dec 17.
- Alisaukas, R. T. (2002) Arctic climate, spring nutrition, and recruitment in midcontinent lesser snow geese. *Journal of Wildlife Management*, 66(1): 181–193.
- Anctil, A., Franke, A., & Bêty, J. (2013) Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator : experimental evidence and long - term trend in peregrine falcons. *Oecologia*. doi:10.1007/s00442-013-2800-y.
- Arzel, C., Elmberg, J., & Guillemain, M. (2006) Ecology of spring-migrating Anatidae: a review. *Journal of Ornithology*, 147(2), 167–184.
- Arzel, C., Dessborn, L., Pöysä, H., Elmberg, J., Nummi, P. & Sjöberg, K. (2014) Early springs and breeding performance in two sympatric duck species with different migration strategies. *Ibis*, 156, 288–298.
- Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2006) Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(16): 6248–51.
- Bêty, J., Gauthier, G., & J.-F. Giroux (2003) Body Condition , Migration , and Timing of Reproduction in Snow Geese : A Test of the Condition-Dependent Model of Optimal Clutch Size. *American Naturalists*, 162:110-121.
- Bêty, J., Giroux, J.-F. & Gauthier, G. (2004) Individual variation in timing of migration: causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(1): 1–8.
- Bond, J. C., Esler, D., Williams, T. D., Va, B. C., & Bond, C. (2008) Breeding propensity of female harlequin ducks. *The Journal of Wildlife Management*, 72(6): 1388–1393.
- Both, C., & Visser, M. E. (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411(6835): 296–8.
- Bottitta G.E., Nol, E. and Gilchrist, G. (2003) Effects of Experimental Manipulation of Incubation Length on Behavior and Body Mass of Common Eiders in the Canadian Arctic. *Waterbirds* 26(1), 100–107.

- Burnham K.P. and D.R. Anderson. (1998) Model Selection and Inference: A Practical Information Theoretic Approach. New York, USA: Springer-Verlag.
- Charmantier, A., Mccleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C., Loeske, E. B., Sheldon, B. C., ... May, N. (2008) Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science*, 320(5877): 800–803.
- Chastel, O. (1995) Influence of reproductive success on breeding frequency in four southern petrels. *Ibis*, 137: 360–363.
- Chaulk, K. G., Robertson, G. J., & W.A. Montevecchi. (2007) Landscape features and sea ice influence nesting common eider abundance and dispersion. *Canadian Journal of Zoology*, 85: 301–309.
- Chaulk, K. G., & M.L. Mahoney. (2012) Does spring ice cover influence nest initiation date and clutch size in common eiders? *Polar Biology*, 35: 645–653.
- Christensen, T. K. (2000) Female pre-nesting foraging and male vigilance in Common Eider *Somateria mollissima*, *Bird Study*, 47(3): 311-319.
- Comiso, J. C., Parkinson, C. L., Gersten, R., & Stock, L. (2008) Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophysical Research Letters*, 35(1), L01703.
- Coulson, J.C. (1984) The population dynamics of the eider duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis*, 126:525–543.
- Dalhaug, L., Tombre, I. M., & Erikstad, K. E. (1996) Seasonal decline in clutch size of the barnacle goose in Svalbard. *Condor*, 98(1): 42–47.
- Dawson, R. D. (2008) Timing of breeding and environmental factors as determinants of reproductive performance of tree swallows. *Canadian Journal of Zoology*, 86(8), 843–850.
- Descamps, S., Yoccoz, N. G., Gaillard, J.-M., Gilchrist, H. G., Erikstad, K. E., Hanssen, S. A., and Bêty, J. (2010) Detecting population heterogeneity in effects of North Atlantic Oscillations on seabird body condition: get into the rhythm. *Oikos*, 119(9): 1526–1536.
- Descamps, S., Bêty, J., Love, O. & H.G. Gilchrist. (2011) Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. *Functional Ecology*, 25: 671–681.
- Derocher, A.E., N.J. Lunn, A.I. Stirling (2004) Polar Bears in a Warming Climate. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 163–176.
- Dickey, M.-H., Gauthier, G., & M.-C. Cadieux. (2008) Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology*, 14: 1973–1985.
- Drent, R.H. & S. Daan. (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225–252.

- Durant, J. M., Anker-Nilssen, T., Hjernann, D. Ø., & N.C. Stenseth. (2004) Regime shifts in the breeding of an Atlantic puffin population. *Ecology Letters*, 7: 388–394.
