



Université du Québec
à Rimouski

**DYNAMIQUE PRÉ-REPRODUCTRICE DE L'ÉTAT
PHYSIOLOGIQUE ET LIEN AVEC LA PHÉNOLOGIE DE
LA REPRODUCTION CHEZ LE FAUCON PÈLERIN
NICHANT DANS L'ARCTIQUE**

Mémoire présenté

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

© **Vincent Lamarre**

Novembre 2015

Composition du jury :

François Vézina, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Alastair Franke, codirecteur de recherche, University of Alberta

**Frédéric Angelier, examinateur externe, Centre d'Études Biologiques de Chizé et
Centre National de de la Recherche Scientifique**

Dépôt initial le 5 août 2015

Dépôt final le 23 novembre 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

Mes premiers remerciements vont à mon directeur, Joël Bêty, pour son encadrement et ses excellents conseils tout au long de mon parcours à la maîtrise. En second temps, mes remerciements vont à mon co-directeur et mon technicien de terrain en début de saison Alastair Franke, pour son efficacité dans l'organisation logistique des travaux de terrain, ainsi que pour ses conseils pour la rédaction de ce mémoire. J'aimerais aussi remercier Pierrot Legagneux pour ses suggestions d'analyse, de présentation des résultats et j'en passe, Oliver Love pour ses conseils judicieux dans le choix des paramètres physiologiques à utiliser, Chris Harris pour les analyses en labo et Nico Casajus pour son aide inestimable avec R.

Je veux également dire merci aux membres des labos Berteaux-Bêty et St-Laurent avec qui j'ai partagé de bons moments pendant mon séjour à l'UQAR : Phil, Kristen, Jo, Pascal, Cath, Camille, Flo, Marylène, Fred, Alexandra, Mik, Christine, Mat, Sylvain et Élise. Bref, merci à tous les gens du C-405 pour votre énergie et votre bonne humeur. Merci égalent à Chris Harris pour les analyses en laboratoire.

En me déplaçant sur le terrain, je veux d'abord remercier la meilleure personne que quiconque pourrait espérer trouver afin de partager une cabine dans l'Arctique pendant trois mois. Merci Erik pour ton sens de l'humour, ton positivisme et ton ardeur au travail. Andy Aliyak, est-ce qu'on aurait pu survivre dans la toundra sans ton enseignement? Merci de nous avoir montré à traverser des rivières en VTT, démolir un VTT en entier pour en reconstruire un autre, naviguer en zodiac sur la baie d'Hudson (il faut le faire) et j'en passe. Merci pour les fous rires sur le terrain, la récolte d'oeufs, la pêche à l'Arctic char, la chasse et les BBQ dans la toundra. Merci de nous avoir partagé la culture de votre peuple. D'ailleurs merci à toute la communauté de Rankin Inlet pour votre accueil, spécialement aux gens du Nunavut Arctic College et du Wildlife Office (Daniel Kaludjak et Johanne

Coutu-Autut) pour votre aide. Merci également aux gens d'Agnico Eagle Mines : Ryan Vanengen, Stéphane Robert, Phil Roy et Alex Gauthier pour votre collaboration au projet et pour votre aide à la logistique. Où que tu sois maintenant, un gros merci à toi Marcel de nous avoir permis d'en faire deux fois plus sur le terrain en nous rendant la vie si facile! Je voudrais aussi remercier tous ceux qui ont contribué à la réussite de ce mémoire en participant à la récolte de données sur le terrain, mais qui n'ont pas été nommés précédemment : Mark Proster, Barry Robinson, Pascal Pet, Mat Tétreault, Zoli, Lozza, Cesar et Mike.

De retour dans le sud, je dois dire merci à mes parents de m'avoir partagé leur passion pour le plein air, la chasse et la pêche depuis que je sais marcher. Bien que je n'aurais jamais pensé vous dire cela, merci aussi de m'avoir poussé à poursuivre mes études alors que j'étais une larve de 17 ans. Finalement, merci à la belle Marie-Audrey pour ta présence, ta bonne humeur débordante, pour me faire rire, pour m'avoir soutenu dans les moments les plus difficiles, d'avoir partagé les meilleurs et pour avoir accepté que je m'éloigne pendant plusieurs mois. J'ai passé de belles années avec toi ici et maintenant d'autres beaux défis nous attendent!

Finalement, la réalisation de ce projet de recherche a été rendue possible grâce au soutien logistique et financier du CRSNG, du CEN, d'ArcticNet de l'UQAR. Merci au FRQNT de m'avoir décerné une bourse de recherche à la maîtrise, au CRSNG pour leur bourse d'études supérieures à la maîtrise, à la fondation Garfield Weston pour leur bourse de recherche en milieu nordique et finalement au SRDI et au FRQ pour leur financement au programme de stage en recherche Mitacs Accélération en partenariat avec Agnico Eagle Mines auquel j'ai bénéficié. Votre appui financier et logistique m'a permis de m'investir pleinement dans mon projet de recherche pendant ces trois années.

RÉSUMÉ

Pour les animaux qui se reproduisent dans des environnements saisonniers, le succès de reproduction diminue généralement au cours de la saison. Comme la reproduction est énergétiquement coûteuse, les individus font face à un compromis entre l'avantage de se reproduire rapidement (qualité de la progéniture plus élevée) et l'avantage de retarder la reproduction afin d'améliorer leur état physiologique et augmenter l'investissement reproducteur. Pour les oiseaux migrateurs, l'acquisition et l'allocation optimales des ressources énergétiques suivant l'arrivée sur l'aire de reproduction peuvent ainsi influencer certains paramètres reproducteurs clés, tels que la date de ponte. Les mécanismes physiologiques sous-jacents à ces ajustements sont toutefois peu connus. De 2011 à 2014, nous avons 1) caractérisé la dynamique pré-reproductrice de marqueurs physiologiques impliqués dans l'allocation énergétique et 2) relié l'état physiologique pré-reproducteur à la phénologie de la reproduction chez 32 faucons pèlerins femelles nichant dans l'Arctique canadien. Nous avons mesuré les concentrations plasmatiques de deux métabolites (acide *bêta*-hydroxybutyrique, BUTY, et les triglycérides, TRIG) indicateurs respectifs du jeûne et de l'engraissement à court terme, ainsi que la corticostérone basale (CORTb), une hormone impliquée dans l'allocation énergétique. Nos résultats ont démontré que les faucons pèlerins femelles amélioraient leur balance énergétique en période pré-reproductrice. Les niveaux de BUTY étaient plus faibles lors de la période de croissance rapide des follicules (RFG) que lors de la période pré-recrutement. À l'inverse, les niveaux de TRIG ont fortement augmenté jusqu'au début de la période RFG, suggérant que les lipides destinés aux follicules étaient mobilisés avant le début de cette période, une adaptation possible pour les espèces se reproduisant dans un environnement fortement saisonnier et stochastique. Au cours de la période RFG, la CORTb a augmenté considérablement, probablement en conséquence aux coûts énergétiques associés à la production des œufs. En retour, il est possible que la CORTb ait indirectement favorisé l'apport de ressources énergétiques. Le taux d'engraissement en période pré-recrutement était la variable qui expliquait le mieux la variation individuelle de la durée de l'intervalle pré-reproducteur ainsi que la date de ponte. Notre étude nous renseigne sur la dynamique pré-reproductrice de l'état énergétique chez un migrateur se reproduisant dans un environnement fortement saisonnier et améliore la compréhension des mécanismes physiologiques sous-jacents aux décisions reproductrices individuelles ayant un effet marqué sur l'aptitude phénotypique.

Mots clés: État physiologique, période pré-reproductrice, phénologie de la reproduction, allocation énergétique, faucon pèlerin, Arctique, acide *bêta*-hydroxybutyrique, triglycérides, corticostérone.

ABSTRACT

For animals breeding in seasonal environments, reproductive success usually decline in the course of the season. Given that reproduction is energetically costly, individuals face a compromise between the advantage of early breeding (high quality of offspring) and the advantage of delayed breeding to improve their physiological state and reproductive investment. For migratory birds, optimal acquisition and allocation of energetic resources following arrival on the breeding grounds may thus influence fitness-related traits such as the timing of breeding. However, the physiological mechanisms underlying individual adjustment of these traits have been under-investigated. Between 2011 and 2014, we 1) characterized pre-laying dynamics of physiological traits involved in energy allocation and 2) linked pre-laying physiological state to reproductive phenology of 32 arctic-nesting peregrine falcon females. We assessed plasma concentrations of two metabolites (*beta*-hydroxybutyrate, BUTY, and triglycerides, TRIG) that are respectively indicators of short term fasting and fattening, as well as baseline corticosterone (CORTb), a hormone involved in energy allocation. Our results have shown that female peregrine falcons improved their energy balance during the pre-laying period, as indicated by lower BUTY levels during the period of rapid follicle growth (RFG) compared to the pre-recruiting period. Conversely, TRIG levels strongly increased leading up to the RFG period, suggesting that lipid-based follicles precursors were mobilized before the beginning of this period, a possible adaptation for species breeding in an unpredictable environment. During the RFG period CORTb increased considerably, likely as a consequence of energetic costs associated with egg production. In turn, it is possible that CORTb indirectly promoted the intake of energetic resources. Fattening rate during the pre-recruiting period was the best factor explaining individual variation in the duration of the pre-laying interval and lay date. Our results provide information on the pre-laying dynamics of energetic state in a migratory species nesting in a highly seasonal environment. Globally, our study improves our comprehension of the physiological mechanisms underlying fitness-related reproductive decisions.

Keywords: Physiological state, pre-laying period, timing of reproduction, energy allocation, peregrine falcon, Arctic, *beta*-hydroxybutyric acid, triglyceride, corticosterone.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES	xvii
LISTE DES APPENDICES.....	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 ALLOCATION ÉNERGÉTIQUE PRÉ-REPRODUCTRICE ET LIEN AVEC LA PHÉNOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ UN RAPACE MIGRATEUR DE L'ARCTIQUE.....	13
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE	13
1.2 LINKING PRE-LAYING ENERGY ALLOCATION AND TIMING OF BREEDING IN A MIGRATORY ARCTIC RAPTOR	16
ABSTRACT.....	16
INTRODUCTION.....	17
MATERIALS AND METHODS	21
RESULTS	27
DISCUSSION.....	29
ACKNOWLEDGEMENTS.....	35
REFERENCES.....	37
TABLES AND FIGURES	43

APPENDIXES	55
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	59
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	67

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.** Sample size of breeding females captured during the pre-recruiting (PR) and rapid follicle growth (RFG) periods between 2012 and 2014 at Rankin Inlet and between 2011 and 2013 at Igloodik, pre-laying interval (number of days between capture and lay date) and lay date (Julian date). Numbers in [] indicate sample size for females with complete profile (i.e. simultaneous measure of *beta*-hydroxybutyrate, triglyceride, baseline CORT and scaled mass index). 44
- Table 2.** Effect of the Population and Year on values of physiological parameters and the scaled mass index (SMI) assessed in arctic-nesting female peregrine falcons between 2012 and 2014 at Rankin Inlet and between 2011 and 2013 at Igloodik using respectively Mann-Whitney-Wilcoxon and Kruskal-Wallis tests. 46
- Table 3.** Candidate models, sign of the relationship (+,-), number of parameters (k), second-order Akaike's information criterion (AICc), Δ AICc, Akaike weights (ω_i), log-likelihood (LL) and marginal R^2 of the candidate models linking physiological state to the pre-laying interval (i.e. number of days between capture and lay date) of pre-recruiting arctic-nesting female peregrine falcons with Population as a random factor. Estimated parameters of the most parsimonious model (Δ AIC < 2), s.e. and 95% confidence intervals (lower and upper CI) are also shown. 51
- Table 4.** Candidate models, sign of the relationship (+,-), number of parameters (k), second-order Akaike's information criterion (AICc), Δ AICc, Akaike weights (ω_i), log-likelihood (LL) and marginal R^2 of the candidate models linking physiological state to lay date of pre-recruiting arctic-nesting female peregrine falcons with Year as a random factor. Estimated parameters of the most parsimonious model (Δ AIC < 2), s.e. and 95% confidence intervals (lower and upper CI) are also shown. 52

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Locations of monitored populations near Rankin Inlet and Igloolik, Nunavut, Canada. Circles indicate nest locations of breeding female peregrine falcons captured during the pre-laying period and monitored during reproduction over the course of the study..... 43
- Figure 2.** Probability of laying a clutch of fourth egg in arctic-nesting female peregrine falcons in relation to relative lay date with values standardized relative to the yearly median. The solid black line represents fitted logistic regression, 95% confidence intervals are represented by dashed lines and symbol sizes are proportional to $\log(N+1)$ 45
- Figure 3.** Variation in (a) scaled mass index (SMI) and dynamics of (b) *beta*-hydroxybutyrate (BUTY), (c) triglycerides (TRIG) and (d) baseline CORT during the pre-recruiting (PR) and rapid follicle growth (RFG) periods in arctic-nesting female peregrine falcons. Mean value are shown for each day during the pre-laying period with symbol size proportional to sample size and s.e. are indicated by filled vertical lines. Dashed vertical lines indicate breakpoints with s.e. indicated by dotted lines. The duration of the PR and RFG periods are indicated by horizontal bars and result of the Mann-Whitney-Wilcoxon test is provided..... 50
- Figure 4.** Relationship between the pre-laying interval (number of days between capture and lay date) and plasma TRIG in pre-recruiting female peregrine falcons (i.e. females captured between 10 and 20 days before egg-laying) at Rankin Inlet and Igloolik. The shaded grey area represents 95% confidence interval..... 53
- Figure 5.** Relationship between relative lay date (i.e. lay date standardized to the yearly median of each population) and plasma TRIG in pre-recruiting female peregrine falcons (i.e. females captured between 10 and 20 days before laying) at Rankin Inlet and Igloolik. The shaded grey area represents 95% confidence interval 54

LISTE DES APPENDICES

Figure A1. Selection of the most parsimonious models (lowest AICc) explaining a) the pre-laying interval and b) lay date of pre-recruiting females according to confidence levels assigned to the reproductive status and lay date. Females re-observed during the breeding period through band identification (94% of breeding females) were assigned confidence level related to the reproductive status of 1. When band identification was impossible (6% of breeding females), a confidence level of 2 was assigned. For each breeding female, a confidence level related to the accuracy of lay date of the first egg was also assigned. For nests found before clutch completion (confidence level = 1; 41% of nests), lay date of the first egg was back-calculated with an interval of two days (\approx 48 hours) between lay date of each egg (Ratcliffe, 1980). For nests discovered during incubation that hatched successfully (confidence level = 2; 41%), initiation date was back-calculated from hatching date of the first egg with a mean incubation duration of 36 days for the first egg and a reduction of one day per additional egg (Jaffré et al., 2015). For nests discovered after hatching (confidence level = 3; 9%), hatch and lay date were back-calculated from nestling age estimated from body weight and measurement of the central rectrices (Cade and Enderson, 1996). Finally, for nests found after clutch completion that failed during incubation, it was assumed that the last egg was laid on the median date between the last visit conducted during the laying period and the date the nest was found (confidence level = 4; 3%). If no previous visit were conducted at this nest during the laying period, we assumed the last egg was laid the day the nest was found (confidence level = 5; 6%). We combined the confidence levels related to the breeding status and lay date to perform our sensitivity analysis. Sample size (n), p-value of fixed factor(s) and marginal R^2 of the most parsimonious models are presented. The same candidate models as in Tables 3 and 4 are compared. The most parsimonious selected models explaining the pre-laying interval retain only TRIG when females with lower levels of confidence related to their status and the accuracy of lay date are removed from the analysis. 55

Figure A2. Effect of the degree of haemolysis of plasma samples on assessed values of physiological parameters of arctic-nesting female peregrine falcons using a

Kruskal-Wallis test. Plasma samples were ranked in five classes according to the color of the plasma: no haemolysis (yellow; n = 9), low haemolysis (orange; n = 5), medium haemolysis (pink; n = 4), high haemolysis (red; n = 6) and high haemolysis with fat deposition in plasma (brown; n = 7). Mean values (s.e.) for each physiological parameter are presented according to the degree of haemolysis.57

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'importance de la phénologie de la reproduction dans les environnements saisonniers

En biologie, la phénologie fait référence à l'apparition de phénomènes périodiques ou temporels, comme la floraison chez les végétaux ou la reproduction chez les animaux (Badeck et al., 2004). Chez les animaux se reproduisant dans des habitats saisonniers, on observe généralement un déclin du succès de reproduction au cours de la saison. Les reproducteurs tardifs performant souvent moins bien que les reproducteurs hâtifs pour différents paramètres reproducteurs (e.g. nombre de jeunes produits; Perrins, 1970). À titre d'exemple, chez le spermophile d'Europe *Spermophilus citellus*, la taille de portée décline avec l'avancement de la saison (Millesi et al., 1999). Chez le saumon de l'Atlantique *Salmo salar*, les juvéniles dont la date d'émergence est expérimentalement retardée ont une taille réduite à la naissance et connaissent une mortalité plus élevée dans les jours suivant l'éclosion (Einum et Fleming, 2000). Chez les oiseaux, le déclin saisonnier de la taille de la couvée (Perrins, 1970; Meijer et al., 1990) et de la probabilité de survie des jeunes sont bien documentés (revu par Daan et al., 1988; Drent, 2006). Ces déclins peuvent être particulièrement marqués dans les milieux très saisonniers comme l'Arctique (Lepage et al., 2000; Anctil et al., 2014).

La diminution du succès de reproduction peut être en partie causée par une diminution saisonnière de la qualité de l'habitat (Verhulst et al., 1995). Selon cette hypothèse, le déclin des performances reproductrices est généré en partie par des facteurs écologiques externes (e.g. diminution saisonnière de l'abondance de nourriture et conditions environnementales défavorables en fin de saison). Une synchronie adéquate entre les besoins de la progéniture et l'abondance des ressources apparaît également importante. À titre d'exemple, chez l'eider à duvet *Somateria mollissima* nichant en

Arctique, la probabilité de survie des canetons est plus élevée dans les nids dont l'éclosion est synchronisée avec la débâcle estivale, car les oisillons peuvent gagner la mer immédiatement après l'éclosion et bénéficient d'un maximum de temps pour s'alimenter (Love et al., 2010). En plus de l'influence des facteurs externes, le déclin du succès reproducteur peut aussi être causé par une différence de qualité entre les reproducteurs hâtifs et tardifs (Verhulst et al., 1995). Cette hypothèse implique des variations de la qualité phénotypique entre les individus, par exemple dans l'efficacité de quête alimentaire (Verhulst et al., 1995; Verhulst et Nilsson, 2008). Que le déclin saisonnier du succès de reproduction soit contrôlé par des facteurs externes et/ou soit dû à une variation entre les phénotypes, il apparaît néanmoins qu'une phénologie hâtive de la reproduction dans des environnements saisonniers est importante dans le but de maximiser le succès de reproduction.

Compromis individuel dans l'ajustement de la phénologie de la reproduction

Théorie

Comme la reproduction est une période du cycle annuel énergétiquement coûteuse (Williams, 2005; Nager, 2006), les phénotypes doivent, en période pré-reproductrice, ajuster l'allocation de l'énergie entre les besoins somatiques et reproducteurs futurs. Ainsi, dans des environnements où les ressources sont limitées, les individus qui optimisent cette allocation devraient maximiser leur aptitude phénotypique (Stearns, 1992). Un individu peut choisir de retarder le début de la reproduction pour améliorer sa condition corporelle ou son accès aux ressources alimentaires dans le but d'investir davantage dans la reproduction (augmenter la quantité de jeunes produits). Toutefois, un retard dans l'initiation de la reproduction entraîne généralement une réduction de la qualité des jeunes produits, tel que mentionné précédemment. Ainsi, en période pré-reproductrice, un individu fait face à un compromis entre l'avantage d'une reproduction hâtive et l'avantage de retarder la reproduction (hypothèse du coût du délai: Drent et Daan, 1980; Rowe et al., 1994). Chez les espèces migratrices, la combinaison optimale individuelle de la date de

ponte et de taille de couvée pourra être ajustée en partie en fonction de l'état de l'individu suivant son arrivée sur l'aire de reproduction et le gain de condition corporelle suivant l'arrivée (« condition-dependent individual optimization model » : Rowe et al., 1994). Dans les environnements marqués par une forte saisonnalité comme l'Arctique, les espèces aviaires migratrices bénéficient d'un intervalle de temps restreint entre l'arrivée sur l'aire de reproduction et le début de la reproduction comparativement aux populations nichant à des latitudes moins élevée (Cade et al., 1960). Ainsi, l'acquisition de réserves énergétiques et l'allocation optimale de l'énergie en période pré-reproductrice sont d'autant plus importantes chez les espèces nichant dans de tels environnements.