- Durant, J. M., Hjernann, D. Ø., Ottersen, G., & Stenseth, N. C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability, *Climate Research*, 33: 271–283.
- Dunn P. (2004) Breeding dates and reproductive performance. *Advances in ecological research*, 35:69-87.
- Emmerson, L., & Southwell, C. (2008) Sea ice cover and its influence on adélie penguin reproductive performance. *Ecology*, 89(8): 2096–2102.
- Gagnon, A. S., & Gough, W. A. (2005) Trends in the Dates of Ice Freeze-up and Breakup over Hudson Bay , Canada, *Arctic*, 58(4): 370–382.
- Galbraith, P. S., & Larouche, P. (2011) Sea-surface temperature in Hudson Bay and Hudson Strait in relation to air temperature and ice cover breakup, 1985–2009. *Journal of Marine Systems*, 87(1): 66–78.
- Gaston, A. J., & M. Hipfner. (1998) The effect of ice conditions in northern Hudson Bay on breeding by Thick-billed Murres (*Uria lomvia*). *Canadian Journal of Zoology*, 76:480–492.
- Gaston, A. J., Gilchrist, H. G., & Hipfner, J. M. (2005a) Climate change, ice conditions and reproduction in an Arctic nesting marine bird: Brunnich’s guillemot (*Uria lomvia* L.). *Journal of Animal Ecology*, 74(5), 832–841.
- Gaston, A. J., Gilchrist, H. G., & M.L. Mallory. (2005b) Variation in ice conditions has strong effects on the breeding of marine birds at Prince Leopold Island , Nunavut. *Ecography*, 28:331-344.
- Gaston, A. J., Bertram, D. F., Boyne, A. W., Chardine, J. W., Davoren, G., Diamond, A. W., ... Robertson, G. J. (2009). Changes in Canadian seabird populations and ecology since 1970 in relation to changes in oceanography and food webs. *Environmental Reviews*, 17, 267–286.
- Gauthier, G. (1993) Feeding ecology of nesting greater snow geese. *Journal of Wildlife Management*. 57: 216–223.
- Gauthier, G., Bêty, J., Hobson, K. A., (2004) Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, 84(12): 3250–3264.
- Gilg, O., Kovacs, K. M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, et al. (2012) Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249:166–90
- Gough, W. A., Cornwell, A. R., & Tsuji, L. J. S. (2004) Trends in Seasonal Sea Ice Duration in Southwestern Hudson Bay, *Arctic*, 57(3): 299–305.

- Hamel, S., Côté, S. D., Gaillard, J., & Festa-bianchet, M. (2009) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better, *Journal of Animal Ecology*, 78:143–151.
- Harms, N. J., Legagneux, P., Gilchrist, H. G., Bêty, J., Love, O. P., Forbes, M. R., ... Soos, C. (2015) Feather corticosterone reveals effect of moulting conditions in the autumn on subsequent reproductive output and survival in an Arctic migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 282(1800): 20142085.
- Hatchwell, B. J. (1991) An Experimental Study of the Effects of Timing of Breeding on the Reproductive Success of common guillemots (*Uria aalge*). *Journal of Animal Ecology*, 60(3): 721–736.
- Harrison, X. A., Blount, J. D., Inger, R., Norris, D. R., & Bearhop, S. (2011) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 4–18.
- Haywood, S., & Perrins, C. M. (1992) Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 249(1325) : 195–197.
- Hennin, H. L., Legagneux, P., Bêty, J., Williams, T. D., Grant Gilchrist, H., Baker, T. M., & Love, O. P. (2015) Pre-breeding energetic management in a mixed-strategy breeder. *Oecologia*, 177(1): 235–43.
- Hone, J., & Clutton-Brock, T. H. (2007) Climate, food, density and wildlife population growth rate. *The Journal of Animal Ecology*, 76(2): 361–7.
- Houston A.I., P.A. Stephens, I.L., Boyd, K.C. Harding and J.M. McNamara. (2006) Capital or income breeding? A theoretical model of female reproductive strategies. *Behavioral Ecology*: arl080.
- Humphries, M. M., Umbanhowar, J., & Mccann, K. S. (2004). Bioenergetic Prediction of Climate Change Impacts on Northern Mammals. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 152–162.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) Fifth assessment report (WGII AR5) of the IPCC (2014) on climate change Chapter 28—Polar Regions. IPCC, Singapore.
- Ito, TY, Tsuge, M, Lhagvasuren, B, Buuveibaatar, B, Chimeddorj, B, Takatsuki, S, ... Shinoda, M. (2013) Effects of interannual variations in environmental conditions on seasonal range selection by Mongolian gazelles. *Journal of Arid Environments*, 91, 61–68.
- Iverson, S. A., Gilchrist, H. G., Smith, P. A., Gaston, A. J., Forbes, M. R., & B, P. R. S. (2014) Longer ice-free seasons increase the risk of nest depredation by polar

- bears for colonial breeding birds in the Canadian Arctic. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 281(20133128): 1-9.
- Jensen R.A., Madsen, J., O'Connell, M., Wisz, M.S., Tommervik, H and F. Mehlums (2008) Prediction of the distribution of Arctic-nesting pink-footed geese under a warmer climate scenario. *Global Change Biology*, 14: 1–10.
- Jónsson, J., Gardarsson, a, Gill, J., Petersen, a, & Gunnarsson, T. (2009) Seasonal weather effects on the common eider, a subarctic capital breeder, in Iceland over 55 years. *Climate Research*, 38:237–248.
- Lecomte, N., Gauthier, G., & Giroux, J.-F. (2009) A link between water availability and nesting success mediated by predator-prey interactions in the Arctic. *Ecology*, 90(2): 465–75.
- Legagneux, P., Fast, P. L. F., Gauthier, G., & Bêty, J. (2012) Manipulating individual state during migration provides evidence for carry-over effects modulated by environmental conditions. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 279(1730): 876–83.
- Lehikoinen, A., Kilpi, M., & M. Ost. (2006) Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology*, 12: 1355–1365.
- Lepage, D., Gauthier, G., & A. Reed. (1998) Seasonal variation in growth of greater snow goose goslings : the role of food supply. *Oecologia*, 114: 226–235.
- Lepage, D., Gauthier, G & S. Menu (2000) Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*, 69: 414–427
- Lesage L. & Gauthier, G. (1997) Growth and Organ Development in Greater Snow Goose Goslings. *The auk*, 114, 229–241.
- Love, O. P., Gilchrist, H. G., Descamps, S., Semeniuk, C. A. D., & J. Bêty. (2010) Pre-laying climatic cues can time reproduction to optimally match offspring hatching and ice conditions in an Arctic marine bird. *Oecologia*, 164: 277–86.
- Madsen, J., Tamstorf, M., Klaassen, M., Eide, N., Glahder, C., Rigét, F., Cottaar, F. (2007) Effects of snow cover on the timing and success of reproduction in high-Arctic pink-footed geese *Anser brachyrhynchus*. *Polar Biology*, 30(11): 1363–1372.
- Mallory, M. L., Gilchrist, H. G., Braune, B. M., & Gaston, A. J. (2006). Marine birds as indicators of Arctic marine ecosystem health: linking the Northern Ecosystem Initiative to long-term studies. *Environmental Monitoring and Assessment*, 113(1-3), 31–48.
- Mallory, M. L., Forbes, M. R., Condor, S. T., & Nov, N. (2007) Does sea ice constrain the breeding schedules of high Arctic Northern fulmars? *The Condor*, 109(4), 894–906.

- Marra, P. P., Hobson, K. & Holmes, R.T. (1998) Linking Winter and Summer Events in a Migratory Bird by Using Stable-Carbon Isotopes. *Science*, 282(5395): 1884–1886.
- Martin, T. E. (1987) Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 453–487.
- Maslanik, J.A., Fowler, C., Stroeve, J., Drobot, S., Zwally, J., Yi, D. & Emery, W. (2007) A younger, thinner Arctic ice cover: Increased potential for rapid, extensive sea-ice loss. *Geophysical Research Letters*, 34(24): 1-5 (L24501).
- McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C., & Bêty, J. (2012). Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 90(8), 961–971.
- Mehlum, F. (2012) Effects of sea ice on breeding numbers and clutch size of a high arctic population of the common eider *Somateria mollissima*. *Polar Science*, 6(1), 143–153.
- Meijer and Drent, (1999) Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis*, 141:399-414.
- Morrisette, M., Bêty, J., Gauthier, G., Reed, A., & Lefebvre, J. (2010) Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos*, 119(7): 1181–1191.