Évidences empiriques

Plusieurs expériences de surplus alimentaires réalisées pendant la période pré-reproductrice chez les oiseaux montrent qu'une réduction, du moins partielle, des contraintes énergétiques peut résulter en un devancement de la phénologie et une augmentation de l'investissement reproducteur chez plusieurs groupes d'espèces d'oiseaux (revu par Nager, 2006), ce qui indique que la nourriture est un facteur proximal influençant les décisions reproductrices (Meijer et al., 1990). Ainsi, la quantité de réserves somatiques mesurée suite à l'arrivée au site de reproduction peut affecter les décisions reproductrices ayant un impact sur l'aptitude phénotypique individuelle comme la décision d'initier la reproduction et l'investissement reproducteur total (Chastel et al., 1995; Smith et Moore, 2003; Devries et al., 2008; Crossin et al., 2012a). En Arctique, la quantité de réserves somatiques pré-reproductrices est inversement liée à la phénologie de la reproduction de certaines espèces d'oiseaux (Bêty et al., 2003; Goutte et al., 2010; Descamps et al., 2011). À titre d'exemple, chez l'oie des neiges *Chen caerulescens*, les réserves somatiques endogènes estimées lors des arrêts sur les aires de repos dans le sud du Québec en migration printanière sont inversement corrélées à la date de ponte sur l'aire de reproduction dans le Haut-Arctique canadien (Bêty et al., 2003). Même si plusieurs évidences empiriques suggèrent que la quantité de réserves énergétiques pré-reproductrices influence les décisions reproductrices, une part importante de la variabilité individuelle de

la phénologie de la reproduction demeure inexpliquée. De plus, la plupart des études empiriques se limitent à l'utilisation de la masse corporelle (corrigée pour la taille de l'individu) ou d'un indicateur indirect pour quantifier la quantité de réserves somatiques en période pré-reproductrice et les mécanismes physiologiques impliqués dans les décisions reproductrices individuelles demeurent peu connus (Williams, 2012). Plus de 40 ans après la citation de Perrins (1970) proposant que la condition physiologique puisse imposer des contraintes sur le moment d'initiation de la reproduction, peu d'études ont étudié la dynamique de la condition corporelle pré-reproductrice sur une base individuelle en utilisant des marqueurs physiologiques impliqués dans l'allocation de l'énergie (voir Hennin et al., 2015).

Quantifier la dynamique pré-reproductrice de l'état physiologique et liens avec la phénologie de la reproduction

Chez les oiseaux, certains marqueurs physiologiques qui reflètent et qui sont impliqués dans l'allocation énergétique, tel que l'acide *bêta*-hydroxybutyrique, les triglycérides et la corticostérone, pourraient s'avérer particulièrement utiles pour comprendre les mécanismes guidant les ajustements individuels de la phénologie de la reproduction.

Acide bêta-hydroxybutyrique

L'acide *bêta*-hydroxybutyrique (BUTY) est un corps cétonique transporté via le flux sanguin vers les organes périphériques tel le cerveau où il est utilisé comme source alternative d'énergie en remplacement du glucose (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998). Sa synthèse augmente alors que l'approvisionnement en glucose devient insuffisant lors des périodes de jeûne ou suite à un exercice prolongé. À ce moment, le catabolisme des lipides mène à la production d'Acetyl COA qui agit comme substrat pour la synthèse de corps cétoniques incluant le BUTY (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998; Wallace et Matthews, 2004).

La réponse du BUTY est relativement rapide; sa sécrétion peut augmenter et les niveaux quadrupler après seulement quelques heures chez des passereaux soumis à un jeûne expérimental (Swain, 1992). Chez des espèces de plus grande taille comme le goéland argenté *Larus argentatus*, les niveaux de BUTY peuvent quadrupler entre les individus nourris et des individus soumis à seulement deux jours de jeûne complet (Totzke et al., 1999). La réponse du BUTY est similaire chez l'oie des neiges (Boismenu et al., 1992). Ainsi, le BUTY est un indicateur du jeûne chez les oiseaux en milieu naturel (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998). De plus, le BUTY est corrélé à une diminution à court terme (1-2 jours) de la masse corporelle lors des arrêts migratoires chez le petit fuligule *Aythya affinis* (Anteau et Afton, 2008) ainsi que chez des espèces maintenues en captivité (Williams et al., 1999; Seaman et al., 2005). Sur une base hebdomadaire, le BUTY est négativement corrélé un changement de masse chez le bécasseau maubèche *Calidris canutus* en captivité (Dietz et al., 2009).

Triglycérides

Les triglycérides (TRIG), le produit de l'estérification de trois acides gras et d'un glycérol dans le foie, sont transportés sous la forme de « generic very low density lipoproteins » (VLDLg) via le flux sanguin afin d'être entreposés dans différents tissus durant l'engraissement (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998). Les concentrations de TRIG sont positivement corrélées à un changement de masse à court terme (1-2 jours) chez le bécasseau d'Alaska *Calidris mauri* (Williams et al., 1999) et lors des arrêts sur les sites d'engraissement en migration (Anteau et Afton, 2008). Les TRIG représentent ainsi un estimateur du taux d'engraissement chez des oiseaux capturés une seule fois (Jenni-Eiermann et Jenni, 1994 ; Cerasale et Guglielmo, 2006).

Chez les oiseaux, les constituants folliculaires (protéines et lipides) sont en majeure partie mobilisés vers les follicules au cours d'une période relativement courte (d'une durée de quelques jours à quelques semaines) précédant la ponte appelée période de croissance rapide des follicules ovariens (Williams, 2012). Conséquemment, les concentrations

plasmatiques de TRIG augmentent lors de la mobilisation des réserves lipidiques depuis le foie vers les follicules ovariens en croissance sous la forme de « yolk-targeted very low density lipoproteins » (VLDLy) au cours de cette période. Cette mobilisation est bien documentée chez différents groupes d'espèces dont les passereaux (Challenger et al., 2001; Caro et al., 2009) et les oiseaux marins (Vanderkist et al., 2000; Gorman et al., 2009; Hennin et al., 2015). Par exemple, chez l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, les niveaux de VLDL atteignent 26 mg.mL^{-1} en moyenne au cours de la période de croissance rapide des follicules, comparativement à 3.5 mg.mL^{-1} en moyenne chez les femelles non-reproductrices (Challenger et al., 2001). Au cours de la période pré-reproductrice des niveaux élevés de TRIG peuvent donc indiquer un état de résorption, ou indiquer une mobilisation des ressources lipidiques vers les follicules ovariens.

Corticostérone

Lorsqu'un individu fait face à un stress (e.g. réduction de l'abondance de nourriture, conditions climatiques défavorables), la sécrétion de corticolibérine par l'hypothalamus stimule la sécrétion de corticotrophine par l'hypophyse (Wingfield et Sapolsky, 2003). Cette dernière hormone, vient stimuler à son tour la sécrétion, entre autres, des hormones glucocorticoïdes par la médulla surrénale (Wingfield et Sapolsky 2003). Chez les oiseaux, la corticostérone est la principale hormone glucocorticoïde libérée en réponse au stress (Romero et Butler, 2007). La corticostérone agit comme médiateur de diverses réponses comportementales et physiologiques permettant aux individus de répondre au stress (« emergency stress response » : Wingfield et al., 1998). Si la réponse de l'organisme permet de corriger la situation qui entraîne la hausse de la corticostérone, des rétroactions négatives impliquant les glucocorticoïdes ramènent les concentrations à des niveaux de base. Ainsi, les effets à court terme d'une élévation rapide des glucocorticoïdes évitent aux individus de subir un stress chronique (Wingfield et al., 1998).

À un niveau basal, c'est-à-dire à un niveau qui reflète l'état non-stressé d'un individu, la corticostérone (CORTb) est également impliquée dans l'allocation de l'énergie

par le biais d'ajustements comportementaux et physiologiques permettant aux individus de maintenir un état homéostatique face aux événements énergétiquement exigeants, mais prévisibles du cycle annuel comme la migration ou encore la reproduction (concept d'allostasie: McEwen and Wingfield, 2003 ; Landys et al., 2006). Conséquemment, les niveaux de CORTb fluctuent de façon saisonnière et sont généralement plus élevés durant la période reproductrice comparativement à la saison non-reproductrice (revu par Romero, 2002).

Des niveaux anormalement élevés de CORTb ont souvent été associés à des individus en mauvaise condition ayant un faible succès de reproduction ou une faible aptitude phénotypique (revu par Bonier et al., 2009a). Ces auteurs ont suggéré l'hypothèse du « Cort-Fitness » dont un des principes indique que des niveaux élevés de corticostérone de base entraînent une réallocation des ressources aux dépens des activités normales de reproduction et de survie pour faire face aux défis environnementaux, menant à une réduction de l'aptitude phénotypique. Bien que des corrélations négatives entre la corticostérone et des estimations du succès de reproduction ou de la survie ont été observées (revu par Bonier et al., 2009a), les effets de la corticostérone sur l'aptitude phénotypique ou la survie semblent varier entre espèces et entre les stades d'histoire de vie. À titre d'exemple, la relation entre la CORTb et un indice du succès de reproduction (masse de la couvée) est négative au cours de l'incubation, mais devient positive pendant la période d'élevage des oisillons chez l'hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor* (Bonier et al., 2009b). Vu les besoins énergétiques associés à l'élevage des jeunes, la CORTb semble favoriser le comportement de quête alimentaire au cours de cette période chez le grand albatros *Diomedea exulans* (Angelier et al., 2007). Au cours de la même période, les gorfous dorés femelles *Eudyptes chrysolophus* traitées avec un implant entraînant une hausse modérée de corticostérone augmentent leurs activités recherche de nourriture et leur gain de masse (Crossin et al., 2012b). Ultimement, la masse des oisillons chez cette espèce est aussi corrélée aux niveaux de corticostérone des femelles (Crossin et al., 2012b), suggérant qu'une hausse de la corticostérone peut avoir des effets positifs sur l'aptitude phénotypique. La CORTb peut également préparer l'investissement reproducteur futur

(Love et al., 2014). Chez une espèce pouvant produire deux couvées au cours de la saison de reproduction, une réduction expérimentale du nombre d'oisillons lors de la première couvée entraîne une hausse de la CORTb chez les femelles lors de l'incubation de la seconde couvée. Afin de compenser la réduction de l'investissement reproducteur de la première couvée, ces femelles produisent plus de jeunes que les femelles du groupe témoin (Love et al., 2014). Les relations positives entre la CORTb et des mesures d'aptitude phénotypique ont mené à l'élaboration de l'hypothèse du « Cort-Adaptation » (Bonier et al., 2009a). Selon cette hypothèse, lors de la reproduction, une augmentation modérée de la CORTb peut entraîner une allocation des ressources vers les activités reproductrices et n'exclut donc pas l'hypothèse du « Cort-Fitness ».

Bien qu'une élévation modérée de la CORTb semble pouvoir promouvoir l'acquisition de ressources au cours de la période d'élevage des oisillons, peu d'études ont investigué la dynamique de sécrétion de la CORTb en période pré-reproductrice (voir Hennin et al., 2015) et son effet sur les décisions reproductrices (Goutte et al., 2010; 2014). Ceci est probablement attribuable à la difficulté de capturer des individus migrateurs en période pré-reproductrice, en plus de la difficulté de récolter un échantillon sanguin représentatif de l'état non-stressé de l'animal. En effet, la réponse des glucocorticoïdes est rapide suivant le stress et l'échantillon doit être récolté en quelques minutes (Romero et Reed, 2005).

L'étude de la dynamique pré-reproductrice de l'état physiologique et lien avec la phénologie de la reproduction chez les rapaces

Alors que les ressources énergétiques nécessaires à la reproduction sont de nature endogène, c'est-à-dire acquises avant le début de la reproduction chez un reproducteur sur épargne, elles proviennent de ressources exogènes obtenues durant la reproduction chez un reproducteur optant pour une stratégie de reproduction sur revenu (Drent et Daan, 1980; Stephens et al., 2009). Ces stratégies de reproduction représentent des extrêmes et les phénotypes se positionnent généralement sur un gradient entre ces deux extrêmes (Klaassen

et al., 2006). Cependant, la taille d'un organisme devrait affecter positivement la quantité de ressources endogènes à utiliser pour financer la reproduction (Klaassen et al., 2006). La plupart des études vérifiant le lien entre la condition pré-reproductrice et les décisions reproductrices (incluant la phénologie de la reproduction) ont été conduites chez les anatidés, un groupe d'espèces susceptible d'utiliser davantage de réserves énergétiques endogènes pour financer la reproduction que des espèces de plus petite taille (Klaassen et al., 2006). De plus, les espèces se reproduisant en Arctique où les opportunités d'alimentation peuvent être réduites en période pré-reproductrice devraient utiliser en partie des réserves endogènes pour financer la reproduction (Klaassen et al., 2006). Cependant, même chez les anatidés se reproduisant en Arctique, des évidences suggèrent que des ressources exogènes sont fortement utilisées pour financer la reproduction (Sénéchal et al., 2011).

Les oiseaux de proie représentent des modèles d'étude intéressants pour investiguer la dynamique pré-reproductrice de l'état physiologique et le lien avec les décisions reproductrices. Chez les rapaces, les femelles accumulent généralement des réserves énergétiques au cours des semaines précédant la ponte (Meijer et al., 1989) et les femelles avec des réserves somatiques plus importantes pondent plus tôt (Pietiäinen et Kolunen, 1993). Cependant, comme les réserves endogènes peuvent affecter les performances de vol (Klaassen et al., 2006), certaines espèces de rapaces comme les faucons sont probablement limitées dans la quantité de réserves endogènes qu'ils peuvent accumuler. De plus, les femelles réduisent considérablement leur activité de quête alimentaire en période pré-reproductrice et le mâle assure généralement l'approvisionnement en nourriture à la femelle avant la ponte (Meijer et al., 1989; Carlier et Gallo, 1995). Ces caractéristiques suggèrent que la dynamique pré-reproductrice de paramètres physiologiques impliqués dans l'allocation énergétique et les liens avec la phénologie de la reproduction pourraient différer entre les oiseaux de proie et d'autres groupes d'espèces étudiés à ce jour.

Le cas du faucon pèlerin nichant en Arctique

Le faucon pèlerin *Falco peregrinus* est un prédateur généraliste de niveau trophique supérieur et ayant une aire de répartition mondiale (White et al., 2002). Les individus appartenant à la sous-espèce *F. p. tundrius* peuvent parcourir plus de 13 000 km lors de la migration printanière entre les aires d'hivernages en Amérique Centrale ou du Sud et les aires de reproduction dans la toundra arctique (Alastair Franke, données non publiées). Les distances parcourues lors de la migration varient considérablement entre les individus (White et al., 2002), ce qui suggère que la condition corporelle devrait varier entre les individus après l'arrivée sur l'aire de reproduction. Près de Rankin Inlet dans le Bas-Arctique, les faucons arrivent généralement vers la troisième semaine de mai et la ponte est initiée entre la première et la deuxième semaine de juin (Jaffré et al., 2015). Plus au nord près d'Igloolik, la phénologie de reproduction est retardée d'environ une semaine. Ainsi, l'intervalle entre l'arrivée et l'initiation de la reproduction chez les populations arctiques est réduit par rapport aux populations nichant plus au sud. À Rankin Inlet, la probabilité de survie des oisillons diminue fortement avec la date d'éclosion et ce, peu importe la position dans la séquence d'éclosion des jeunes (Anctil et al., 2014). Le faucon pèlerin étant une espèce nidicole, il s'écoule de 75 à 80 jours entre la ponte des œufs et le premier envol des oisillons et de cinq à six semaines supplémentaires sont nécessaires aux juvéniles pour atteindre l'indépendance (White et al., 2002). Ces résultats mettent l'accent sur l'importance de la phénologie de la reproduction chez le faucon pèlerin de la toundra et globalement, les caractéristiques de cette sous-espèce en font un excellent sujet d'étude pour nos répondre à nos questions.

Objectifs de l'étude

L'objectif principal de cette étude était de quantifier la dynamique de l'état physiologique pré-reproducteur et le lien avec la phénologie de la reproduction chez les faucons pèlerins femelles nichant dans l'Arctique. Plus précisément, le premier objectif spécifique était de décrire l'évolution en période pré-reproductrice de deux métabolites

(TRIG et BUTY) et d'une hormone (CORTb), qui reflètent et influencent l'allocation énergétique en période pré-reproductrice. Le second objectif spécifique était de vérifier le lien entre l'état physiologique pré-reproducteur et la phénologie de la reproduction. Seulement les femelles capturées avant l'initiation de la période de croissance rapide des follicules ont été utilisées pour répondre au deuxième objectif, puisque la littérature suggère que la sécrétion des marqueurs physiologiques utilisés dans notre étude peut changer dans les dernières phases de développement des follicules (Challenger et al., 2001, Hennin et al., 2015).

Pour atteindre nos objectifs, nous avons d'abord capturé les faucons pèlerins femelles peu de temps après leur arrivée sur l'aire de reproduction. Nous avons évalué l'état physiologique pré-reproducteur de ces femelles à l'aide d'un échantillon sanguin prélevé lors de la capture. Pour quantifier la phénologie de la reproduction des femelles suivies, nous avons combiné aux visites hebdomadaires des nids l'utilisation de caméras à détection de mouvements installées aux nids. L'étude s'est déroulée au Nunavut de 2012 à 2014 dans la population de faucons pèlerins nichant près de Rankin Inlet au Bas-Arctique (62°48'N, 92°05'O) et de 2011 à 2013 dans la population nichant près d'Igloolik dans le Haut-Arctique (69°22'N, 81°47'O). Au total, 32 femelles ont été suivies de la capture jusqu'à l'initiation de la reproduction.

CHAPITRE 1

ALLOCATION ÉNERGÉTIQUE PRÉ-REPRODUCTRICE ET LIEN AVEC LA PHÉNOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ UN RAPACE MIGRATEUR DE L'ARCTIQUE

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Chez les espèces migratrices, l'acquisition et l'allocation optimale des ressources énergétiques peu de temps après l'arrivée sur l'aire de reproduction devraient fortement influencer des paramètres clés de la reproduction, comme la phénologie de la reproduction, et ultimement le succès reproducteur des individus. Cependant, vu les défis logistiques associés à la capture d'individus en période pré-reproductrice chez les espèces aviaires migratrices, relativement peu d'études ont examiné les mécanismes physiologiques sous-jacents à ces variations individuelles. Dans cette étude, nous avons caractérisé différents paramètres physiologiques qui influencent et reflètent l'allocation de l'énergie en période pré-reproductrice chez les faucons pèlerins femelles nichant dans l'Arctique canadien (*Falco peregrinus tundrius*) et relié l'état physiologique à la phénologie de la reproduction des individus. Les femelles ont été capturées de 2 à 20 jours avant le début de la ponte dans deux populations afin d'évaluer les concentrations plasmatiques d'acide *bêta*-hydroxybutyrique (BUTY) et de triglycérides (TRIG), deux métabolites indicateurs de la l'allocation énergétique, respectivement du jeûne et du taux d'engraissement à court terme. Nous avons également évalué les concentrations plasmatiques de corticostérone basale (CORTb), une hormone impliquée dans l'allocation énergétique par son effet sur le comportement et la physiologie. Les niveaux de BUTY étaient plus élevés au cours de la période pré-recrutement comparativement à la période estimée de croissance rapide des follicules ovariens, indiquant que les femelles ont amélioré leur état physiologique

(diminution du catabolisme des réserves lipidiques) avant d'entreprendre le développement rapide des follicules. À l'inverse, les niveaux de TRIG ont fortement augmenté au cours de la période pré-reproductrice et ont le mieux prédit la variation individuelle à la fois de l'intervalle pré-reproducteur et de la date de ponte chez les femelles capturées en période pré-recrutement. Une augmentation marquée de la concentration de CORTb s'est produite environ un jour avant la période estimée de croissance rapide des follicules et les niveaux de CORTb se sont ensuite maintenus à des niveaux soutenus durant cette période. Ces résultats suggèrent que i) un faible taux d'engraissement en période pré-reproductrice et/ou un faible taux de mobilisation des lipoprotéines vers les follicules ovariens retarde le début de la reproduction et que ii) une élévation de la CORTb en période pré-reproductrice peut être requise, ou résulter des coûts énergétiques élevés reliés à la production d'œufs pour les femelles. Les résultats de cette étude novatrice nous renseignent sur la dynamique physiologique pré-reproductrice chez des individus migrateurs et indiquent comment l'allocation énergétique peut influencer les décisions reproductrices individuelles ayant un effet sur l'aptitude phénotypique.

Cet article, intitulé « *Linking pre-laying energy allocation and timing of breeding in a migrating arctic raptor* », est issu d'une collaboration entre moi-même, Vincent Lamarre, mon co-directeur Alastair Franke, Oliver P. Love, Pierre Legagneux et mon directeur Joël Bêty. Cet article sera soumis à la revue *Oecologia*. En tant que premier auteur de l'article, j'ai contribué à l'élaboration des hypothèses de recherche et la récolte de données sur le terrain. J'ai également réalisé les analyses statistiques et j'ai rédigé le présent mémoire. En tant que second auteur de l'article, Alastair Franke a fourni une base de données cumulant quatre années et répartie dans deux sites d'étude. Il a contribué à la récolte de données sur le terrain et a fourni des commentaires judicieux aidant à la rédaction de cet article. Oliver P. Love nous a guidés dans le choix des marqueurs physiologiques pertinents, a supervisé les analyses effectuées en laboratoire pour les paramètres physiologiques et a fourni des commentaires essentiels quant à l'interprétation biologique des résultats. Pierre Legagneux a contribué de façon importante au choix des analyses statistiques et à l'interprétation biologique des résultats. Finalement, Joël Bêty a participé à toutes les étapes menant à la

production de cet article. Il a proposé le projet et participé à l'élaboration des hypothèses de recherche. Il m'a guidé dans le choix des analyses statistiques et, comme tous les auteurs, a participé activement à la révision de l'article. Une affiche portant sur le contenu de ce chapitre a été présentée au colloque annuel du Centre d'études nordiques tenu à Québec en février 2014. Les résultats préliminaires de ce chapitre ont également été présentés lors du colloque de vulgarisation scientifique tenu à Rimouski en mars 2014. Les résultats finaux ont été partagés lors de la conférence annuelle de la « Raptor Research Foundation » tenue à Sacramento, CA en novembre 2015.

1.2 LINKING PRE-LAYING ENERGY ALLOCATION AND TIMING OF BREEDING IN A MIGRATORY ARCTIC RAPTOR

Vincent Lamarre^{1*}, Alastair Franke^{2*}, Oliver P. Love³, Pierre Legagneux¹ and Joël Bêty¹

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

²Arctic Raptor Project, Box 626, Rankin Inlet, NU, Canada, X0C 0G0.

³Department of Biological Sciences and Great Lakes Institute for Environmental Research, University of Windsor, Windsor, ON, Canada, N9B 3P4.

*Corresponding authors: alastair.franke@ualberta.ca, lamarre_vincent@hotmail.com

ABSTRACT

For migratory species, acquisition and optimal allocation of energetic resources shortly after arrival on the breeding grounds is predicted to strongly influence individual variation in reproductive decisions, such as breeding phenology, and ultimately affect breeding success. However, given the logistical challenges associated with capture of pre-laying migratory birds, relatively few studies have investigated the underlying physiological mechanisms thought to drive individual variation in such crucial fitness-related traits. Here we characterized the dynamics of physiological parameters predicted to influence and reflect energy allocation in pre-laying arctic-nesting female peregrine falcons (*Falco peregrinus tundrius*), and we linked physiological state to individual timing of breeding. Females from two populations were captured 2 to 20 days before egg-laying to assess plasma concentration of *beta*-hydroxybutyric acid (BUTY) and triglyceride (TRIG), two metabolites known to reflect energy allocation and short term changes in physiological fasting and fattening rate, respectively. We also assessed plasma concentrations of baseline corticosterone (CORTb), a hormone that mediates energy allocation through adjustment of behaviour and physiology. Plasma BUTY was higher during the pre-recruiting period

compared to the estimated period of rapid follicular growth, indicating physiological state in females improved (i.e., reduction in catabolism of lipid reserves) before investing in rapid follicle development. Conversely, TRIG levels clearly increased in pre-recruiting females, and best predicted individual variation in both pre-laying interval and lay date. A marked increase in CORTb occurred approximately one day prior to the estimated period of rapid follicle growth and remained elevated during this period. These results suggest that i) lower rates of pre-laying fattening and/or lower mobilization rate of lipoproteins to the ovarian follicles delayed the start of breeding, and ii) an elevation in pre-laying CORTb may be required to compensate for, or the result of, the high energetic costs of egg production. Results of this study illustrate the dynamics of physiological management in pre-laying migrants and the manner in which allocation of energy can influence individual fitness-related reproductive decisions.

INTRODUCTION

For animals breeding in seasonal environments, timing of reproduction can strongly influence reproductive success (Meijer et al., 1990; Eium and Fleming, 2000; Drent, 2006). For migratory species, the capacity to acquire resources soon after arrival on the breeding grounds, and to mobilize energetic reserves stored prior arrival, is expected to affect fitness-related outcomes by mediating decisions on the timing of breeding and reproductive investment (Drent and Daan, 1980; Rowe et al., 1994). Individuals thus face a trade-off between the conflicting advantages associated with early breeding (higher adaptive value of the offspring) and delayed reproduction (improved body condition and hence reproductive investment; Drent and Daan, 1980). Furthermore, birds must contend with the energetically demanding process of egg formation (Williams, 2005; Nager, 2006; Vézina and Salvante, 2010). Life history theory predicts that individuals able to concurrently maintain optimal energy allocation for self-maintenance and reproduction should maximize fitness (Stearns, 1992).

Empirical studies have shown that pre-breeding body mass, or other indicators of somatic body reserves, partly explain individual variation in reproductive phenology in arctic (Bêty et al., 2003; Descamps et al., 2011) and temperate (Devries et al., 2008) nesting bird species that rely in part on stored energetic reserves to support reproduction. Moreover, experimental reduction of body reserves (Descamps et al., 2011) and food supplementation experiments conducted during the pre-laying period (reviewed by Nager, 2006) have provided evidence for a causal relationship between body condition and lay date. Although the influence of pre-laying energetic reserves on reproductive decisions has been investigated in some species, the use of relevant physiological parameters mediating and reflecting energy allocation that can explain individual variation in reproductive performance has been poorly investigated in wild animals. Indeed, few studies have used physiological parameters to investigate energy allocation during the critical pre-laying period (Challenger et al., 2001; Hennin et al., 2015) and the relationship between individual physiological state and reproductive decisions (Goutte et al., 2014), partly because of the challenges associated with the capture of wild birds shortly before breeding.

Choosing relevant indices of physiological state is key to improving our understanding of individual variation in fitness-related reproductive decisions in species nesting in a seasonally-constrained environment (Williams, 2012; Love et al., 2014). *Beta*-hydroxybutyric acid (BUTY) and triglyceride (TRIG) are two metabolites that can be used to assess pre-laying physiological state because they reflect energy allocation and short-term changes in body condition. High levels of plasma BUTY that result from lipid catabolism, are correlated with a short-term decrease in body condition in birds (Anteau and Afton, 2008), and are considered to be indicators of fasting (Jenni-Eiermann and Jenni, 1998). During fat deposition, TRIG is transported in the blood as very low density lipoproteins (VLDL) to be stored in different tissues (Jenni-Eiermann and Jenni, 1998). TRIG are positively correlated to short-term variation in body mass and thus provide an estimate of fattening rate in birds captured once (Jenni-Eiermann and Jenni, 1994; Anteau and Afton, 2008). Moreover, concentration of triglyceride in blood also increases when it is transported in the form of yolk-targeted VLDL to growing follicles during rapid follicular

growth (RFG; Challenger et al., 2001; Gorman et al., 2009; Williams, 2012), a period that precedes egg-laying and depending on species, lasts from a few days to few weeks. Moreover, baseline level of a glucocorticoid hormone (corticosterone; CORTb) can be highly indicative of individual physiological state because it plays a key role in mediating energy allocation by adjusting behavior and physiology according to demanding but predictable events of the annual cycle, such as reproduction (McEwen and Wingfield, 2003; Landys et al., 2006; Love et al., 2014). Indeed, an increase in CORTb can positively affect energy intake during the pre-laying (Goutte et al., 2014) and chick-rearing periods (Angelier et al., 2007; Angelier et al., 2008; Crossin et al., 2012), and has been linked to variation in reproductive decisions (Love et al., 2014; Hennin et al., 2015). Using a hormone known to play a role in mediating energy intake as well as two metabolites indicators of short-term changes in lipid metabolism can thus provide relevant information about individual physiological state during the energetically demanding pre-laying period.

Here we use arctic-nesting female peregrine falcons *Falco peregrinus tundrius* as a study model to i) characterize the dynamics of pre-laying physiological parameters that reflect and influence energy allocation (BUTY, TRIG and CORTb) up to 20 days before the initiation of egg-laying, and ii) examine links between physiological state following arrival on the breeding grounds and individual variation in timing of breeding. Raptors are especially good models to investigate these questions because somatic-stored energy reserves are accumulated prior to egg-laying and the amount of stored reserves can affect lay date (Meijer et al., 1989; Pietiäinen and Kolunen, 1993). However, pre-laying dynamics of physiological parameters involved and reflecting energy allocation have been poorly investigated in this taxonomic group in comparison to income-strategy breeders (e.g. passerines: Challenger et al., 2001) that rely on current food intake to develop ovarian follicles (Stephens et al., 2009) and capital-income breeders known to accumulate large amounts of body reserves used to support reproduction, such as waterfowl (Hennin et al., 2015).

Arctic-nesting female peregrine falcons are ideal models for examining our research questions for several reasons. First, migratory distance varies considerably across individuals in this long-distance migrant (White et al., 2002; Alastair Franke, *unpub. data*) and as such, it is likely that considerable variation in pre-breeding physiological state among individuals exists as birds arrive on the breeding grounds. Furthermore, arctic-nesting peregrine falcons are constrained by a short breeding season, and any delay in reproduction can have negative consequences on reproductive success (Ancil et al., 2014). Thus, pre-laying energy allocation is expected to be at the heart of individual reproductive decisions that can impact fitness in our study model.

We predicted that female peregrines would undergo a complete adjustment of their energy allocation throughout the pre-laying period. Specifically, we anticipated that plasma BUTY would be relatively high after completing inward migration, followed by a decline through the pre-laying period, and would be found at low concentration during the RFG period. Conversely, we expected that TRIG levels would be relatively low immediately after arrival on the breeding grounds, and would subsequently increase during the pre-laying period as a result of two distinct mechanisms: i) the accumulation of lipid reserves (fattening), and ii) the mobilization of lipoproteins to growing follicles during the RFG period. Because of the energetic costs associated with development of ovarian follicles and the role of CORTb in promoting acquisition of resources (i.e., energy intake) during the pre-laying period (Goutte et al., 2014; Hennin et al., 2015), we predicted that CORTb would increase in females that were investing in rapid development of ovarian follicles, and thus be highest in females closest to initiate laying (Hennin et al., 2015). In regards to our second objective, we predicted that physiological state assessed prior to the start of the RFG period would be a reliable indicator of subsequent reproductive phenology. We anticipated that females in relatively poor pre-laying energetic balance (i.e. with relatively high BUTY and low TRIG levels) during the pre-laying period would have a longer pre-laying interval and would lay later. Females with higher CORTb levels prior to the start of the RFG period should also delay breeding (as CORTb should be elevated in females experiencing negative energetic balance at that stage).

MATERIALS AND METHODS

Studied populations

Our study was conducted in two populations of arctic-breeding peregrine falcons. One population breeds on the west coast of the Hudson Bay near Rankin Inlet, Nunavut (62°49'N, 92°05'W; **Figure 1**) and has been intensively monitored since 1982 (e.g. Court et al., 1988; Franke et al., 2010; reviewed by Jaffré et al., 2015). The study area consists of small hills and plateaus covered by mesic tundra, with wetlands and fresh-water lakes in the lowlands, as well as rocky outcrops and coastal cliffs that are used by peregrines as nesting sites. At Rankin Inlet, most pairs arrive during the second and third week of May, with the annual median lay date ranging from June 5 to June 13 (Jaffré et al., 2015). At peak density, 32 breeding pairs were recorded within the study area, making it one of the densest known populations of breeding peregrine worldwide with one pair per 11 km². The second population breeds approximately 800 km North East of Rankin Inlet at the northern end of the Melville peninsula, near the community of Igloolik, Nunavut (69°53'N, 82°51'W; **Figure 1**), and was monitored from 2009 to 2012. Numerous cliffs suitable for nesting are found along the coast or along interior lakes (Robinson et al., 2014). The estimated density is one breeding pair per 93 km² with an annual median lay date of the first egg of June 11 to June 19 (Jaffré et al., 2015).

Capture and assignment of reproductive status

The current dataset was collected from 2012 to 2014 at Rankin Inlet and from 2011 to 2013 at Igloolik. Beginning on May 17 at Rankin Inlet and May 28 at Igloolik, known breeding sites were systematically surveyed to determine site occupancy. Known sites were visited regularly until occupancy was confirmed or until the breeding season was sufficiently advanced to conclude that the site was unoccupied (Franke et al., 2010). When site occupancy was confirmed during the pre-laying period, as indicated by the presence of at least one territorial breeding-aged adult, effort was made to capture the individual(s)

using a non-invasive method. Adult peregrine falcons were captured using a continuously-monitored toe-snare trap as outlined in the Standard Operating Procedures recommended in the *Willife Animal Care Committee Class Protocol #001 - Raptor Collection for Falcony* (Government of Alberta). Captured birds were weighed (± 1 g) and wing length was measured (± 0.5 mm) as a measure of body size. We accounted for variation in body size by calculating the scaled mass index (SMI) as a measure of stored somatic reserves (Peig and Green, 2009). Additionally, captured birds were marked with a U.S Fish and Wildlife band on one leg and a uniquely coded auxiliary Visual Identification band. For all surveyed years at Rankin Inlet, captures were conducted over a three week period, ranging from May 17 to June 8, although most captures were conducted during the last week of May (median = May 27). Captures were conducted over a period of two weeks at Igloolik, ranging from May 28 to June 10. One female captured in 2012 was recaptured in 2014 at Rankin Inlet. Because, individual condition measured during the pre-laying period is likely affected by conditions experienced following arrival on the breeding ground or during life-history stages preceding arrival (e.g., spring migration: Bêty et al., 2003), we assumed that these two observations were independent and used the data from both observations in the analyses. The exclusion of either of the two observations did not affect our conclusions (results not shown).

To assign reproductive status and estimate lay date of the first egg among captured females, we conducted weekly nest visits and deployed motion sensitive cameras (Reconyx models PC85 and PC800 Hyperfire) at nest sites where individuals were captured during the pre-laying period. Cameras were programmed to immediately capture one image when triggered by motion, followed by a quiet period of three seconds. In addition, cameras were programmed to collect a single time-lapse image every 15 minutes. Methods used to calculate lay date of the first egg are described in **Figure A1**. Given that the secretion dynamics of physiological parameters in birds can shift due to the decision to initiate rapid and final maturation of ovarian follicle called the period of rapid follicle growth (RFG) (Challenger et al., 2001; Hennin et al., 2015), the pre-laying period was divided in two period: the period corresponding to RFG as well as the period preceding RFG, hereafter

called the pre-recruiting period (PR). Females were assigned to one of these two groups based on the number of days between capture and lay date. In a closely related species, the common kestrel, the duration of rapid follicle growth lasts seven days with two additional days for albumen and eggshell formation before the egg is laid (Meijer et al., 1989). We therefore used nine days before laying as the cut-off between the PR phase and the start of the RFG period in peregrine falcons. Hence, females captured more than 9 days before egg-laying were identified as « PR females », while birds captured after the initiation of rapid follicle growth (≤ 9 days before egg-laying) were identified as « RFG females ».

Because captured females sometimes switch between nest sites during the pre-laying period and are not always re-observed during the nesting period, a confidence level was assigned to the reproductive status of each female. In addition, because nests are sometimes found after clutch completion (e.g., during incubation), a confidence level related to the accuracy of lay date was also assigned to each female. To strengthen our analytical conclusions, we initially performed a sensitivity analysis by including all individuals and we subsequently removed individuals with higher uncertainties (lower confidence levels) in terms of breeding status and lay date. The results of the sensitivity analysis indicated that including females with higher uncertainty levels did not affect our conclusions (**Figure A1**), and as such all captured females were included in the analyses.

Blood sample collection

Shortly after capture (min = 1:30 min, max = 4:12 min, mean \pm s.e = 2:54 \pm 0:06 min), up to 1.5 mL of blood was taken from the ulnar vein (26Gx1/2" needle, 3 mL syringe). Whole blood was immediately transferred to heparinized Eppendorf tubes (4.0 mL, spray-coated with sodium heparin, 68 USP units). At the end of each day, blood was centrifuged at 3300 rpm (1380 x g) for 10 minutes. Plasma was transferred into microtubes (2.0 mL) and stored at -20°C until the end of the field season (\approx 90 days) and then stored at -80°C until analysis. Potential haemolysis was detected during blood collection through its effect on the color of the plasma. However, the degree of haemolysis did not affect

assessment of the physiological parameters in laboratory assays (**Figure A2**) and hence haemolysis was not included as a covariate in the analyses.

Physiological Assays

The measurement of plasma BUTY (mmol.L^{-1}) was completed using a commercially-available enzymatic, colorimetric assay (Megazyme, Ireland, #K-HDBA). All samples were run in triplicate according to kit instructions for 96-well microplate format with a 6-point standard curve on each plate. Plasma was diluted to 1:63 in ultrapure water, and 210 μL of diluted plasma was added to each well. Inter- and intra-assay variation coefficients were 12.21% and 2.74% between 2011 and 2013, respectively. In 2014, the intra-assay coefficient of variation was of 3.38% with only one plate used.

Plasma TRIG was quantified using a commercially-available and previously-validated enzymatic, colorimetric determination kit (Sigma Aldrich, U.S.A., #TR0100-1KT; Williams et al., 2007). Samples were assayed in duplicate with a 5-point standard curve made from a serial dilution of the glycerol standard (2.54 mmol.L^{-1}) on each microplate and read at 540nm with a spectrophotometer plate reader. Plasma was first diluted 1:2 with ultrapure water and rerun at 1:10 if initial levels were found to be too high. The readings from the assay provide the concentration of total and free glycerol which, once subtracted, provides the plasma TRIG concentration (mmol.L^{-1}). Inter- and intra-assay coefficients of variation for total TRIG were respectively of 9.04% and 5.42% between 2011 and 2013 and 6.77% and 5.78% in 2014.