- Mosbech, A., Gilchrist, G., Merkel, F., Sonne, C., Flagstad, A. and Nyegaard, H. (2006) Year-round movements of Northern Common Eiders *Somateria mollissima borealis* breeding in Arctic Canada and West Greenland followed by satellite telemetry. *Ardea*, 94(3), 651-668.
- Newton, I. (2004) Population limitation in migrants. *Ibis*, 146, 197–226.
- Newton, I. (2006) Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, 147(2): 146–166.
- Norris, D. R. (2005). Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos*, 109, 178–186.
- Oosterhuis, R., & Van Dijk, K. (2002) Effect of food shortage on the reproductive output of common eiders (*Somateria mollissima*) breeding at Griend. *Atlantic Seabirds*, 4:29–38
- Parker, H. & Melhum, F. (1991) Eider studies in Svalbard. Oslo: Norsk PolarInstitut. 70p
- Parkinson, C.L., Cavalieri, D.J., Gloersen, P., Zwally, H.J. & Comiso, J.C. (1999) Arctic sea ice extents, areas, and trends, 1978-1996. *Journal of Geophysical Research*, 104(C9): 20,837–20,856.

- Post, E., Forchhammer, M.C., Syndonia Bret-Harte, M., Callaghan, T.V., Christensen, ..., Aastrup, P. (2009) Ecological dynamics across the arctic associated with recent climate change. *Science* 325(5946): 1355-1358.
- Post, E., Bhatt, U. S., Bitz, C. M., Brodie, J. F., Fulton, T. L., Hebblewhite, M., Kerby, J., Kutz, S.J., Stirling, I & Walker, D. A. (2013) Ecological consequences of sea-ice decline. *Science*, 341(6145): 519-524.
- Przybylo, R., Sheldon, B. E. N. C., & Merila, J. (2000) Climatic effects on breeding and morphology : evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 69: 395–404.
- Prop, J., & de Vries, J. (1993) Impact of snow and food conditions on the reproductive performance of barnacle geese (*Branta leucopsis*). *Ornis Scandinavica*, 24:110-121.
- Ramenofsky, M., & Wingfield, J. C. (2006) Behavioral and physiological conflicts in migrants: the transition between migration and breeding. *Journal of Ornithology*, 147(2): 135–145.
- Reed, E. T., Gauthier, G., & Giroux, J. F. (2004) Effects of spring conditions on breeding propensity of Greater Snow Goose females. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27.1: 35–46.
- Reed, T. E., Wanless, S., Harris, M. P., Frederiksen, M., Kruuk, L. E. B., & Cunningham, E. J. a. (2006) Responding to environmental change: plastic responses vary little in a synchronous breeder. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 273(1602): 2713–9.
- Reed, T. E., Warzybok, P., Wilson, A. J., Bradley, R. W., Wanless, S., & W.J. Sydeman. (2009) Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. *The Journal of animal ecology*, 78(2): 376–87.
- Roff, J.C. & Legendre, L. (1985) Physico-chemical and biological oceanography of Hudson Bay. In: Martini, I.P. (ed.), Canadian inland seas. Elsevier, pp. 265-292.
- Rowe, L., Ludwig, D. & D. Schluter. (1994) Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *American Naturalists*, 143(4): 698–722.
- Rutberg, A. T., The, S., Naturalist, A., & Nov, N. (1987) The University of Chicago Adaptive Hypotheses of Birth Synchrony in Ruminants : An Interspecific Test. *The American Naturalist*, 130(5), 692–710.
- Saether, B. E., Sutherland, W. J., & Engen, S. (2004). Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research*, 35: 185-209.
- Saether BE, V. Grotan, P. Tryjanowski, C. Barbraud, S. Engen and M. Fulin (2006) Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *Journal of Animal Ecology*, 75, 80–90.

- Saino, N., Szep, T., Romano, M., Rubolini, D., Spina, F., & Moller, A. P. (2004) Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters*, 7(1): 21–25.
- Scott, J. B. T., & Marshall, G. J. (2010) A Step-Change in the Date of Sea-Ice Breakup in Western Hudson Bay. *Arctic*, 63(2), 155–164.
- Sedinger J.S., Lindberg M.S., Chelgren N.D. (2001) Age-specific breeding probability in black brant: effects of population density. *Journal of Animal Ecology*, 70(5): 798–807.
- Sedinger, J. S., Schamber, J. L., Ward, D. H., Nicolai, C. a, & Conant, B. (2011) Carryover effects associated with winter location affect fitness, social status, and population dynamics in a long-distance migrant. *The American Naturalist*, 178(5): E110–23.