Baseline plasma CORT (ng.ml^{-1}) was determined using a commercially-available enzyme-linked immunosorbent assay (EIA-Assay Designs, Ann Arbor, MI, USA, #ADI-901-097) run in triplicate. Plasma was diluted 1:20 using a kit-provided buffer without extraction as serially-diluted plasma exhibited parallelism with the standard curve. Stress-induced CORT levels were diluted 1:40 to account for their higher expected levels. Inter- and intra-assay coefficients of variation across all plates were respectively of 6.28% and

7.36% between 2012 and 2013 and 6.77% and 5.78% in 2014. In 2011, the intra-assay of variation was of 5.78% with only one plate assayed.

Data analysis

Reproductive phenology and investment

Anctil et al. (2014) showed that the probability of survival of nestlings decreases strongly with hatch date in arctic-nesting peregrine falcons. To further illustrate the effect of timing of breeding on reproductive success of falcons, we investigated the relationships between lay date and clutch size, another fitness-related parameter. The probability of laying four eggs (typically the maximum clutch size observed in peregrine falcon; Ratcliffe, 1980) according to lay date was modeled using a generalized linear mixed effect model and a binomial family (binomial response: 4 eggs = 1; ≤ 3 eggs = 0). We used the package lme4 version 1.1-5 in R statistical environment version 3.0.2 (R development Core Team, 2014). We also used a larger dataset based on long term population monitoring (Franke et al., 2010; Jaffré et al., 2015) that covers the period between 2008 and 2014 at Rankin Inlet ($n = 193$ clutches) and between 2010 and 2013 at Igloodik ($n = 34$ clutches). For this analysis, Year nested within Population was considered as a random factor in the structure of the dataset. We also used the function predictSE.merMod in the R package AICcmodavg version 2.0-1 to compute predicted values.

Pre-laying dynamics of physiological parameters

We tested whether values of physiological parameters and SMI differed among years and between populations using Kruskal-Wallis and Mann-Whitney-Wilcoxon tests, respectively. Following capture, twenty-five baseline blood samples were collected within 3:00 min or less and seven samples between 3:00-4:12 min, which can lead to elevated plasma CORT due to capture stress (Romero and Reed, 2005). We therefore tested for an effect of duration of blood collection on CORT levels. Results of the linear regression indicated that the duration from time of capture to end of bleeding did not affect plasma

CORT ($\beta = 0.37$, s.e. = 1.59, $R^2 = 0.002$, $p = 0.82$), and, as such, we are confident that CORT assessed from all samples reflected baseline levels (CORTb). We tested for breakpoints in the relationship between physiological parameters as well as SMI and pre-laying interval using segmented linear regression (Muggeo, 2008) using the segmented R package version 0.4-0.0. Using an iterative procedure, this method estimates significant positive or negative changes (breakpoints) in a regression model. This procedure allows the detection of changes in SMI and the dynamics of physiological parameters during the pre-laying period (Hennin et al., 2015). Because TRIG levels are likely to reflect two distinct mechanisms during the pre-laying period (fattening rate during the PR period and mobilization of lipid reserves during the RFG period), we used absolute values to represent pre-laying dynamics of this physiological parameter. To represent variation in SMI during the pre-laying period, we benefitted from additional data that covers the 2009-2014 period at Rankin Inlet ($n = 53$). Finally, we performed Mann-Whitney-Wilcoxon tests to undertake comparison of physiological parameters (TRIG, BUTY, and CORTb) as well as SMI between PR and RFG females.

Linking pre-laying physiological state to breeding phenology

We used linear mixed models in R package nlme version 3.1-111 to examine the relationships between pre-laying physiological state (including SMI) and the pre-laying interval (i.e., the delay from capture to egg-laying date of a given individual), as well as lay date of pre-laying female peregrine falcons. Only PR females with a complete profile (i.e., simultaneous measurement of BUTY, TRIG, CORTb and SMI) were included in the analyses to examine the relationship between individual state and breeding phenology. To examine the relationship between individual state and lay date, we included the date of capture standardized to the yearly median of each population as a covariate in the models. We used absolute TRIG concentrations to estimate physiological fattening rate in PR females instead of the residuals of a linear regression between TRIG and body mass (Williams et al., 1999) because plasma TRIG and body mass were poorly correlated ($r = 0.06$, $p = 0.82$) and hence, residual TRIG were highly correlated to absolute TRIG values (r

= 0.99), $p < 0.001$). Using absolute or residual TRIG values did not affect model selection (results not shown). A natural logarithm transformation of plasma BUTY improved the linearity of the relationship with the pre-laying interval and we used the transformed variable for this analysis. Because of our limited sample size, we restricted physiological covariates to two per model. Predictors were centered using the scale function and correlated predictors were not included in the same model. Including the null model, ten different *a priori* selected models were tested when examining the relationship between individual state and the pre-laying interval and 11 when considering lay date. Models were ranked based on second-order Akaike's information criterion (AICc) to control for small sample size (Burnham and Anderson, 2002) using the aictab function in the AICcmodavg R package version 2.0-1. Models with $\Delta\text{AICc} < 2$ were selected as the most parsimonious (Burnham and Anderson, 2002), and model averaging was used to estimate parameters from these models using the model.avg function in the R package MuMIn version 1.9.13. We also calculated the proportion of variance explained by the fixed factors (marginal R^2) of linear mix models with the r.squaredGLM function. We tested different combinations of random effects of Population and Year (Population, Year and Year nested within Population) in modelling the relationship with the pre-laying interval and lay date. When investigating the relationship of pre-laying physiological state on the pre-laying interval, Population was considered as a random factor in the structure of the dataset. Finally, the random effect of Year was retained for the structure of the dataset when investigating the relationship between pre-laying physiological state and lay date. All means (\pm s.e.) are presented throughout the following sections.

RESULTS

Capture and assignment of reproductive status

Of 32 breeding females captured during the pre-laying period at Rankin Inlet and Igloodik, 21 were captured during the PR period (10 to 20 days before laying) and 11 were captured during the RFG period (2 to 9 days before laying; **Table 1**). Of the females

captured during the PR period, we were able to obtain a complete physiological profile on 18 (**Table 1**). The pre-laying interval of all breeding females ranged from 2 to 20 days and did not differ between populations ($U = 111.4, p = 0.75$); however, lay date of the first egg was six days earlier in the Rankin Inlet population than in the Igloodik population ($U = 17.5, p = 0.0003$).

Reproductive phenology and investment

We found that the probability of laying a clutch of four eggs decreased with lay date in both the Rankin Inlet and Igloodik populations (fixed effects: $\beta = -0.29$, s.e. = 0.07, $p < 0.0001$; **Figure 2**). The probability of laying a four egg clutch was on average 93% for the earliest breeders and 1% in the latest breeders.

Pre-laying dynamics of physiological parameters

With the exception of plasma BUTY, physiological parameters and SMI did not differ between populations or among years (**Table 2**). In the Rankin Inlet population, plasma BUTY levels were slightly higher in 2014 compared to 2012 and 2013. Although SMI increased during the pre-laying period and was slightly higher during the RFG period than during the PR period (PR: 996 ± 15 , RFG: 1054 ± 22 , $U = 156, p = 0.06$; **Figure 3a**), we did not detect any breakpoints. Plasma concentrations of BUTY decreased throughout the pre-laying period, being generally higher during the PR period compared to the RFG period (**Figure 3b**; PR: $1.54 \pm 0.18 \text{ mmol.L}^{-1}$, RFG: $0.83 \pm 0.10 \text{ mmol.L}^{-1}$, $U = 176, p = 0.005$). No breakpoints in the concentration of plasma BUTY were detected during the pre-laying phase. Conversely, plasma TRIG increased during the pre-laying period and reached the highest values at approximately eight days prior to egg-laying (breakpoint value: 8.0 ± 2.4 days; **Figure 3c**), likely indicating fattening and mobilization of lipid reserves. Plasma TRIG was higher in the RFG phase than in the PR period (PR: $8.26 \pm 1.68 \text{ mmol.L}^{-1}$, RFG: $17.53 \pm 2.08 \text{ mmol.L}^{-1}$, $U = 28, p = 0.004$; **Figure 3c**). Plasma CORTb was relatively low during the PR period, but increased considerably approximately one day prior to the start of the estimated RFG period (breakpoint value: 10.3 ± 2.8 ; **Figure 3d**). Following this

increase, levels remained relatively high and were significantly higher than during the PR period (PR: $1.91 \pm 0.39 \text{ ng.mL}^{-1}$, RFG: $8.81 \pm 2.72, \text{ ng.mL}^{-1}$, $U = 53.5$, $p = 0.03$; **Figure 3d**).

Linking pre-laying physiological state to breeding phenology

Candidate models explaining variation in the pre-laying interval and lay date are shown in **Table 3** and **Table 4**, respectively. In PR females, CORTb and BUTY were positively correlated ($r = 0.47$; $df = 16$, $p = 0.05$) so they were not included in the same model. No significant correlations were detected among physiological parameters and between physiological parameters and the SMI ($r < 0.34$, $p > 0.17$). Regardless of capture date, females with a lower fattening rate (i.e. low TRIG) during the PR period had a longer pre-laying interval compared to females with higher fattening rate (**Table 3, Figure 4**). Females with a lower rate of fattening laid later in the season compared to females with higher rate of fattening (**Table 4, Figure 5**).

DISCUSSION

Perrins (1970) proposed that food availability acts as a proximate factor in determining breeding decisions, and further argued that pre-laying physiological state may constrain the timing of reproduction in female birds. Although this idea remains widely accepted more than 40 years later, our comprehension of the physiology-based mechanisms that influence crucial breeding decisions such as the timing of breeding remain very limited (Williams, 2012). As such, investigating the pre-laying dynamics of physiological parameters involved in, and reflecting energy allocation to ultimately examine trade-offs in reproductive decisions were the main goals of the current study. The strong relationship between timing of breeding and total reproductive investment (clutch size; this study), and breeding success (nestling survival; Anctil et al., 2014) in arctic-nesting peregrine falcons further highlights the importance of investigating the potential impact of pre-laying energetic balance on the timing of reproduction.

Pre-laying dynamics of plasma beta-hydroxybutyrate

We found evidence that female peregrine falcons underwent a complete adjustment of their physiological state over the course of the pre-laying period. *Beta*-hydroxybutyrate (BUTY) is an energetic metabolite negatively correlated with daily body-mass change (Jenni-Eiermann and Jenni, 1994; Anteau and Afton, 2008) and is elevated in fasting birds (Cherel et al., 1988; Jenni-Eiermann and Jenni, 1998). Early in the pre-recruiting period, BUTY levels observed in female peregrines were similar to levels found in wild birds after 1.5-3 days of experimental fasting (Boismenu et al., 1992; Totzke et al., 1999), and suggest that female peregrines may have been food restricted following and shortly before arrival at breeding sites. As predicted, BUTY decreased throughout the pre-recruiting period leading to low levels in females entering the period of rapid follicle growth. During RFG period, BUTY levels were similar to those measured in captive birds that had been fed prior to fasting experiments (Boismenu et al., 1992; Swain, 1992; Totzke et al., 1999). Low levels of BUTY were observed immediately prior to the RFG phase, and were then sustained, suggesting that females achieved a positive energy balance prior to entering the final stage of follicle maturation. To our knowledge, this is the first study involving pre-laying dynamics of plasma BUTY in free-living birds. In contrast, plasma triglyceride (TRIG), an indicator of physiological fattening rate (Jenni-Eiermann and Jenni, 1994; Anteau and Afton, 2008; Hennin et al., 2015), was relatively low in females at the onset of the pre-recruiting period. Consistent with our predictions, the fattening rate of females increased rapidly throughout the pre-laying period (up to 8 days prior to egg-laying) as well as SMI, indicating that females accumulated lipid reserves throughout this period.

Relatively high concentrations of BUTY early in the pre-recruiting period likely resulted from food restriction associated with low prey abundance in the final stages of inward migration and immediately after arriving at breeding sites. Indeed, avian prey are scarce when peregrines arrive on their arctic breeding grounds in May (Court et al., 1988) and snow cover can limit availability of small rodents to raptors (Sonerud, 1986). The low

availability of food resources likely led to the use of stored lipids as a main source of energy, indirectly leading to the release of BUTY.

Pre-recruiting mobilization of follicle precursors

When female birds enter the final stage of follicle growth during vitellogenesis, there is a shift from synthesis of generic very-low density lipoproteins to yolk-targeted very low-density lipoprotein (VLDL_y) in the liver (Walzem, 1999; Williams, 2012). Following this shift, TRIG are transported in the blood stream in the form of VLDL_y for development of growing follicles. In our study, plasma TRIG in female peregrines increased steadily over the course of the pre-recruiting phase, ranging from lows of approximately 5 mmol.L⁻¹ to highs of approximately 16-23 mmol.L⁻¹ 8-12 days before egg-laying. Even though our estimate of the duration of the RFG period comes from observation on common kestrels and may be imprecise, TRIG levels observed around the predicted start of the rapid follicle growth period in peregrines were similar to levels observed in free-living starlings when a full follicle hierarchy was established (i.e., immediately before the initiation of egg-laying; Challenger et al., 2001). These results indicate that the mobilization of lipid resources to early developing ovarian follicles may be initiated prior to rapid follicle growth in arctic-nesting female peregrine falcons. Hennin et al. (2015) also found that mobilization of follicle precursors appeared to take place well before the expected initiation of rapid follicle growth in a mixed capital-income breeding; the arctic-nesting common eider. The early mobilization of follicle constituents observed in common eiders has been proposed as a strategy used by species evolving in unpredictable arctic environments characterized by a short breeding season (Hennin et al., 2015). It is likely that a similar mechanism exists in female arctic-nesting peregrine falcons.

Linking pre-laying physiological state to breeding phenology

We found that the physiological fattening rate of individual females measured during the pre-recruiting period (i.e., 10 to 20 days prior to egg laying) best predicted

individual variation in the breeding phenology; females with elevated fattening rate during this period, regardless of capture date, had a shorter pre-laying interval and initiated reproduction earlier. Conversely, females with higher *beta*-hydroxybutyrate (BUTY), tended to have a longer pre-laying interval. These findings support our hypothesis and predictions of theoretical models (Rowe et al., 1994) that energy allocation during the pre-recruiting period has a crucial impact on individual-based decisions regarding timing of breeding, and ultimately on reproductive output (Ancil et al., 2014). However, a part of the increase in TRIG during the pre-recruiting period may be related to mobilisation of resources for early recruitment of follicles as discussed above. Our results also highlight the importance of using relevant physiological indices of condition to investigate the relationship between individual state and reproductive decisions. We found that SMI was a poor predictor of reproductive phenology in peregrine falcons, and therefore, we recommend that studies investigating links between body condition and reproductive decisions use physiological parameters that specifically reflect and mediate energy allocation, especially in species that are not expected to accumulate large somatic reserves to support reproduction.

TRIG dynamics during the rapid follicle growth period

We detected a breakpoint in the plasma concentration of TRIG in female peregrine falcons approximately one day following the beginning of the estimated period of rapid follicle growth. These results are in sharp contrast with observations in European starlings in which very low density lipoprotein (VLDL) were only elevated during RFG and peaked on the last day of follicle development (when only one follicle remained; Challenger et al., 2001). However, Hennin et al. (2015) indicated that VLDL in arctic-nesting common eiders reached a peak approximately 5 days before the start of egg-laying before declining. The authors hypothesized that female eiders may forage at lower rates once sufficient endogenous reserves for egg production have been accumulated, therefore leading to decreased plasma VLDL. Female falcons are known to reduce their own foraging rates prior to egg-laying. For example, female common kestrels *Falco tinnunculus* only capture

approximately 5% of their food requirements during the period of rapid follicle growth (Meijer et al., 1989). Despite this reduction, food intake rate can increase during pre-laying due to provisioning behaviour in males (Meijer et al., 1989). Given this life-history trait, it is uncertain that the decrease in TRIG levels in females was due to a reduced food intake rate as observed in common eider and deserves further investigation. However, the highly synchronised mobilization of energetic resources with the energetic requirements of the developing follicles may be an adaptation for species evolving in an unpredictable environment (Hennin et al., 2015) and may explain why in arctic-nesting female peregrines, plasma concentration of precursors did not increase until the last day of follicle development like in starlings.

Pre-laying dynamics of baseline corticosterone

Plasma CORTb levels were relatively low during the pre-recruiting period in female peregrines and increased significantly during the period of rapid follicle growth. It is well established across multiple vertebrate taxa that CORTb is generally elevated during reproduction (Romero, 2002) which is thought to facilitate the energetic demands of breeding (Love et al., 2004; 2014). However, few studies have ever been able to compare the pre-recruiting and rapid follicle growth stages in female birds (but see Hennin et al., 2015). Interestingly, CORTb was positively correlated with plasma BUTY during the pre-recruiting period in female peregrines, suggesting that a negative energetic balance may result in an increase of glucocorticoid hormones. Plasma CORTb could thus be an indirect indicator of nutritional/body condition in pre-recruiting female peregrine falcons, something that has been repeatedly reported in multiple species at multiple life-history stages (see Love et al., 2005).

The rapid increase in CORTb during the rapid follicle growth period in female peregrine falcons is likely a consequence of the energy demand associated with the development of ovarian follicles. Despite higher CORTb levels during the latter period, BUTY levels were very low (discussed above), indicating that females maintained a

positive energetic balance during egg-production. Similarly, a notable increase in CORTb was observed just before the start of the predicted period of rapid follicle growth in common eiders nesting in the Arctic (Hennin et al., 2015). In this species known to use a mixed capital-income breeding strategy (Sénéchal et al., 2011), a positive relationship between CORTb and body mass was also observed during the pre-laying period, and suggests that an increase in CORTb to intermediate levels stimulates foraging and resource acquisition during energetically demanding life-history stages (Hennin et al., 2015). Likewise, Crossin et al. (2012) found that an experimental elevation of CORTb increased energy acquisition during breeding. In raptors, including the peregrine falcon, the male assumes the major proportion of the food provisioning to the female during a period of six to seven weeks from the pre-laying to the chick-rearing period (Cade, 1960; Carlier and Gallo, 1995). As with Eurasian kestrels (Meijer et al., 1989), female peregrines become lethargic as the pre-laying season progresses. They sit on cliffs and call repeatedly to their mate using a wail call associated with food transfers (Carlier, and Gallo, 1995). Sustained CORTb levels during this demanding life-history stage may promote food begging in females to ensure sufficient energy intake for the development of follicles and for self maintenance. Indeed, it has been shown in black-legged kittiwake that CORT implanted nestlings increased their begging rate and parents responded by increasing chick-feeding rate (Kitaysky et al., 2001). Hence, it is possible that male peregrines respond in a similar way to black-legged kittiwakes that are rearing nestlings.

We found little support for the role of CORTb in driving individual variation in reproductive decisions in pre-recruiting female peregrine falcons. Although this type of pre-laying data is difficult to obtain, studies have reported both significant and non-significant relationships between pre-laying CORTb and reproductive decisions. In common eiders, PR females with higher CORTb laid earlier (Hennin et al., 2015) and experimentally manipulating CORTb resulted in a further moving up of lay date and an increase in reproductive success (Hennin et al., 2012). However, in black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla*, pre-laying CORTb was not directly related to lay date, although pre-laying body condition was (Goutte et al., 2014). Moreover, experimental reduction in the secretion of

pre-laying corticosterone in this species during the pre-laying period could result in earlier lay dates (Goutte et al., 2011). In pre-laying snow petrels *Pagodroma nivea*, higher CORTb were correlated with a higher probability of skipping or starting reproduction later in the season (Goutte et al., 2010). Plasma CORTb levels are also known to be negatively associated with baseline levels of luteinizing hormone and the capacity to release this hormone which is involved in the maturation of reproductive organs (Goutte et al., 2010). A reduction in CORTb may thus promote gonadal development and affect breeding decisions (Goutte et al., 2010; 2011). It appears therefore that complex, potentially context-dependent and species-specific interacting mechanisms involving CORTb may mediate breeding decisions in pre-laying individuals (Goutte et al., 2014).

Given the extreme difficulty of capturing individuals of free-living bird species during the pre-laying period, few studies have investigated the link between CORTb and reproductive decisions and, except for Hennin et al. (2015), none of them made a distinction between individuals captured during the pre-recruiting or the period of rapid follicle growth. Moore and Jessop (2003) posited whether the elevation in glucocorticoids was a consequence or a necessity for reproduction. Although Love et al. (2014) recently showed that elevated CORTb can prepare individuals to predictable increases in reproductive investment using experimental manipulations of reproductive investment, the role of glucocorticoids during the pre-laying period deserves further attention. Experimental investigations into the effects of a moderate elevation of pre-laying on behaviour (food intake) and ultimately breeding decisions will be necessary to improve our understandings of the actions of glucocorticoids hormones birds. Because of the prominent role of males in providing food to their mate during the pre-laying period in raptors, a similar manipulation would be useful in males.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was funded by ArcticNet, Agnico Eagle Mines, the Peregrine Fund, Mitacs Accelerate and the Department of Environment, Government of Nunavut. All work was conducted under the following permits: Nunavut Wildlife Research Permit (WL 2011-

038, WL 2012-042, WL 2013-034, WL 2014-034); Canadian Wildlife Service Banding Permit (10833); University of Alberta Animal Use Protocol (AUP00000042). We thank (alphabetical order): Andy Aliyak, Cesar Bravo, Zoltan Domahidi, Philippe Galipeau, Erik Hedlin, Laurent Nikolaiczuk, Pascal Pettigrew, Kristen Peck, Mark Prostor, Mike Qrunnut, Barry Robinson and Mathieu Tétreault for their incredible help with field work. We also thank Chris Harris for running the physiological assays. We are extremely grateful for the help and support that we received from personal at the Department of Environment, especially Drikus Gissing, Mitch Campbell and Chris Hotson and from the personal at Agnico Eagle, especially Ryan Vanengen, Stéphane Robert, Philip Roy, Alexandre Gauthier and Marcel Dumais. We thank the members of Kangiqliniq and Igloodik hunters and Trappers Organizations for their approval and ongoing support for this project. We would also like to thank Michael Shouldice and Dorothy Tootoo from the Arctic College, as well as the residents of Rankin Inlet and Igloodik. Finally, we would like to thank Guy Fitzgerald from the Union québécoise de réhabilitation des oiseaux de proie and Josée Tremblay from the Zoo sauvage de St-Félicien. Finally, V. Lamarre was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Fond de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), the Garfield Weston Foundation and Mitacs Accelerate.

REFERENCES

- Anctil, A., Franke, A., Bêty, J. 2014. Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* 174(3):1033-1043.
- Angelier, F., Bost, C.-A., Giraudeau, M., Bouteloup, G., Dano, S., Chastel, O. 2008. Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: The Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*. *General and Comparative Endocrinology* 156(1):134-144.
- Angelier, F., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H., Trouvé, C., Chastel, O. 2007. Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiological and Biochemical Zoology* 80(3):283-292.
- Anteau, M.J., Afton, A.D. 2008. Using plasma-lipid metabolites to index changes in lipid reserves of free-living lesser scaup (*Aythya affinis*). *The Auk* 125(2):354-357.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F. 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of the condition-dependant model of optimal clutch size. *The American Naturalist* 162(1):110-121.
- Boismenu, C., Gauthier, G., Larochelle, J. 1992. Physiology of prolonged fasting in greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*). *The Auk* 109(3):511-521.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media, New York.
- Cade, T.J. 1960. Ecology of the peregrine and gyrfalcon populations in Alaska. *University of California Publications in Zoology* 63(3):151-290.
- Cade, T.J., Enderson, J.H., Linthicum, J. 1996. Guide to management of Peregrine Falcons at the eyrie. The Peregrine Fund Inc., Idaho.
- Carlier, P., Gallo, A. 1995. What motivates the food bringing behaviour of the peregrine falcon throughout breeding? *Behavioural Processes* 33(3):247-256.
- Cerasale, D.J., Guglielmo, C.G. 2006. Dietary effects on prediction of body mass changes in birds by plasma metabolites. *The Auk* 123(3):836-846.

- Challenger, W.O., Williams, T.D., Christians, J.K., Vézina, F. 2001. Development and plasma yolk precursor dynamics through the laying cycle in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Physiological and Biochemical Zoology* 74(3):356-365.
- Cherel, Y., Robin, J-P., Le Maho, Y. 1988. Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology* 66(1):159-166.
- Court, G.S., Gates, C.C., Boag, D.A. 1988. Natural history of the peregrine falcon in the Keewatin district of the Northwest Territories. *Arctic* 41(1):17-30.
- Crossin, G.T., Trathan, P.N., Phillips, R.A., Gorman, K.B., Dawson, A., Sakamoto, K.Q., Williams, T.D. 2012. Corticosterone predicts foraging behaviour and parental care in macaroni penguins. *The American Naturalist* 180(1):E31-E41.
- Descamps, S., Bêty, J., Love, O.P., Gilchrist, H.G. 2011. Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependant model of laying date and clutch size. *Functional Ecology* 25(3):671-681.
- Devries, J.H., Brook, R.W., Howerter, D.W., Anderson, M.G. 2008. Effects of spring body condition and age on reproduction in mallards (*Anas platyrhynchos*). *The Auk* 125(3):618-628.
- Drent, R.H. 2006. The timing of birds' breeding seasons: the Perrins hypothesis revisited especially for migrants. *Ardea* 94(3):305-322.
- Drent, R.H., Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68(1-4):225-252.
- Einum, S., Fleming, I.A. 2000. Selection against late emergence and small offspring in atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54(2):628-639.
- Franke, A., Settingington, M., Court, G., Birkholz, D. 2010. Long-term trends of persistent organochlorine pollutants, occupancy and reproductive success in peregrine falcons (*Falco peregrinus tundrius*) breeding near Rankin Inlet, Nunavut, Canada. *Arctic* 63(4):442-450.
- Gorman, K.B., Esler, D., Walzem, R.L., Williams, T.D. 2009. Plasma yolk precursor dynamics during egg production by female greater scaup (*Aythya marila*): characterization and indices of reproductive state. *Physiological and Biochemical Zoology* 82(4):372-381.

- Goutte, A., Angelier, F., Bech, C., Clément-Chastel, C., Dell'Omo, G., Gabrielsen, G.W., Lendvai, Á.Z., Moe, B., Noreen, E., Pinaud, D., Tartu, S., Chastel, O. 2014. Annual variation in the timing of breeding, pre-breeding foraging areas and corticosterone levels in an Arctic population of black-legged kittiwakes. *Marine Ecology Progress Series* 496:233-247.
- Goutte, A., Angelier, F., Clément-Chastel, C., Trouvé, C., Moe, B., Bech, C., Gabrielsen, G.W., Chastel, O. 2010. Stress and the timing of breeding: Glucocorticoid-luteinizing hormones relationships in an arctic seabird. *General and Comparative Endocrinology* 169(1):108-116.
- Goutte, A., Clément-Chastel, C., Moe, B., Bech, C., Gabrielsen, G.W., Chastel, O. 2011. Experimentally reduced corticosterone release promotes early breeding in black-legged kittiwakes. *The Journal of Experimental Biology* 214(12):2005-2013.
- Hennin, H.L., Bêty, J., Gilchrist, H.G., Love, O.P. 2012. Do state-mediated hormones predict reproductive decisions in Arctic-nesting common eiders? *Integrative and Comparative Biology* 52:E76-E76.
- Hennin, H.L., Legagneux, P., Bêty, J., Williams, T.D., Gilchrist, G., Baker, T.M., Love, O.P. 2015. Pre-breeding energetic management in a mixed-strategy breeder. *Oecologia* 177(1):235-243.
- Jaffré, M., Franke, A., Anctil, A., Galipeau, P., Hedlin, E., Lamarre, V., L'Hérault, V., Nikolaiczuk, L., Peck, K., Robinson, B., Bêty, J. 2015. Écologie de la reproduction du faucon pèlerin au Nunavut. *Le Naturaliste canadien* 139(1):54-64.
- Jenni-Eiermann, S., Jenni, L. 1994. Plasma metabolite levels predict individual body-mass changes in a small long-distance migrant, the garden warbler. *The Auk* 111(4):888-899.
- Jenni-Eiermann, S., Jenni, L. 1998. What can plasma metabolites tell us about the metabolism, physiological state and condition of individual birds? An overview. *Biol. Conser. Fauna* 102:312-319.
- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., Piatt, J.F. 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology* 12(5):619-625.

- Landys, M.M., Ramenofsky, M., Wingfield, J.C. 2006. Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology* 148(2):132-149.
- Love, O.P., Breuner, C.W., Vézina, F., Williams, T.D. 2004. Mediation of a corticosterone-induced reproductive conflict. *Hormones and Behavior* 46(1):59-65.
- Love, O.P., Chin, E.H., Wynne-Edwards, K.E., Williams, T.D. 2005. Stress hormones: a link between maternal condition and sex-biased reproductive investment. *The American Naturalist* 166(6):751-766.
- Love, O.P., Madliger, C.L., Bourgeon, S., Semeniuk, C.A.D., Williams, T.D. 2014. Evidence for baseline glucocorticoids as mediators of reproductive investment in a wild bird. *General and Comparative Endocrinology* 199(1):65-69.
- McEwen, B.S., Wingfield, J.C. 2003. The concept of allostasis in biology and biomedicine *Hormones and Behavior* 43(1):2-15.
- Meijer, T., Daan, S., Hall, M. 1990. Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): the proximate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114(1):117-136.
- Meijer, T., Masma, D., Daan, S. 1989. Energetics of reproduction in female kestrels. *The Auk* 106(4):549-559.
- Moore, I.T., Jessop, T.S. 2003. Stress, reproduction, and adrenocortical modulation in amphibians and reptiles. *Hormones and Behavior* 43(1):39-47.
- Muggeo, V. M. R. 2008. Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R news* 8(1):20-25.
- Nager, R.G. 2006. The challenge of making eggs. *Ardea* 94(3):323-346.
- Peig, J., Green, A.J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118(12):1883-1891.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112(2):242-255.
- Pietiäinen, H., Kolunen, H. 1993. Female body condition and breeding in the Ural owl *Strix uralensis*. *Functional Ecology* 7(6):726-735.

- R Development Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Ratcliffe, D. 1980. The Peregrine Falcon. Buteo Books, South Dakota.
- Robinson, B.G., Franke, A., Derocher, A.E. 2014. The influence of weather and lemmings on spatiotemporal variation in the abundance of multiple avian guilds in the Arctic. *Plos One* 9(7):1-11.
- Romero, L.M. 2002. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology* 128(1):1-24.
- Romero, L.M., Reed, J.M. 2005. Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular and Integrative Physiology* 140(1): 73-79.
- Rowe, L., Ludwig, D., Schluter, D. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist* 143(4):698-722.
- Sénéchal, É., Bêty, J., Gilchrist, H.G., Hobson, K.A., Jamieson, S.E. 2011. Do purely capital layers exist among flying birds? Evidence of exogenous contribution to arctic-nesting common eider eggs. *Oecologia* 165(3):593-604.
- Sonerud, G.A. 1986. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia. *Holarctic Ecology* 9(1):33-47.
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens, P.A., Boyd, I.L., McNamara, J.M., Houston, A.I. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90(8):2057-2067.
- Swain, S.D. 1992. Energy substrate profiles during fasting in horned larks (*Eremophila alpestris*). *Physiological Zoology* 65(3):568-582.
- Totzke, U., Fenske, M., Hüppop, O., Raabe, H., Schach, N. 1999. The influence of fasting on blood and plasma composition of herring gulls (*Larus argentatus*). *Physiological and Biochemical Zoology* 72(4):426-437.
- Vézina, F., Salvante, K.G. 2010. Behavioral and physiological flexibility are used by birds to manage energy and support investment in the early stages of reproduction. *Current Zoology* 56(6):767-792.

- Walzem, R.L., Hansen, R.J., Williams, D.L., Hamilton, R.L. 1999. Estrogen induction of VLDL₂ assembly in egg-laying hens. *The Journal of Nutrition* 129(2):467S-472S.
- White, C.M., Clum, N.J., Cade, T.J., Hunt, W.G. 2002. Peregrine falcon (*Falco peregrinus*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/660>.
- Williams, T.D. 2005. Mechanisms underlying the costs of egg production. *BioScience* 55(1):39-48.
- Williams, T.D. 2012. Physiological adaptations for breeding in birds. Princeton University Press, New Jersey.
- Williams, T.D., Guglielmo, C.G., Egeler, O., Martyniuk, C.J. 1999. Plasma lipid metabolites provide information on mass change over several days in captive Western Sandpipers. *The Auk* 116(4):994-1000.
- Williams, T.D., Warnock, N., Takekawa, J.Y., Bishop, M.A. 2007. Flyway-scale variation in plasma triglyceride levels as an index of refueling rate in spring-migrating western sandpipers (*Calidris mauri*). *The Auk* 124(3):886-897.

TABLES AND FIGURES

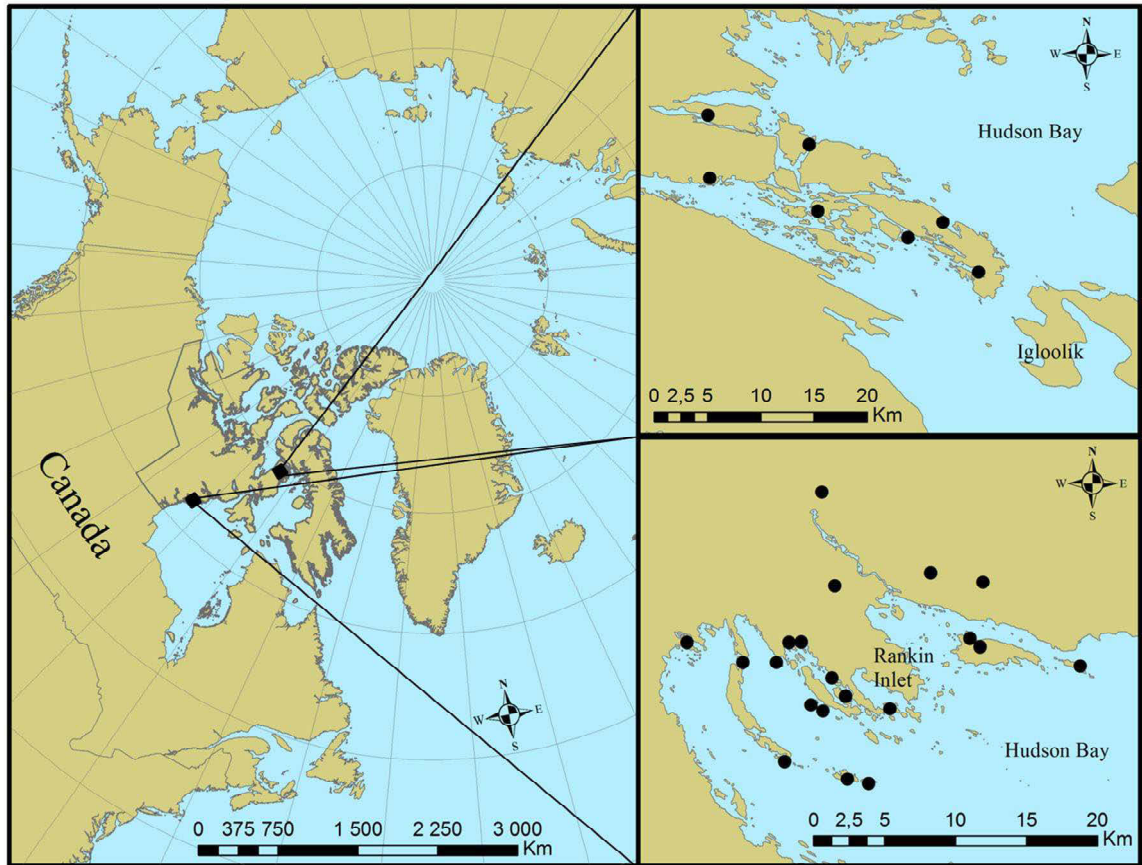


Figure 1. Locations of monitored populations near Rankin Inlet and Igloolik, Nunavut, Canada. Circles indicate nest locations of breeding female peregrine falcons captured during the pre-laying period and monitored during reproduction over the course of the study.

Table 1. Sample size of breeding females captured during the pre-recruiting (PR) and rapid follicle growth (RFG) periods between 2012 and 2014 at Rankin Inlet and between 2011 and 2013 at Igloolik, pre-laying interval (number of days between capture and lay date) and lay date (Julian date). Numbers in [] indicate sample size for females with complete profile (i.e., simultaneous measure of *beta*-hydroxybutyrate, triglyceride, baseline CORT and scaled mass index).

Population	Year	PR	RFG	Total	Pre-laying interval (days)			Lay date (Julian date)		
					Min	Max	Mean (s.e.)	Min	Max	Mean (s.e.)
Rankin Inlet	2012	4	2	6 [6]	2	18	11 (1.1)	158	171	163 (1.9)
	2013	7	4	11 [9]	8	17	12 (1.1)	155	164	158 (0.7)
	2014	5	1	6 [6]	9	15	13 (0.9)	152	158	155 (0.9)
	2012-2014	16	7	23 [21]	2	18	12 (0.8)	152	171	159 (0.9)
Igloolik	2011	3	3	6 [3]	4	16	10 (2.0)	161	166	164 (0.8)
	2012	-	1	1 [1]	8	-	-	164	-	-
	2013	2	-	2 [2]	16	20	-	167	168	-
	2011-2013	5	4	9 [6]	4	20	11 (1.8)	161	168	165 (0.7)
Total		21 [18]	11 [9]	32 [27]						