- Sénéchal, É. (2009). Phénologie de la reproduction et allocation des ressources dans les oeufs chez un reproducteur sur épargne, l'eider à duvet nichant en Arctique. MSc Thesis. Université du Québec à Rimouski. 109 pages.
- Sénéchal, E., Bety, J., & H.G. Gilchrist. (2011a) Interactions between lay date, clutch size, and postlaying energetic needs in a capital breeder. *Behavioral Ecology*, 22(1): 162–168.
- Sénéchal, E., Bêty, J., Gilchrist, H. G., Hobson, K. a, & S.E. Jamieson. (2011b) Do purely capital layers exist among flying birds? Evidence of exogenous contribution to arctic-nesting common eider eggs. *Oecologia*, 165(3): 593–604.
- Spendelov, J. A., & Nichols, J. D. (1989). Annual survival rates of breeding adult Roseate Terns. *The Auk*, 106(3), 367–374.
- Stirling, I. (1997). The importance of polynyas, ices edges, and leads to marine mammals and birds. *Journal of Marine Systems*, 10, 9–21.
- Stirling, I., N. J. Lunn, and J. Iacozza. 1999. Long-term trends in the population ecology of polar bears in western Hudson Bay in relation to climate change. *Arctic* 52:294–306.
- Stirling, I.A.N., Lunn, N.J., Iacozza, J., Elliott, C., & Obbard, M. (2004) Polar Bear Distribution and Abundance on the Southwestern Hudson Bay Coast During Open Water Season, in Relation to Population Trends and Annual Ice Patterns, 57(1), 15–26.
- Stirling, I., & Smith, T. G. (2004) Implications of Warm Temperatures and an Unusual Rain Event for the Survival of Ringed Seals on the Coast of Southeastern Baffin Island. *Arctic*, 57(1), 59–67.
- Stroeve, J. C., Kattsov, V., Barrett, A., Serreze, M., Pavlova, T., Holland, M., & Meier, W. N. (2012). Trends in Arctic sea ice extent from CMIP5, CMIP3 and observations. *Geophysical Research Letters*, 39(16), L16502.

- Tombre I.M & K.E. Erikstad. (1996) An experimental effort in high-Arctic study of incubation barnacle geese. *Journal of Animal Ecology*, 65(3), 325–331.
- Tynan, C.T., Ainley, D.G. and Stirling, I. (2010) Chapter 11: Sea Ice: A critical habitat for polar marine mammals and birds. Pp. 395-398 in D.N. Thomas and G. S. Dieckmann, eds. *Sea Ice*. Wiley-Blackwell, Oxford, U.K.
- Trinder, M. N., Hassell, D., & Votier, S. (2009) Reproductive performance in arctic-nesting geese is influenced by environmental conditions during the wintering, breeding and migration seasons. *Oikos*, 118(7): 1093–1101.
- Van Noordwijk, A.J. and Muller, C.B. (1994) In: *Animal Societies; Individuals, Interactions and Organisation* (Ed. by P.J. Jarman and A. Rossiter), pp. 180–194. Kyoto University Press, Kyoto.
- Visser et al. (1998) Warmer Springs Lead to Mistimed Reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings. Biological Sciences*, 265(1408): 1867–1870.
- Visser, M.E., Both, C. & Lambrechts, M. M. (2004) Global Climate Change Leads to Mistimed Avian Reproduction. *Advances in Ecological Research*, 35(04): 89–110.
- Visser, M.E. (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B*. 275(1635): 649–59.
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Caro, S. P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 276(1665): 2323–31.
- Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., ... Bairlein, F. (2002) *Ecological responses to recent climate change*. *Nature*, (416): 389–395.
- Wang, J., Mysak, L. a., & Ingram, R. G. (1994) Interannual variability of sea-ice cover in Hudson bay, Baffin bay and the Labrador sea. *Atmosphere-Ocean*, 32(2): 421–447.
- Warren, J. M., Cutting, K. a., Takekawa, J. Y., De La Cruz, S. E., Williams, T. D., & Koons, D. N. (2014). Previous success and current body condition determine breeding propensity in Lesser Scaup: evidence for the individual heterogeneity hypothesis. *The Auk*, 131(3): 287–297.
- Wikelski, M., Hau, M., & Wingfield, J. C. (2000) Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology*, 81(9), 2458–2472.
- Williams, G.C. (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lacks' principle. *The American Naturalist*, 100(916): 687–690.