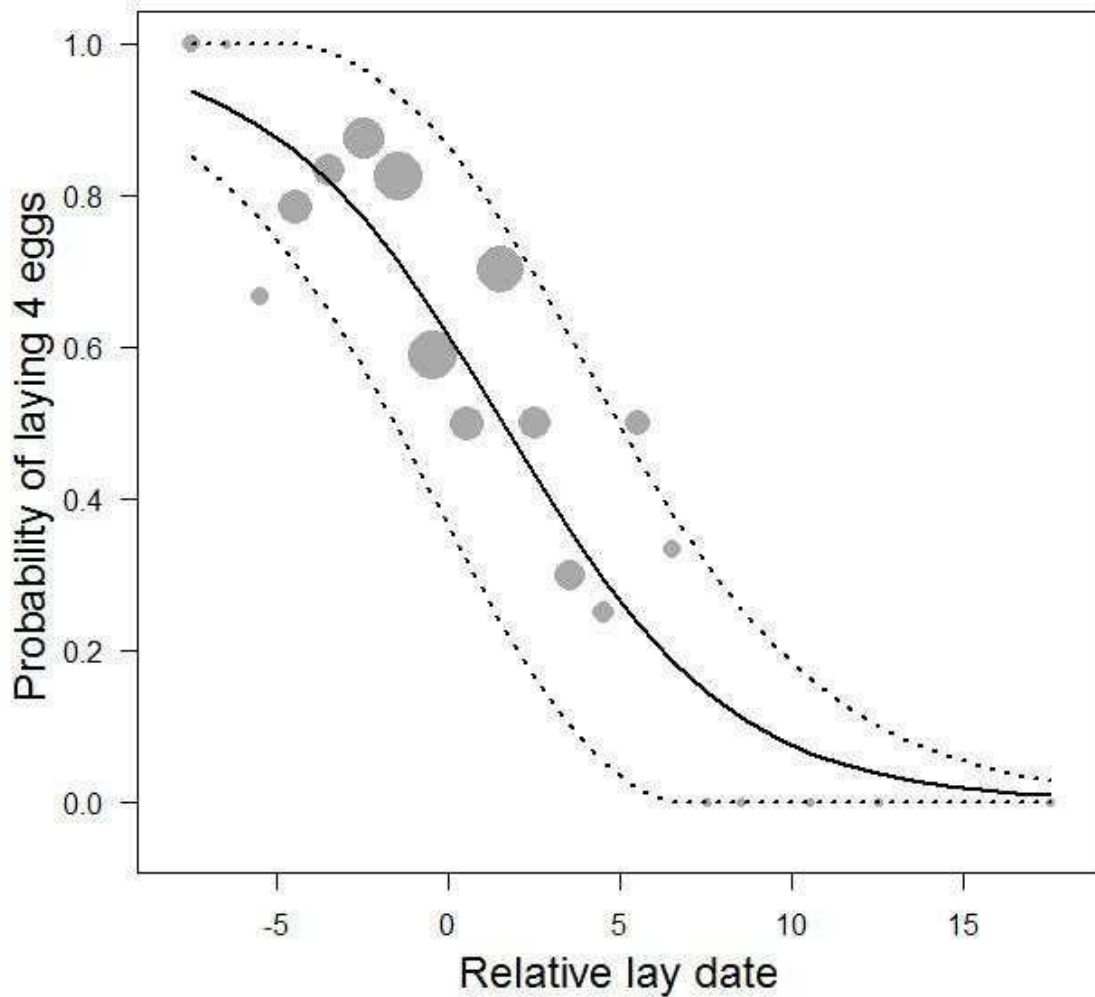
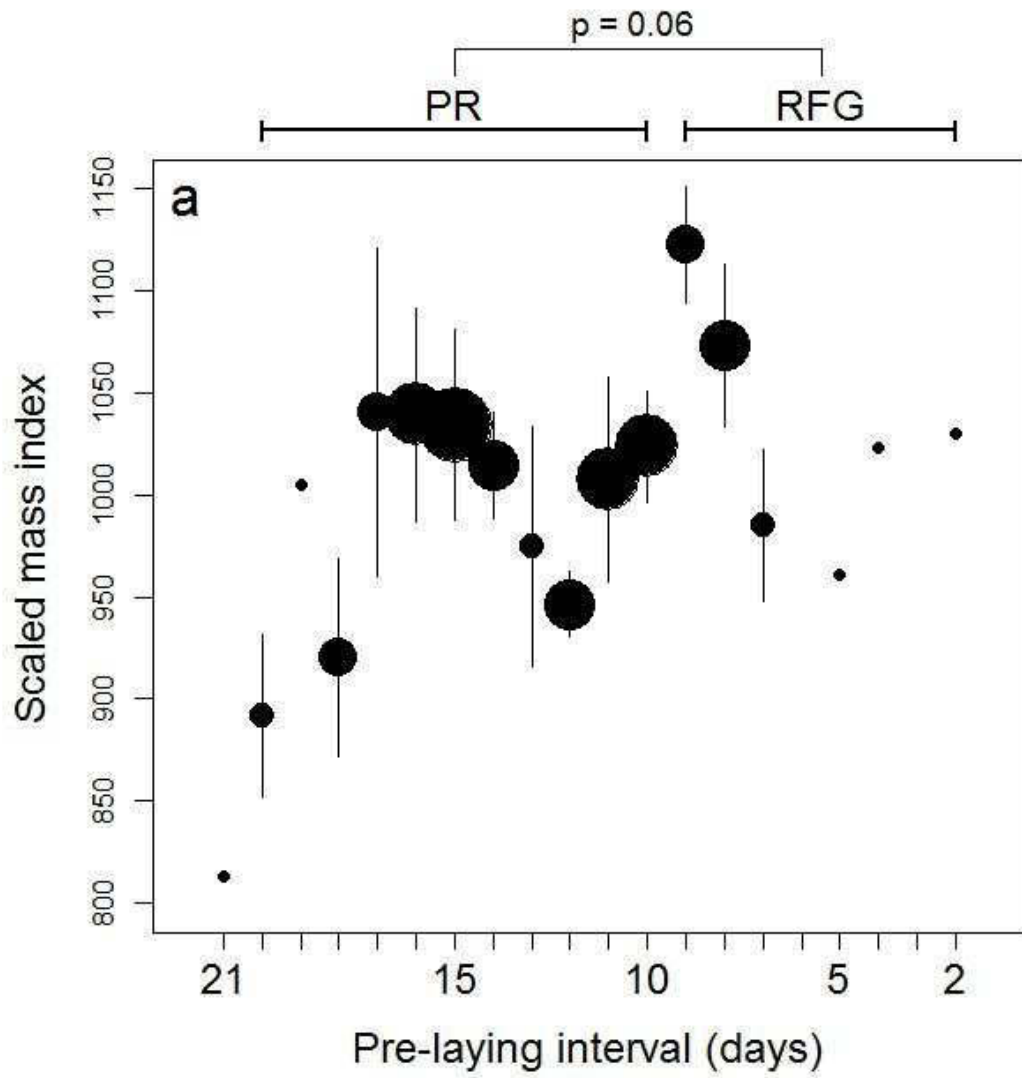
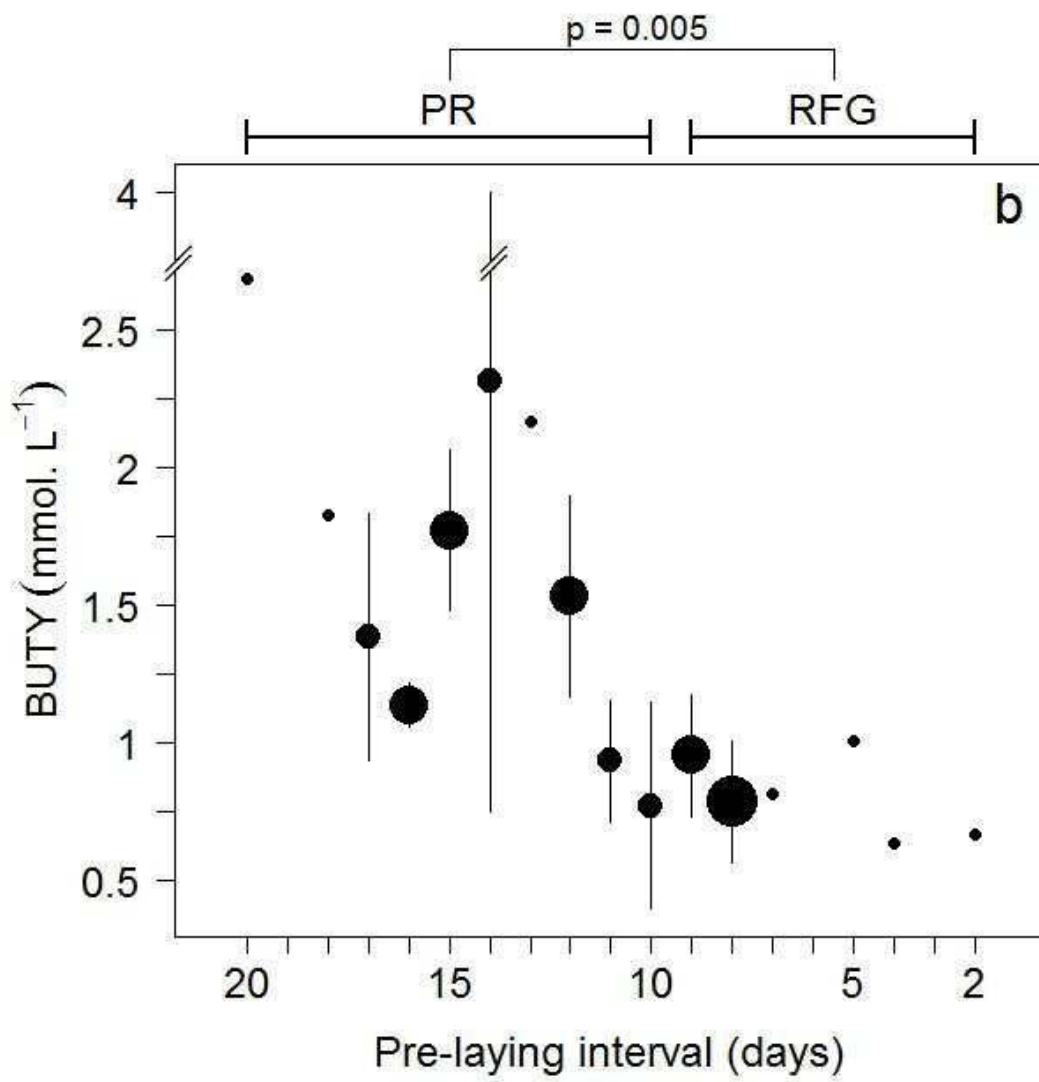


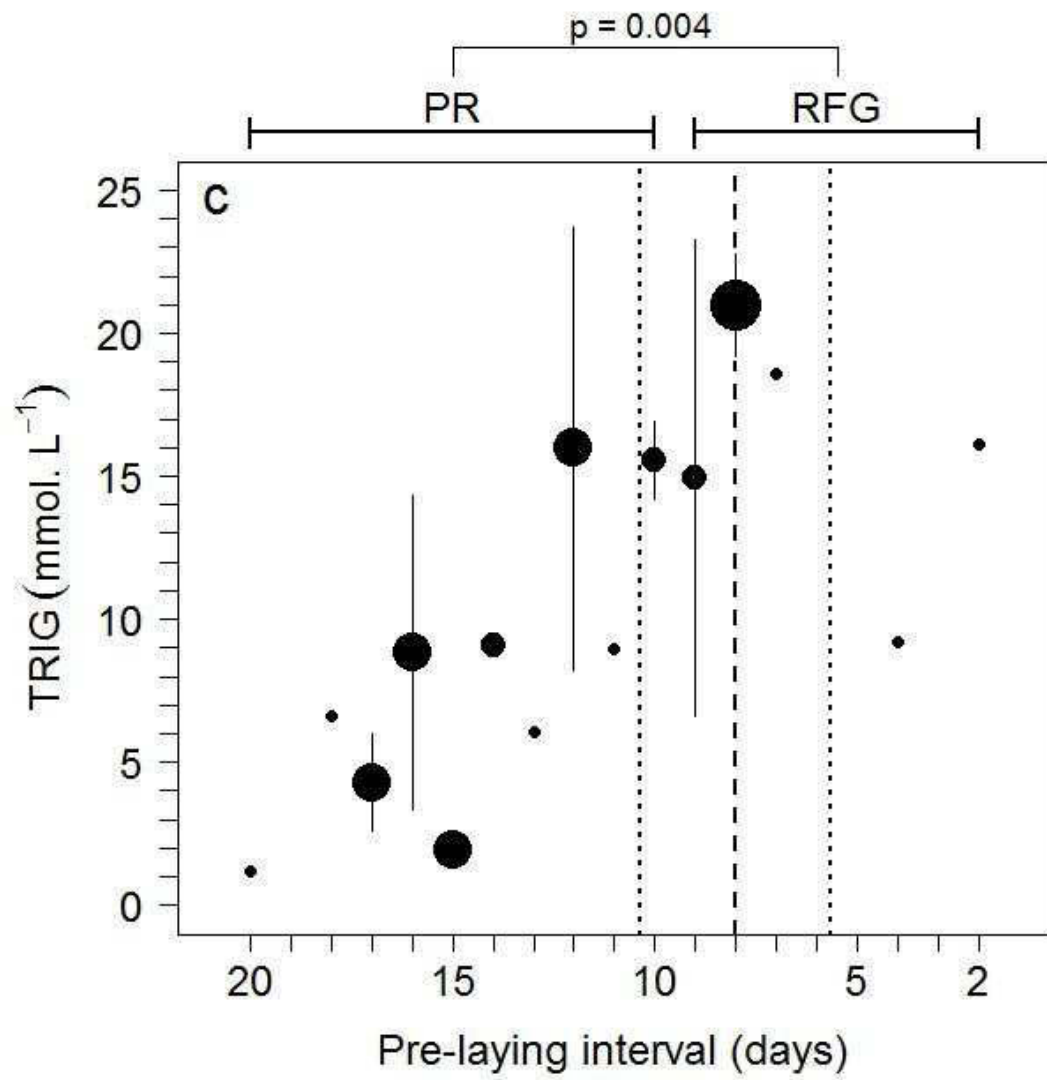
Figure 2. Probability of laying a clutch of four eggs in arctic-nesting female peregrine falcons in relation to relative lay date with values standardized relative to the yearly median. The solid black line represents fitted logistic regression, 95% confidence intervals are represented by dashed lines and symbol sizes are proportional to $\log(N+1)$.

Table 2. Effect of the Population and Year on values of physiological parameters and the scaled mass index (SMI) assessed in arctic-nesting female peregrine falcons between 2012 and 2014 at Rakin Inlet and between 2011 and 2013 at Igloodik using respectively Mann-Whitney-Wilcoxon and Kruskal-Wallis tests.

Parameter	Population		Year	
	<i>U</i> -value _(df=1)	<i>p</i> -value	<i>H</i> -value _(df=3)	<i>p</i> -value
BUTY	143	0.06	H = 10.92	0.01
TRIG	71.5	0.91	H = 0.80	0.85
Baseline CORT	119	0.28	H = 0.21	0.98
SMI	138	0.16	H = 1.80	0.61







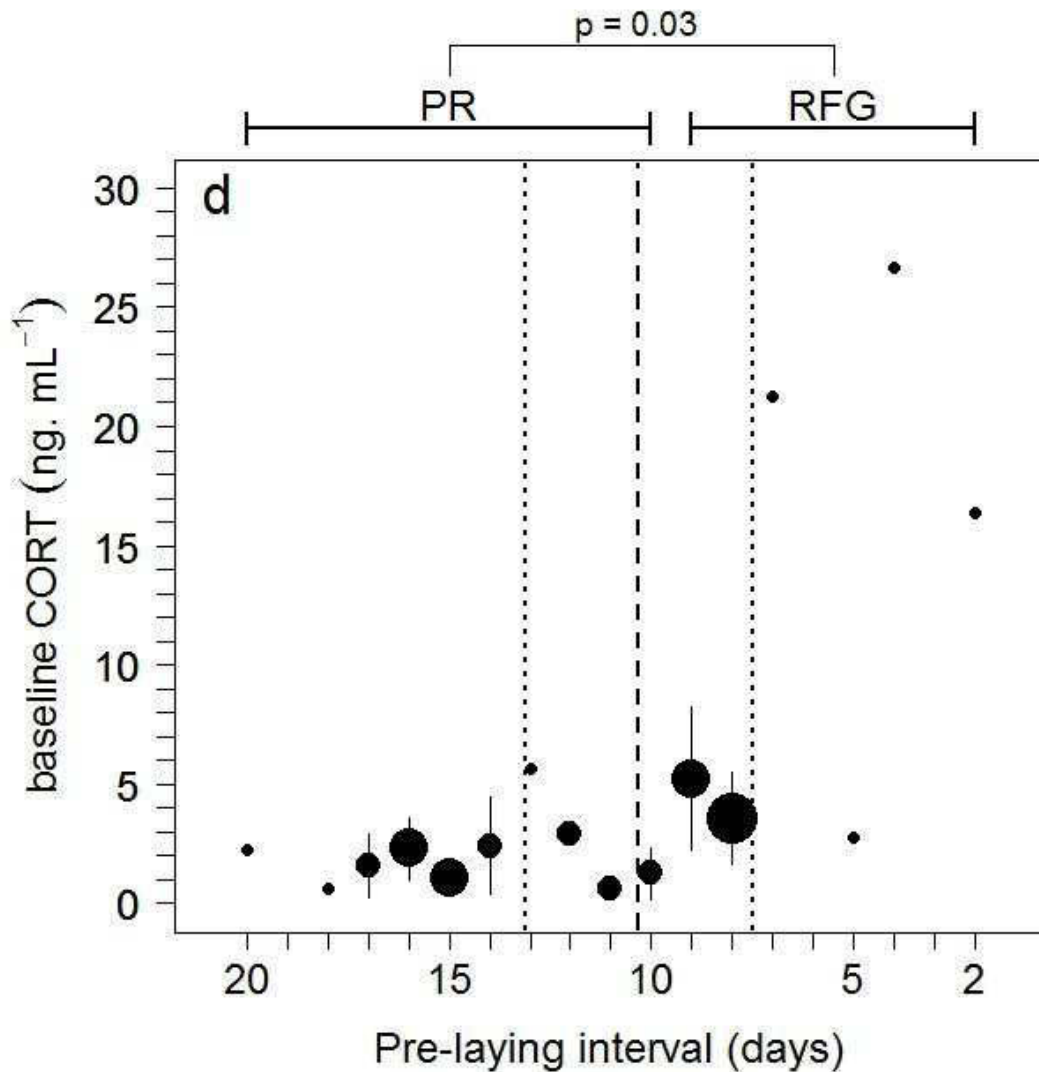


Figure 3. Variation in (a) scaled mass index (SMI) and dynamics of (b) *beta*-hydroxybutyrate (BUTY), (c) triglycerides (TRIG) and (d) baseline CORT during the pre-recruiting (PR) and rapid follicle growth (RFG) periods in arctic-nesting female peregrine falcons. Mean values are shown for each day during the pre-laying period with symbol size proportional to sample size and s.e. are indicated by filled vertical lines. Dashed vertical lines indicate breakpoints with s.e. indicated by dotted lines. The duration of the PR and RFG periods are indicated by horizontal bars and result of the Mann-Whitney-Wilcoxon test is provided.

Table 3. Candidate models, sign of the relationship (+,-), number of parameters (k), second-order Akaike's information criterion (AICc), Δ AICc, Akaike weights (ω_i), log-likelihood (LL) and marginal R^2 of the candidate models linking physiological state to the pre-laying interval (i.e., number of days between capture and lay date) of pre-recruiting arctic-nesting female peregrine falcons with Population as a random factor. Estimated parameters of the most parsimonious model (Δ AIC $<$ 2), s.e. and 95% confidence intervals (lower and upper CI) are also shown.

Candidate models	k	AICc	Δ AICc	ω_i	LL	marginal R^2
-TRIG	4	55.95	0.00	0.53	-22.44	0.22
NULL	3	58.06	2.11	0.19	-25.17	-
log(BUTY)	4	59.47	3.52	0.09	-24.20	0.11
-TRIG + log(BUTY)	5	60.42	4.47	0.06	-22.71	0.23
-TRIG + SMI	5	61.06	5.11	0.04	-23.03	0.22
-TRIG – CORTb	5	61.24	5.29	0.04	-23.12	0.22
-SMI	4	62.12	6.17	0.02	-25.52	0.02
CORTb	4	62.45	6.49	0.02	-25.68	0.00
-SMI + log(BUTY)	5	64.24	8.29	0.01	-24.62	0.13
-SMI – CORTb	5	66.87	10.92	0.00	-25.93	0.02
Parameters	TRIG		Intercept			
B	-0.55		0.23			
s.e.	0.19		0.51			
Lower CI	-0.92		-0.77			
Upper CI	-0.18		1.23			

Table 4. Candidate models, sign of the relationship (+,-), number of parameters (k), second-order Akaike's information criterion (AICc), Δ AICc, Akaike weights (ω_i), log-likelihood (LL) and marginal R^2 of the candidate models linking physiological state to lay date of pre-recruiting arctic-nesting female peregrine falcons with Year as a random factor. Estimated parameters of the most parsimonious model (Δ AIC <2), s.e. and 95% confidence intervals (lower and upper CI) are also shown.

Candidate models	k	AICc	Δ AICc	ω_i	LL	marginal R^2
-TRIG + capture date	5	54.73	0.00	0.63	-19.87	0.39
Capture date	4	57.71	2.98	0.14	-23.32	0.23
NULL	3	58.49	3.75	0.10	-25.39	-
-TRIG + BUTY + capture date	6	60.85	6.12	0.03	-20.61	0.38
-TRIG - CORTb + capture date	6	61.00	6.27	0.03	-20.68	0.40
-TRIG - SMI + capture date	6	61.28	6.54	0.02	-20.82	0.39
BUTY + capture date	5	61.69	6.96	0.02	-23.35	0.25
-SMI + capture date	5	62.24	7.50	0.01	-23.62	0.25
-CORTb + capture date	5	62.86	8.12	0.01	-23.93	0.23
-SMI + BUTY + capture date	6	67.17	12.44	0.00	-23.77	0.25
-SMI - CORTb + capture date	6	67.44	12.70	0.00	-23.90	0.26
Parameters	TRIG	Capture date	Intercept			
B	-0.54	0.81	0.18			
s.e.	0.15	0.17	0.40			
Lower CI	-0.85	0.49	-0.61			
Upper CI	-0.24	1.14	0.98			

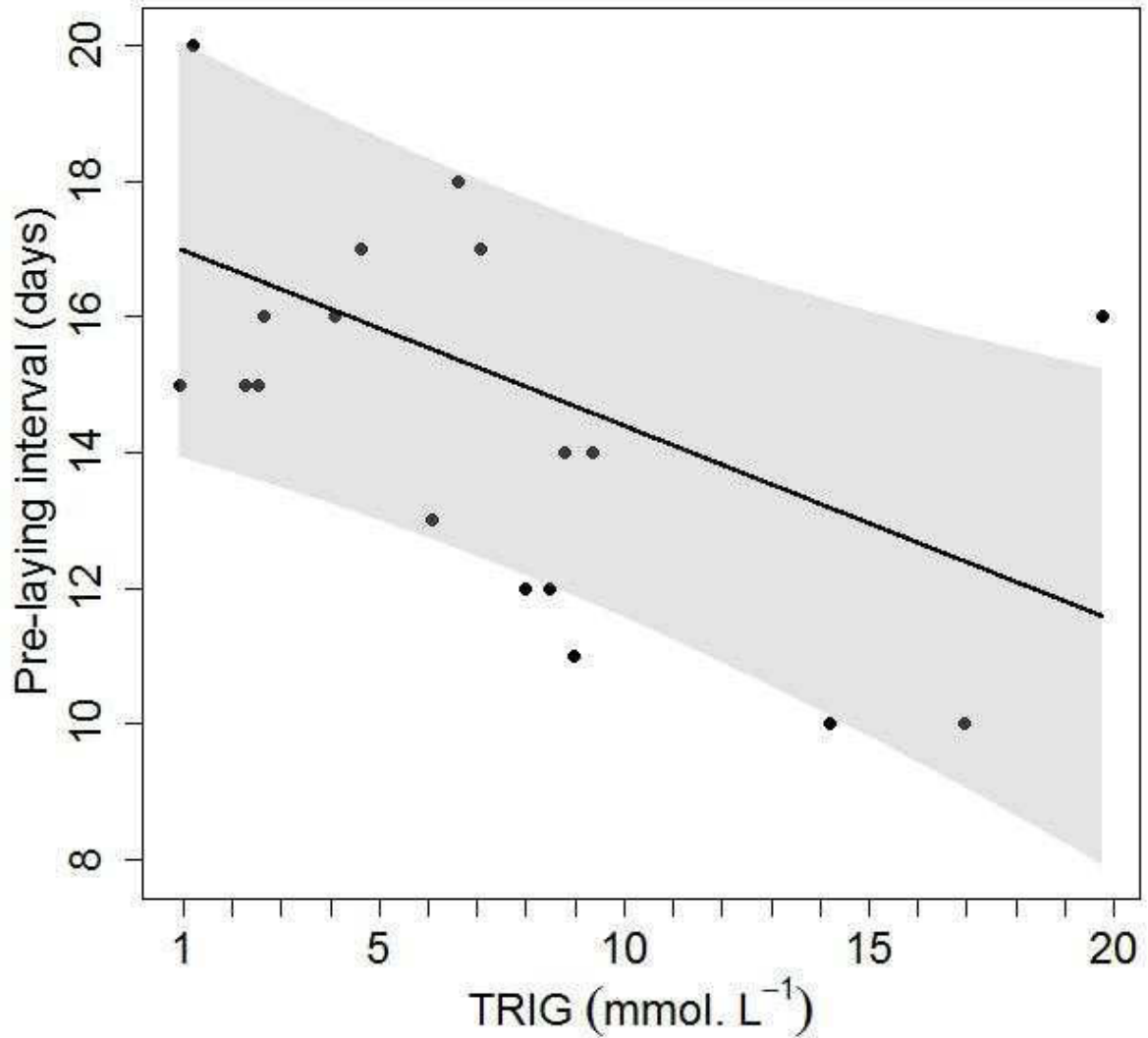


Figure 4. Relationship between the pre-laying interval (number of days between capture and lay date) and plasma TRIG in pre-recruiting female peregrine falcons (i.e., females captured between 10 and 20 days before egg-laying) at Rankin Inlet and Igloolik. The shaded grey area represents 95% confidence interval.

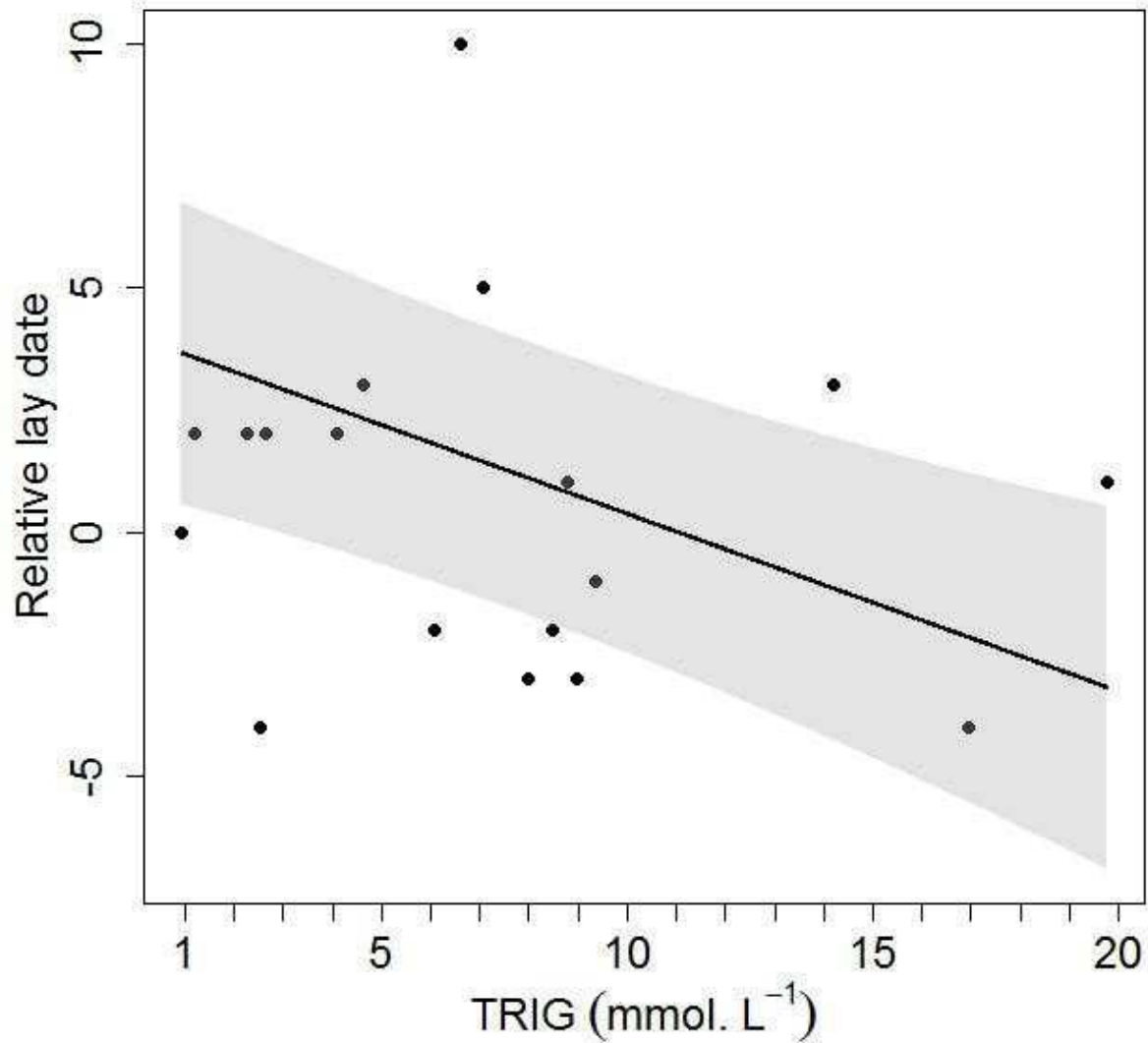


Figure 5. Relationship between relative lay date (i.e., lay date standardized to the yearly median of each population) and plasma TRIG in pre-recruiting female peregrine falcons (i.e., females captured between 10 and 20 days before laying) at Rankin Inlet and Igloolik. The shaded grey area represents 95% confidence interval.

APPENDIXES

Figure A1. Selection of the most parsimonious models (lowest AICc) explaining a) the pre-laying interval and b) relative lay date of pre-recruiting females according to confidence levels assigned to the reproductive status and lay date. Females re-observed during the breeding period through band identification (94% of breeding females) were assigned confidence level related to the reproductive status of 1. When band identification was impossible (6% of breeding females), a confidence level of 2 was assigned. For each breeding female, a confidence level related to the accuracy of lay date of the first egg was also assigned. For nests found before clutch completion (confidence level = 1; 41% of nests), lay date of the first egg was back-calculated with an interval of two days (\approx 48 hours) between lay date of each egg (Ratcliffe, 1980). For nests discovered during incubation that hatched successfully (confidence level = 2; 41%), initiation date was back-calculated from hatching date of the first egg with a mean incubation duration of 36 days for the first egg and a reduction of one day per additional egg (Jaffré et al., 2015). For nests discovered after hatching (confidence level = 3; 9%), hatch and lay date were back-calculated from nestling age estimated from body weight and measurement of the central rectrices (Cade and Enderson, 1996). Finally, for nests found after clutch completion that failed during incubation, it was assumed that the last egg was laid on the median date between the last visit conducted during the laying period and the date the nest was found (confidence level = 4; 3%). If no previous visit were conducted at this nest during the laying period, we assumed the last egg was laid the day the nest was found (confidence level = 5; 6%). We combined the confidence levels related to the breeding status and lay date to perform our sensitivity analysis. Sample size (n) and marginal R^2 of the most parsimonious models are presented. The same candidate models as in Tables 3 and 4 are compared. The most parsimonious selected models explaining the pre-laying interval (a) also retain only TRIG when females with lower levels of confidence related to their status and the accuracy of lay date are removed from the analysis. The most parsimonious selected models explaining relative lay date (b) also retain TRIG and capture date when females with lower levels of confidence related to their status and the accuracy of lay date are removed from the analysis.

a) Pre-laying interval				
Confidence level		n	Most parsimonious model	Marginal R^2
Status	Lay date			
≤ 2	≤ 5	18	-TRIG	0.22
1	≤ 5	16	-TRIG	0.24
1	≤ 3	15	TRIG	0.22
1	≤ 2	14	null	-
b) Relative lay date				
Confidence level		n	Most parsimonious model	Marginal R^2
Status	Lay date			
≤ 2	≤ 5	18	-TRIG + capture date	0.39
1	≤ 5	16	-TRIG + capture date	0.27
1	≤ 3	15	-TRIG + capture date	0.39
1	≤ 2	14	null	0

Figure A2. Effect of the degree of haemolysis of plasma samples on assessed values of physiological parameters of arctic-nesting female peregrine falcons using a Kruskal-Wallis test. Plasma samples were ranked in five classes according to the color of the plasma: no haemolysis (yellow; n = 9), low haemolysis (orange; n = 5), medium haemolysis (pink; n = 4), high haemolysis (red; n = 6) and high haemolysis with fat deposition in plasma (brown; n = 7). Mean values (s.e.) for each physiological parameter are presented according to the degree of haemolysis.

Parameters	Degree of haemolysis (<i>n</i>)					<i>H</i> -value (df=4)	<i>p</i> -value
	null	low	medium	high	high+fat		
BUTY (mmol.L ⁻¹)	1.11 (0.21)	1.77 (0.57)	1.36 (0.22)	1.52 (0.30)	0.92 (0.19)	4.94	0.29
TRIG (mmol.L ⁻¹)	7.45 (2.22)	7.62 (2.54)	12.27 (4.76)	13.35 (4.39)	16.36 (3.04)	6.57	0.25
CORTb (ng.mL ⁻¹)	4.56 (2.79)	4.85 (3.00)	6.5 (2.06)	2.84 (0.80)	4.15 (3.43)	5.45	0.24

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONTRIBUTION DE L'ÉTUDE

Dans les environnements marqués par une forte saisonnalité, on observe généralement un déclin saisonnier de l'aptitude phénotypique, c'est-à-dire que les individus se reproduisant tardivement atteignent un succès inférieur aux reproducteurs hâtifs pour différents paramètres reproducteurs (Meijer et al., 1990; Daan et al., 1988; Drent, 2006). Comme les activités liées à la reproduction imposent des contraintes énergétiques particulièrement importantes chez les femelles, celles-ci font face à un compromis individuel entre l'avantage d'une reproduction hâtive (forte valeur adaptative de la progéniture) et l'avantage de retarder la reproduction pour augmenter la condition corporelle et ultimement l'investissement reproducteur (Drent et Daan, 1980). Ainsi, une allocation optimale des ressources énergétiques entre les besoins somatiques et les besoins liés à la reproduction suite à l'arrivée sur l'aire de reproduction chez les espèces migratrices devraient permettre de maximiser l'aptitude phénotypique des individus en fonction des conditions rencontrées (Stearns, 1992, Rowe et al., 1994).

Nous avons caractérisé la dynamique pré-reproductrice de la condition physiologique à l'aide de marqueurs physiologiques qui reflètent et influencent la balance énergétique chez un prédateur de l'Arctique: le faucon pèlerin. Nous nous sommes également intéressés à la relation entre la phénologie de la reproduction et la l'état physiologique des femelles mesuré avant la période estimée de croissance rapide des follicules (période pré-recrutement), c'est-à-dire avant que la décision d'initier la reproduction soit prise. Nous avons mené notre étude dans deux populations migratrices nichant dans l'Arctique canadien, soit une près de Rankin Inlet au Bas-Arctique (62°48'N, 92°05'O) et une près d'Igloolik au Haut-Arctique (69°22'N, 81°47'O). L'étude a été

conduite de 2011 à 2013 à Igloolik et de 2012 à 2014 à Rankin Inlet. Au total, la condition physiologique pré-reproductrice de 32 femelles reproductrices a été mesurée de 2 à 20 jours avant l'initiation de la reproduction.

Tout d'abord, nous avons observé un fort effet de la date de ponte sur la probabilité pour les femelles d'investir dans la production d'un quatrième œuf. La probabilité d'investir dans la production de ce quatrième œuf diminuait rapidement au cours de la saison de reproduction, ce qui met l'emphase sur l'importance d'une reproduction hâtive chez cette espèce dans l'Arctique, et corrobore les conclusions d'Anctil et al. (2014) quant à la survie des jeunes. Ensuite, nous avons pu démontrer que les femelles pèlerins ajustaient leur condition corporelle physiologique en période pré-reproductrice sur l'aire de reproduction. Plus précisément, les concentrations moyennes en acide *bêta*-hydroxybutyrique (BUTY) étaient plus élevées lors de la période pré-recrutement comparativement à la période de croissance rapide des follicules. Au cours de la période pré-recrutement, les niveaux étaient comparables aux niveaux observés chez des individus soumis à un jeûne complet d'environ 1.5 jours chez l'oie des neige *Chen caerulescens* et certaines femelles présentent des niveaux similaires à des oies ayant jeûné pendant trois jours (Boismenu et al., 1992). Au cours de la période de croissance rapide des follicules ovariens, les niveaux moyens en BUTY étaient comparables aux niveaux observés chez des espèces dont les individus sont nourris en captivité (Boismenu et al., 1992; Totzke et al., 1999). Il semble que les femelles pèlerins doivent améliorer leur balance énergétique avant le début de la période de croissance rapide des follicules. Le taux d'engraissement des femelles augmentait au cours de la période pré-reproductrice et était la meilleure variable pour expliquer l'intervalle pré-reproducteur et la date de ponte. De plus, les TRIG ont atteint un maximum peu de temps après le début de la période de croissance rapide des follicules ovariens, ce qui suggère que les constituants folliculaires étaient déposés avant le début de la période estimée de croissance rapide des follicules, une adaptation possible pour les espèces nichant dans des environnements imprévisibles. Les niveaux de corticostérone basale (CORTb) ont connu une augmentation considérable environ un jour avant le début de la période estimée de développement rapide des follicules et sont demeurés à des

niveaux soutenus au cours de cette période. Cette augmentation rapide a pu être une conséquence ou une nécessité face aux coûts énergétiques reliés à la production des oeufs. En retour, il est possible que cette augmentation ait indirectement favorisé l'apport de ressources énergétiques chez les femelles.

Vu la difficulté de capturer des individus migrateurs en période pré-reproductrice, particulièrement dans les régions polaires où les défis logistiques liés à la recherche sont de taille, peu d'études se sont intéressées aux mécanismes et aux marqueurs physiologiques qui peuvent influencer des décisions reproductrices ayant un effet potentiel sur l'aptitude phénotypique. La plupart des études s'étant penchées sur question, conduites dans l'Arctique ou dans d'autres environnements saisonniers, ont utilisé la masse corporelle ou un indicateur des réserves somatiques (Bêty et al., 2003; Descamps et al., 2011). De plus, la plupart des études ont été conduites chez les anatidés (Bêty et al., 2003; Devries et al., 2008), un groupe d'espèces plus susceptible d'utiliser les réserves énergétiques endogènes pour financer la reproduction que les oiseaux de proie (Klaassen et al., 2006). L'utilisation de marqueurs physiologiques en période pré-reproductrice nous permet d'améliorer notre compréhension des mécanismes physiologiques qui sous-tendent les décisions reproductrices chez le faucon pèlerin de la toundra. Il s'agit d'une des premières études à quantifier la dynamique de sécrétion de la CORTb en période pré-reproductrice (voir Hennin et al., 2015) et, à notre connaissance, la première à utiliser le BUTY comme indicateur de l'état énergétique en période pré-reproductrice.

Sur la base des résultats de notre étude, des changements dans le succès reproducteur des prédateurs comme les rapaces, suivant des perturbations survenant avant le début de la reproduction par exemple, peuvent avoir des conséquences sur le reste de l'écosystème. En effet, les prédateurs occupent une position clef dans les écosystèmes nordiques en régulant l'abondance des populations de proies par leurs effets directs (consommation) et indirects (modification du comportement) de ces populations. Dans les écosystèmes relativement simples avec une faible productivité primaire comme l'Arctique, la prédation semble être particulièrement importante en tant que force structurante de

l'écosystème (Krebs et al., 2003). À titre d'exemple, dans l'écosystème de l'Île Bylot au Nunavut, les principaux prédateurs peuvent consommer plus de 100% de la productivité annuelle des herbivores et insectivores, alors que moins de 10% de la productivité primaire vasculaire annuelle est consommée par les herbivores (Legagneux et al., 2012a). À lui seul, le taux de prédation journalier des prédateurs aviaires peut même excéder le taux de croissance potentiel journalier des espèces de petits mammifères (Therrien et al., 2014).

LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES FUTURES

Même si notre taille d'échantillon est relativement limitée dans notre étude, il faut apprécier le défi considérable que nous avons relevé, tout particulièrement la capture d'oiseaux de proie en période pré-reproductrice et le suivi des individus au moins jusqu'au moment d'initiation de la reproduction sur quatre années et dans deux populations arctiques. Néanmoins, il serait pertinent de poursuivre notre évaluation de la condition corporelle physiologique pré-reproductrice des faucons pèlerins femelles, plus particulièrement durant la période de croissance rapide des follicules, dans le but de confirmer les patrons détectés dans notre étude et tester l'interaction entre différents marqueurs physiologiques.

Maintenant que nous avons démontré un lien entre la condition physiologique pré-reproductrice mesurée sur l'aire de reproduction sur les décisions reproductrices, il devient pertinent de s'intéresser aux effets reportés (anglais : « carry-over effects »), c'est-à-dire aux événements qui se produisent au cours d'une saison et qui ont des effets résiduels durant les saisons subséquentes (revu par Harrison et al., 2011), dans le but d'améliorer la compréhension de notre système d'étude. Par exemple, la condition corporelle mesurée lors de la migration printanière chez l'oie des neiges est inversement corrélée à la date de ponte dans l'Arctique canadien (Bêty et al., 2003). Toujours chez cette espèce, le maintien des femelles adultes en captivité jusqu'à quatre jours au cours de la migration printanière diminue la probabilité d'être ré-aperçu avec au moins un juvénile lors de la migration automnale certaines années (Legagneux et al., 2012b). Les conditions rencontrées sur les

aires d'hivernage (qualité des ressources alimentaires: Inger et al., 2010; qualité de l'habitat d'hivernage: Norris et al., 2004) peuvent également avoir des effets reportés sur la reproduction. Nous pourrions évaluer la condition physiologique des faucons au cours des arrêts en migration printanière et vérifier l'effet sur les décisions reproductrices prises en Arctique. Nous pourrions également mesurer le niveau de CORT dans les plumes qui ont été remplacées à un moment connu (e.g. pendant la saison d'hivernage) comme indicateur intégrateur de la condition corporelle et vérifier le lien avec la condition en période pré-reproductrice et différents traits reproducteurs en utilisant une analyse de pistes (Harms et al., 2015). La CORT mesurée dans les plumes lors de la mue automnale montre une relation directe avec la date d'arrivée, la condition corporelle, le succès de reproduction et la survie pendant les épisodes d'émergence de choléra aviaire chez l'eider à duvet (Harms et al., 2015).

À l'échelle de la population, un suivi à long terme pourrait permettre d'intégrer les effets possibles des variations interannuelles des conditions climatiques. Par exemple, le taux d'augmentation de la condition en période pré-reproductrice est plus important lors des années où la température des mares d'eau est plus élevée (un indicateur de la phénologie des invertébrés), ce qui affecte positivement la taille de couvée chez le petit fuligule *Aythya affinis* (Warren et al., 2013). Un tel suivi à long terme pourrait également permettre d'intégrer les effets des changements à long terme de l'abondance de proies tôt en saison sur l'état physiologique pré-reproducteur des faucons et les effets sur les décisions reproductrices. Par exemple, le bruant des neiges *Plectrophenax nivalis* a subi un déclin d'environ 64% sur 40 ans à l'échelle de l'Amérique du Nord (Butcher et Niven, 2007). Le bruant des neiges représente une part importante de la diète du faucon pèlerin tôt en saison en Arctique puisqu'il est une des seules espèces de proies déjà présentes lors de l'arrivée des faucons (Court et al., 1988: pour Rankin Inlet). Les suivis établis à Rankin Inlet et à Igloolik se sont intéressés pour l'instant essentiellement au suivi de la reproduction des oiseaux de proie, principalement le faucon pèlerin. Or, pour mieux comprendre les liens entre les variations d'abondance des ressources alimentaires, les effets sur la condition corporelle physiologique pré-reproductrice et ultimement les décisions

reproductrices, il devient nécessaire de mesurer des indices de la phénologie d'arrivée et d'abondance des espèces de proies en période pré-reproductrice.

Raffinement du choix des marqueurs physiologiques

L'utilisation d'autres marqueurs physiologiques pourrait également nous permettre d'améliorer notre compréhension des mécanismes physiologiques sous-jacents aux décisions reproductrices. Par exemple, des niveaux élevés d'acide urique sont indicateurs du catabolisme protéique se produisant suite à l'ingestion de nourriture (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998). Chez des faucons pèlerins maintenus en captivité et soumis à un jeûne d'environ deux jours, les concentrations d'acide urique augmentent rapidement dans les heures suivant la ré-ingestion de nourriture riche en protéines (Lumeij et Remple, 1991). Les niveaux d'acide urique augmentent également lors de la phase III du jeûne, alors que les protéines sont la source principale d'énergie en remplacement des lipides (Cherel et al., 1988a; Boismenu 1992; Jenni-Eiermann et Jenni, 1998). Cependant, lors de l'atteinte cette phase du jeûne, les niveaux de CORT augmentent également (Cherel et al., 1988b). Toujours au cours de cette phase, les triglycérides sont maintenus à de faibles concentrations alors qu'ils sont élevés lors de l'engraissement (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998) et le BUTY décline (Boismenu et al., 1992). En plus des paramètres mesurés au cours de notre étude, une mesure simultanée des niveaux d'acide urique, de TRIG, BUTY et de CORT nous permettraient d'obtenir une meilleure image de l'état énergétique des femelles pèlerins en période pré-reproductrice. Finalement, chez les oiseaux, les niveaux de glucose demeurent généralement stables au cours des phases I et II jeûne (Jenni-Eiermann et Jenni, 1998). Ce marqueur ne serait donc probablement pas utile pour détecter les effets de variations à court terme de l'acquisition d'énergie et le lien avec les décisions reproductrices des faucons pèlerins femelles.

Rôle de la corticostérone en période pré-reproductrice

L'augmentation considérable de la CORTb coïncidant avec la période estimée de croissance des follicules suggère que cette hausse est une conséquence des coûts énergétiques associés au développement des follicules ovariens. Nos résultats sont cependant corrélatifs et ne nous permettent pas de conclure quant au rôle de la corticostérone dans l'ajustement du comportement des faucons femelles. Une manipulation expérimentale couplée à des observations comportementales nous permettrait d'améliorer notre compréhension du rôle de la CORTb au cours de la période pré-reproductrice. En fournissant un implant entraînant une légère augmentation de la CORTb (voir Crossin et al., 2012b) en période pré-reproductrice chez un groupe de femelles et en quantifiant le comportement des deux groupes de femelles, nous pourrions vérifier l'effet indirect sur la phénologie de la reproduction comparativement à un groupe témoin. Des niveaux plus élevés de CORTb en période pré-reproductrice peuvent mener à un comportement de quête alimentaire soutenu (Crossin et al., 2012b; Goutte et al., 2014), ce peut se traduire par un effet indirect positif sur le succès de reproduction (Crossin et al., 2012b). Bien que les femelles diminuent leurs activités de quête alimentaire en période pré-reproductrice chez les falconidés (Meijer et al., 1989), il est possible que la CORTb favorise la sollicitation envers le partenaire pour la nourriture et ainsi favorise indirectement un taux d'acquisition d'énergie soutenu chez les femelles. Il a d'ailleurs été démontré qu'un implant de CORT peut entraîner une sollicitation pour la nourriture soutenue chez les oisillons (Kitaysky et al., 2001). Puisque c'est le mâle qui fournit la nourriture à la femelle à l'approche de la ponte, il serait également pertinent de vérifier le rôle de la CORTb en période pré-reproductrice sur le comportement de quête alimentaire des mâles et ultimement sur la phénologie de la reproduction en effectuant une manipulation de la CORTb similaire chez les mâles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ancil, A., Franke, A., Bêty, J. 2014. Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* 174(3):1033-1043.
- Angelier, F., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H., Trouvé, C., Chastel, O. 2007. Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiological and Biochemical Zoology* 80(3):283-292.
- Anteau, M.J., Afton, A.D. 2008. Using plasma-lipid metabolites to index changes in lipid reserves of free-living lesser scaup (*Aythya affinis*). *The Auk* 125(2):354-357.
- Badeck, F-W., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J., Sitch, S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New phytologist* 162(2):295-309.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F. 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese : a test of the condition-dependant model of optimal clutch size. *The American Naturalist* 162(1):110-121.
- Boismenu, C., Gauthier, G., Larochelle, J. 1992. Physiology of prolonged fasting in greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*). *The Auk* 109(3):511-521.
- Bonier, F., Martin, P.R., Moore, I.T., Wingfield, J.C. 2009a. Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology and Evolution* 24(11):634-642.
- Bonier, F., Moore, I.T., Martin, P.R., Robertson, R.J. 2009b. The relationship between fitness and baseline glucocorticoids in a passerine bird. *General and Comparative Endocrinology* 163(1):208-213.
- Butcher, G.S., Niven, D.K. 2007. Combining data from the Christmas Bird Count and the Breeding Bird Survey to determine the continental status and trends of North American Birds. <http://stateofthebirds.audubon.org/cbid/report.php>
- Cade, T.J. 1960. Ecology of the peregrine and gyrfalcon populations in Alaska. *University of California Publications in Zoology* 63(3):151-290.

- Calier, P., Gallo, A. 1995. What motivates the food bringing behaviour of the peregrine falcon throughout breeding? *Behavioural Processes* 33(3):247-256.
- Caro, S., Charmantier, A., Lambrechts, M.M., Blondel, J., Balthazart, J., Williams, T.D. 2009. Local adaptations of timing of reproduction: females are in the driver's seat. *Functional Ecology* 23(1):172-179.
- Cerasale, D.J., Guglielmo, C.G. 2006. Dietary effects on prediction of body mass changes in birds by plasma metabolites. *The Auk* 123(3):836-846.
- Challenger, W.O., Williams, T.D., Christians, J.K., Vézina, F. 2001. Development and plasma yolk precursor dynamics through the laying cycle in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Physiological and Biochemical Zoology* 74(3):356-365.
- Chastel, O., Weimerskirch, H., Jouventin, P. 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk* 112(4):964-972.
- Cherel, Y., Robin, J-P., Le Maho, Y. 1988a. Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology* 66(1):159-166.
- Cherel, Y., Robin, J.P., Walch, O., Karmann, H., Netchitailo, P., Le Maho, Y. 1988b. Fasting in king penguin. I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 254(2):R170-R177.
- Court, G.S., Gates, C.C., Boag, D.A. 1988. Natural history of the peregrine falcon in the Keewatin district of the Northwest Territories. *Arctic* 41(1):17-30.
- Crossin, G.T., Phillips, R.A., Trahan, P.N., Fox, D.S., Dawson, A., Wynne-Edwards, K.E., Williams, T.D. 2012a. Migratory carryover effects and endocrinological correlates of reproductive decisions and reproductive success in female albatrosses. *General and Comparative Endocrinology* 176(2):151-157.
- Crossin, G.T., Trahan, P.N., Phillips, R.A., Gorman, K.B., Dawson, A., Sakamoto, K.Q., Williams, T.D. 2012b. Corticosterone predicts foraging behaviour and parental care in macaroni penguins. *The American Naturalist* 180(1):E31-E41.
- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R., Meijer, T. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. In *Proceedings of the International Ornithological Congress* 19:392-407. Ottawa: University of Ottawa Press.

- Descamps, S., Bêty, J., Love, O.P., Gilchrist, H.G. 2011. Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependant model of laying date and clutch size. *Functional Ecology* 25(3):671-681.
- Devries, J.H., Brook, R.W., Howerter, D.W., Anderson, M.G. 2008. Effects of spring body condition and age on reproduction in mallards (*Anas platyrhynchos*). *The Auk* 125(3):618-628.
- Dietz, M.W., Jenni-Eiermann, S., Piersma, T. 2009. The use of plasma metabolites to predict weekly body-mass change in red knots. *The Condor* 111(1):88-99.
- Drent R.H. 2006. The timing of birds' breeding seasons: the Perrins hypothesis revisited especially for migrants. *Ardea* 94(3):305–322.
- Drent, R.H., Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68(1-4):225-252.
- Einum, S., Fleming, I.A. 2000. Selection against late emergence and small offspring in atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54(2):628-639.
- Gorman, K.B., Esler, D., Walzem, R.L., Williams, T.D. 2009. Plasma yolk precursor dynamics during egg production by female greater scaup (*Aythya marila*): characterization and indices of reproductive state. *Physiological and Biochemical Zoology* 82(4):372-381.
- Goutte, A., Angelier, F., Clément-Chastel, C., Trouvé, C., Moe, B., Bech, C., Gabrielsen, G.W., Chastel, O. 2010. Stress and the timing of breeding: Glucocorticoid-luteinizing hormones relationships in an arctic seabird. *General and Comparative Endocrinology* 169(1):108-116.
- Goutte, A., Angelier, F., Bech, C., Clément-Chastel, C., Dell'Omo, G., Gabrielsen, G.W., Lendvai, Á.Z., Moe, B., Noreen, E., Pinaud, D., Tartu, S., Chastel, O. 2014. Annual variation in the timing of breeding, pre-breeding foraging areas and corticosterone levels in an Arctic population of black-legged kittiwakes. *Marine Ecology Progress Series* 496:233-247.
- Harms, N.J., Legagneux, P., Gilchrist, H.G., Bêty, J., Love, O.P., Forbes, M.R., Bortolotti, G.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.

- Harrison, X.A., Blount, J.D., Inger, R., Norris, D.R., Bearshop, S. 2011. Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* 80(1):4-18.
- Hennin, H.L., Legagneux, P., Bêty, J., Williams, T.D., Gilchrist, G., Baker, T.M., Love, O.P. 2015. Pre-breeding energetic management in a mixed-strategy breeder. *Oecologia* 177(1):235-243.
- Inger, R., Harrison, X.A., Ruxton, G.D., Newton, J., Colhoun, K., Gudmundsson, G.A., McElwaine, G., et al. 2010. Carry-over effects reveal reproductive costs in a long-distance migrant. *Journal of Animal Ecology* 79(5) :974-982.
- Jaffré, M., Franke, A., Anctil, A., Galipeau, P., Hedlin, E., Lamarre, V., L'Hérault, V., Nikolaiczuk, L., Peck, K., Robinson, B., Bêty, J. 2015. Écologie de la reproduction du faucon pèlerin au Nunavut. *Le Naturaliste canadien* 139(1):54-64.
- Jenni-Eiermann, S., Jenni, L. 1998. What can plasma metabolites tell us about the metabolism, physiological state and condition of individual birds? An overview. *Biol. Conser. Fauna* 102:312-319.
- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., Piatt, J.F. 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology* 12(5):619-625.
- Klaassen, M., Abraham, K.F., Jefferies, R.L., Vrtiska, M. 2006. Factors affecting the site of investment, and the reliance on savings for arctic breeders: the capital–income dichotomy revisited. *Ardea* 94(3):371–384.
- Krebs, C.J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Bråthen, K.A., Danell, Ö., et al. 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 81(5):827-843.
- Landys, M.M., Ramenofsky, M., Wingfield, J.C. 2006. Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology* 148(2):132-149.
- Legagneux, P., Fast, P.L.F., Gauthier, G., Bêty, J. 2012b. 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):876-883.

- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Bilodeau, F., Bolduc, E., et al. 2012a. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 97(3):1707-1716.
- Lepage, D., Gauthier, G., Menu, S. 2000. Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology* 69(3):414-427.
- Love, O.P., Gilchrist, H.G., Descamps, S., Semeniuk, C.A.D., Bêty, J. 2010. Pre-laying climatic cues can time reproduction to optimally match offspring hatching and ice conditions in an Arctic marine bird. *Oecologia* 164(1):277-286
- Love, O.P., Madliger, C.L., Bourgeon, S., Semeniuk, C.A.D., Williams, T.D. 2014. Evidence for baseline glucocorticoids as mediators of reproductive investment in a wild bird. *General and Comparative Endocrinology* 199:65-69.
- Lumeij, J.T., Remple, J.D. 1991. Plasma urea, creatinine and uric acid concentrations in relation to feeding in peregrine falcons (*Falco peregrinus*). *Avian Pathology* 20(1):79-83.
- McEwen, B.S., Wingfield, J.C. 2003. The concept of allostasis in biology and biomedicine *Hormones and Behavior* 43(1):2-15.
- Meijer, T., Daan, S., Hall, M. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the proximate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114(1):117-136.
- Meijer, T., Masma, D., Daan, S. 1989. Energetics of reproduction in female kestrels. *The Auk* 106(4):549-559.
- Millesi, E., Huber, S., Everts, L.G., Dittami, J.P. 1999. Reproductive decisions in female European ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment. *Ethology* 105(2):163-175
- Nager, R.G. 2006. The challenge of making eggs. *Ardea* 94(3):323-346.
- Norris, D.R., Marra, P.P., Kyser, T.K., Sherry, T.W., Ratcliffe, L.M. 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271(1534):59-64.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112(2):242-255.

- Pietiäinen, H., Kolunen, H. 1993. Female body condition and breeding in the Ural owl *Strix uralensis*. *Functional Ecology* 7(6):726-735.
- Romero, L.M. 2002. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology* 128(1):1-24.
- Romero, L.M., Butler, L.K. 2007. Endocrinology of Stress. *International Journal of Comparative Psychology* 20(2):89-95.
- Romero, L.M., Reed J.M. 2005. Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular and Integrative Physiology* 140(1):73-79.
- Rowe, L., Ludwig, D., Schluter, D. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist* 143(4):698-722.
- Seaman, D.A., Guglielmo, C.G., Williams, T.D. 2005. Effects of physiological state, mass change and diet on plasma metabolite profiles in the western sandpiper *Calidris mauri*. *The Journal of Experimental Biology* 208(4):761-769.
- Sénéchal, É., Bêty, J., Gilchrist, H.G., Hobson, K.A., Jamieson, S.E. 2011. Do purely capital layers exist among flying birds? Evidence of exogenous contribution to arctic-nesting common eider eggs. *Oecologia* 165(3):593-604.
- Smith, R.G., Moore, F.R. 2003. Arrival Fat and Reproductive Performance in a Long-Distance Passerine Migrant. *Oecologia* 134(3):325-331
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens, P.A., Boyd, I.L., McNamara, J.M., Houston, A.I. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90(8):2057-2067.
- Swain, S.D. 1992. Energy substrate profiles during fasting in horned larks (*Eremophila alpestris*). *Physiological Zoology* 65(3):568-582.
- Totzke, U., Fenske, M., Hüppop, O., Raabe, H., Schach, N. 1999. The influence of fasting on blood and plasma composition of herring gulls (*Larus argentatus*). *Physiological and Biochemical Zoology* 72(4):426-437.
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Korpimäki, E., Bêty, J. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology* 95(1):56-67.

- Vanderkist, B.A., Williams, T.D., Bertram, D.F., Loughheed, L.W., Ryder, J.L. 2000. Indirect, physiological assessment of reproductive state and breeding chronology in free-living birds: an example in the Marbled Murrelet (*Brachysomphus marmoratus*). *Functional Ecology* 14(6):758-765.
- Verhulst, S., Nilsson, J.-A. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B: Biological Sciences* 363(1490):399-410.
- Verhulst, S., Van Balen, J.H., Tingeren, J.M. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the great tit: variation in time or quality? *Ecology* 76(8):2393-2403.
- Wallace, T.M., Matthews, D.R. 2004. Recent advances in the monitoring and management of diabetics ketoacidosis. *Quarterly Journal of Medicine* 97(12):773-780.
- Warren, J.M., Cutting, K.A., Koons, D.N. 2013. Body condition dynamics and the cost-of-delay hypothesis in a temperate-breeding duck. *Journal of Avian Biology* 44(6):575-582.
- White, C.M., Clum, N.J., Cade, T.J., Hunt, W.G. 2002. Peregrine falcon (*Falco peregrinus*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/660>.
- Williams, T.D. 2005. Mechanisms underlying the costs of egg production. *BioScience* 55(1):39-48.
- Williams, T.D. 2012. Physiological adaptations for breeding in birds. Princeton University Press, New Jersey.
- Williams, T.D., Guglielmo, C.G., Egeler, O., Martyniuk, C.J. 1999. Plasma lipid metabolites provide information on mass change over several days in captive western sandpipers. *The Auk* 116(4):994-1000.
- Wingfield, J.C., Maney, D.L., Breuner, C.W., Jacobs, J.D., Lynn, S., Ramenofsky, M., Richardson, R.D. 1998. Ecological bases of hormone-behavior interactions: the "emergency life history stage". *American Zoologist* 38(1):191-206.
- Wingfield, J.C., Sapolsky, R.M. 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how. *Journal of Neuroendocrinology* 15(8):711-724.